

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMÍA
COMISIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS AGRÍCOLAS
MENCIÓN MEJORAMIENTO DE PLANTAS Y BIOTECNOLOGÍA

**EVALUACIÓN DE GERMOPLASMA DE ARROZ PARA LA IDENTIFICACIÓN
DE GENOTIPOS TOLERANTES A DÉFICIT HÍDRICO**

Área: Pre-mejoramiento en el cultivo de arroz

María Cecilia Perdomo Leiva
Tutor: Dra. Catalina Ramis

AGOSTO 2014

Trabajo de grado presentado como Requisito Final para optar al título de *Magister Scientiarum* en Agronomía en la Orientación Mejoramiento Genético de Plantas y Biotecnología.

Tutora

Dra. CATALINA RAMIS

C.I. 5.614.038

AGRONOMÍA-UCV

VEREDICTO

DEDICATORIA

A DIOS TODOPODEROSO MI GRAN MENTOR

A mi hijo Carlos David mi razón para seguir luchando por mi país

A mi esposo David por su amor, paciencia y estímulo de lucha en los
momentos más difíciles

A mis padres Diego y Norma y mi querida tía Lídice que son pilares e
inspiradores de mis valores

A mis abuelos Aurora, Antonio y Bertha ausente físicamente, presente en la
inspiración de mis logros

A mis hermanos Diego, Carolina y Claudia por todo el apoyo que sólo los
hermanos saben dar

A mis sobrinos Jesús, Verónica, Luis Eduardo, Josué, Iker, Axel y Aron que
son la alegría y principales motivos para luchar por Venezuela

A los estudiantes y a los presos políticos que son el ejemplo a seguir

AGRADECIMIENTO

Hoy en momentos de crisis universitaria, donde mi UCV está cada vez más devastada por un presupuesto injusto, reflexiono y me pregunto ¿Qué hubiese sido de mí sin el abrigo y la luz de mi Alma Mater, La Universidad Central de Venezuela? A ella ¡Gracias!

Muchas veces nos damos cuenta a posteriori, de todo lo que estamos recibiendo por parte de nuestros profesores y más aún en las dificultades en que se encuentra actualmente nuestra Alma Mater. Ese es el ejemplo, es la huella de los verdaderos maestros:

A los profesores Catalina Ramis, Maureen Medina, Rosalía Velásquez, Antonio Díaz y Luis Angulo por las enseñanzas a nivel de docencia, profesional y personal ¡Gracias!

Al gran equipo de trabajo del Instituto de Genética, “El mejor del Mundo” que me cuidó en horas infinitas, Damarys, Sra. Julia, Félix, Angel, José, Hermes, Kati, Carmen, Paola, Carlos, José Caicedo, Brein, Gisel y Jhoamel, por su apoyo incondicional, afecto y colaboración desinteresada.

Al personal técnico del Laboratorio de Genética Molecular de la Facultad de Agronomía-UCV y Laboratorio de Semillas de la Fundación para la Investigación Agrícola DANAC.

A mis amigos y compañeros de estudios por todos los días vividos dentro y fuera de la Universidad

A Fundación DANAC, al Instituto Venezolano de Investigaciones Científica (IVIC) y al Instituto de Agronomía-UCV, que me apoyaron y permitieron invadir sus espacios

A LOS UCEVISTAS ¡GRACIAS!

TABLA DE CONTENIDO

	Página
DEDICATORIA	V
AGRADECIMIENTO	Vi
TABLA DE CONTENIDO	Vii
ÍNDICE DE CUADROS	Xii
ÍNDICE DE FIGURAS	Xvii
RESUMEN	xviii
ABSTRACT	xix
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	4
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
ANTECEDENTES	5
Generalidades del cultivo de arroz	7
Mejoramiento genético en el cultivo de arroz	8
Pre-mejoramiento	11
Déficit Hídrico	13
1. Efecto del déficit hídrico	13
2. Estrategias de supervivencia	14
3. Base genética de la supervivencia	16
4. Metodología para la caracterización de genotipos bajo déficit hídrico	17

MATERIALES Y MÉTODOS	23
Germoplasma	23
Ensayos	24
1. Evaluación agronómica, molinera y culinaria	24
1.1. Ubicación	24
1.2. Condiciones Climáticas	24
1.3. Riego	24
1.4. Diseño Experimental	25
1.5. Variables a evaluar	25
1.6. Análisis Estadístico	33
2. Caracterización Fisiológica	38
2.1. Ubicación	38
2.2. Riego	38
2.3. Diseño Experimental	38
2.4. Variables a evaluar	38
2.5. Análisis Estadístico	39
3. Evaluación Molecular	41
3.1. Ubicación	41
3.2. Material vegetal	41
3.3. Microsatélites (SSR)	41
3.4. Metodología	42
3.5. Análisis molecular	45

RESULTADOS Y DISCUSIÓN	46
1. Evaluación agronómica, molinera y culinaria	46
1.1. Variables cualitativas	48
1.2. Variables Cuantitativas	55
1.2.1. Estadística Descriptiva	55
1.2.2. Análisis de varianza	58
1.2.3. Análisis de varianza combinado	58
Variables Morfológicas	61
Variable de rendimiento y sus componentes	67
Variable de calidad de grano	75
1.2.4. Evaluación de la sensibilidad y tolerancia a déficit hídrico	83
1.2.4.1. Estadística Descriptiva	84
1.2.4.2. Análisis de Varianza	86
1.2.4.3. Identificación de genotipos tolerantes y susceptibles a déficit hídrico	88
2. Caracterización Fisiológicas	99
2.1. Microclima	99
2.2. Características Fisiológicas	99
Estadística Descriptiva	99
Biomasa	101
Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática	103
Uso eficiente de agua	106

3. Evaluación Molecular	110
3.1. Extracción de ADN	110
3.2. Análisis de polimorfismo	110
3.3. Estudio de similaridad	112
CONCLUSIONES	116
RECOMENDACIONES	117
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	118

ÍNDICE DE CUADROS

Nº	Contenido	Página
1	Tipo y procedencia de los 18 genotipos de arroz (<i>Oryza sativa</i> , L.) evaluados para tolerancia a déficit hídrico	23
2	Listado de variables estudiadas en el ensayo de campo para identificar genotipos tolerantes a déficit hídrico	26
3	Fuente de variación, grados de libertad y esperanza de los cuadrados medios del análisis de varianza realizado por ensayo (Riego y Estrés)	34
4	Fuentes de variación, grados de libertad y esperanza de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado	36
5	Fórmulas para calcular e interpretar el índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice relativo a la sequía (RDI), índice de tolerancia (TOL), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (ITS), índice de la media geométrica (GMP) y índice de la media armónica (HM) para la identificación de genotipos tolerantes a déficit hídrico	37
6	Fuente de variación, grados de libertad y esperanza de los cuadrados medios de un análisis de varianza para las variables fisiológicas	40
7	Listado de SSR utilizados para el estudio de diversidad genética de 18 genotipos de arroz (<i>Oryza sativa</i> , L.)	41
8	Cóctel y condiciones de Amplificación de SSR-PCR en arroz	43
9	Duración y reactivos de cada etapa involucrada en la tinción con plata	44
10	Registro de variables climatológicas correspondiente al período enero 2012 – Julio 2012 en la localidad Calabozo, Estado Guárico	46
11	Frecuencia Relativa, Mínimo, Máximo y Moda para las variables cualitativas arista (A), ejerción de la panícula (EP) y resistencia al acame (RA)	49

Nº	Contenido	Página
12	Frecuencia Relativa, Mínimo, Máximo y Moda para las variables cualitativas Desgrane (D), Senescencia de la hoja (SH) y Aceptación Fenotípica (AF)	50
13	Valores de la moda de 18 genotipos de arroz de cada ensayo para la variable arista (A) y exserción de la panícula (EP)	51
14	Valores de la moda de 18 genotipos de arroz de cada ensayo para las variables resistencia al acame (RA) y senescencia de la hoja (SH)	53
15	Valores de la moda de 18 genotipos de arroz de cada ensayo para la variable aceptación fenotípica (AF)	55
16	Estadística descriptiva para la variables número total de tallos/planta (NT), número total de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP), número de días a 50% de floración (FL), Rendimiento (R), productividad de la parcela (PP), largo de la panícula (LP), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), grano entero (GE), grano yesoso más panza blanca (GY+PB) y amilosa (AMI)	57
17	Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables número de tallos/planta (NT), número de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP) y número de días a 50% de floración al 50% (FL), rendimiento (R) y productividad de la parcela (PP) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego	59
18	Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables longitud de la panícula (LP), fertilidad de la espiguilla (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE), porcentaje de granos yesoso más panza blanca (Y + PB) y contenido de amilosa (AMI) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego	60
19	Prueba de homogeneidad de la varianza para las variables número de tallos/planta (NT), número de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP), número de días a 50% de floración (FL), rendimiento (R), productividad de la parcela (PP), longitud de panícula (LP), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE), porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB) y amilosa (AMI)	61

Nº	Contenido	Página
20	Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para las variables número de tallos/planta (NT), número de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP) y número de día a 50% de floración (FL) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego	62
21	Comportamiento medio de las variables número de tallos/planta (NT) número de tallos fértiles/planta (NTF), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz	63
22	Comportamiento medio de la variable altura de planta (AP), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz	64
23	Comportamiento medio de la variable floración al 50% (FL) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz	66
24	Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para las variables rendimiento (R), productividad de la parcela (PP), longitud de la panícula (LP), fertilidad de la espiguilla (FE) y peso de 100 granos (P100G) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego	68
25	Comportamiento medio de las variables rendimiento y productividad de la parcela (PP), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz	69
26	Comportamiento medio de la variable longitud de panícula (LP) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz	71
27	Comportamiento medio de la variable fertilidad de la espiguilla (FE), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz	72
28	Comportamiento medio de la variable peso de 100 granos (P100G) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz	74
29	Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para las variables de calidad de granos como porcentaje de grano entero (GE), porcentaje de granos yesoso más panza blanca (Y+PB) y contenido de amilosa (AMI) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego	76

Nº	Contenido	Página
30	Comportamiento medio de la variable contenido de amilosa (AMI) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz	77
31	Comportamiento medio de la variable porcentaje de grano entero (GE), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz	79
32	Comportamiento medio de la variable porcentaje de grano yesoso más panza blanca (GY+PB) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz	82
33	Estadística descriptiva del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (STI), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM), aplicados en las variables número de días a 50 % de floración (FL), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE) y porcentaje de yeso más panza blanca (Y+PB)	85
34	Cuadrados medios del análisis de varianza de los índices de tolerancia a sequía ISS, TOL, RDI, MP, STI, GMP y HM para las variables número de días a 50 % de floración (FL), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE) y porcentaje de grano yesoso más panza blanca (GY+PB)	87
35	Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI) e índice de la tolerancia a estrés (ITS) de la variable días a 50 % de floración (FL)	89
36	Valores medios del índice de la media aritmética (MP), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable días a 50 % de floración (FL)	90
37	Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de la media aritmética (MP), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable fertilidad de la espiguilla (FE)	92
38	Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL) e índice relativo a la sequía (RDI) de la variable peso de 100 granos.	93

Nº	Contenido	Página
39	Valores medios del índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (ITS), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable peso de 100 granos.	93
40	Valores medios del índice relativo a la sequía (RDI), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (ITS), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable Porcentaje de grano entero (GE)	94
41	Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS) e índice de tolerancia (TOL) de la variable Porcentaje de grano entero (GE)	95
42	Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI) e índice de la tolerancia a estrés (ITS) de la variable porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB)	96
43	Valores medios del índice de la media aritmética (MP), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable Y+PB	96
44	Estadística descriptiva de las variables fisiológicas de 18 genotipos de arroz sometidos durante 7 días a de déficit hídrico	100
45	Cuadrado medio del análisis de varianza de la biomasa total, biomasa viva y biomasa muerta	103
46	Valores promedios de biomasa viva (g) de 18 genotipos de arroz sometido a 7 días a déficit hídrico	103
47	Cuadrado medio del análisis de varianza de la fotosíntesis (A), transpiración (E) y conductancia estomática (Gs)	105
48	Cuadrado medio del análisis de varianza de la eficiencia de uso de agua (EUA) y la eficiencia de uso de agua intrínseca (EUA intrínseca)	108
49	Número de alelos, frecuencia y PIC encontrados para 12 microsatélites en 18 genotipos de arroz	111
50	Microsatélites (SSR) evaluados en 18 genotipos de arroz que presentaron alelos únicos	112

ÍNDICE DE FIGURAS

Nº	Contenido	Página
1	Registro de humedad del suelo mediante la técnica TDR (Time Domain Reflectometry) en el ensayo con estrés durante el período de estrés hídrico	47
2	Número de día a 50 % de floración (FL) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de disponibilidad de agua	67
3	Peso de 100 granos (P100G) en 18 genotipos de arroz establecidos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua	75
4	Porcentaje de grano entero (GE) en 18 genotipos de arroz establecidos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua	80
5	Porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB) en 18 genotipos de arroz establecidos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua	83
6	Respuesta diferencial de los genotipos frente al estrés por sequía	88
7	Registro diario de humedad relativa y temperatura interna del invernadero del Instituto de Agronomía de la Facultad de Agronomía-UCV, correspondiente al período (mayo-agosto 2013) de establecimiento y ejecución del ensayo de fisiología	99
8	Producción de biomasa total, biomasa viva y biomasa muerta de 18 genotipos de arroz bajo condiciones de disponibilidad de agua (Riego y Estrés)	102
9	Valores instantáneos de fotosíntesis (A), transpiración (E) y conductancia estomática (Gs) de 18 genotipos de arroz bajo condiciones de déficit hídrico	104
10	Valores instantáneos de eficiencia de uso de agua (EUA) y eficiencia de uso de agua intrínseca de 18 genotipos de arroz bajo condiciones de déficit hídrico	107
11	Verificación de la calidad y cantidad de ADN obtenido en los 18 genotipos de arroz evaluados, mediante electroforesis en geles de agarosa al 1%	110
12	Dendrograma (UPGMA) obtenido para 18 genotipos de arroz, basado en el índice de similitud DICE	114

EVALUACIÓN DE GERMOPLASMA DE ARROZ PARA LA IDENTIFICACIÓN DE GENOTIPOS TOLERANTES A DÉFICIT HÍDRICO

RESUMEN

La superficie cosechada de arroz en Venezuela ha disminuido por la disponibilidad de agua para riego. Por tal motivo, se planteó evaluar 18 genotipos de arroz para identificar genotipos tolerantes a déficit hídrico que puedan ser utilizados para el desarrollo de variedades. Para ello se realizó la evaluación agronómica, molinera y culinaria de genotipos de arroz en campo bajo condiciones de riego y sequía, se caracterizó germoplasma bajo condiciones controladas de estrés hídrico de acuerdo a características fisiológicas y se evaluó la variabilidad genética entre los genotipos. La evaluación en campo permitió identificar a las variedades Fonaiap 2000, PAYARA FL1 y SAK23 como posibles progenitores para el desarrollo de variedades tolerantes a déficit hídrico por presentar ciclo corto, alta fertilidad de las espiguillas, alto porcentaje de grano entero y bajo porcentaje de yeso más panza blanca en condiciones de déficit hídrico. La evaluación fisiológica evidenció el efecto del déficit sobre los procesos fisiológicos, entre ellos el cierre estomático, afectando diversos procesos fotosintéticos, que traen como consecuencias la reducción del gasto de agua y el incremento de la eficiencia en su uso, así como la disminución de la asimilación de CO₂ y por ende del crecimiento y la acumulación de biomasa. La evaluación molecular mostró que las variedades sembradas en Venezuela poseen una base genética estrecha, además las líneas experimentales de este estudio, en su mayoría no ofrecen la posibilidad de ampliar la base genética del cultivo en el país, por presentar alta similitud con las variedades venezolanas. En este sentido, los programas de mejoramientos del cultivo deben incorporar criterios fisiológicos, moleculares y agronómicos, además de desarrollar poblaciones básicas de amplia base genética.

Palabra Clave: Sequía, Mejoramiento Genético, Rendimiento, Calidad de Grano

ASSESSMENT RICE GERMPLASM FOR IDENTIFICATION OF GENOTYPES TOLERANT TO WATER DEFICIT

ABSTRACT

The harvested area of rice in Venezuela has decreased the availability of water for irrigation. In order to identify genotypes tolerant to water stress that can be used to develop varieties, an evaluation was performed using 18 rice genotypes, under irrigation and drought conditions. Germplasm physiological characterization under controlled water stress conditions and the genetic variability among genotypes were also evaluated. Fonaiap 2000, PAYARA FL1 and SAK23 were identified as potential parents for the development of water stress tolerant varieties, since they presented a short cycle, spikelets of high fertility, high percentage of whole grain and low percentage of both gypsum and white belly, under water deficit conditions. Physiological assessment showed the deficit effect on physiological processes such as stomatal closure, affecting different photosynthetic processes such as the reduction of water consumption that results in an increased efficiency of water use, and a decreased CO₂ uptake which leads to a decreased growth and biomass accumulation. Molecular evaluation showed that the varieties used in Venezuela have a narrow genetic base, besides that, most of the experimental lines used in this study do not offer the possibility of broadening the genetic base of the crop in the country, due to its high similarity with Venezuelan varieties. In this sense, the crop improvement programs should incorporate physiological, molecular and agronomic criteria, and develop basic populations of broad genetic base.

Keyword: Drought, Breeding, Performance, Quality Grain

INTRODUCCIÓN

La demanda de alimentos derivada del incremento continuo de la población mundial pone de manifiesto la necesidad de aumentar la productividad agrícola, con la finalidad de satisfacer los requerimientos nutricionales de los habitantes del planeta. Adicionalmente, los efectos actuales y futuros de fenómenos climáticos, unidos a la incertidumbre generada por la presente crisis económica mundial hacen necesario producir más alimentos de manera sostenible. De esta forma, el aumento de productividad agrícola constituye una de las alternativas o vías para mantener la suplenencia de alimentos sin una desmesurada ampliación de la frontera agrícola.

El arroz representa el alimento básico para más de la mitad de la población en el mundo (Acevedo *et al.*, 2006; Franquet y Borrás, 2006). Este hecho ilustra la importancia de este cultivo, así como la necesidad de acciones orientadas a mantener y mejorar su productividad. El mejoramiento genético ha sido útil para incrementar los rendimientos y por tanto la productividad de rubros de interés estratégico para la alimentación mundial.

En vista del tiempo requerido por los programas de mejoramiento genético para cumplir con su objetivo como es el obtener variedades mejoradas, el fitomejorador desarrolla estrategias a corto, mediano y largo plazo. A corto plazo, se evalúan variedades introducidas de otros países o desarrolladas por los agricultores locales, llamadas variedades locales, en las zonas de producción de interés. Como estrategia a mediano plazo, se obtienen, por cruzamientos simples, poblaciones básicas segregantes a partir de las cuales se inicia un programa de evaluación y selección por varias generaciones hasta llegar, en el caso de arroz, a una variedad homocigota de comportamiento superior. Las estrategias a largo plazo, incluyen la formación de poblaciones básicas complejas de amplia base genética para lo cual se requiere invertir tiempo y muchos recursos, pues se inicia con la evaluación de un gran número de genotipos para la selección de un mayor número de progenitores, esa etapa del proceso se denomina actualmente pre-mejoramiento genético (Pritsch, 2001).

En el caso de Venezuela, el mejoramiento genético del arroz comenzó en 1943, mediante la introducción y evaluación de variedades principalmente de los EEUU y de algunas variedades conservadas por los agricultores, desde la época de la colonia, colectados en diversas zonas del país. Ese primer esfuerzo fue continuado con el desarrollo de poblaciones básicas simples en la década de los años 50, y el avance generacional (Torres *et al.* 2006 y Torrealba *et al.* 2004). Las estrategias a largo plazo se iniciaron en 1998 con el establecimiento de poblaciones complejas, por cruzamientos entre poblaciones de amplia base genética del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, Cali Colombia) con cultivares nacionales en un programa de selección recurrente (Gamboa, 2003).

El objetivo de tales programas de mejoramiento siempre fue el incremento del rendimiento, obteniéndose aproximadamente un 32%, a una tasa de 0,17 g/planta/año. Las mayores diferencias entre los cultivares obtenidos fue su comportamiento en cuanto a la resistencia a enfermedades. También se observó que los cultivares liberados entre 1951 y 1988 fueron susceptibles a la principal enfermedad en Venezuela, como es Piricularia; mientras que los cultivares liberados entre 1993 y 2005 mostraron un mejor comportamiento frente a la enfermedad (Pieters *et al.*, 2011). Estos resultados evidencian el éxito de los distintos criterios de selección.

Los programas de mejoramiento genético del arroz a nivel mundial y en Venezuela se han centrado en tres aspectos fundamentales: aumentar el rendimiento, incrementar la resistencia a las enfermedades más comunes del cultivo y mejorar la calidad molinera y culinaria del grano, para satisfacer tanto los requerimientos de la industria como del consumidor (Pieters *et al.*, 2012; Peng y Khush, 2003). No obstante, los objetivos de los programas de mejoramiento varían según las necesidades actuales y futuras. En vista del tiempo que se requiere para obtener un nuevo cultivar, el fitomejorador debe estar alerta a las posibles limitantes del cultivo de manera de tener una respuesta en el menor tiempo posible. Si para el período desde 1995 hasta ahora, uno de los principales criterios fue la resistencia a enfermedades, en la actualidad existe preocupación ante el calentamiento global por ocasionar períodos prolongados de sequía en zonas productoras de arroz de riego, dificultando el mantenimiento de la lámina de agua. El déficit hídrico es un factor limitante en la producción del cultivo y en la estabilidad de rendimiento (Dey y Upadhyaya, 1996), siendo la fase reproductiva la más afectada por la sequía con una importante

disminución en el rendimiento de grano (Sarvestani *et al.*, 2008). En Venezuela, la situación en los últimos años ha sido crítica, ya que la superficie cosechada de arroz ha disminuido considerablemente, debido a la insuficiente agua para riego. Esto significa que la sequía se ha convertido en un factor de estrés limitante para la producción arrocería nacional (Torrealba *et al.*, 2010).

Es por esta razón que se requiere el uso de estrategias que permitan enfrentar la amenaza de las consecuencias del cambio climático mediante el desarrollo o identificación de cultivares con características que les permita minimizar la pérdida del potencial productivo debido al estrés hídrico. En vista de que la tolerancia al déficit hídrico no ha sido un criterio de selección de los programas de mejoramiento genético nacional, no se conoce el comportamiento de los cultivares actuales y las líneas avanzadas que están en proceso de avance generacional ante el estrés por déficit hídrico. De manera que, como una primera estrategia a corto plazo, es indispensable evaluar tales genotipos ante esas condiciones. Además debe considerarse, que la identificación de genotipos tolerantes a sequía es una tarea difícil debido a que los mecanismos genéticos asociados a la tolerancia son de naturaleza cuantitativa, por lo que su estudio es complejo. De ahí la importancia de seleccionar los métodos de evaluación de germoplasma más efectivos para la identificación de genotipos tolerantes.

En este sentido, este trabajo se planteó la evaluación de cultivares y líneas avanzadas de arroz para la identificación de genotipos tolerantes a déficit hídrico, con potencial para ser utilizados por los programas nacionales de mejoramiento en el desarrollo de nuevas variedades y así poder mantener una producción sostenible de cara a los nuevos desafíos planteados por el cambio climático.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar germoplasma de arroz para la identificación de genotipos tolerantes a déficit hídricos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar variables agronómicas, molinera y culinaria en genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego contrastante.
- Caracterizar fisiológicamente genotipos de arroz con la finalidad de identificar germoplasmas que presenten evidencias de tolerancia a estrés por bajo suministro de agua.
- Establecer relaciones genéticas entre el germoplasma de arroz mediante la caracterización molecular.

ANTECEDENTES

El crecimiento de la población mundial incentiva la duplicación de la demanda de alimentos de hoy para el año 2050, estimándose que el 80% del aumento de la producción mundial de alimentos debería obtenerse del incremento de la productividad agrícola. De igual manera, la disponibilidad de recursos de tierras y aguas disminuye gradualmente, aunada a la pérdida de diversidad genética de los cultivos y la amenaza creciente del cambio climático (GIPB, 2011).

El cambio climático se caracteriza por un aumento sostenido en las temperaturas, una reducción progresiva de las precipitaciones y un aumento en la frecuencia, intensidad y duración de las sequías. Venezuela no escapa a esta problemática debido a los períodos prolongados de sequías que han ocurridos en varias oportunidades. Entre 1997 y 1998, la sequía redujo en un 55% el caudal de aporte a la Central Hidroeléctrica Simón Bolívar, antiguamente Gurí. Durante el período 2001-2003 y 2007 ocurrieron temporadas secas, muy extremas que redujeron las reservas hídricas en los principales embalses, situados en Los Llanos y la región Centro Costera, afectando severamente los sectores agrícolas, hidrológicos e hidroeléctricos. En el año 2010, sobrevino una sequía que obligó al Gobierno Nacional a racionar el consumo eléctrico, en la mayor parte de la nación (Paredes, 2012).

Todos estos acontecimientos, revelan el alto grado de vulnerabilidad del país frente a este fenómeno climático, y en especial la región de Los Llanos, que representa el 25 % de la superficie del país. Estas regiones son altamente vulnerables, no solo a la ocurrencia de sequía, sino que en dicha superficie se encuentran las mayores unidades de producción de cereales del país, que son la materia prima para la producción de una amplia variedad de alimentos de consumo masivo, como harina de maíz, arroz blanco y sus derivados (Paredes, 2012). Bajo este escenario, se debe disminuir la vulnerabilidad de la región, ya que una disminución de la productividad por causa de la sequía, afectaría la disponibilidad de alimentos para la población.

Ante esta problemática, se han realizado diferentes trabajos con la finalidad de estimar las consecuencias del cambio climático en Venezuela. El estudio realizado por Ovalles *et al.* (2007) señala que algunas zonas del país sufrirán cambios en los patrones de las precipitaciones, donde se estiman reducciones de hasta un 25% para los años 2020, 2040 y 2060 con relación al período 1960-1990. Respecto a la temperatura, se estima para todo el territorio nacional incrementos de hasta un 3,5 °C para el año 2060, exceptuando el sector costero al oriente del país y la zona suroeste, donde no se esperan incrementos significativos de la temperatura. Asimismo, en el análisis del uso actual de la tierra y el impacto esperado del cambio climático se logró identificar los estados que serán más afectados, las predicciones de este análisis se detallan a continuación:

Para la zona de Oriente (Anzoátegui, Bolívar, Delta, Monagas y Sucre) se estima una disminución de la precipitación, que conllevará a la desaparición de las zonas húmedas a expensas de las zonas sub-húmeda y gran parte de las zonas sub-húmeda se convertirá en zonas secas, con baja precipitación.

Para la zona Centro – Occidental (Cuenca de Unare, Aragua, Carabobo, Guárico, Miranda, Vargas y Yaracuy) se espera la conversión de grandes extensiones de áreas en zonas más secas, donde existirá déficit hídrico y se acentuarán los problemas de erosión, como consecuencia de la disminución de las precipitaciones y el número de meses húmedos.

Para la zona Occidental (Pantano del Catatumbo, zona del Guayabo, Sur del Lago de Maracaibo, Sub-área Costa Oriental del Lago, Piedemonte de Barinas, Apure y Sur de Táchira) se estima un descenso de la precipitación anual y una reducción del período de lluvia, convirtiendo toda la zona en un área sub-húmeda y una porción del Piedemonte de Barinas pasaría a ser un área más seca.

Basado en estas predicciones, se ha planteado en diversos estudios que una de las formas eficaces de mitigar los efectos del cambio climático, específicamente el aumento de la sequía sería incrementar la producción mediante la utilización variedades mejoradas con tolerancia a estrés hídrico, apoyándose en el uso efectivo de la diversidad genética de las plantas cultivadas (GIPB, 2011).

Generalidades del cultivo de arroz

El arroz (*Oryza sativa* L.) representa el alimento básico para más de la mitad de la población en el mundo, aporta más calorías por hectárea que cualquiera de los otros cereales cultivados, además de ofrecer la posibilidad de llenar rápidamente un déficit de producción agrícola para la alimentación humana, constituyendo junto con el trigo, la carne y el pescado la base de la alimentación humana (Acevedo *et al.*, 2006; Franquet y Borrás, 2006).

El cultivo de arroz se siembra principalmente en cuatro agroecosistemas (Quintero, 2011), el primero denominado arroz de riego que representa el 55 % del área mundial, y se obtiene aproximadamente el 75% de la producción mundial. El segundo agroecosistema es cultivado sin riego y es denominado arroz de secano, ubicándose en localidades con abundantes precipitaciones y con presencia de períodos cortos de restricción hídrica, que reduce la productividad del cultivo. La mayor superficie de este agroecosistema se encuentra en América Latina con el 12% del área mundial.

El tercer agroecosistema, identificado como arroz de tierras bajas lluviosas, está representado por el 25% de la superficie sembrada a nivel mundial y se caracteriza por presentar suelos pesados, que permiten la retención del agua proveniente de las abundantes precipitaciones, ocurridas durante el ciclo de crecimiento del arroz; una característica distintiva de este agroecosistema es la ocurrencia de períodos de deficiencia hídrica o de grandes excesos y de acumulación de agua, que condicionan la seguridad de la cosecha. El cuarto agroecosistema, el de arroz de tierras inundables, es el de menor superficie con 6% del área mundial, siendo las variedades de porte alto la más utilizadas, por su alta capacidad de elongar los entrenudos del tallo a medida que aumenta la altura de la lámina de agua.

En Venezuela, las zonas productoras de arroz se catalogan principalmente como arroz de riego, donde la ocurrencia de períodos prolongados de sequía representa una preocupación actual, por la dificultad para el mantenimiento de la lámina de agua. Por ejemplo, durante el período 2001 - 2003, se observaron períodos largos de sequía que limitaron el riego para la siembra de arroz, debido a la suspensión de actividades en el Sistema de Riego Río Guárico (SRRG), esta situación se mantuvo por dos años agrícolas consecutivos con consecuencias socioeconómicas incalculables (Torrealba *et al.*, 2010).

Este comportamiento probablemente se mantenga en el futuro, ya que simulaciones basadas en modelos de circulación general de la atmósfera para los lapsos 2020, 2040 y 2060, en cuatro localidades agrícolas venezolanas (El Tigre, Estado Anzoátegui; Santa Cruz, Estado Aragua; Turén, Estado Portuguesa y Calabozo, Estado Guárico) sugieren reducción en la precipitación, un aumento en las temperaturas, especialmente la mínima y una reducción de las oscilaciones térmicas diarias (Puche *et al.*; 2007). En este trabajo dichas predicciones climáticas se asociaron con tendencias decrecientes en los rendimientos de arroz, maíz y caraotas, principalmente por reducciones en la tasa fotosintética e incremento de la respiración, como consecuencia del incremento de la temperatura, en especial de la mínima. Estas disminuciones en las precipitaciones según Dey y Upadhyaya (1996) limita el uso de agua para el riego, afectando a los cultivos durante su desarrollo, principalmente por la baja disponibilidad de agua, siendo para el cultivo de arroz, un factor limitante en la producción y en la estabilidad del rendimiento.

Bajo este escenario, el mejoramiento genético de plantas pudiera ser una, de tantas estrategias para minimizar la pérdida del potencial productivo, debido al estrés hídrico, siendo esto, una importante alternativa para el aumento y mantenimiento de la productividad del cultivo.

Mejoramiento genético en el cultivo de arroz

Los programas de mejoramiento genético del arroz a nivel mundial y en Venezuela se ha centrado en tres aspectos fundamentales: aumentar el rendimiento, incrementar la resistencia a las enfermedades más comunes del cultivo y mejorar la calidad molinera y culinaria del grano para satisfacer tanto los requerimientos de la industria como del consumidor (Pieters *et al.*, 2012; Peng y Khush, 2003).

En América Latina, la mayoría de las variedades de arroz cultivadas son líneas homocigotas, las cuales han sido generadas casi en su totalidad mediante cruzamientos entre progenitores con características complementarias. Las variedades obtenidas generalmente son incorporadas como progenitores de nuevos cruzamientos, por lo que muchas poseen progenitores comunes (Cuevas-Pérez *et al.*, 1992).

En Venezuela, el mejoramiento genético del arroz comenzó en 1943, el cual inicialmente consistía en la evaluación de variedades introducidas principalmente de los EEUU y de genotipos colectados en diversas zonas del país, para posteriormente otorgar su nominación como variedades. En la década de los años 50, se incluyó dentro de los programas de mejoramientos la realización de cruces entre progenitores, así como la evaluación de su progenies (Torres *et al.*, 2006; Torrealba *et al.*, 2004). Como resultado de los 50 años de mejoramiento, se incrementó significativamente el rendimiento, en un 32% a una tasa de 0,17 g/planta/año, demostrando un impacto directo del mejoramiento sobre el rendimiento del arroz y éste ha estado mediado principalmente por una mayor tolerancia o resistencia a enfermedades (Pieters *et al.*, 2011).

A pesar de los logros obtenidos en el aumento de la productividad agrícola, la disminución de la base genética en el cultivo de arroz se ha convertido en un problema crítico cuando se relaciona con el rendimiento, convirtiéndose en el fenómeno conocido como “barrera de rendimiento” (Martínez *et al.*, 1998). La reducción de la base genética, radica principalmente por los cruzamientos de tipo élite por élite, es decir, entre líneas emparentadas y el uso repetido de progenitores, esto ha conducido al aumento del parentesco y la endogamia, trayendo como consecuencia la reducción de la base genética. Además, la falta de cruzamientos dentro de la población, debido a la autofecundación en estas especies, restringe la recombinación. De esta forma, ocurre un aumento de la similaridad entre los cultivares utilizados, limitando la diversidad genética e incrementando la vulnerabilidad para estreses bióticos (Acevedo *et al.* 2007).

Estudios previos reportado por Cuevas – Pérez *et al.* (1992) señala que la base genética del arroz, en Latino América es reducida, en este estudio se demostró que el 36% de los genes de las variedades utilizadas, provienen de la variedad IR8 y que al menos 14 ancestrales contribuyen con el 70% de los genes incrementando el parentesco entre las cultivares.

Ante esta alerta, en Venezuela se han venido realizando diferentes estudios de exploración de la diversidad genética del cultivo. Acevedo *et al.* (2007) mediante análisis de pedigrí en 19 variedades de arroz de riego, liberadas en Venezuela durante el período 1978 – 2006, reportó que 5 progenitores están presente en todas las variedades, indicando además que la base genética del arroz en Venezuela, es más estrecha que la base genética del arroz en

América Latina. De igual forma, mediante el uso de marcadores moleculares microsatélites se ha observado una escasa diversidad presente entre variedades venezolanas (Angulo *et al.*, 2006) a la vez que Pérez – Almeida *et al.* (2011), combinando marcadores moleculares y coeficiente de parentesco, indicaron una baja diversidad existente entre los cultivares venezolanos y la posible vulnerabilidad genética del cultivo de arroz. El uso de marcadores moleculares como los AFLP (Polimorfismo en la longitud de fragmentos de restricción amplificados) también ha permitido demostrar el moderado nivel de polimorfismo genético existente entre las variedades venezolanas, líneas élites y arroces rojos, de igual manera esta técnica permitió diferenciar los arroces rojo del resto de los genotipos de arroz (Arnao *et al.*, 2008).

En general, los estudios anteriores sugieren una eminente pérdida de la diversidad genética del cultivo, que se pudiese conllevar a una alta vulnerabilidad y a un estancamiento del rendimiento. Por lo tanto, a pesar de los logros obtenidos por el mejoramiento genético mediante el incremento del rendimiento, en los últimos años, todavía se requiere incrementar aún más la producción, con la finalidad de satisfacer la demanda de alimentos de una población creciente. Para lograr este objetivo, se requiere afrontar grandes desafíos como lo es la pérdida de diversidad genética, la expansión de la frontera agrícola mediante la utilización de suelos marginales, la pérdida de resistencia a plagas de variedades de arroz originalmente resistentes, además de enfrentar las consecuencias del cambio climático.

Una de las estrategias ampliamente utilizada para incrementar el rendimiento, es el mejoramiento poblacional mediante selección recurrente, la misma ha permitido la ampliación del uso de recursos genéticos disponibles en los bancos de germoplasma. Dicha estrategia permite la creación de poblaciones donde se involucran variedades con materiales exóticos, permitiendo de esta manera la posibilidad de reunir una gran gama de progenitores divergentes y así aumentar la base genética del arroz. De esta manera se incrementaría la posibilidad de aumentar el rendimiento y seleccionar líneas que den origen a nuevas variedades (Guimarães y Châtel, 2003).

Para la síntesis de poblaciones de amplia base genética en arroz se recurre al uso de la androesterilidad citoplasmática, la cual facilita la obtención rápida y simple de poblaciones, para ser utilizadas por los programas de mejoramiento poblacional (Châtel y Guimarães,

1997). El uso de este sistema ha facilitado la identificación genotipos de amplia base genética, con alto potencial de rendimiento y/o tolerancia a estreses abióticos (Guimarães y Châtel, 2003).

A pesar de los esfuerzos realizados para ampliar la base genética del cultivo, mediante la utilización de germoplasma exótico, se ha observado que muchas líneas derivadas de poblaciones de amplia base genética presentan caracteres poco deseables promueven su eliminación dentro del programa de mejoramiento a pesar del buen potencial de rendimiento (Torres *et al.*, 2011 ; Ordás y Revilla, 2010).

El poco éxito obtenido en la incorporación del germoplasma exótico para la síntesis de poblaciones, se debe a las importantes diferencias existente entre las frecuencias alélicas y genotípicas, así como en las combinaciones multialélicas existente entre los progenitores (Pritsch, 2001). Ante esta problemática, diversos investigadores han planteado el establecimiento de etapas previas al mejoramiento (pre-mejoramiento), con la finalidad de identificar germoplasma de interés y viabilizar la transferencia de la variabilidad útil del germoplasma exótico en materiales adaptados, y puedan ser utilizados como progenitores dentro de los programas de mejoramiento genético (Ordás y Revilla, 2010; Pritsch, 2001; Nass y Paterniani, 2000).

Pre-mejoramiento

El término de pre-mejoramiento ó diseño de líneas parentales se basa en la incorporación de genes o grupos de genes, asociados a características favorables en los materiales adaptados. Dichos genes generalmente provienen de germoplasma exóticos, tales como plantas silvestres, variedades locales y germoplasma no adaptado, conservados en los bancos de germoplasmas. El material resultante (germoplasma valorizado) es incorporado en los programas de mejoramiento como líneas parentales para el desarrollo de cultivares ó para la creaciones de poblaciones básicas (Pritsch, 2001).

Un programa de pre-mejoramiento se inicia con una fase de identificación del germoplasma útil, mediante ensayos específicos de caracterización y evaluación. Luego, continúa con una segunda fase de transferencia efectiva de la variabilidad útil del germoplasma a una línea adaptada, con la finalidad de evitar perder combinaciones multialélicas de interés por el

mejorador. El éxito de este programa depende de la efectividad en la caracterización y evaluación del germoplasma, el número de genes a transferir, la heredabilidad de la característica, el número de caracteres indeseables presente en el germoplasma y por los métodos de introgresión, selección y evaluación (Pritsch, 2001).

En los ensayos de caracterización y evaluación de germoplasma, se debe contar con un gran número de genotipos con la finalidad de tener mayor posibilidad de encontrar germoplasma de interés, es por ello, necesario acudir a los bancos de germoplasmas y a los diferentes programas de mejoramientos, ya que en los mismos, se encuentra la mayor diversidad genética posible, expresada en un alto número de biotipos representativos de una especie. Dentro de la especie *Oryza sativa* se presume la existencia de unas 250.000 accesiones, de las cuales 90.000 accesiones pueden ser distintas (Torres *et al.*, 2011). Prácticamente, toda la variabilidad genética en arroz está resguardada, principalmente en los bancos de germoplasmas ubicados en Asia, África y América, siendo el Instituto Internacional de Investigaciones del Arroz (IRRI) el que conserva el 80% de las colectas de arroz de todo el mundo (Tavitas y Hernandez, 2004).

La importancia de los bancos de germoplasmas viene dada por la conservación de la variabilidad genética de los cultivos, que pudieran contribuir en la disminución de la vulnerabilidad genética que presentan los cultivos actualmente. Los bancos de germoplasma representan una amplia fuente de resistencia genética a enfermedades nuevas y tolerancia a estreses abióticos, además ayudan a incorporar al sistema productivo nuevas especies no cultivadas. A pesar de todas las ventajas que ofrecen, el germoplasma resguardado en los bancos no ha sido ampliamente utilizado por los mejoradores; según Nass y Paterniani (2000), debido a múltiples factores, tales como:

- (1) Falta de documentación y adecuada descripción de la colecciones.
- (2) Falta de información de interés para los mejoradores.
- (3) Restringida adaptabilidad de las accesiones.
- (4) Falta de evaluación de la colección.
- (5) La identificación de genes potenciales requiere tiempo y grandes inversiones económicas.

Ante esta situación surge el término de pre-mejoramiento con el objetivo de vincular los recursos genéticos resguardados en los bancos de germoplasma con los programas de mejoramiento genético de plantas, mediante actividades de caracterización y evaluación de germoplasma para la identificación de germoplasma útil, así como su valorización.

Déficit Hídrico

El déficit hídrico es uno de los factores limitantes de mayor incidencia en la producción del cultivo de arroz. Su efecto depende de múltiples factores, tales como la época del año, intensidad, duración, la fase de crecimiento del arroz y variedad en que actúan, tipo de suelo, prácticas agrícolas aplicadas, entre otras. Esta gran gama de factores han dificultado la definición de características en las plantas que permitan el mejoramiento genético de los cultivos ante todos los escenarios de sequía (Covarrubias, 2011; Alfonso, 2006).

La comprensión del efecto del déficit hídrico sobre las plantas, las estrategias de sobrevivencia, la base genética de la sobrevivencia y las metodología de caracterización y evaluación de genotipos, son objetivos importantes de la investigación y principales factores motivadores para futuros programas de mejoramiento genético orientados al desarrollo de cultivares tolerantes a déficit hídrico.

1. Efectos del déficit hídrico sobre la planta

El efecto del déficit hídrico durante el desarrollo y crecimiento de la planta de arroz ha sido reportado en numerosos estudios. Durante la fase de plántula se considera que el requerimiento de agua es bajo y su efecto es mínimo, por lo que la planta podría recuperarse, a menos que el déficit sea severo y ocasione su muerte (Wade *et al.*, 2000). Asimismo, durante la fase vegetativa genera la reducción en la altura de la planta (Rajiv *et al.* 2010; Sarvestani *et al.*, 2008), disminución del número de tallos y área de la hoja (Pirdashti *et al.*, 2004; Lafitte *et al.*, 2004; Rahman *et al.*, 2002).

En la fase reproductiva, especialmente durante el llenado del grano, Sarvestani *et al.* (2008) y Pirdashti *et al.* (2004) señalan que el efecto del déficit hídrico sobre la disminución en el rendimiento es mayor que la vegetativa (50 % vs. 21 %, respectivamente). Esto se explica

porque la deficiencia de agua durante o antes del inicio de la formación de la panícula, tiende a reducir el número de panículas fértiles, número potencial de granos y peso de 1000 granos (Sarvestani *et al.*, 2008). En este sentido, la fertilidad de las espiguillas bajo condiciones de estrés hídrico, se ha considerado como un indicador informativo importante para estimar la severidad del estrés, además de ser una variable determinante para el rendimiento (Yue *et al.*, 2006).

Los diferentes efectos observados sobre la morfología de la planta de arroz conllevan a una reducción de rendimiento, con una reducción del 50% cuando el estrés ocurre durante la fase reproductiva y una disminución del 21% en el rendimiento cuando el estrés se presenta durante las fases vegetativa y llenado de grano (Sarvestani *et al.*, 2008; Pirdashti *et al.*, 2004).

2. Estrategias de sobrevivencia

A pesar de los diferentes efectos negativos del estrés en el cultivo de arroz debido a la baja disponibilidad de agua, se ha observado que algunas plantas de arroz han desarrollado mecanismos de respuestas frente al déficit hídrico con la finalidad de mantener una concentración de agua favorable para su funcionamiento. Según Yue *et al.* (2006) y Laffite *et al.* (2004) estos mecanismos de tolerancia a la sequía están dados principalmente por la evasión y la tolerancia.

- La evasión

Es una propiedad genético-fisiológica de la planta para minimizar los efectos de la sequía (Alfonso, 2006); siendo la profundidad de la raíz uno de los caracteres fuertemente relacionado con este mecanismo (Kato *et al.*, 2007, Ali *et al.* 2000; Zheng *et al.* 2000). La evasión también se asocia con el acortamiento del ciclo de vida observado en algunas variedades de arroz (Laffite *et al.* 2004), el enrollamiento de las hojas y el cierre de los estomas (Price *et al.* 2002).

- La tolerancia

Se define como la habilidad del citoplasma de las células para sobrevivir y funcionar normalmente a pesar de un déficit hídrico prolongado, debido a interacciones fisiológicas complejas (Alfonso, 2006). La osmorregulación desarrollada en determinadas variedades de arroz ha sido reportada como mecanismo de tolerancia al déficit hídrico (Babu *et al.*, 2003). Este fenómeno según García (2009) responde a una disminución del potencial hídrico mediante la acumulación activa de solutos compatibles en las células y está regulado por la fitohormona ácido abscísico (ABA). Esta acumulación de solutos mantiene el potencial de turgencia y favorece el funcionamiento de la maquinaria celular ante el déficit hídrico (Babu *et al.*, 1999).

Ciertos caracteres individuales o combinados, que directa o indirectamente están asociados a una mayor supervivencia de las plantas, tienen gran importancia para mejorar el rendimiento o su estabilidad bajo condiciones de déficit hídrico. Por lo tanto, su estudio y selección puede constituir un objetivo de gran importancia para los programas de mejoramiento genético (Kirigwi *et. al*, 2007). Los caracteres de supervivencia asociados al sistema radical como la biomasa, longitud y profundidad son de gran importancia para el ahorro del agua, siendo la profundidad y el grosor del sistema radical de gran ayuda para la extracción de agua a profundidades considerables.

El ciclo de vida también influye en el uso de agua, ya que las plantas de arroz de ciclo corto usan menos agua que las de ciclo largo, siendo la duración del ciclo una característica dependiente del genotipo y el ambiente, determinando la habilidad de un cultivo para completar el ciclo de crecimiento en menor tiempo (Dingkuhn y Asch, 1999). Además, el uso de variedades de ciclo corto ha sido una estrategia efectiva para minimizar las pérdidas de rendimiento por sequía, debido a que una madurez temprana permite evadir el período de estrés hídrico (Kumar y Abbo, 2001), especialmente durante la fase de floración, la cual es una etapa importante de adaptación cuando hay baja disponibilidad de agua y altas temperaturas.

En resumen, los programas de mejoramiento para tolerancia a sequía requiere desarrollar cultivares, que combinen una moderada tolerancia al déficit hídrico, según los caracteres de supervivencia (Atlin y Latiffe, 2003).

3. Base genética de la sobrevivencia

Los mecanismos asociados a la tolerancia a la sequía han sido difíciles de estudiar por ser un fenómeno complejo, que comprende numerosos procesos fisiológicos y bioquímicos, que ocurren en las células y en el organismo, durante las diferentes fases de desarrollo de la planta (Tripathy *et al.*, 2000), aunado a la interacción entre la precipitación, evapotranspiración, irradiación, propiedades físico-química del suelo, nutrientes del suelo y la interacción biológica de las plantas con las plagas y enfermedades (Price *et al.*, 2002).

Los recientes estudios de cartografía génica han proporcionado las herramientas para identificar la base genética de caracteres cuantitativos complejos con naturaleza cuantitativa, como los relacionados con la resistencia a la sequía, entre ellos, el ajuste osmótico (Zhang *et al.* 2001), contenido de agua en la hoja y morfología de la raíz (Yue *et al.*, 2006). A pesar de estos reportes, todavía no está claro cómo se relacionan estos caracteres con la respuesta diferencial de los genotipos y cómo funcionan para reducir los efectos del déficit hídrico sobre el rendimiento de la planta (Yue *et al.*, 2006).

Hasta el momento, se sabe que las plantas de arroz son altamente susceptibles al estrés hídrico durante la fase reproductiva, con una drástica reducción en el rendimiento de grano, por coincidir con los procesos reproductivos irreversibles (Venuprasad *et al.*, 2007). Además, diversos estudios han reportado la naturaleza genética de algunos caracteres asociados con los mecanismos de resistencia a la sequía, por ejemplo, el área de la hoja está dada por genes aditivos y dominantes, mientras que el enrollamiento de la hoja está controlado por un gen simple recesivo y puede ser localizado en el cuarto cromosoma (Yamagata, 1997), el sistema radical está condicionado por una herencia poligénica con altos valores de heredabilidad (Ekanayake *et al.*, 1985).

Para los componentes de rendimiento se ha reportado que el largo de la panícula está condicionado por un par de genes simples dominantes, mientras que el número de granos por panículas está muy relacionado con el largo y densidad de los granos, presentando alta heredabilidad (Sasahara, 1997). La correlación del rendimiento con los caracteres peso de 1000 granos y granos llenos es alta, mientras que panícula por m² es poco consistente; adicionalmente, se ha determinado que, bajo condiciones de sequía, la correlación entre tales componentes es negativa (Alfonso, 2006).

4. Metodologías para la caracterización y evaluación de genotipos bajo condiciones de déficit hídrico

En la década de los 80, la selección de genotipos superiores bajo condiciones de déficit hídrico era limitada, por la poca disponibilidad de información del comportamiento de estos individuos bajo condiciones de estrés (Ríos *et al.*, 2010). Inicialmente, la evaluación de germoplasma se realizaba en función de caracteres secundarios, tales como la arquitectura de la raíz, potencial hídrico de las hojas, potencial hídrico de la panícula y ajuste osmótico (Fukai *et al.*, 1999; Price y Courtois, 1999). Recientes estudios reportan que la variable rendimiento bajo condiciones de sequía presentan valores entre moderada y alta heredabilidad, dando la posibilidad de realizar selección con base a rendimiento (Abarshahr *et al.*, 2011; Bernier *et al.*, 2007; Kumar *et al.*, 2007; Venuprasad *et al.*, 2007). Esta variable es un integrador automático de todos los factores conocidos y desconocidos que contribuyen con la respuesta al estrés hídrico. Diversos trabajos recomiendan la utilización de índices, ya que los mismos permiten detectar que parte de la diferencia en rendimiento se debe a la sequía y así poder identificar genotipos tolerantes a sequía (Saba *et al.*, 2001). Para estimar los diferentes índices de sequía se deben establecer ensayos bajo condiciones contrastante de humedad, con la finalidad de estimar la habilidad de cada germoplasma para superar el estrés por déficit de agua (Torrealba, 2010). Entre los índices de sequía se encuentran:

1. Índice de susceptibilidad a la sequía (ISS): este índice fue propuesto por Fischer y Maurer (1978), donde (Y_s) representa el rendimiento de cada genotipo bajo condiciones de estrés hídrico, (Y_p) es el rendimiento bajo condiciones de irrigación y ($\overline{Y_s}$ y $\overline{Y_p}$) representa los promedios del rendimiento experimental de todos los genotipos creciendo bajo condiciones de estrés y sin estrés, respectivamente. Los valores más bajos de ISS indican mayor tolerancia al estrés por sequía.

$$ISS = \left[1 - \frac{Y_s}{Y_p} \right] / \left[1 - \frac{\overline{Y_s}}{\overline{Y_p}} \right]$$

2. Índice relativo a la sequía (RDI): el índice fue desarrollado por Fishedr y Maurer (1978), el mismo es calculado de acuerdo a la relación del rendimiento de cada genotipo bajo condiciones de estrés (Y_S) y condiciones óptimas de irrigación (Y_P), así como el rendimiento promedio de todos los genotipos bajo condiciones de estrés ($\bar{Y}_S$) y óptimas condiciones ($\bar{Y}_P$). Si el índice arroja valores por encima de 1 indica que el genotipo debería tener mayor tolerancia relativa a la sequía. Caso contrario, ocurre cuando los valores se encuentran por debajo de 1 indicando mayor susceptibilidad relativa bajo condiciones de estrés.

$$RDI = \left[\frac{Y_S}{Y_P} \right] / \left[\frac{\bar{Y}_S}{\bar{Y}_P} \right]$$

3. Índice de tolerancia (TOL): el índice está representado por la diferencia entre el rendimiento de cada cultivar bajo condiciones de óptima irrigación (Y_P) y estrés hídrico (Y_S). Este índice fue propuesto por Rosielle y Hamblin en 1981. Si la diferencia entre (Y_P y Y_S) es amplia, los valores de TOL deberían incrementarse indicando que el cultivar es más sensible a la sequía.

$$TOL = Y_P - Y_S$$

4. Índice de la media aritmética (MP): consiste en el rendimiento promedio de cada genotipo bajo las condiciones óptimo (Y_P) y estrés (Y_S), este índice fue propuesto por Rosielle y Hamblin en 1981.

$$MP = \frac{Y_P + Y_S}{2}$$

5. Índice de tolerancia a estrés (ITS): este índice fue presentado por Fernández (1992). En contraste con el índice de tolerancia (TOL). Donde, (Y_s) es igual al rendimiento bajo condiciones de estrés hídrico, (Y_p) es el rendimiento bajo condiciones de irrigación y (Y_p^2) es el promedio del rendimiento experimental de todos los genotipos creciendo bajo condiciones de irrigación. Valores alto de STI indica que los genotipos tienen alta tolerancia a la sequía.

$$ITS = [Y_p * Y_s] / Y_p^2$$

6. Índice de la media geométrica (GMP): este índice fue introducido por Fernández (1992). Donde, (Y_s) representa el rendimiento de cada genotipo bajo condiciones de estrés hídrico, (Y_p) es el rendimiento bajo condiciones de irrigación y el mismo es calculado mediante la siguiente fórmula

$$GMP = \sqrt{(Y_p)(Y_s)}$$

7. Índice media armónica (HM): calculado mediante la siguiente ecuación, donde (Y_s) representa el rendimiento de cada genotipo bajo condiciones de estrés hídrico y (Y_p) es el rendimiento bajo condiciones de irrigación.

$$HM = 2 \frac{(Y_p)(Y_s)}{Y_p + Y_s}$$

Entre los índices más utilizados se encuentra el índice de susceptibilidad (ISS), el índice de tolerancia al estrés (ITE) y la tolerancia (TOL); siendo el índice de tolerancia al estrés hídrico el más prometedor para seleccionar genotipos de alto valor productivo tolerante a la sequía, debido a su moderada heredabilidad en sentido estricto (Saba *et al.*, 2001).

La efectividad de los índices de sequía es alta cuando los ensayos son establecidos durante la época de sequía, debido a que la efectividad disminuye por la presencia de lluvias erráticas durante la época húmeda (Kumar, 2011). Atlin (2003) resaltó que las altas ganancias obtenidas en la selección, se deben a las grandes diferencias genéticas y a la alta intensidad de selección, planteando que una efectiva selección está dada por la maximización de la heredabilidad en sentido amplio, lo cual se logra con un manejo adecuado del ensayo en campo, un aumento en el número de repeticiones, localidad y años de evaluación.

En general, la evaluación y selección de genotipos con tolerancia a estrés hídrico se ha realizado principalmente en campo y se han obtenido resultados significativos con la aplicación de índices de sequía. No obstante, se han utilizado otros métodos más modernos, que ofrecen la posibilidad de disminuir los costos, reducir el espacio y la mano de obra, requisitos necesarios para las evaluaciones en campo, además estas metodologías proporcionan conocimientos referentes a los procesos genéticos, bioquímicos y fisiológicos que ocurren en plantas sometidas a estrés hídrico.

El uso de marcadores moleculares ofrece la posibilidad de realizar selección temprana. Por esta razón, numerosos estudios se han enfocados en la identificación de marcadores asociados a caracteres de interés, dando como resultado la identificación de marcadores microsatélites con alta asociación a caracteres que proporciona tolerancia a estrés hídrico, como enrollamiento de la hoja, altura de la planta, largo de la panícula y rendimiento (Kanagaraj *et al.*, 2010). De la misma manera, se reportó el primer QTL localizado en el cromosoma 12 del arroz con un fuerte efecto en el rendimiento bajo condiciones severas de estrés (Bernier *et al.*, 2007). Babu *et al.* (2003) encontró asociación positiva entre QTLs de características asociadas a la raíz y rendimiento bajo condiciones de campo con estrés hídrico, señalando que los mismos podrían ser utilizados en ensayos de selección asistida con marcadores para el mejoramiento del arroz de secano.

Otra estrategia utilizada para la identificación de genotipos tolerantes de arroz, es la técnica de cultivo de tejido, donde se logra simular el estrés hídrico mediante la utilización de agentes estresantes como el polietilenglicol (PEG). Esta técnica ha demostrado identificar variación en la respuestas de variedades con una concentración de 5,0 y 7,5 % PEG (García *et al.*, 2004), permitiendo discriminar indirectamente genotipos de arroz con tolerancia a déficit hídrico (Wani *et al.*, 2010).

Respecto a las evaluaciones basadas en caracteres fisiológicos bajo condiciones semicontroladas de disponibilidad de agua, generalmente tienen como objetivo profundizar en el conocimiento de las bases fisiológicas relacionadas con la respuesta a sequía y con el aumento de rendimiento. En este sentido, el estudio de la fotosíntesis, el uso eficiente de agua y la contribución de los fotoasimilados acumulados en órganos son procesos importantes que están directamente relacionados con la productividad y adaptación al déficit hídrico.

Se ha reportado que la tasa fotosintética, la tasa de respiración y la conductancia estomática disminuyen bajo condiciones de déficit hídrico, observándose respuestas diferenciales entre los genotipos de arroz. Asimismo no se han detectado diferencias significativas para la biomasa de tejido verde, mientras que la biomasa a partir de tejido muerto, la cual mostró un aumento significativo bajo condiciones de estrés (García, 2009; Pieters y Nuñez, 2008).

El proceso de la fotosíntesis generalmente gobierna la producción de biomasa por unidad de agua transpirada, referido como el uso eficiente de agua. Aunque hay escasas diferencias entre la tasa fotosintética de las diferentes variedades de arroz comúnmente cultivadas, Peng *et al.* (1998) reportaron que el uso eficiente de agua estuvo alrededor del 25-30% más altos para japónica tropical que para el arroz indica. Esto implica que existe una variación significativa en el germoplasma de arroz para la relación de la fotosíntesis y la transpiración, lo que podría investigarse más a fondo para mejorar la productividad.

Un moderado estrés de agua inhibe varias funciones químicas en el cloroplasto, por ejemplo, reduciendo la actividad de la enzima RUBPcase y la actividad fotoquímica se reduce, asimismo se limita el intercambio gaseoso debido al enrollamiento de la hoja, disminuyendo la conductancia estomática y el cierre estomático. Esto se traduce

principalmente en una reducción de la tasa de asimilación (Hananartti, 2007; Stiller *et al.*, 2003 y Hirrasawa *et al.*, 1999).

Respecto a la tasa de transpiración, diferentes estudios han reportado diferencias en la respuestas de los cultivares de arroz. Donde los cultivares con alta transpiración relativa y conductancia estomática alta bajo condiciones de déficit hídrico fueron calificados como tolerantes, estos resultados fueron asociados con la continua extracción de agua (Cabuslay *et al.*, 1999; Kamoshita *et al.*, 2000). Además, la variación genotípica en la transpiración relativa sugiere que los genotipos tolerantes a la sequía mantienen bastantes estomas abiertos bajo estrés (Cabuslay *et al.*, 1999).

Dada la complejidad y la naturaleza cuantitativa de la tolerancia al estrés hídrico los programas de mejoramiento genético deben contar con una gran gama de métodos prácticos y sencillos que permitan la identificación efectiva de genotipos tolerantes a sequía para que puedan ser utilizados como progenitores dentro de los programas de mejoramiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Germoplasma

Se evaluaron 18 genotipos de arroz, conformados por doce variedades comerciales y seis líneas experimentales (Cuadro 1). Entre los genotipos de arroz, Venezuela 21 ha mostrado evidencia de susceptibilidad, mientras que Fonaiaip 2000 se ha reportado como tolerante al déficit hídrico (Ghneim *et al.*, 2006). Adicionalmente, se escogieron dos líneas experimentales CIRAD-CIAT, las cuales han sido desarrolladas para arroz de secano.

Cuadro 1. Tipo y procedencia de los 18 genotipos de arroz (*Oryza sativa*, L.) evaluados para tolerancia a déficit hídrico

Nº	Genotipo	Tipo	Procedencia *
1	Fonaiaip 2000	Variedad	INIA
2	Venezuela 21	Variedad	INIA
3	Fonaiaip 1	Variedad	INIA
4	D-Sativa	Variedad	DANAC
5	Fedearroz 2000	Variedad	APROSCELLO
6	Cimarrón	Variedad	INIA
7	PAYARA 1 FL	Variedad	APROSCELLO
8	PIONERO	Variedad	ASOPORTUGUESA
9	SD20A	Variedad	DANAC-SEHIVECA
10	SAK23	Variedad	SEHIVECA
11	Línea 1 INIA-FCI	Variedad	INIA
12	Línea 3 INIA-FCI	Variedad	INIA
13	PFD-1\1\1\2>125-M-1-1-1-1	Línea Experimental	DANAC
14	PFD-1\1\1\2>333-M-3-M-1-1	Línea Experimental	DANAC
15	MDL248	Línea Experimental	MIDA
16	FL4577	Línea Experimental	DANAC
17	CIRAD-CIAT 1	Línea Experimental	DANAC
18	CIRAD-CIAT 3	Línea Experimental	DANAC

* INIA=Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas-Venezuela; DANAC= Fundación para la Investigación Agrícola DANAC; APROSCELLO = Asociación de Productores de Semilla Certificada de los Llanos Occidentales; ASOPORTUGUESA= Asociación de Productores Rurales del Estado Aragua; SEHIVECA= Semillas Híbridas de Venezuela; MIDA= Agrosericios MIDA Calabozo.

Ensayos

Para la identificación de genotipos tolerantes a déficit hídrico se utilizaron tres estrategias: la primera estrategia correspondió a la evaluación agronómica, molinera y culinaria de genotipos de arroz sembrados en campo; la segunda estrategia se fundamentó en la caracterización fisiológica bajo condiciones controladas con la finalidad de identificar evidencias de tolerancia a estrés hídrico de acuerdo a características fisiológicas. La última estrategia correspondió a la caracterización de la variabilidad genética mediante marcadores microsatélites para la conformación de grupos de progenitores divergentes con tolerancia a déficit hídrico.

1. Evaluación agronómica, molinera y culinaria

1.1. Ubicación

El ensayo se estableció en la finca de la Familia Fraile, ubicada en la parcela 178 del Sistema de Riego de Río Guárico, Estado Guárico. La siembra se efectuó durante la época seca del año 2011 (28 de Diciembre 2010 – 10 de Mayo 2011) y los genotipos fueron sembrados con semilla seca a chorro corrido a una densidad de 1,2 g/m lineal en 2 hileras simples de 5 m de largo, para un total de 300 plantas por parcela.

1.2. Condiciones Climáticas

Las mediciones meteorológicas como precipitación, temperatura, evaporación y humedad relativa se obtuvieron de la estación Bancos de San Pedro, ubicada en el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícola (INIA), Guárico, Estado Calabozo.

1.3. Riego

Los genotipos de arroz se establecieron en dos ensayos con diferentes condiciones de manejo de agua según metodología propuesta por Kumar (2011) y Torrealba (2010). En el primer ensayo (Riego) se aseguró un adecuado suministro de agua para prevenir la ocurrencia de déficit hídrico, para ello se aplicó una lámina de agua de 10 cm,

manteniéndose así las condiciones de inundación hasta la fase de maduración del grano. En el segundo ensayo (Estrés) se aseguró un adecuado suministro de agua mediante la aplicación de una lámina de agua de 10 cm hasta que más del 50% de las parcelas presentaban 5% de floración; luego, se procedió a retirar la lámina de agua y se aplicó riego solamente cuando las plantas mostraban síntomas de estrés hídrico como el enrollamiento de la hoja. Este riego consistió en la aplicación de una lámina de agua durante 24 horas y transcurrido ese tiempo se procedía a retirar el agua.

Adicionalmente, en el ensayo Estrés se realizó la determinación periódica del contenido de humedad del suelo a partir del décimo día del retiro de la lámina de agua. La determinación del contenido de humedad se realizó mediante la técnica TDR (Time Domain Reflectometry), fijándose 12 puntos dentro del ensayo, distribuidos al azar y las mediciones de humedad del suelo se realizaron con intervalos de 2 a 3 días.

1.4. Diseño Experimental

Los ensayos (Riego y Estrés) se establecieron bajo un diseño de bloques completo al azar con tres repeticiones. La unidad experimental para cada ensayo estuvo conformada por dos hileras de 5 m, con una separación entre hilera de 0,2 m, para un total de 300 plantas/tratamiento.

1.5. Variables a evaluar

Durante el ciclo del cultivo se tomaron datos de variables asociadas al estrés hídrico (Kamoshita *et al.*, 2008), además de otras variables de interés para los programas de mejoramiento genético de arroz (Cuadro 2). La evaluación de las primeras 13 variables se realizaron bajo la denominación y especificaciones del Sistema de Evaluación Estándar (SES) del Instituto Internacional de Investigaciones del Arroz (IRRI, 2002).

Cuadro 2. Listado de variables estudiadas en el ensayo de campo para identificar genotipos tolerantes al déficit hídrico

Nº	Variables Cualitativas	Nº	Variables Cuantitativas
1	Resistencia al acame (RA)	8	Número de tallos/planta (NT) y tallos fértiles/plantas (NTF)
2	Senescencia de la hoja (SH)	9	Altura de planta (AP)
3	Desgrane (D)	10	Longitud de la panícula (LP)
4	Aceptación Fenotípica (AF)	11	Fertilidad de las espiguillas (FE)
5	Sensibilidad a la Sequía (SS)	12	Peso de 100 granos (P100G)
6	Arista (A)	13	Número de días a 50% de floración (FL)
7	Exerción de la panícula (EP)	14	Productividad de la parcela (PP)
		15	Rendimiento (R)
		16	Porcentaje de grano entero (GE)
		17	Porcentaje de grano yesoso más panza blanca (GY+PB)
		18	Contenido de Amilosa (AMI)

1.5.1. Variable Agronómicas

Variables cualitativas: las siguientes variables se evaluaron en función de la observación general de la parcela y el valor está dado por la mayoría de las plantas dentro de las parcelas.

- Resistencia al acame (RA)

La valoración se realizó durante la fase de grano pastoso o grano maduro, luego de verificar que el volcamiento no estuviera influenciado por plantas de parcelas adyacentes. Para ello se estimó el porcentaje de plantas volcadas y la valoración final se realizó mediante la aplicación de la siguiente escala: (1) tallos fuertes cuando la plantas de la parcela no presentan volcamiento; (3) tallos moderadamente fuertes, donde más del 60% de las plantas presentan tendencia al volcamiento; (5) tallos moderadamente débiles, donde la mayoría de las plantas se encuentran moderadamente volcadas; (7) tallos débiles cuando la mayoría de las plantas se encuentran casi caídas y (9) tallos muy débiles cuando todas las plantas están volcadas.

- Senescencia de la hoja (SH)

La evaluación se realizó durante la fase de grano maduro y la valoración final se realizó mediante la aplicación de la siguiente escala: (1) tardía y lenta cuando las hojas presentan un color verde natural, (5) intermedia cuando se observa amarillamiento de las hojas superiores y (9) temprana y rápida cuando se observa todas las hojas amarillas ó muertas

- Desgrane (D)

Se empuñó firmemente la panícula por la parte media y se estimó la proporción de granos desprendidos. La evaluación se realizó en grano maduro y se aplicó la siguiente escala: (1) menos de 1% de granos desprendidos el material se considera muy resistente, (3) entre 1-5% de granos desprendidos se considera resistente, (5) entre 6-25% de granos desprendidos es intermedio, (7) entre 26-50% de granos desprendidos es susceptible y (9) entre 51-100% de granos desprendidos se considera muy susceptible

- Aceptación Fenotípica (AF)

La evaluación del material fue subjetiva y la calificación reflejó las condiciones integrales del material respecto a las características de importancia para el mejorador. Donde, (1) se considera excelente, (3) buena, (5) regular, (7) pobre o mala y (9) inaceptable.

- Sensibilidad a la sequía (SS)

Para la estimación de SS se realizó luego de siete días suspendido el riego. Durante el periodo de estrés por déficit hídrico, se tomaron datos del enrollamiento de la hoja y se anotó el número de días desde el retiro del agua hasta la aparición de los distintos síntomas según la escala siguiente: (0) plantas con las hojas normales, (1) plantas con hojas que comienzan a plegarse, (3) plantas con hojas plegadas en forma de V, (5) plantas con hojas plegadas en forma de U, (7) plantas con hojas plegadas en forma de O y (9) plantas con hojas enrolladas.

- Arista (A)

La valoración se realizó de acuerdo a la siguiente escala: (0) plantas sin aristas, (1) plantas con arista corta y presente en algunos granos, (5) plantas con arista corta y presente en todos los granos, (7) plantas con arista larga y presente en algunos granos y (9) plantas con arista larga y presente en todos los granos.

- Exerci3n de la pan3cula (EP)

A fin de dar una valoraci3n a cada parcela se consider3 la siguiente escala: (1) todas las pan3culas presentan buena exerci3n, el nudo ciliar se encuentra a m3s de 8 cm por encima del cuello de la hoja bandera; (3) las pan3culas presentan exerci3n moderada, el nudo ciliar se encuentra entre 4-7 cm por encima del cuello de la hoja bandera; (5) las pan3culas presentan exerci3n casi definida, el nudo ciliar se encuentra entre 1-3 cm por encima del cuello de la hoja bandera; (7) pan3culas presentan exerci3n parcial, el 50% de las pan3culas presentan entre 3-4 cm por debajo del cuello de la hoja bandera y (9) pan3culas sin exerci3n, el 50% 3 m3s de las pan3culas presentan 4 3 m3s cm por debajo del cuello de la hoja bandera.

Variables Cuantitativas: Las primeras seis variables se evaluaron con base en la observaci3n individual de 10 plantas por parcela y el resto de las variables est3 en funci3n de la observaci3n general de la parcela y el valor est3 dado por la mayor3a de las plantas dentro de las parcelas.

- N3mero de tallos/planta (NT) y n3mero de tallos f3rtils/planta (NTF)

Para la evaluaci3n se cont3 el n3mero de tallos por planta y el n3mero de tallos f3rtils por planta, luego se determin3 el promedio.

- Altura de planta (AP)

La evaluaci3n se realiz3 en el estado de grano maduro y se midi3 en cent3metros desde la superficie del suelo hasta la punta de la pan3cula m3s alta, excluyendo la arista. El dato se redonde3 a un n3mero entero.

- Longitud de Pan3cula (LP)

Se tom3 la pan3cula m3s alta de la planta y se anot3 el dato en cent3metros desde el nudo ciliar hasta el 3pice de la pan3cula, excluyendo la arista.

- Fertilidad de las espiguillas (FE)

Se contó directamente de la panícula el número de granos vanos y el número de granos llenos, luego se estimó la proporción de granos fértiles, a partir de la división de número de granos llenos entre la sumatoria del número de granos llenos y vanos, multiplicado por 100. Dependiendo del valor obtenido se le dio una categoría según la escala siguiente: (1) Más del 80% de granos fértiles se considero que el genotipo son altamente fértiles, (3) entre 61-80% de granos fértiles se considero un material fértil, (7) entre 11-40% de granos fértiles el material se considero estéril y (9) Menos de 11% de fertilidad del grano el material se considero altamente estéril.

- Peso de 100 granos (P100G)

De las diez plantas evaluadas por parcela, en cada panícula se pesaron al azar 100 granos por panículas, enteros y bien desarrollados. Con esas medidas se calculó el valor promedio el peso de 100 granos por parcela.

- Número de días a 50% de floración (FL)

La evaluación se realizó en función de la observación general de la parcela. El valor está dado por el número de días desde el riego de germinación hasta que la parcela presentó el 50% de plantas con espigas.

- Productividad de la parcela (PP)

Durante la cosecha se tomó el peso de la parcela en kilogramos y se recolectó una muestra de 100 g con la finalidad de determinar el porcentaje de humedad, la cual se midió con un determinador de humedad marca DOLE 400. Luego, su valoración se ajustó al 12% de humedad.

- Rendimiento (R)

Con los valores de peso de granos de la parcela al 12% de humedad y considerando el área cosechada se calculó el rendimiento potencial en Kg.ha⁻¹.

Variables cuantitativas asociadas a la calidad molinera y culinaria

- Porcentaje de grano entero (GE) y grano yesoso más panza blanca (Y+PB)

Para evaluar la calidad molinera se siguió la metodología del Laboratorio de Semillas de la Fundación para la Investigación Agrícola DANAC (2014), a continuación se enumeran los pasos:

1. Se tomaron los granos cosechados con humedades comprendidas entre 20 - 24%, los cuales fueron secados para disminuir su humedad a 12%. El secado se realizó de forma lenta y controlada a 35-37°C para evitar daños como fisuramiento y oscurecimiento por sobrecalentamiento.
2. Se tomó una muestra de 200 g de arroz paddy, para la obtención del arroz cargo, removiendo la cascara a través de un descascarador.
3. Posteriormente, se realizó el pulido del grano mediante un pulidor marca McGill modelo N° 2, con una pesa de presión de 1,46 lb situada a 1,5 cm del extremo del brazo de presión. El pulido del grano se efectuó en un tiempo de operación de 80 s mediante dos pases de 40 y 20 s, respectivamente. Finalmente, se anotó el peso de la cantidad de muestra pulida (blanco total).
4. Todo el arroz pulido (blanco total) se hizo transitar a través de una clasificadora marca Grainman, portadoras de las bandejas N° 10 y 12, con lo que se obtuvo el grano entero.
5. De la porción de grano entero obtenido, se pesó una muestra de 25 g, y se depositó en una bolsa de plástico previamente identificada.
6. Con la ayuda de una pinza y utilizando la bandeja de fondo azul, se seleccionaron todos los granos yesosos de la muestra y los granos panza blanca.
7. Finalmente se tomó el peso en gramos de cada muestra y los resultados de cada variable molinera se obtuvieron a partir de las siguientes fórmulas:

Porcentaje de granos enteros (GE): son aquellos granos cuya longitud es igual o mayor a las tres cuartas partes de la longitud del grano normal. El porcentaje grano entero se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\% GE = \frac{\text{Peso del blanco total}(g)}{\text{Peso inicial del arroz paddy}(g)} * \text{Peso de grano entero } (g) * 100$$

Porcentaje de granos yesosos: es la proporción del grano entero y pulido (generalmente la mitad o más) con una apariencia como el yeso o la tiza. El porcentaje de granos yesosos se determina de acuerdo a la siguiente formula

$$\% GY = \frac{\text{Peso de granos yesosos } (g) * 100}{\text{Peso inicial de la muestra}}$$

Porcentaje de granos panza blanca: es el grano de arroz entero de apariencia cristalina que presenta en su parte ventral interna una mancha blanca almidonada, la cual es inherente a la variedad. El porcentaje de granos yesosos está basado en la siguiente fórmula

$$\% GPB = \frac{\text{Peso de granos panza blanca } (g) * 100}{\text{Peso inicial de la muestra}}$$

- Contenido de amilosa (AMI)

Para la determinación del contenido de amilosa se tomó una muestra a partir de la masa de grano entero resultante del proceso de molinería. Inicialmente, se realizó la preparación de la curva patrón de acuerdo a los siguientes pasos:

1. Se pesó por duplicado sobre papel parafinado 40 mg de amilosa pura, luego se transfirió la harina a balones de 100 ml y se agregó 1ml de alcohol etílico.
2. Se agitaron los balones para disolver la harina y simultáneamente se añadió la misma cantidad de alcohol en un balón de 100ml que se identificó como blanco,

Esto se realizó para todos los tratamientos de las muestras con la finalidad calibrar el espectrofotómetro.

3. Se adicionó 9 ml de la solución de hidróxido de sodio 1 N y se agitaron nuevamente los balones.
4. Los balones se colocaron en baño de maría a una temperatura entre 95–100 °C por 9 min, para gelatinizar el almidón, transcurrido el tiempo se dejó reposar durante 30 min.
5. Posterior al tiempo de reposo se completó el volumen de los balones con agua destilada hasta completar 100 ml, luego se taparon y agitaron los balones.
6. Se tomaron alícuotas de 1, 2, 3, 4 y 5 ml y se transfirieron a balones de 100 ml, identificados de acuerdo a la concentración, obteniéndose las cinco diluciones de la solución patrón y cinco diluciones del blanco.
7. Luego, se adicionó ácido acético en proporciones de 0,2 ; 0,4 ; 0,6 ; 0,8 y 1 ml, adicionalmente se agregó 0,4 ; 0,8 ; 1,2 ; 1,6 y 2,0 ml de yodo con respecto a cada dilución. Se completo el volumen de los balones con agua destilada, se taparon y se agitaron, dejándolos reposar por 30 min. Luego se realizaron las lecturas en un lugar protegido de la luz y se realizó el ajuste del espectrofotómetro a 620nm.
8. Se leyó la absorbancia de la luz de cada una de las diluciones y se registraron los valores de contenido de amilosa. Para elaborar la curva patrón, se graficó en las coordenadas del eje Y las concentraciones de amilosa (mg/ml); mientras que en el eje X se colocó los valores de absorbancia. A partir de la gráfica se obtuvo el modelo de regresión, cuya pendiente fue el factor utilizado para calcular el contenido de amilosa de las muestras. La curva patrón se simplificó con el siguiente modelo de regresión simple con intercepto en el origen $Y = mx$, Donde: Y representa la absorbancia (nm), x corresponde a la concentración de amilosa (mg/ml) y m es la pendiente de la recta.
9. Para Determinar el contenido de amilosa aparente de las muestras, se registró el valor de absorbancia de cada muestra. Luego, los resultados fueron estimados mediante la siguiente fórmula $\% \text{ de amilosa} = \frac{Abs}{Y} * 20 * FC$. Donde, Abs

representa la absorbancia de la solución, Y es la pendiente obtenida de la ecuación de la curva patrón, 20 se refiere al factor de dilución y FC corresponde al factor de corrección de afinidad al yodo para formar el complejo azul (Test Blue).

10. La amilosa se reportó como porcentaje y la clasificación se realizó de acuerdo a la siguiente escala propuesta por el CIAT (1989), donde: alto contenido de amilosa (Mayor a 27%), contenido intermedio de amilosa (22 - 27%) y bajo contenido de amilosa (8 – 22%).

1.6. Análisis Estadísticos

Variables Cualitativas

Se realizó un análisis descriptivo que incluye frecuencia por categoría para cada variable. Para la caracterización de los genotipos de arroz se tomó la moda de cada variable. Con la finalidad de detectar diferencias significativas entre los genotipos se realizó la prueba de Friedman para el análisis de varianza no paramétrico, debido a que la misma es considerada como una prueba F aplicada a los ordenamientos de las observaciones de cada bloque (INFOSTAT, 2008).

Variables Cuantitativas

Mediante la herramienta estadística INFOSTAT (2008), se realizó un primer análisis descriptivo conformado por los valores de mínimo, máximo, media, desviación estándar, asimetría y Curtosis, con la finalidad de visualizar las tendencias generales para cada variable y ensayo. Seguidamente, después de verificar los supuestos del análisis de la varianza (ANOVA), se realizó el ANOVA para cada ensayo y variable, bajo el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij} \quad \begin{cases} i = 1, 2, 3, \dots, t \text{ (Genotipos)} \\ j = 1, 2, 3, \dots, r \text{ (Bloques)} \end{cases}$$

Donde, Y_{ij} = observación j-ésima del i-ésimo genotipo, μ = Media general, τ_i = Efecto del i-ésimo genotipo, β_j = Efecto del j-ésimo bloque j, ε_{ij} = error experimental de la j-ésima observación en el i-ésimo genotipo, Donde $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Hipótesis

$$H_0: \sigma_\tau^2 = 0$$

$$H_0: \sigma_\beta^2 = 0$$

$$H_0: \sigma_\varepsilon^2 = 0$$

$$H_a: \sigma_\tau^2 \neq 0$$

$$H_a: \sigma_\beta^2 \neq 0$$

$$H_a: \sigma_\varepsilon^2 \neq 0$$

El análisis de la varianza realizado para cada ensayo permitió evaluar la significación estadística de las fuentes de variación genotipos y bloques, cuyos cuadrados medios esperados se presentan en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Fuente de variación, grados de libertad y esperanza de los cuadrados medios del análisis de varianza realizado por ensayo (Riego y Estrés)

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Esperanza de los Cuadrados Medios
Genotipos	t-1	$\sigma_\varepsilon^2 + \sum_{i=1}^t \frac{\tau_i^2}{t-1}$
Bloques	r-1	$\sigma_\varepsilon^2 + t\sigma_\beta^2$
Error	(t-1) (r-1)	σ_ε^2
Total	tr - 1	

Para determinar el efecto del riego (Riego vs Estrés) sobre los genotipos se siguió la metodología propuesta por Gómez y Gómez (1984) basado en el análisis de datos de serie de experimentos. Para ello, se verificó previamente el cumplimiento de la homogeneidad de las varianzas a partir de la relación entre el máximo y el mínimo cuadrado medio de los residuales, la cual debería ser igual o menor a 4 para asumir homogeneidad de la varianza. Verificada esta asunción, se procedió a realizar el análisis de varianza combinado bajo el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_{j/k} + \rho_k + (\tau\rho)_{ik} + \varepsilon_{ijk} \quad \begin{cases} i = 1, 2, 3, \dots, t & (\text{genotipos}) \\ j = 1, 2, 3, \dots, r & (\text{bloques}) \\ k = 1, 2, 3, \dots, k & (\text{Riego}) \end{cases}$$

Donde, Y_{ijk} = observación del i-ésimo genotipo en el j-ésimo bloque del k-ésimo riego, μ = Media general, τ_i = Efecto del i-ésimo tratamiento, $\beta_{j/k}$ = Efecto del j-ésimo bloque en el k-ésimo riego, ρ_k = efecto del k-ésimo riego, $(\tau\rho)_{ik}$ = efecto de la interacción del i-ésimo genotipo y el k-ésimo riego y ε_{ijk} = error experimental de la k-ésima observación en el j-ésimo bloque del i-ésimo genotipo, donde $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Hipótesis

Ho: $\tau_1 = 0$	Ho: $\rho_1 = 0$	Ho: $(\tau\rho)_{ij} = 0$	Ho: $\sigma_\beta^2 = 0$	Ho: $\sigma_\varepsilon^2 = 0$
Ha: $\tau_1 \neq 0$	Ha: $\rho_1 \neq 0$	Ha: $(\tau\rho)_{ij} \neq 0$	Ha: $\sigma_\beta^2 \neq 0$	Ha: $\sigma_\varepsilon^2 \neq 0$

El análisis de la varianza combinado permitió evaluar la significación estadística de las fuentes de variación (riego, genotipos y su interacción), cuyos cuadrados medios esperados se presentan en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Fuentes de variación, grados de libertad y esperanza de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Esperanza de los Cuadrados Medios
Riego	k-1	$\sigma_{\varepsilon}^2 + \sum_{k=1}^k \frac{\rho_k^2}{k-1}$
Repetición dentro de riego	k (r-1)	$\sigma_{\varepsilon}^2 + t\sigma_{\beta}^2$
Genotipos	t-1	$\sigma_{\varepsilon}^2 + \sum_{i=1}^t \frac{\tau_i^2}{t-1}$
Genotipo * Riego	(t-1)(k-1)	
Error	r(t-1) (k-1)	σ_{ε}^2
Total	tr - 1	

En las variables donde se observó el efecto del riego y la presencia de interacción genotipo por riego se efectuó el cálculo de diferentes índices para la identificación de genotipos tolerantes (Cuadro 5). Para cada índice se realizó la prueba de normalidad y el análisis de varianza. Para la variable con diferencias significativas entre genotipos se aplicó la prueba de medias múltiples de Duncan, para así identificar los genotipos de mejor comportamiento en campo.

La interpretación de los índices está en función del efecto negativo producto del déficit hídrico, por ejemplo, las variables asociadas a la productividad tienden a disminuir con la sequía, mientras que la variable % de yeso más panza blanca aumenta su valor, siendo esto un carácter indeseable producto del déficit hídrico. Bajo este escenario la interpretación de los resultados para cada variable se realizó en función de la dirección del cambio, a pesar de utilizar la misma fórmula para su cálculo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Fórmulas para calcular e interpretar el índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice relativo a la sequía (RDI), índice de tolerancia (TOL), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (ITS), índice de la media geométrica (GMP) y índice de la media armónica (HM) para la identificación de genotipos tolerantes a déficit hídrico.

Fórmula	Interpretación para variables que disminuye su valor por sequía	Interpretación para variables que aumenta su valor por sequía
$ISS = \left[1 - \frac{Y_S}{Y_P} \right] / \left[1 - \frac{\bar{Y}_S}{\bar{Y}_P} \right]$	Valores bajos indican mayor tolerancia	Valores bajos indican mayor tolerancia
$RDI = \left[\frac{Y_S}{Y_P} \right] / \left[\frac{\bar{Y}_S}{\bar{Y}_P} \right]$	Mayor a 1 indica tolerancia, Menor a 1 indica susceptibilidad	Menor a 1 indica tolerancia, Mayor a 1 indica susceptibilidad
$TOL = Y_P - Y_S$	Valores bajos indican mayor tolerancia	Valores bajos indican mayor tolerancia
$MP = \frac{Y_P + Y_S}{2}$	Valores altos indican mayor tolerancia	Valores bajos indican mayor tolerancia
$ITS = [Y_P * Y_S] / Y_P^2$	Valores altos indican mayor tolerancia	Valores bajos indican mayor tolerancia
$GMP = \sqrt{(Y_P)(Y_S)}$	Valores altos indican mayor tolerancia	Valores bajos indican mayor tolerancia
$MH = 2 \frac{(Y_P)(Y_S)}{Y_P + Y_S}$	Valores altos indican mayor tolerancia	Valores bajos indican mayor tolerancia

Donde, Y_S = valor obtenido bajo condiciones de estrés hídrico, Y_P = valor obtenido bajo condiciones de irrigación, $\bar{Y}_S$ y $\bar{Y}_P$ = Promedio de los valores experimentales de todos los genotipos creciendo bajo condiciones de estrés y sin estrés, respectivamente, Y_P^2 = Promedio de los valores experimentales de todos los genotipos creciendo bajo condiciones de irrigación.

2. Caracterización fisiológica

2.1. Ubicación

El ensayo se estableció en el invernadero del Instituto de Agronomía de la Facultad de Agronomía, UCV, ubicado en Maracay, Estado Aragua. Para la siembra se utilizaron bolsas de polietileno negro con capacidad de 3 kg, las cuales fueron llenadas con tierra estéril y posteriormente en cada bolsa fueron sembradas 5 plantas por parcela, a los 21 días se eliminaron 4 plantas, quedando finalmente una planta por parcela.

2.2. Riego

Se aplicó una lámina de agua de 15 cm. A los 60 días después de la siembra (dds) se procedió a retirar la lámina de agua (rla) y se consideró como día 0-rla.

2.3. Diseño Experimental

El ensayo se estableció bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, la unidad experimental correspondió a una bolsa con una planta por bolsa. En este ensayo se adicionó la variedad IR64 como testigo susceptible a las condiciones de estrés hídrico (Pieters y Souki, 2005). Para las evaluaciones fisiológicas se tomaron datos sobre la hoja bandera de la planta, completamente extendida. Estas evaluaciones se realizaron a partir del día 0 durante 21 días a intervalos de 7 días.

2.4. Variables a evaluar

Durante el ciclo de estrés se tomaron datos de variables fisiológicas asociadas a tolerancia a estrés hídrico (Pieters y Nuñez, 2008; Pieters y Souki, 2005) tal como se enumera a continuación:

- El análisis de fluorescencia de la clorofila “a” se realizó mediante el método de pulso de luz saturante, usando un fluorímetro portátil conectado a una computadora portátil. Las medidas se realizaron entre las 10:30 am y 1:00 pm durante el ciclo de estrés.

- La medición de intercambio de gases en plantas de arroz se efectuó mediante un analizador infrarrojo de gases, las mediciones se realizaron entre las 09:00 am y 11:00 am, para tal fin se registraron la tasa neta de fotosíntesis saturada de luz (P_{sat}) medida a una concentración específica de CO₂, temperatura de la hoja, humedad relativa, y PPFD de $376.0 \pm 0.3 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $25.3 \pm 0.19 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 70% y $2000 \pm 5.3 \mu\text{mol m}^2 \text{ s}^{-1}$, respectivamente.
- Para la determinación de biomasa se procedió a cosechar las plantas al final del ciclo de estrés hídrico. Se separaron los órganos (tallos, hoja y panículas) de cada planta, luego en cada órgano se hizo la separación de tejido verde y tejido muerto. Posteriormente, se registró el peso de las muestras sometidas a un secado a 60 °C durante 48 h, transcurrido el tiempo se tomó el peso.

Con tales mediciones se calculó tasa de fotosíntesis a luz saturada, la tasa de transpiración, la conductancia estomática, la relación de concentración de CO₂ intercelular/ambiente y biomasa.

2.5. Análisis Estadístico

Para cada variable fisiológica, mediante la herramienta estadística INFOSTAT (2008), se realizó un primer análisis descriptivo conformado por los valores de mínimo, máximo, media, varianza, asimetría y Curtosis, que permitiera evidenciar las tendencias generales para cada variable. Adicionalmente, se graficó el comportamiento de los genotipos de arroz durante el período de estrés. Después de verificar los supuestos del análisis de la varianza, se realizó tal análisis para cada variable, bajo el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij} \quad \begin{cases} i = 1, 2, 3, \dots, t \text{ (Genotipos)} \\ j = 1, 2, 3, \dots, r \text{ (Bloques)} \end{cases}$$

Donde, Y_{ij} = observación j-ésima del i-ésimo genotipo, μ = Media general, τ_i = Efecto del i-ésimo genotipo, β_j = Efecto del j-ésimo bloque j, ε_{ij} = error experimental de la j-ésima observación en el i-ésimo genotipo, Donde $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Hipótesis

$$H_0: \tau_1 = 0$$

$$H_0: \sigma_\beta^2 = 0$$

$$H_0: \sigma_\varepsilon^2 = 0$$

$$H_a: \tau_1 \neq 0$$

$$H_a: \sigma_\beta^2 \neq 0$$

$$H_a: \sigma_\varepsilon^2 \neq 0$$

El análisis de la varianza realizado en el ensayo permitió evaluar la significación estadística de las fuentes de variación genotipos y bloques, cuyos cuadrados medios esperados se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Fuente de variación, grados de libertad y esperanza de los cuadrados medios de un análisis de varianza para las variables fisiológicas

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Esperanza de los Cuadrados Medios
Genotipos	t-1	$\sigma_\varepsilon^2 + \sum_{i=1}^t \frac{\tau_i^2}{t-1}$
Bloque	r-1	$\sigma_\varepsilon^2 + t\sigma_\beta^2$
Error	(t-1) (r-1)	σ_ε^2
Total	tr - 1	

En las variables que mostraron diferencias significativas entre genotipos se realizó la prueba de medias múltiples de Duncan, con el propósito de identificar genotipos con mejor comportamiento, para ello se utilizó el programa estadístico INFOSTAT (2008). De la misma manera se graficaron las respuesta de los genotipos durante el avance del estrés hídrico

3. Evaluación Molecular de Diversidad Genética

3.1. Ubicación

El ensayo se ejecutó en el Laboratorio de Genética Molecular del Centro de Investigaciones en Biotecnología Agrícola (CIBA) de la Facultad de Agronomía, UCV, Maracay, estado Aragua.

3.2. Material Vegetal

Se tomaron muestras de tejidos de hojas jóvenes en plántulas de 15 -30 días de edad de los 18 genotipos de arroz.

3.3. Microsatélites (SSR)

Se evaluaron 14 marcadores microsatélites (SSR) distribuidos a lo largo de los doce cromosomas del genoma del arroz. La ubicación de los SSR en el genoma, secuencia de cada cebador (Directo e Indirecto: base de dato de la Universidad de Cornell, 2001: GRAMENE) se presenta en el Cuadro 7.

Cuadro 7. Listado de SSR utilizados para el estudio de diversidad genética de 18 genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.)

Nº	SSR	Cr.	Directo (Sentido)	Indirecto	Motivo Reetido	pb
1	RM9	1	GGTGCCATTGTCGTCCTC	ACGGCCCTCATCACCTTC	(GA)15GT(GA)2	136
2	RM174	2	TCGAAGCCATCCACCAACGAAG	TCCGTACGCCGACGAGGTCGAG	(AGG)7(GA)10	208
3	RM110	2	TCGAAGCCATCCACCAACGAAG	TCCGTACGCCGACGAGGTCGAG	(GA)15	156
4	RM55	3	CCGTCGCCGTAGTAGAGAAG	TCCCGTTATTTTAAGGCG	(GA)17	226
5	RM131	4	TCCTCCCTCCCTTCGCCCCACTG	CGATGTTCCGCATGGCTGCTCC	(CT)9	215
6	RM13	5	TCCAACATGGCAAGAGAGAG	GGTGGCATTGATTCCAG	(GA)6-(GA)16	141
7	RM111	6	CACAACCTTTGAGCACCGGGTC	ACGCCTGCAGCTTGATCACCGG	(GA)9	124
8	RM346	7	CGAGAGAGCCCATAACTACG	ACAAGACGACGAGGAGGGAC	(CTT)18	175
9	RM25	8	GGAAAGAATGATCTTTTCATGG	CTACCATCAAAACCAATGTTT	(GA)18	146
10	RM215	9	CAAAATGGAGCAGCAAGAGC	TGAGCACCTCCTTCTCTGTAG	(CT)16	148
11	RM222	10	CTTAAATGGGCCACATGCG	CAAAGCTTCCGGCCAAAAG	(CT)18	213
12	RM224	11	ATCGATCGATCTTCACGAGG	TGCTATAAAAGGCATTTCGGG	(AAG)8(AG)13	157
13	RM247	12	TAGTGCCGATCGATGTAACG	CATATGGTTTGTACAAAGCG	(CT)16	131
14	RM39	12	ATCAAGGTACCTAGACCACCAC	TCCTGGTGCAGCTATGTCTG	(GT)10	134

3.4. Metodología

- Extracción de ADN

La extracción del ADN, se realizó siguiendo el protocolo de extracción de Pérez-Almeida *et al.* (2011). Para ello, se maceraron 0,5 g de material vegetal ml con nitrógeno líquido, en un tubo de 20 ml. Al tejido macerado se adicionaron 5 ml de tampón de extracción CTAB 2% (100 Mm Tris-HCl pH 8,0; 1,4 M NaCl, 20 Mm EDTA, 1% polietilenglicol y 0,5% de sulfito de sodio) precalentado a 74 °C y se agitó con la ayuda de un vórtex. Inmediatamente se incubó en baño de maría a 74 °C durante 30 min, se dejó enfriar a temperatura ambiente por 5 min y se le agregó bajo campana 5 ml de cloroformo: isoamílico (24:1), agitándose suavemente el tubo por inversión (50 veces). Luego, se centrifugó a 8.500 rpm durante 25 min. El sobrenadante se transfirió a otro tubo con 900 µl de isopropanol, y 90 µl de acetato de sodio 3M, posteriormente se agitó suavemente hasta observar la formación del pellet, luego los tubos fueron colocados a -20 °C durante 60 min. Luego se procedió a centrifugar a 8.500 rpm por 25 min. Transcurrido el tiempo se descartó el sobrenadante y el pellet fue lavado dos veces con etanol al 70%. Finalmente, se resuspendió el precipitado con 1 ml de buffer TE (10 mM de Tris-HCl, 1 mM de EDTA pH 8,4) a 4 °C, para su almacenamiento a -20 °C.

- Cuantificación del ADN

Para verificar la cantidad y calidad del ADN se prepararon geles de agarosa al 0,8% en TBE 0,5X (250 mM de Tris-HCl, 30 mM de ácido bórico y 42 mM de EDTA) en presencia de bromuro de etidio ($0,5 \mu\text{g}.\text{mL}^{-1}$). Los primeros pozos se cargaron con fragmentos de ADN de concentración conocida (25, 50 y 100 ng) bacteriófago lambda y el resto de los pozos se cargaron con 2 µl de ADN y 3 µl de buffer de carga (0,25% de azul bromofenol y 30% de glicerol en agua). La electroforesis se corrió en buffer TBE 0,5X por media hora a un voltaje constante de 80 voltios. Realizada la electroforesis, el gel se observó en un trasluminador UV para estimar la cantidad de ADN por muestra mediante la comparación visual con las concentraciones conocidas del ADN del bacteriófago lambda. Posteriormente, se procedió a realizar las diluciones del ADN para ajustar las concentraciones a 5 ng/ul, necesarias para el PCR.

- Amplificación del ADN vía Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

Las condiciones de amplificación por PCR utilizada fueron descritas por Arnao (2003), con algunas modificaciones del Laboratorio de Genética Molecular (LGM) de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. En el cuadro 8 se muestran los reactivos y las cantidades para la preparación del coctel de PCR y se detallan los ciclos y las temperaturas para la amplificación de los microsatélites. La amplificación fue confirmada en un gel de agarosa al 3%. Para ello, se añadió a cada producto amplificado 6 µl de buffer de carga (95 % de formamida, 20 mM de EDTA, 0,05% de azul de bromofenol y 0,05% de Xilencianol). Se cargo en cada pozo del gel 6 µl de la reacción y se dejó correr el gel por 40 minutos a 80 voltios.

Cuadro 8. Cóctel y condiciones de Amplificación de SSR-PCR en arroz

Cóctel de Amplificación SSR-PCR		Condiciones de Amplificación		
Reactivo	Concentración Final	Paso	Temperatura	Tiempo
ADN	1,33 ng/µL	1	95 °C	4 min
MgCl ₂	3,33 mM	2	94 °C	15 s
Buffer Comercial	1X	3	55 °C	15 s
SSR (F y R)	0,2 µM	4	72 °C	15 s
dNTP's	0,33 µM	5	(Repetir paso 2)	34 veces
Taq Comercial	0,033 U/µL	6	72 °C	5 min
Volumen Final	15 µL	7	10 °C	30 min
		8	FIN	

- Visualización de los productos de amplificación

La visualización de los microsatélites amplificados se realizó mediante la técnica de electroforesis en geles desnaturalizantes de poliacrilamida al 6%. La corrida electroforética se realizó en cámara de electroforesis usando buffer TBE 0,5 X; previo a la carga de las muestras, se realizó una pre-corrida del gel a 80 W durante 15 – 30 min. Luego, se colocó 4 µl de muestras por carril y en el primer carril se colocó un marcador de peso molecular conocido (25 pb). Finalmente, se corrió el gel a 40 W durante 3 h.

- Tinción con nitrato de plata

La tinción de los productos de amplificación con nitrato de plata se realizó siguiendo el procedimiento estandarizado en el Laboratorio de Genética Molecular (LGM) por Arnao (2003). A continuación se muestra las diferentes etapas de la tinción.

Cuadro 9. Duración y reactivos de cada etapa involucrada en la tinción con plata

Duración	Etapas	Reactivos para la solución
2 min	Fijación	200 ml de ácido acético y 2000 ml de agua destilada
3 veces, c/u 2 min	Lavado	Agua destilada
30 min	Tinción	2 g de nitrato de plata, 3 ml de formaldehído al 37% y 2000 ml de agua destilada
10 s	Lavado	Agua destilada
Hasta la aparición de las bandas	Reveladora	30 g de carbonato de sodio, 1 ml de formaldehído al 37%, 200 µl de tiosulfato de sodio y 2000 ml de agua destilada
2-3 min	Parada	200 ml de ácido acético y 2000 ml de agua destilada
2 veces, c/u 2 min	Lavado	Agua destilada

- Genotipado

Finalmente, se observaron las bandas correspondientes a cada microsatélite bajo un transiluminador de luz visible. A cada genotipo y microsatélite se le asignaron genotipo de dos letras identificando la presencia de las bandas observadas. Con tal registro se preparó la matriz de datos para el subsiguiente análisis molecular.

3.5. Análisis Molecular

Diversidad Genética

Como una forma de evaluar la diversidad genética (alelos y genotipos) presente en los 18 genotipos de arroz se estableció el número de alelos por locus SSR y las frecuencias alélicas y genotípicas por locus y promedio. Se calculó el Contenido de Información Polimórfica (PIC) basado en el número de alelos detectados por un marcador en un locus dado, considerando la frecuencia relativa de cada alelo en el total de individuos evaluados. Donde, P_{ij} es la frecuencia del j-ésimo patrón del i-ésimo marcador, sumada sobre el número de patrones.

$$PIC_i = 1 - \sum_{j=1} P_{ij}^2$$

Similitud genética

A fin de establecer las relaciones genéticas entre los materiales incluidos en el estudio, a partir de la matriz de genotipado se desarrolló una matriz de presencia/ausencia de bandas. Con tal matriz generada se calculó la distancia genética de DICE, a través de la fórmula Sd, donde, “a” corresponde al número de bandas comunes entre dos genotipos; y, “b” y “c”, representan el número de bandas presentes en un genotipo y ausentes en el otro (Díaz, 2005)

$$Sd = \frac{2a}{2a+b+c}$$

Finalmente, a partir de la matriz generada por el índice de distancia seleccionado, se obtuvo un dendrograma UPGMA (ligamiento promedio no ponderado), mediante el programa PAST versión 1.34 (Hammer *et al.*, 2005). La consistencia del dendrograma obtenido se comprobó mediante una prueba de “bootstrap” al 95% de confiabilidad.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Evaluación agronómica, molinera y culinaria

Los datos climatológicos obtenidos durante la época seca del año (Enero – Julio del 2012) a partir de la Estación Bancos de San Pedro, ubicada en el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícola (INIA), Guárico, Estado Calabozo se muestran en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Registro de variables climatológicas correspondiente al período enero 2012 – Julio 2012 en la localidad Calabozo, Estado Guárico.

Mes	Lluvia Total (mm)	Evaporación Total (mm)	Temperaturas Máxima	Temperaturas Mínima	Temperaturas Media	Humedad Relativa
Enero	1,8	62,9	33,4	26,6	30,0	61,0
Febrero	0,6	70,7	34,3	26,8	30,6	61,1
Marzo	43,4	234,9	34,4	27,5	31,0	59,4
Abril	282,4	163,0	32,9	27,1	30,0	70,2
Mayo	272,6	128,4	31,6	27,4	29,5	75,5
Junio	244,7	135,9	32,0	26,8	29,4	73,9
Julio	352,1	132,9	31,2	26,3	28,8	83,3

Fuente: INIA (2012). Estación Agroecológica “Banco de San Pedro”. Calabozo, Estado Guárico.

Las condiciones climáticas durante el período enero – julio 2012, mostraron los siguientes rangos de variación: temperatura 28,8 - 31,0°C, temperatura máxima 31,2 - 34,4°C, temperatura mínima 26,3 - 27,5°C y humedad relativa 61,0 - 83,3%. La precipitación acumulada durante este período fue de 1197,6 mm, de las cuales 597,0 mm (50% del total) correspondieron al período de estrés hídrico aplicado en el ensayo Estrés (marzo- mayo 2012).

Durante la fase vegetativa (los primeros 60 días, Enero – Febrero 2012) las temperaturas oscilaron entre 26,6 y 34,3°C, un rango óptimo para la germinación, emergencia de la plántula, enraizamiento y la formación de la lámina foliar. No obstante, las temperaturas por encima de 33°C ocurridas durante este período, pudieron haber afectado la fase de macollamiento ya que las mismas tienden a reducir el número de tallos por planta, considerando que el rango optimo temperaturas para el macollamiento oscila entre 20 y 25°C (Chaudhary, Nanda y Train, 2003).

Durante la etapa reproductiva (marzo – abril 2012) las temperaturas oscilaron entre 27,7 y 34,4°C, brindando condiciones óptimas para la iniciación, diferenciación y excersión de la panícula. No obstante, las temperaturas por encima de 30°C son un factor limitante para el llenado de grano. Durante este período la precipitación acumulada fue de 397,9 mm donde la nubosidad producto de las lluvias pudieron haber afectado la formación de las espiguillas, traduciéndose en una reducción en el número de espiguilla por panícula así como el número de granos llenos (Chaudhary, Nanda y Train, 2003), además de haber afectado la humedad del suelo en el ensayo de estrés hídrico (Figura 1).

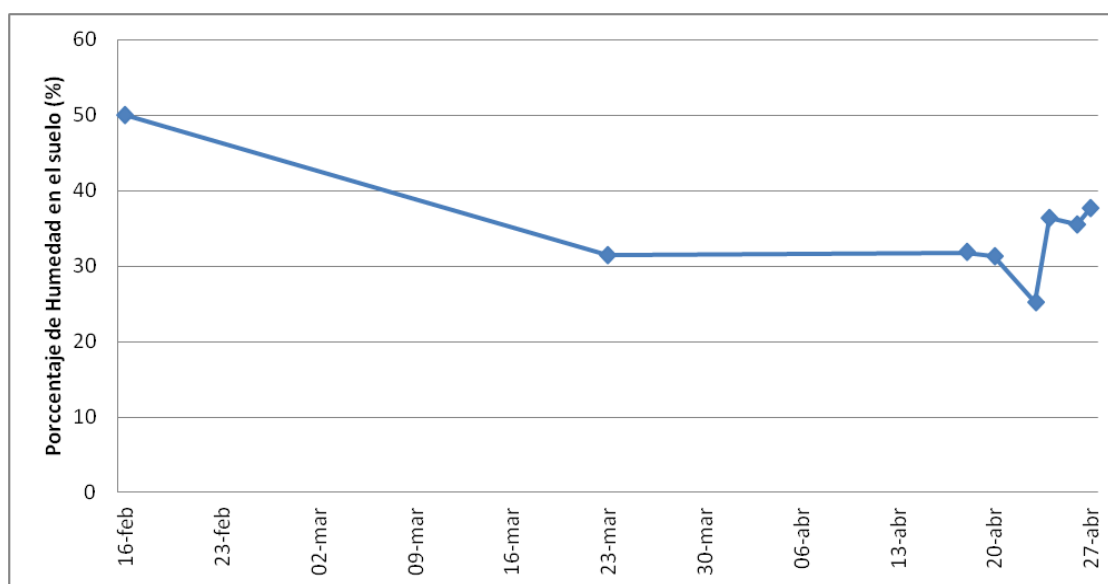


Figura 1. Registro de Humedad del Suelo mediante la técnica TDR (Time Domain Reflectometry) en el ensayo con estrés durante el período de estrés hídrico.

En el ensayo Estrés se planificó riego suplementario durante el período de estrés, pero dicho riego no fue necesario debido a las precipitaciones ocurridas durante dicho período (marzo – mayo 2012). El monitoreo de la humedad del suelo se realizó a partir de los 60 días, cuando la lámina de agua fue retirada. Los registros de la humedad del suelo se muestran en la siguiente figura 1, donde se puede observar el descenso lento de la humedad del suelo desde 50 hasta 25 % de humedad en el suelo, producto de las precipitaciones.

1.1. Variables Cualitativas

Los datos de las variables cualitativas se agruparon en 6 categorías (0, 1, 3, 5, 7 y 9), de las cuales las primeras dos categorías representan un germoplasma cuyo fenotipo es satisfactorio para ser utilizado como progenitor y como variedad comercial, la categoría “5” hace referencia a un germoplasma cuya expresión varietal no es tan buena pero aceptable bajo ciertas condiciones, por ejemplo la presencia de un carácter de interés. La categoría “7” y “9” representan a materiales con pobre comportamiento, cuya expresión fenotípica es desfavorable tanto para mejoramiento genético como para uso comercial.

En los cuadros 11 y 12 se puede observar para cada variable las frecuencias relativas por categoría, además de los valores máximo, mínimo y la moda. En términos generales las variables mostraron entre 2 y 4 categorías, ubicándose en la mayoría de los casos en las categorías donde los materiales muestran entre un buen a regular comportamiento, sólo en algunas excepciones, como el acame, los materiales se ubicaron en las categorías donde los genotipos presentaron un pobre comportamiento.

En el cuadro 11 se presenta el comportamiento de las variables arista, excursión y acame. En la variable arista la mayoría de los genotipos de arroz no presentaron aristas, mientras que cuatro genotipos se ubicaron en la categoría “1” por presentar una pequeña arista en algunos granos y dos genotipos en la categoría “5” por presentar una pequeña arista en la mayoría de los granos. La ausencia de arista en la mayoría de los genotipos se atribuye a que representan variedades venezolanas, donde la presencia, distribución y tamaño de la arista está ausente (Montoya et al., 2007).

Para la variable excursión de la panícula los genotipos en su mayoría se ubicaron dentro de la categoría “3”, caracterizadas por genotipos que presentan panículas con moderada

exercción mientras que el resto de los genotipos se ubicaron en la categoría “1” donde las plantas mostraron buena exercción y en la categoría “5” donde las plantas mostraron panículas con excersión casi definida.

En la variable resistencia al acame se observó mayor variabilidad de respuesta de los genotipos. En condiciones de riego la mayoría de los genotipos se agruparon dentro de la categoría 5 por tener plantas con tallos moderadamente débiles ó en la categoría “7” por presentar plantas con tallos débiles. Caso contrario se observó bajo condiciones de estrés, en el cual la mayoría de los genotipos se ubicaron en la categoría “3” con plantas de tallos moderadamente fuertes ó en la categoría “5” con plantas de tallos moderadamente débiles.

Cuadro 11. Frecuencia Relativa, Mínimo, Máximo y Moda para las variables cualitativas arista (A), exercción de la panícula (EP) y resistencia al acame (RA).

Categoría	Frecuencia Relativa					
	A		EP		RA	
	Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
0	12	12	-	-	-	-
1	4	4	2	4	-	-
3	-	-	14	11	3	8
5	2	2	2	3	7	7
7	-	-	-	-	5	3
9	-	-	-	-	3	-
Mínimo	0	0	1	1	3	3
Máximo	5	5	5	5	9	7
Moda	0	0	3	3	5	3

Los resultados obtenidos en las variables desgrane y senescencia de la hoja se observan en el Cuadro 12. En el caso de la variable desgrane, la mayoría de los materiales se encontraron en la categoría “3” indicando plantas resistente al desgrane con un rango de 1 a 5 % granos desprendidos; mientras que el resto de los materiales se ubicaron en la categoría “1” por presentar alta resistencia al desgrane ó en la categoría “5” por mostrar resistencia intermedia al desgrane.

Cuadro 12. Frecuencia Relativa, Mínimo, Máximo y Moda para las variables cualitativas Desgrane (D), Senescencia de la hoja (SH) y Aceptación Fenotípica (AF).

Categoría	Frecuencia Relativa					
	D		SH		AF	
	Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
0	-	-	-	-	1	-
1	-	2	1	1	-	1
3	14	10	-	-	1	4
5	4	6	17	15	5	9
7	-	-	-	-	11	4
9	-	-	-	2	-	-
Mínimo	3	1	1	1	0	1
Máximo	5	5	5	9	7	7
Moda	3	3	5	5	7	5

Para la variable senescencia, se observó que la mayoría de los genotipos estuvieron caracterizados por presentar senescencia intermedia, debido a la presencia de plantas con amarillamiento en las hojas superiores (categoría 5). Para ambas condiciones de riego, en un solo caso se observó senescencia tardía o lenta (categoría 1), por presentar hojas de color verde natural y en dos casos bajo condiciones de estrés se presentó senescencia temprana o rápida (categoría 9) por presentar plantas con todas las hojas amarillas o muertas. La aceptación fenotípica de los genotipos fue variables, encontrándose materiales de excelente hasta materiales con pobre comportamiento agronómico. En el ensayo Riego, la mayoría de los genotipos presentaron un comportamiento pobre y en el ensayo Estrés presentaron en la mayoría de los casos un regular comportamiento. El comportamiento observado para esta variables se pudiera atribuir a la debilidad de los tallos observado bajo las condiciones de riego.

Respecto a la variable presencia de arista, se detectaron diferencias significativas entre los genotipos (Cuadro 13), observándose en la mayoría de las variedades la ausencia de las arista, a excepción de las variedades Cimarrón, SD20A y Fedearroz 2000, de las cuales las dos primeras presentaron aristas cortas en algunos granos, y la última mostró presencia de aristas cortas en todos los granos. Asimismo, las líneas experimentales Línea 3 (INIA) y

MDL248 mostraron comportamiento similar a las variedades Cimarrón y SD20A, mientras que la línea experimental PFD-1\1\1\2>125 se comportó igual a la variedad Fedearroz 2000, el resto de las líneas experimentales no mostraron arista.

La presencia de arista en la variedad Cimarrón no coincide con lo reportado por Montoya *et al.* (2007), donde señaló la ausencia de la arista en dicho genotipo. La arista por ser un carácter de importancia para la adopción de las variedades por parte de los productores, ha sido utilizada como criterio de evaluación y selección de germoplasma, siendo los genotipos sin arista los más aceptados. La presencia o ausencia de arista, está condicionada por tres genes (An1, An2 y An3), donde los genotipos totalmente recesivo no presentan arista, mientras que la interacción génica entre los alelos de dichos genes, determinan los diferentes grado de longitud y presencia de arista, teniendo en cuenta que la influencia de los factores climáticos regula la amplitud del fenómeno, tanto en longitud como en intensidad (Franquet y Borrás, 2006).

Cuadro 13. Valores de la moda de 18 genotipos de arroz de cada ensayo para la variable arista (A) y exserción de la panícula (EP)

Genotipos	A		EP	
Fonaiap 2000	0	ABC	3	ABC
Venezuela 21	0	ABCDEF	3	DEFG
Fonaiap 1	0	ABCDEFGHIJK	3	ABCDE
D-Sativa	0	ABCDEFGHI	3	DEFGHIJKL
Federroz 2000	5	N	3	DEFGHIJK
Cimarrón	1	ABCDEFGHIJKLM	3	DEFGHIJKLMN
PAYARA 1 FL	0	ABCDE	1	AB
PIONERO	0	AB	3	DEFGHIJ
SD20A	1	MN	3	DEFGH
SAK23	0	ABCDEFGHIJ	3	DEFGHI
Línea 1 (INIA)	0	ABCDEFGHIJKL	3	DEFGHIJKLMNO
Línea 3 (INIA)	1	MN	5	Q
PFD-1\1\1\2>125	5	N	3	ABCD
PFD-1\1\1\2>333	0	ABCD	3	DEF
MDL248	1	MN	5	Q
FL4577	0	A	3	DEFGHIJKLMNOP
CIRAD-CIAT 1	0	ABCDEF	3	DEFGHIJKLM
CIRAD-CIAT 3	0	ABCDEFGH	1	A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,050$)

En la variable excursión de la panícula no se evidenció el efecto del riego, pero si se observó diferencias significativas entre los genotipos de arroz (Cuadro 13), observándose en todas las variedades plantas con moderada excursión de panículas, excepto la variedad Payara que mostró plantas con buena excursión. Asimismo, las líneas experimentales mostraron comportamiento similar a las variedades, a excepción de la línea 3 (INIA) y MDL248 que presentaron panículas con excursión casi definida.

Estos resultados no coincidieron con los reportados en las variedades Cimarrón, Fonaiap 1 y Fonaiap 2000, las cuales fueron clasificadas como genotipos con panículas bien emergidas (Montoya *et al.*, 2007). Pero si coincide con el trabajo de Rodríguez (2001) donde señala que la variedad Cimarrón, presenta panícula con moderada excursión.

El comportamiento estable de la variable excursión de la panícula bajo las dos condiciones de riego fue similar al reportado por Torrealba (2010). Una manera de dar explicación a estos resultados, es que el estrés por déficit hídrico impuesto en el ensayo Estrés se realizó a partir de los 60 días, lo que no afectó la etapa de excursión de la panícula, esto basado en lo señalado por O'Toole y Namuco (1983), en el que reporta la reducción de la excursión de la panícula, cuando el déficit hídrico ocurre durante el período de elongación del pedúnculo, es decir, elongación del entrenudo superior del tallo, que queda debajo de la panícula. Asimismo, otros investigadores han señalado que la elongación rápida del pedúnculo sucede cuando la panícula alcanza su máximo tamaño, ocurriendo aproximadamente a los 60 dds, con una duración de 5 a 7 días. Donde una sequía durante este período inhibe reversiblemente la elongación del pedúnculo, es decir, bajo déficit hídrico la elongación es bloqueada y la misma es activada con rehidratación, por lo que su crecimiento continua, pero el pedúnculo no alcanza su máximo tamaño (Then *et al.*, 2011; Ji *et al.*, 2005).

En las variables resistencia al acame y senescencia se detectaron genotipos que mostraron comportamientos diferenciales para las dos condiciones de riego (Cuadro 14). En la variable acame, la mayoría de los genotipos presentaron comportamiento desfavorable bajo la condición de riego y favorable bajo condiciones de estrés. Por ejemplo, en el ensayo bajo riego la línea experimental PFD-1\1\1\2>125 y las variedades Venezuela 21 y SD20A, presentaron tallos muy débiles con plantas volcadas, mientras que en la condición de estrés,

los mismos genotipos modificaron su comportamiento hacia tallos moderadamente fuerte con más de 60% de las plantas con tendencia al volcamiento. Situación contraria ocurrió con la línea experimental FL4577, la cual mantuvo tallos moderadamente fuertes bajos las dos condiciones de manejo de riego.

Un estudio realizado por Zhao *et al.* (2010) señaló que el acame bajo condiciones de estrés (0,5 % plantas acamadas) es ligeramente menor que el observado bajo condiciones de riego (8,9 % plantas acamadas). Sin embargo, el pobre comportamiento observado en las variedades Fonaiap 2000, Fonaiap 1, Venezuela 21, D-Sativa y Cimarrón bajo condiciones de riego no coinciden con los resultados de Montoya *et al.* (2007), donde se catalogan a dichas variedades como genotipos resistente al acame. La falta de coincidencia en los resultados puede ser debido a que el sistema de siembra utilizado en este estudio fue a chorro corrido, por lo cual la producción de macollos pudiera estar limitada; mientras que la siembra por trasplante utilizado por Montoya *et al.* (2007), favorecería el macollamiento.

Cuadro 14. Valores de la moda de 18 genotipos de arroz de cada ensayo para la variable resistencia al acame (RA) y senescencia de la hoja (SH)

Genotipos	RA		SH	
	Riego	Estrés	Riego	Estrés
Fonaiap 2000	5 ABCDEFG	5 HIJK	5 C	5 BCDEFGH
Venezuela 21	9 IJKLM	3 ABCDEFGH	5 C	5 BCD
Fonaiap 1	7 ABCDEFGH	7 K	5 C	9 H
D-Sativa	5 DEFGHIJKLM	5 ABCD	5 C	5 DEFGH
Federroz 2000	7 ABCDE	3 ABCDEFGHI	5 C	5 BCDEFGH
Cimarrón	3 AB	3 ABCDEF	5 BC	5 ABC
PAYARA 1 FL	5 ABCDEF	5 JK	5 C	5 BCDEFGH
PIONERO	3 ABC	3 ABCDE	5 C	5 BCDEFG
SD20A	9 M	3 BCDEFGHIJ	5 C	5 DEFGH
SAK23	5 BCDEFGHIJ	5 ABCDEFG	5 C	5 BCDEF
Línea 1 (INIA)	7 FGHIJKLM	7 K	5 C	9 H
Línea 3 (INIA)	5 ABCD	7 IJK	5 C	5 BCDE
PFD-1\1\12>125	9 DEFGHIJK	3 ABC	5 C	5 BCDEFGH
PFD-1\1\12>333	7 DEFGHIJKLM	3 AB	5 C	5 BCDEFGH
MDL248	7 FGHIJKLM	5 HIJK	5 C	5 DEFGH
FL4577	3 A	3 A	5 C	5 AB
CIRAD-CIAT 1	5 BCDEFGHI	5 JK	1 A	1 A
CIRAD-CIAT 3	5 DEFGHIJKL	5 JK	5 B	5 BCDEFGH

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Respecto a la senescencia de la hoja, la mayoría de los genotipos presentaron una senescencia intermedia (Categoría 5) por mostrar plantas con amarillamiento en las hojas superiores, no modificando su comportamiento bajo las dos condiciones de manejo de agua. Exceptuando, la variedad Fonaiap 1 y la línea experimental Línea 1 (INIA) que modificaron su comportamiento, desde una material con senescencia intermedia “5” hacia un material con senescencia temprana y rápida “9”, por presentar plantas con amarillamiento o muerte en todas las hojas.

La senescencia temprana observada en la variedad Fonaiap 1 y en la Línea 1 (INIA), refleja susceptibilidad frente al déficit hídrico. Comportamiento contrario, se observó en línea experimental CIRAD-CIAT 1, la cual presentó una senescencia tardía y lenta por mantener hojas verdes en la etapa de grano maduro, bajo las dos condiciones de manejo de agua.

Antes de discutir los resultados de la variable senescencia en hoja, es importante resaltar que la senescencia está catalogada principalmente como la etapa final del desarrollo de la planta, la cual es programada internamente mediante señales externas. Sin embargo, algunos factores de estrés como sequía, temperatura, insectos, enfermedades y otros, promueven o acelera la senescencia, trayendo como consecuencia una senescencia prematura o no programada que afecta el rendimiento y la calidad del grano (Jiang *et al.*, 2004). En este sentido, la senescencia tardía observada en algunos genotipos bajo condiciones de estrés ha sido previamente reportada, por ejemplo, Rosenow *et al.* (1983) señaló la contribución de la variedad de sorgo B35 en la estabilidad de rendimiento, por ser resistente al déficit hídrico, capaz de mantener hojas verde después de la floración bajo condiciones de sequía.

Respecto a la aceptación fenotípica (Cuadro 15), se detectó que la mayoría de las variedades bajo riego muestran comportamiento entre regular y pobre, esto pudiera estar relacionado con el volcamiento de las plantas. No obstante, la línea experimental FL4577 y CIRAD-CIAT 1 presentaron excelente comportamiento. Siendo la línea experimental FL4577 un excelente progenitor por presentar resistencia al volcamiento, mientras que la línea CIRAD-CIAT 1 es excelente candidato por presentar senescencia tardía de las plantas bajo las dos condiciones riego, siendo estos criterios volcamiento de planta y senescencia de la hoja determinante en la excelente expresión fenotípica observada en los materiales.

Cuadro 15. Valores de la moda de 18 genotipos de arroz de cada ensayo para la variable aceptación fenotípica (AF)

Genotipos	AF	
	Riego	Estrés
Fonaiap 2000	5 ABCDE	5 BCDEF
Venezuela 21	7 E	7 CDEFGHIJ
Fonaiap 1	7 BCDE	7 CDEFGHIJ
D-Sativa	7 E	7 CDEFGHIJ
Federroz 2000	7 BCDE	3 ABC
Cimarrón	5 BCDE	5 BCDEFGHI
PAYARA 1 FL	5 ABCD	5 BCDEFGHIJ
PIONERO	5 ABC	3 AB
SD20A	7 CDE	5 FGHIJ
SAK23	5 CDE	3 ABCD
Linea 1 (INIA)	7 CDE	7 J
Linea 3 (INIA)	7 BCDE	5 BCDEFG
PFD-1\1\1\2>125	7 BCDE	5 BCDEFGH
PFD-1\1\1\2>333	7 E	5 CDEFGHIJ
MDL248	7 E	5 FGHIJ
FL4577	3 AB	3 ABCDE
CIRAD-CIAT 1	1 A	1 A
CIRAD-CIAT 3	7 BCDE	5 CDEFGHIJ

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Respecto a la variable sensibilidad a la sequía no se logró obtener valores, debido a la ocurrencia de lluvia durante el período de estrés, esto disminuyó la intensidad del estrés por déficit hídrico por lo que el enrollamiento de la hoja no ocurrió, siendo esto el criterio para realizar la valoración de sensibilidad a la sequía.

1.2. Variables Cuantitativas

1.2.1. Estadística Descriptiva

Los valores promedios y otros estadísticos descriptivos de las variables morfológicas, de rendimiento y sus componentes, así como la calidad de grano en genotipos de arroz, bajo dos condiciones de manejo de agua se muestran en el Cuadro 16. El valor promedio de todas las variables bajo condiciones de riego fue superior al obtenido bajo condiciones de estrés, exceptuando las variables floración, porcentaje de grano yesoso más panza blanco y

contenido de amilosa, las cuales bajo condiciones de estrés mostraron valores promedio superior al ensayo bajo condiciones de riego. Las variables rendimiento y porcentaje de grano yesoso más panza blanca presentaron la mayor dispersión de los datos según su desviación estándar. Mientras que las variables productividad de la parcela y peso de 100 granos presentaron las desviaciones más baja.

Los valores de simetría en la mayoría de las variables están cercanos a cero, por tanto la distribución de los datos alrededor de la media es asimétrica. Para las variables altura de planta, peso de 100 granos y porcentaje de yeso más panza blanca, los valores para ambas condiciones de manejo de riego fueron positivos, indicando que los genotipos en su mayoría se agruparon por debajo de la media.

Los valores de simetría obtenidos en las variables número de días a 50% de floración, rendimiento, productividad de la parcela, longitud de la panícula, fertilidad de la espiguilla, peso de 100 granos, porcentaje de grano entero y contenido de amilosa fueron negativos para las condiciones de riego y estrés, demostrando que la agrupación de los genotipos fue por encima de la media.

En las variables número total tallos/planta y tallos fértiles/planta, el valor de simetría fue negativo para el ensayo con riego y positivo para el ensayo bajo estrés. Estos valores indican que los genotipos en su mayoría mostraron valores superiores o inferiores a la media bajo condiciones de riego y estrés, respectivamente.

Los valores de curtosis para las variables número de días a 50% de floración, rendimiento, productividad de la parcela, fertilidad de las espiguillas y porcentaje de grano yesoso más panza blanca arrojaron valores positivo asociados con una distribución leptocúrtica, en el cual sugiere una mayor concentración de los datos en torno a la media. Mientras que las variables longitud de la panícula y porcentaje de grano entero mostraron valores negativos, indicando que la concentración de los datos alrededor de la media fue menor.

Cuadro 16. Estadística descriptiva para las variables número total de tallos/planta (NT), número total de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP), número de días a 50% de floración (FL), Rendimiento (R), productividad de la parcela (PP), largo de la panícula (LP), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), grano entero (GE), grano yesoso más panza blanca (GY+PB) y amilosa (AMI).

Variables		Ensayo	Media	D.E.	Mín	Máx	Asimetría	Curtosis	Normalidad
Morfológicas	NT	Riego	9,89	2,27	5,40	14,50	-0,15	-0,78	0,96
		Estrés	8,52	2,27	4,50	15,30	0,76	0,17	0,98
	NTF	Riego	9,86	2,28	5,40	14,50	-0,14	-0,79	0,96
		Estrés	8,48	2,28	4,50	15,30	0,77	0,15	0,98
	AP	Riego	92,78	7,00	76,60	110,90	0,44	0,16	0,97
		Estrés	89,31	5,36	78,70	101,20	0,16	-0,68	0,98
	FL	Riego	86,72	7,27	64,00	96,00	-1,18	1,19	0,81
		Estrés	88,54	8,15	62,00	102,00	-1,33	1,94	0,98
Rendimiento y sus componentes	R	Riego	2710	660	915	3972	-1,15	1,62	0,96
		Estrés	2390	569	1087	3594	-0,53	0,22	0,97
	PP	Riego	0,81	0,20	0,28	1,19	-1,15	1,62	0,96
		Estrés	0,72	0,17	0,33	1,08	-0,53	0,22	0,97
	LP	Riego	22,68	1,61	19,03	26,20	-0,02	-0,38	0,98
		Estrés	22,63	1,28	19,55	24,96	-0,28	-0,35	0,98
	FE	Riego	88,7	5,16	74,92	94,81	-1,32	0,59	0,96
		Estrés	85,03	6,53	66,36	96,52	-0,88	0,41	0,94
	P100G	Riego	2,79	0,23	2,36	3,41	0,45	-0,29	0,97
		Estrés	2,62	0,39	1,93	4,72	2,99	14,2	0,76
Calidad del Grano	GE	Riego	51,86	7,34	30,78	62,45	-0,58	-0,12	0,98
		Estrés	48,52	8,01	26,36	61,55	-0,42	-0,61	0,98
	GY+PB	Riego	19,65	21,35	0,91	90,51	1,92	2,78	0,97
		Estrés	28,73	24,07	2,05	97,51	1,28	0,75	0,97
	AMI	Riego	17,45	2,27	12,09	21,77	-0,5	-0,61	0,98
		Estrés	18,72	2,54	13,05	23,36	-0,47	-0,56	0,94

Para el resto de las variables, se observaron diferentes valores de Curtosis, contrastantes para las dos condiciones de riego. Por ejemplo, en la variable altura de planta se observó una mayor concentración de los datos bajo condiciones de riego, mientras que el resto de las variables mostraron una mayor concentración de datos bajo condiciones de estrés. Por otro lado, el valor de Curtosis para la variable peso de 100 granos, fue superior a 3 indicando problemas en la concentración de los datos.

Finalmente, la mayoría de las variables presentaron distribución normal de los datos, exceptuando las variables número de días a 50% de floración y peso de 100 granos, las cuales se transformaron mediante el rango percentil para generar una distribución normal.

1.2.2. Análisis de Varianza

En los Cuadros 17 y 18 se muestran los resultados del análisis de la varianza para las variables morfológica, variables de rendimiento y sus componentes y las variables de calidad de grano de los ensayos (Riego y Estrés) con sus respectivos coeficientes de variación (CV). En las variables número total de tallos/planta y tallos fértiles/planta no se observaron diferencias significativas entre los genotipos de arroz (Cuadro 17).

El resto de las variables presentaron diferencias altamente significativas entre los genotipos de arroz ($P \geq 0,01$) bajo las dos condiciones de riego, mientras que solo se observaron las diferencias significativas ($P \geq 0,05$) en el ensayo estrés para las variables peso de 100 granos y contenido de amilosa. Los coeficientes de variación oscilaron entre 2,25 y 32,08 %, siendo estos valores un indicativo del acertado control de todas las posibles fuentes de variación.

1.2.3. Análisis de varianza combinado

En el cuadro 19 se puede observar que el valor obtenido entre las divisiones de los cuadrados medios fue igual o inferior a 4 para todas las variables, por lo tanto las varianzas se consideraron homogéneas, lo que posibilitó el análisis combinado.

Cuadro 17. Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables número de tallos/planta (NT), número de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP), número de días a 50% de floración (FL), rendimiento (R) y productividad de la parcela (PP) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego

Fuente de Variación	Gl	NT		NTF		AP	
		Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
Bloque	2	57,86 **	10,04 ns	56,15 **	9,72 ns	143,29 **	45,14 *
Genotipo	17	2,57 ns	5,14 ns	2,73 ns	5,44 ns	114,61 **	64,23 **
Error	34	3,38	4,85	3,45	4,84	10,59	10,08
Total	53						
CV		18,58	25,85	18,84	25,84	3,51	3,56

Fuente de Variación	Gl	FL		R		PP	
		Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
Bloque	2	33,17 ns	21,91 *	630269,8 *	522363,46 *	0,06 *	0,05 *
Genotipo	17	126,44 **	196,75 **	1106945,86 **	766131,06 **	0,1 **	0,07 **
Error	34	17,21	3,97	88590,5	91647,7	0,01	0,01
Total	53						
CV (%)		4,78	2,25	10,98	12,67	10,97	12,66

* y ** : significativo para $\alpha=0,05$ y $0,01$, respectivamente

Cuadro 18. Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables longitud de la panícula (LP), fertilidad de la espiguilla (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE), porcentaje de granos yesoso más panza blanca (Y + PB) y contenido de amilosa (AMI) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego

Fuente de Variación	Gl	LP		FE		P100G	
		Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
Bloque	2	5,74 *	0,57 ns	0,82 ns	87,78 *	0,0048 ns	0,23 ns
Genotipo	17	6,07 **	4,18 **	73,93 **	98,09 **	0,16 **	0,22 *
Error	34	0,66	0,43	4,56	12,22	4,80E-03	0,11
Total	53						
CV		3,59	2,89	2,41	4,11	2,48	12,62

Fuente de Variación	Gl	GE		Y+PB		Amy	
		Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
Bloque	2	85,14 *	47,87 *	13,36 ns	7,91 ns	22,85 **	45,61 **
Genotipo	17	128,52 **	170,56 **	1339,5 **	1759,6 **	11,46 **	8,9 *
Error	34	14,71	11,87	39,74	22,53	0,98	2,89
Total	53						
CV		7,4	7,1	32,08	16,52	5,69	9,08

* y ** : significativo para $\alpha=0,05$ y $0,01$, respectivamente

Cuadro 19. Prueba de homogeneidad de la varianza para las variables número de tallos/planta (NT), número de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP), número de días a 50% de floración (FL), rendimiento (R), productividad de la parcela (PP), longitud de panícula (LP), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE), porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB) y amilosa (AMI)

Ensayo	Cuadrados Medios del Error											
	NT	NTF	AP	FL	R	PP	LP	FE	P100G	GE	Y+PB	AMI
Riego	3,38	3,45	10,59	0,01	88591	0,01	0,66	4,56	0,01	14,71	39,74	0,98
Estrés	4,85	4,84	10,08	0,01	91648	0,01	0,43	12,22	0,04	11,87	22,53	2,89
Prueba de Hartley	1,43	1,4	1,05	1	1,03	1	1,53	2,68	4	1,24	1,76	0,34

Variables Morfológicas

En el Cuadro 20 se muestran los resultados del análisis de la varianza combinado para las variables morfológica, con sus respectivos coeficientes de variación (CV). En las variables número total de tallos/planta, tallos fértiles/planta y altura de planta no se logró observar diferencias significativas entre los dos tipos de riego, así como la interacción entre riego y genotipo. Mientras que la variable número de días a 50 % de floración resultó estadísticamente significativa ($P \geq 0,05$) la interacción entre los factores riego y genotipos, indicando que los genotipos además de estar afectados por el riego presentan comportamiento diferencial, lo cual confirman la complejidad de dichas variables y el efecto de riego en la expresión del fenotipo. Los coeficientes de variación oscilaron entre 3,53 y 23,03 %, siendo estos valores un indicativo del acertado control de todas las posibles fuentes de variación.

Cuadro 20. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para las variables número de tallos/planta (NT), número de tallos fértiles/planta (NTF), altura de planta (AP) y número de día a 50% de floración (FL) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego.

Fuente de Variabilidad	gl	NT	NTF	AP	FL
Riego	1	50,66 ns	50,8 ns	325,56 ns	0,15 *
Riego>Bloque	4	33,95 **	32,93 **	94,22 **	0,02
Genotipo	17	5,13 ns	5,47 ns	164,77 **	0,45 **
Riego*Genotipo	17	2,58 ns	2,7 ns	14,07 ns	0,03 *
Error	68	4,12	4,15	10,34	0,01
Total	107				
CV		23,03	22,21	3,53	18,14

* y ** : significativo para $\alpha=0,05$ y $0,01$, respectivamente

- Número de tallos/planta (NT) y tallos fértiles/planta (NTF)

El valor promedio de número de tallos/plantas y tallos fértiles/plantas para ambos ambientes combinados fue 9,21 y 9,17, respectivamente. El ensayo Riego presentó valores promedios ligeramente superiores a los observados en el ensayo Estrés, sin embargo estas diferencias no fueron significativas. La variedad Venezuela 21 y la línea experimental CIRAD – CIAT 1 mostraron los valores más altos, mientras que la línea experimental PFD-1\1\2 > 333 presentó el menor número de tallos (Cuadro 21).

Diversos estudios han reportado el efecto del déficit hídrico sobre en el número de tallos fértiles en la planta, y los mismos coinciden con los resultados obtenidos, en el cual han encontrado que el número de tallos con panículas no es afectado cuando el déficit hídrico es aplicado durante la floración y llenado de grano. Asimismo, estos estudios han reportado que la disminución ha sido significativa cuando el déficit hídrico es impuesto durante la fase vegetativa, específicamente desde la fase de macollamiento hasta la fase de iniciación de la panícula (Sabetfar *et al.*, 2013; Arguissain *et al.*, 2010; Bakul *et al.*, 2009; Rahman *et al.*, 2004). Además hay que considerar, que la producción de macollos entre ambos ambientes pudo haber sido homogeneizada por factores climáticos como la temperatura

ocurrida durante la fase de macollamiento, considerando que los valores superiores a 33 ° C afectan negativamente la producción de tallos (Chaudhary *et al.*, 2003).

Aparentemente la tendencia a observar un número reducido de tallos en la mayoría de los genotipos pudiera deberse al sistema de siembra y/o a la densidad de siembra utilizada en el ensayo, el cual se hizo en condiciones de alta densidad y a chorro corrido. pudo haber limitado el macollamiento de la planta. A este respecto, Páez y Rodríguez (1995) señalan que la expresión del macollamiento puede asociarse a la característica varietal, al manejo de la densidad de siembra, humedad del suelo, fertilización, etc. Asimismo, puntualiza que el arroz trasplantado desarrolla abundante macollamiento; mientras que el arroz en alta densidad (siembra comercial), la producción de tallos se ve limitada, llegando a producir entre 3 ó 2 tallos por planta.

Cuadro 21. Comportamiento medio de las variables número de tallos/planta (NT) y número de tallos fértiles/planta (NTF), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz

Genotipo	NT			NTF		
	Riego	Estrés	Promedio	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	9,58	7,17	08,38	9,47	6,65	08,06
Venezuela 21	11,57	10,53	11,05	11,57	10,53	11,05
Fonaiap 1	9,00	9,17	09,08	9,00	9,17	09,08
D-Sativa	9,87	9,97	09,92	9,87	9,93	09,90
Federroz 2000	9,43	7,63	08,53	9,40	7,60	08,50
Cimarrón	10,37	7,80	09,08	10,37	7,77	09,07
PAYARA 1 FL	8,77	8,63	08,70	8,73	8,63	08,68
PIONERO	9,60	9,00	09,30	9,60	9,00	09,30
SD20A	11,13	8,47	09,80	11,13	8,47	09,80
SAK23	10,40	6,03	08,22	10,37	6,00	08,18
Linea 1 (INIA)	10,40	10,18	10,29	10,37	10,19	10,28
Linea 3 (INIA)	10,00	6,77	08,38	10,00	6,77	08,38
PFD-1\1\12>125	8,97	8,77	08,87	8,93	8,77	08,85
PFD-1\1\12>333	8,80	6,87	07,83	8,67	6,87	07,77
MDL248	11,17	9,20	10,18	11,13	9,17	10,15
FL4577	9,03	9,00	09,02	9,03	9,00	09,02
CIRAD-CIAT 1	11,13	10,33	10,73	11,13	10,30	10,72
CIRAD-CIAT 3	8,87	7,90	08,38	8,63	7,90	08,27
Promedio	9,89	8,52	9,21	9,86	8,48	9,17

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

- **Altura de planta (AP)**

El valor promedio combinado fue 91,04 cm, tendiendo el valor promedio de riego a ser superior al de estrés, los mismos no mostraron diferencias estadísticamente significativas. Los genotipos evaluados se ubicaron dentro de la categoría de plantas de porte semienano. Siendo la línea experimental CIRAD – CIAT 3 la de menor tamaño con 82,18 cm y la línea PFD-1\1\1\2 de mayor altura con 103,5 cm (Cuadro 22).

Cuadro 22. Comportamiento medio de la variable altura de planta (AP), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz

Genotipo	AP		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	95,42	94,26	94,84 EFG
Venezuela 21	93,47	89,77	91,62 DE
Fonaiap 1	87,03	88,07	87,55 BCD
D-Sativa	90,17	84,67	87,42 BCD
Federroz 2000	95,47	92,47	93,97 EF
Cimarrón	93,23	86,10	89,67 CD
PAYARA 1 FL	93,70	87,57	90,63 CDE
PIONERO	94,50	88,13	91,32 DE
SD20A	89,63	83,90	86,77 BC
SAK23	98,70	94,67	96,68 FG
Línea 1 (INIA)	95,32	92,88	94,10 EF
Línea 3 (INIA)	89,17	86,30	87,73 BCD
PFD-1\1\1\2>125	108,10	98,90	103,5 H
PFD-1\1\1\2>333	101,57	95,20	98,38 G
MDL248	84,50	84,73	84,62 AB
FL4577	90,23	91,43	90,83 CDE
CIRAD-CIAT 1	87,67	86,23	86,95 BC
CIRAD-CIAT 3	82,13	82,23	82,18 A
Promedio	92,78	89,31	91,04

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

La altura de planta es un factor de gran importancia agronómica al momento del proceso de evaluación y selección de líneas promisorias, para su futura liberación comercial, donde los portes de plantas enano y semienano, son los más seleccionados por su capacidad de macollamiento y tolerancia al acame (Dixit *et al.*, 2014).

A pesar de que en este estudio no se observaron diferencias significativas entre ambos ensayos, no es descartable de que en otras condiciones experimentales se observe la reducción de la altura de planta por déficit hídrico si éste es impuesto durante la fase vegetativa y la floración, especialmente durante la fase vegetativa hasta inicio de la panícula (Bakul *et al.* 2009). Rahman *et al.* (2002) consiguió que el déficit hídrico durante la fase vegetativa y floración, además del llenado de grano reduce significativamente la altura de la planta, señalando que la reducción puede ser debido a la inhibición del alargamiento celular o a la inhibición de la división celular producto del déficit hídrico.

Por otro lado, Sakai *et al.* (2010) reportó altas diferencias significativa entre los genotipos bajos déficit hídrico, ejemplo de ello fue la variedad Azucena, por haber presentado una gran reducción en la altura de planta de 50 cm bajo condiciones de déficit hídrico. Esto confirma lo planteado por Islam (1999) e Islam y Gretzmancher (2000), donde puntualiza que la altura de la planta varía dependiendo del genotipo y de las condiciones de humedad del suelo.

- Número de días a 50 % de floración (FL)

La floración fue afectada por el riego, genotipo y su interacción. El valor promedio bajo condiciones de riego y estrés fueron 87 y 89 días, siendo la condición bajo riego estadísticamente inferior a la condición de estrés. Las variedades y las líneas experimentales retrasaron su ciclo debido a que incrementaron el número de días al 50 % de floración en un ambiente con déficit hídrico, exceptuando, las líneas experimentales FL4577, CIRAD-CIAT 1 y CIRAD-CIAT 3 que acortaron su ciclo bajo condiciones de estrés, siendo la línea CIRAD-CIAT 1 la que redujo significativamente el número de días a floración (Cuadro 23). Al observar la figura 2, se evidencia claramente el efecto del riego sobre los genotipos de arroz. La mayoría de los genotipos incrementaron sus días a floración y este cambio se produce al pasar de una condición bajo riego a una bajo condición de estrés. Sin embargo, la variedad Cimarrón y la línea experimental Línea 1 (INIA) las que atrasaron su ciclo significativamente.

Cuadro 23. Comportamiento medio la variable floración al 50 % (FL) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz

Genotipo	FL		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	81 ABC	86 CDE	83
Venezuela 21	92 JKLM	93 KLMNO	92
Fonaiap 1	87 DEF	88 DEFGH	88
D-Sativa	93 JKLMN	94 LMNOP	94
Federroz 2000	90 GHIJ	92 JKLM	91
Cimarrón	91 IJKL	95 NOP	93
PAYARA 1 FL	81 ABC	86 CDE	83
PIONERO	95 MNOP	97 OP	96
SD20A	89 FGHI	92 IJKL	91
SAK23	88 DEFG	89 EFGH	88
Linea 1 (INIA)	81 ABC	87 DEF	84
Linea 3 (INIA)	76 AB	85 BCD	81
PFD-1\1\1\2>125	93 KLMNO	95 MNOP	94
PFD-1\1\1\2>333	95 MNOP	100 P	97
MDL248	87 ABC	85 BCD	84
FL4577	92 HIJK	90 JKLMN	91
CIRAD-CIAT 1	81 DEF	67 A	74
CIRAD-CIAT 3	75 A	73 A	74
Promedio	87 A	89 B	87,63

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

El retraso general de la floración coincide con investigaciones previas, donde usualmente aparece cuando el estrés por sequía ocurre durante la fase reproductiva, siendo por lo tanto dicho retraso un indicador de susceptibilidad de un genotipo a la sequía ((Then *et al.* 2011; Sakai *et al.* 2010; Ouk *et al.* 2006; Pantuwan *et al.* 2002).

Por otro lado, los genotipos que presentan floración temprana bajo déficit hídrico, han sido señalados por diversos investigadores como necesarios para mejorar la productividad del cultivo bajo condiciones de secano, ya que los genotipos de ciclo corto tienden por lo general a escapar a una sequía terminal, minimizando así la disminución del rendimiento por sequía ((Then *et al.* 2011; Sakai *et al.* 2010; Ouk *et al.* 2006; Kumar y Abbo, 2001).

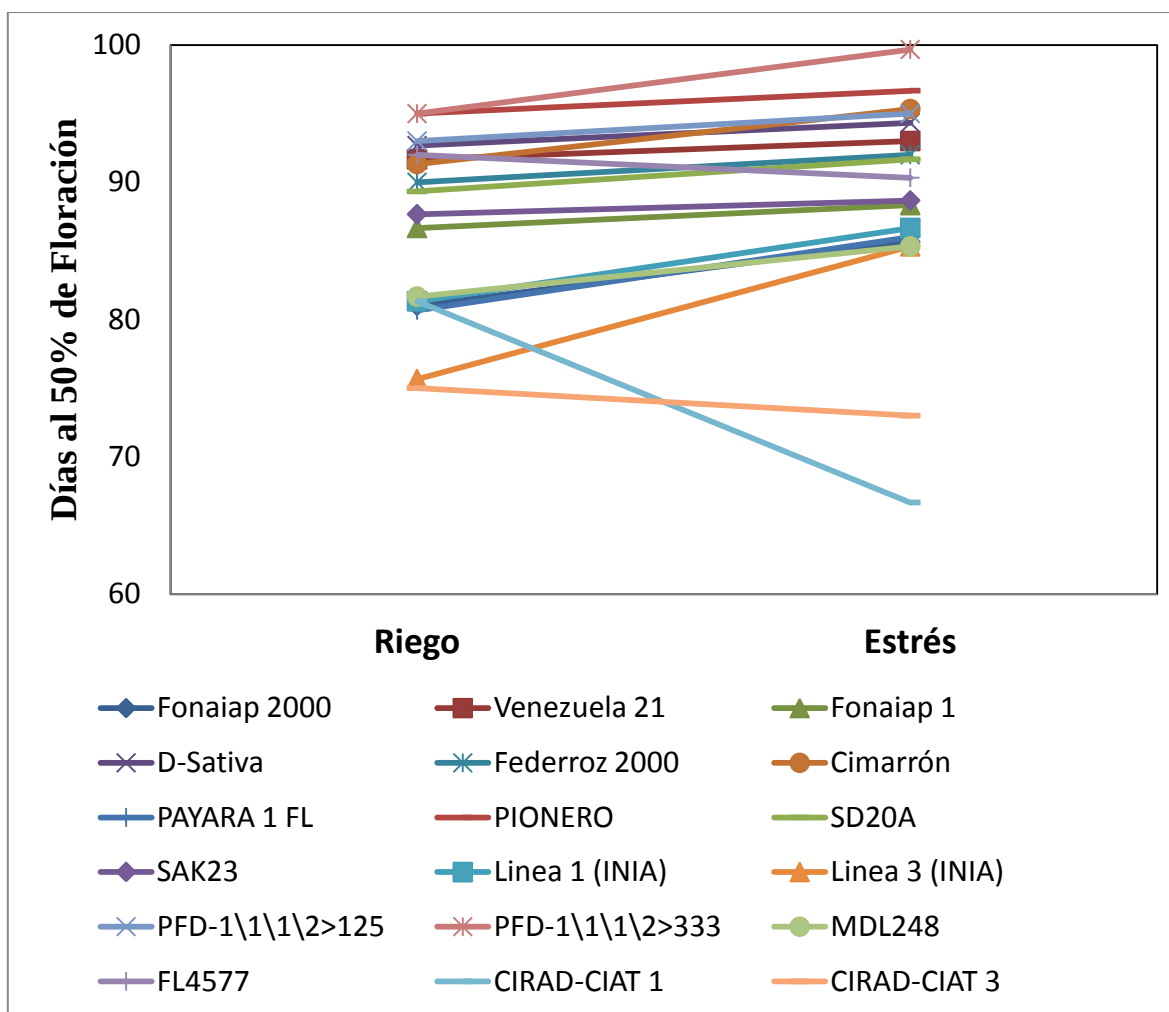


Figura 2. Número de días a 50 % de floración (FL) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de disponibilidad de agua

Variables de rendimiento y sus componentes

En el Cuadro 24 se puede observar que las variables rendimiento, productividad de la parcela y longitud de la panícula no estuvieron afectadas por el efecto diferencial del riego. Por otro lado, en la variable fertilidad de las espiguillas se observaron diferencias estadísticamente significativas ($P \geq 0,05$) para el factor riego. Asimismo, para la variable peso de 100 granos la interacción entre los factores riego y genotipo, resultó significativo ($P \geq 0,05$), demostrando que los genotipos no solo están afectados por el manejo del riego, sino que los mismos presentan comportamientos diferenciales que van a depender del manejo del riego.

Los coeficientes de variación, los mismos estuvieron entre 3,36 y 29,93 % siendo el valor más bajo el de la variable longitud de la panícula y el más alto el de la variable fertilidad del grano. Esos valores hacen referencia del manejo adecuado de todas las posibles fuentes de variación.

Cuadro 24. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para las variables rendimiento (R), productividad de la parcela (PP), longitud de la panícula (LP), fertilidad de la espiguilla (FE) y peso de 100 granos (P100G) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego.

Fuente de Variabilidad	gl	R	PP	LP	FE	P100G
Riego	1	2771524,08 ns	0,25 ns	0,06 ns	363,84 *	1,20 *
Riego>Bloque	4	576316,63 *	0,05 *	3,15 *	44,3 *	0,06 *
Genotipo	17	1745009,81 **	0,16 **	9,89 **	163,6 **	0,30 **
Riego*Genotipo	17	128067,12ns	0,01 ns	0,36 ns	8,43 ns	0,05 *
Error	68	90119,12	0,01	0,55	8,39	0,02
Total	107					
CV		11,77	11,76	3,26	3,33	29,93

* y ** : significativo para $\alpha=0,05$ y $0,01$, respectivamente

- Rendimiento (R) y productividad de la parcela (PP)

El valor promedio para rendimiento fue 2550,1 Kg.ha⁻¹ y para PP 0,77 g (Cuadro 25). Las variables bajo riego presentaron valores ligeramente superior a la de estrés, pero las condiciones de riego y estrés no mostraron diferencias significativas en el comportamiento de los genotipos. Los genotipos con mayores rendimientos fueron la variedad Fedearroz 2000 con 2998,7 kg.ha⁻¹, la Línea 1 (INIA) con 3215,7 kg.ha⁻¹, Línea 3 (INIA) con 2944,3 kg.ha⁻¹ y PFD-1\1\1\2>125 con 3080,7 kg.ha⁻¹, siendo la línea 1 (INIA) superior a todas las variedades, incluyendo a Fedearroz 2000. Por otro lado, las líneas experimentales CIRAD-CIAT 1 y CIRAD-CIAT 2 resultaron ser las de menor potencial productivo por presentar rendimiento de 1065,7 y 1353,7 kg.ha⁻¹, respectivamente (Cuadro 25).

Cuadro 25. Comportamiento medio de las variables rendimiento y productividad de la parcela (PP), bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz

Genotipo	R			PP		
	Riego	Estrés	Promedio	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	2685,3	2573,3	2629,3 CDEF	0,81	0,77	0,79 CDEF
Venezuela 21	2665,0	2240,7	2452,8 EF	0,80	0,67	0,74 EF
Fonaiap 1	3070,7	2169,0	2619,8 CDEF	0,92	0,65	0,79 CDEF
D-Sativa	2826,0	2274,3	2550,2 DEF	0,85	0,68	0,77 DEF
Federroz 2000	3272,0	2725,3	2998,7 ABC	0,98	0,82	0,90 ABC
Cimarrón	2601,0	2471,0	2536,0 DEF	0,78	0,74	0,76 DEF
PAYARA 1 FL	2748,3	2599,7	2674,0 CDEF	0,82	0,78	0,80 CDEF
PIONERO	2740,0	2603,7	2671,8 CDEF	0,82	0,78	0,80 CDEF
SD20A	3117,7	2395,7	2756,7 BCDE	0,94	0,72	0,83 BCDE
SAK23	2785,7	2694,0	2739,8 BCDE	0,84	0,81	0,82 BCDE
Linea 1 (INIA)	3272,3	3159,0	3215,7 A	0,98	0,95	0,96 A
Linea 3 (INIA)	2932,3	2956,3	2944,3 ABCD	0,88	0,89	0,88 ABCD
PFD-1\1\1\2>125	3447,0	2714,3	3080,7 AB	1,03	0,81	0,92 AB
PFD-1\1\1\2>333	2556,7	2015,0	2285,8 F	0,77	0,60	0,69 F
MDL248	2898,0	2506,7	2702,3 BCDE	0,87	0,75	0,81 BCDE
FL4577	2774,3	2473,3	2623,8 CDEF	0,83	0,74	0,79 CDEF
CIRAD-CIAT 1	1010,0	1121,3	1065,7 G	0,30	0,34	0,32 G
CIRAD-CIAT 3	1382,3	1325,0	1353,7 G	0,42	0,40	0,41 G
Promedio	2710,3	2389,9	2550,1	0,81	0,72	0,77

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

La ausencia del efecto del riego sobre el rendimiento de los genotipos no coincide con lo reportado en otros estudios, donde señalan que el estrés hídrico durante la etapa reproductiva, especialmente durante la polinización, reduce el llenado de grano, el peso de 1000 granos e incluso el número de panículas fértiles, que conllevan a una reducción del rendimiento bajo condiciones de sequía (Goulán *et al.*, 2010; Abarsharhr *et al.*, 2011).

De igual manera, Venuprasad *et al.* (2007) en un trabajo donde estudió la respuesta de selección directa en rendimiento en grano, observó una reducción de 64 % en el rendimiento debido a la sequía en comparación con el ensayo de riego. Mientras, Ali *et al.* (2008) en un ensayo de evaluación y avance de germoplasma de arroz, bajo condiciones distintas de déficit hídrico, encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de irrigación, genotipo y la interacción entre genotipo y irrigación, estando los valores más

altos de rendimiento (5349 Kg.ha¹) asociados al nivel máximo de irrigación y los menores valores a condiciones de estrés.

En este trabajo, una posible explicación de la ausencia del efecto del riego sobre el rendimiento sería la presencia de lluvias erráticas ocurridas durante el período de estrés, las cuales pudieron haber disminuido la efectividad del método de identificación de genotipos tolerantes a déficit hídricos bajo condiciones de campo (Kumar, 2011). En este sentido, una manera que pudo haber solventado esta situación, hubiese sido la utilización de un gran número de genotipos con amplia diferencias genéticas, una alta intensidad de selección, un manejo adecuado del déficit hídrico, un alto número de repeticiones, de localidad y años de evaluación (Atlin, 2003), de tal forma de observar el efecto de la sequía sobre el rendimiento y poder realizar de manera efectiva la evaluación y selección de germoplasma con potencial productivo tolerante a la sequia.

- Longitud de la panícula (LP)

Esta variable no fue afectada por el riego, por lo que las diferencias significativas están condicionadas al genotipo. El valor promedio de la panícula fue 22,66 cm, siendo la variedad Pionero y las líneas experimentales PFD-1\1\1\2>125 y PFD-1\1\1\2>333 las que mostraron mayor longitud de panículas con 24,39 y 24,05 cm, respectivamente, mientras que las líneas CIRAD - CIAT 1 y CIRAD – CIAT 3 mostraron los valores más bajo con 20,54 y 20,20 cm, respectivamente (Cuadro 26).

Estos resultados coincidieron con los reportados por Akram *et al.* (2013) y Sabetfar *et al.* (2013), donde el efecto del riego sobre la longitud de la panícula no fue significativo cuando el estrés es aplicado durante la antesis o llenado de grano. Sin embargo, en el mismo estudio se observó una disminución drástica de la longitud de la panícula, cuando el estrés hídrico era aplicado durante la fase vegetativa e iniciación de la panícula. Por otro lado, Bakul *et al.* (2009) reportaron una reducción significativa por déficit hídrico durante la fase vegetativa y reproductiva, no obstante, señalaron que el estrés durante la fase reproductiva ocasiona la menor disminución en la longitud de la panícula.

Cuadro 26. Comportamiento medio de la variable longitud de panícula (LP) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz

Genotipo	LP		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	20,76	21,63	21,2 IJ
Venezuela 21	23,84	23,31	23,58 BCD
Fonaiap 1	21,56	21,78	21,67 HI
D-Sativa	23,85	23,28	23,56 BCD
Federoz 2000	22,86	22,82	22,84 DEFG
Cimarrón	22,03	21,94	21,98 GHI
PAYARA 1 FL	22,49	22,46	22,48 FGH
PIONERO	25,26	24,56	24,91 A
SD20A	23,79	23,12	23,46 BCD
SAK23	23,03	23,26	23,15 CDEF
Línea 1 (INIA)	22,29	22,61	22,45 FGH
Línea 3 (INIA)	22,21	22,86	22,54 EFGH
PFD-1\1\1\2>125	24,23	24,55	24,39 AB
PFD-1\1\1\2>333	24,22	23,88	24,05 ABC
MDL248	21,44	21,87	21,66 HI
FL4577	23,61	22,78	23,2 CDEF
CIRAD-CIAT 1	20,68	20,41	20,54 JK
CIRAD-CIAT 3	20,08	20,32	20,2 K
Promedio	22,68	22,64	22,66

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

- Fertilidad de las espiguillas (FE)

Se observaron diferencias significativas en el manejo del riego, por lo tanto la variable está afectada por el riego. El valor promedio bajo riego fue 88,70% y bajo estrés 85,03%, con una reducción en promedio de 3,67 % en la fertilidad. Las variedades mostraron alta fertilidad por presentar valores por encima de 90 %, excepto la variedad SAK23 que mostró 87,84 % de fertilidad. Con relación a las líneas experimentales, las líneas PFD-1\1\1\2>125 y PFD-1\1\1\2>333 bajo condiciones de riego mostraron comportamiento similar a las variedades Fonaiap 2000, D-Sativa, PIONERO y SD20A, siendo las dos primeras variedades antiguas y las dos últimas de reciente liberación. Por otro lado, las variedades Fedearroz 2000 y PIONERO fueron las únicas bajo condiciones de estrés, las que mostraron alta fertilidad. Mientras que las líneas experimentales Línea 3 (INIA), FL4577,

CIRAT–CIAT 1 y CIRAD–CIAT 3 presentaron los valores de fertilidad por debajo al 75 % (Cuadro 27).

En el cuadro también se evidencia el efecto del riego sobre los genotipos de arroz, en el cual se traduce en la disminución del porcentaje de fertilidad al pasar de una condición bajo riego a una condición bajo estrés, donde los genotipos muestran comportamientos diferenciales respecto a la magnitud de la reducción, por ejemplo las variedades D-Sativa, Pionero y SD20A y las líneas experimentales Línea 1 (INIA), PFD-1\1\1\2>333 y FL4577 fueron las que mostraron una disminución significativa ($P \geq 0,05$) en la fertilidad de las espiguillas.

Cuadro 27. Comportamiento medio de la variable fertilidad de la espiguilla (FE), bajo dos condiciones disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz

Genotipo	FE		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	91,89 ABC	89,96 ABCD	90,93
Venezuela 21	92,71 AB	88,35 ABCDEF	90,53
Fonaiap 1	92,31 AB	88,41 ABCDEF	90,36
D-Sativa	90,19 ABC	84,35 DEFGHI	87,27
Federroz 2000	94,02 A	94,08 A	94,05
Cimarrón	92,89 AB	89,71 ABCD	91,30
PAYARA 1 FL	92,01 ABC	89,34 ABCDE	90,68
PIONERO	90,84 ABC	91,28 ABC	91,06
SD20A	90,35 ABC	83,92 EFGHI	87,14
SAK23	87,84 BCDEFG	86,41 CDEFGH	87,13
Línea 1 (INIA)	89,40 BCDE	83,55 FGHI	86,48
Línea 3 (INIA)	81,29 HIJ	80,15 IJK	80,72
PFD-1\1\1\2>125	91,46 ABC	88,74 ABCDEF	90,10
PFD-1\1\1\2>333	90,66 ABC	82,68 GHIJ	86,67
MDL248	89,41 ABCDE	84,47 DEFGHI	86,94
FL4577	81,43 HIJ	74,80 L	78,11
CIRAD-CIAT 1	80,25 IJK	75,55 KL	77,90
CIRAD-CIAT 3	77,71 JKL	74,84 L	76,28
Promedio	88,70 A	85,03 B	86,87

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Diferentes autores han confirmado que el déficit hídrico durante la antesis induce alta porcentaje de esterilidad en la espiguilla, esto conlleva a la reducción del rendimiento (Guimaraes *et al.*, 2013). Asimismo, se ha señalado que la disminución de la fertilidad de las espiguillas por sequía es debido al efecto directo de la excursión de la panícula, apertura de la espiguilla y desecación de la espiguilla (Ekanayake *et al.*, 1989). Por otro lado, Kato *et al.* (2008) demostró que el aborto de espiguilla jóvenes durante la prefloración reduce el número de espiguilla, y la misma está altamente afectada por el déficit hídrico.

- Peso de 100 granos (P100G)

Se observaron diferencias significativas entre las condiciones de manejo de riego, además de la interacción significativa entre genotipo y riego. El valor promedio bajo condiciones de riego y estrés fue 2,79 y 2,58 g, respectivamente, con una reducción de peso en promedio de 0,21 g (7,5%). El genotipo que arrojó el valor más alto, sin modificar significativamente su comportamiento, fue la línea experimental PFD-1\1\1\2>125 con 3,12 g. Las variedades en su mayoría no modificaron su comportamiento frente al manejo del riego, exceptuando las variedades Fonaiap 1, D-Sativa y SD20A, las cuales redujeron significativamente el peso del grano, siendo la variedad SD20A la que mostró la mayor reducción. Las líneas experimentales mostraron en su mayoría la reducción significativa del peso del grano, menos las líneas PFD-1\1\1\2>125 y PFD-1\1\1\2>333, las cuales no estuvieron afectada por el riego. (Cuadro 28).

En la figura 3, se muestra el efecto del riego sobre los genotipos de arroz, en el cual la disminución en el peso de 100 granos ocurre al pasar de una condición bajo riego a una bajo condición de estrés. Adicionalmente, se puede observar que los genotipos no responden por igual a las condiciones establecidas en el ensayo.

Resultados similares han sido reportados, en el cual señalan que la reducción en el peso de 1000 granos está asociada generalmente a la disminución del tamaño del grano cuando se impone estrés por déficit hídrico durante la fase reproductiva. Asimismo, señala que el déficit hídrico durante las diferentes etapas de crecimiento reduce la translocación de asimilados hacia el grano, lo cual trae como consecuencia la reducción del peso del grano e incrementa el número de granos vanos (Lafitte *et al.*, 2004; Rahman *et al.*, 2002).

Cuadro 28. Comportamiento medio de la variable peso de 100 granos (P100G) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz

Genotipo	P100G		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	2,68 EFGHIJK	2,62 FGHIJKL	2,65
Venezuela 21	2,99 BC	2,82 CDEF	2,91
Fonaiap 1	2,97 BCD	2,72 EFGHIJ	2,85
D-Sativa	2,86 CDE	2,59 GHIJKLM	2,73
Federroz 2000	2,82 CDEFG	2,75 DEFGHI	2,79
Cimarrón	2,75 DEFGHI	2,68 EFGHIJK	2,72
PAYARA 1 FL	2,61 FGHIJKL	2,53 IJKLM	2,57
PIONERO	2,77 DEFGH	2,65 EFGHIJKL	2,71
SD20A	2,82 CDEFG	2,49 KLM	2,66
SAK23	2,51 JKLM	2,38 MN	2,45
Linea 1 (INIA)	2,86 CDE	2,62 FGHIJKL	2,74
Linea 3 (INIA)	2,45 LM	2,23 NO	2,34
PFD-1\1\1\2>125	3,29 A	3,12 AB	3,21
PFD-1\1\1\2>333	2,59 GHIJKLM	2,56 HIJKLM	2,58
MDL248	2,64 EFGHIJKL	2,37 MN	2,51
FL4577	3,15 AB	2,65 EFGHIJKL	2,90
CIRAD-CIAT 1	2,53 IJKLM	2,14 O	2,34
CIRAD-CIAT 3	3,03 BC	2,45 LM	2,74
Promedio	2,79 A	2,58 B	2,68

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

El comportamiento diferencial de genotipos de arroz para esta variable bajo déficit hídrico ha sido previamente reportada, donde se señala que la interacción entre los genotipos y el riego, ha permitido identificar genotipos tolerantes. Por ejemplo, un estudio realizado en Banglandesh donde evaluaron el efecto del déficit hídrico sobre el peso de 1000 granos, se identificó que la variedad Briidhan33 presenta comportamiento estable frente al déficit hídrico, por lo que ha sido propuesta para ser utilizado en los programas de mejoramiento para el desarrollo de cultivares tolerante para las áreas afectadas por sequía (Sarvestani *et al.* 2008).

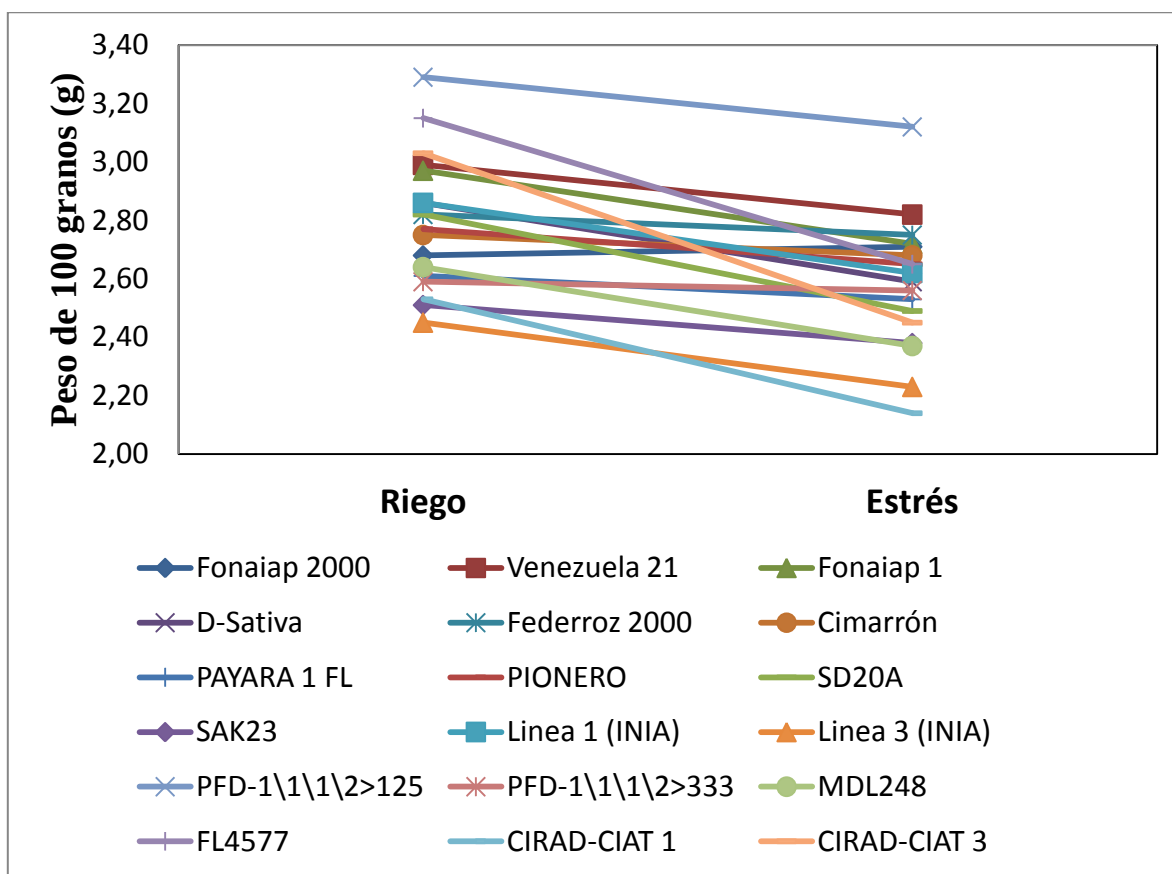


Figura 3. Peso de 100 granos (P100G) en 18 genotipos de arroz establecidos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua

Variables de Calidad del Grano

En el análisis de la varianza combinado (Cuadro 29) se determinó que la variable contenido de amilosa no está afectada por el riego. Mientras que el resto de las variables resultaron estadísticamente significativa ($P \geq 0,05$) para la interacción entre los factores riego y genotipos, indicando que los genotipos además de estar afectados por el riego, los mismos mostraron comportamiento diferencial.

Los coeficientes de variación estuvieron entre 7,26 y 7,70 % siendo los valores más bajos para las variables porcentaje de grano entero y contenido de amilosa, mientras que variable

porcentaje de granos yesoso más panza blanca presentó el coeficiente de variación más alto. No obstante, estos valores hacen referencia del manejo adecuado de todas las posibles fuentes de variación.

Cuadro 29. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para las variables de calidad de granos como porcentaje de grano entero (GE), porcentaje de granos yesoso más panza blanca (Y+PB) y contenido de amilosa (AMI) en 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de riego

Fuente de Variabilidad	gl	GE	Y+PB	AMI
Riego	1	301,47 ns	2226,69 *	43,88 ns
Riego>Bloque	4	66,51 *	10,63 ns	34,23 **
Genotipo	17	257,36 **	3005,93 **	17,57 **
Riego*Genotipo	17	41,71 *	93,16 *	2,79 ns
Error	68	13,29	31,13	1,94
Total	107			
CV		7,26	23,06	7,70

* y ** : significativo para $\alpha=0,05$ y $0,01$, respectivamente

- Contenido de Amilosa (AMI)

No se observó diferencias significativas en el manejo del riego. El valor promedio de los genotipos evaluados fue 18,09 % de amilosa, considerándose este valor como bajo contenidos de amilosa según la escala del CIAT (1989). Siendo la variedad Fonaiap 2000 y las líneas CIRAD – CIAT 1 y CIRAD-CIAT 3 las que presentaron los valores más bajos, el resto de los materiales presentaron comportamiento similar a las variedades tradicionales (Cuadro 30).

El bajo contenido de amilosa observado en la mayoría de los genotipos pudo haber sido producto del efecto ambiental, ya que en diferentes estudios las variedades venezolanas mostraron valores intermedio entre 22 a 27 % de amilosa, siendo este el contenido de amilosa el más deseado por los consumidores, debido a que este contenido intermedio

promueve la hinchazón del grano después de la cocción, además de mantenerlo por un largo tiempo una textura suave, seco y suelto (Rahim *et al.*, 2012; Montoya *et al.*, 2007; Pérez-Almeida *et al.*, 2009).

Cuadro 30. Comportamiento medio de la variable contenido de amilosa (AMI) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua en 18 genotipos de arroz

Pedigree	AMI		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	13,53	14,96	14,24 C
Venezuela 21	18,61	20,23	19,42 A
Fonaiap 1	18,40	20,36	19,38 A
D-Sativa	19,57	17,09	18,33 BC
Federroz 2000	18,35	20,25	19,30 A
Cimarrón	19,26	19,78	19,52 A
PAYARA 1 FL	18,34	19,05	18,70 BC
PIONERO	18,82	18,68	18,75 BC
SD20A	17,36	20,04	18,70 BC
SAK23	18,95	19,27	19,11 A
Linea 1 (INIA)	17,29	18,25	17,77 BC
Linea 3 (INIA)	17,49	20,31	18,90 BC
PFD-1\1\1\2>125	18,61	20,06	19,33 A
PFD-1\1\1\2>333	19,27	19,08	19,18 A
MDL248	16,55	19,62	18,09 BC
FL4577	16,03	18,28	17,15 B
CIRAD-CIAT 1	13,81	15,21	14,51 C
CIRAD-CIAT 3	13,84	16,48	15,16 C
Promedio	17,45	18,72	18,09

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

- Porcentaje de Granos Enteros (GE)

La interacción entre el factor riego y el factor genotipo fue significativa para el porcentaje de grano entero. El valor promedio para riego y estrés fue 51,86 y 48,52%, respectivamente. Estos valores cumplen con el rendimiento de grano entero base (47%) exigido por la norma COVENIN 44-90. Siendo las variedades de reciente liberación como PAYARA FL1, SD20A y SAK23, las que presentaron los mayores rendimientos en GE, comportamiento similar fue el observado en las líneas experimentales PFD-1\1\1\2>333 y

FL4577. Por otro lado, las variedades Venezuela 21 y Fonaiap 1 presentaron valores por debajo del rendimiento base o mínimo de GE exigido por la agroindustria. Este comportamiento también se observó en las líneas experimentales bajo condiciones de estrés, exceptuando las líneas PFD-1\1\1\2>333 y FL4577 que mostraron comportamiento similar a la mayoría de las variedades (Cuadro 31).

En cuanto al ensayo bajo condiciones de estrés, se logró observar que la mayoría de los genotipos presentaron una ligera reducción en el porcentaje de GE, sin embargo, Fonaiap 1, la Línea 1 (INIA), PFD-1\1\1\2>333 y CIRAD-CIAT 3 fueron las que mostraron una disminución significativa ($P \geq 0,05$) en el porcentaje de grano entero. Asimismo, se observaron algunos genotipos que mostraron comportamiento contrario, es decir, se identificaron genotipos que aumentaron ligeramente el porcentaje de grano entero bajo condiciones de estrés, entre ellos se encuentran las variedades Fonaiap 2000, Cimarrón, y Fedearroz 2000, además de la línea experimental PFD-1\1\1\2>125, siendo la variedad Fonaiap 2000 la única que presentó un aumento significativo ($P \geq 0,05$) en el porcentaje de grano entero, mejorando sustancialmente la calidad molinera de la variedad.

En la figura 4 se puede visualizar la disminución en el porcentaje de grano entero al pasar de condición con riego a una condición con estrés. Asimismo, el comportamiento diferencial de los genotipos con relación a la magnitud en la reducción o aumento, como por ejemplo, la respuesta significativa y contraria, mostrada por la variedad Fonaiap 2000 con respecto al resto de los genotipos.

En un estudio realizado por Cheng *et al.* (2003) demostraron que el déficit hídrico disminuye significativamente la proporción de granos enteros. Por lo tanto, concluyen que los diferentes manejos del riego influyen significativamente en la calidad del grano. También reportaron el comportamiento diferencial de los genotipos de arroz, señalando a la variedad Jiazha0 935 por su excelente calidad molinera, la cual bajo condiciones de déficit hídrico disminuye significativamente la proporción de granos enteros, y a las variedades Zhe 733 e IAPAR 9, de pobre calidad, que bajo condiciones de secano mostraron efecto positivo sobre la proporción de granos enteros. Además, señalaron que la variedad IAPAR 9 es un cultivar de arroz de secano, caracterizado por tener granos largos, tallos altos y madurez tardía.

Cuadro 31. Comportamiento medio de la variable porcentaje de grano entero (GE) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz

Pedigree	GE		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	47,94 GHIJKL	57,90 ABCD	52,92
Venezuela 21	48,71 FGHIJK	44,49 JKLMN	46,60
Fonaiap 1	47,30 HIJKL	39,45 MNO	43,38
D-Sativa	55,11 ABCDEFG	50,55 EFGHIJK	52,83
Federroz 2000	54,37 DEEFGH	55,54 ABCDEF	54,96
Cimarrón	49,13 EFGHIJK	51,45 DEFGHIJ	50,29
PAYARA 1 FL	60,05 ABC	54,71 BCDEFG	57,38
PIONERO	54,28 CDEFGH	53,53 CDEFGH	53,91
SD20A	61,6 AB	55,81 ABCDEF	58,71
SAK23	62,03 A	59,89 ABC	60,96
Linea 1 (INIA)	53,3 CDEFGHI	39,54 MNO	46,42
Linea 3 (INIA)	45,27 JKLMN	43,53 KLMN	44,40
PFD-1\1\1\2>125	38,59 NO	40,41 MNO	39,50
PFD-1\1\1\2>333	57,76 ABCD	50,42 EFGHIJK	54,09
MDL248	50,29 EFGHIJK	41,67 LMN	45,98
FL4577	56,25 ABCDE	54,20 CDEFGH	55,23
CIRAD-CIAT 1	49,79 EFGHIJK	46,28 IJKLM	48,03
CIRAD-CIAT 3	41,65 LMN	33,92 O	37,79
Promedio	51,86 A	48,52 A	50,19

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

En otro estudio, también se observó el aumento significativo en la proporción de arroz entero desde 8 a 13% en la variedad Nerica 1, cuando la variedad fue sometida a déficit hídrico, durante la etapa reproductiva (Fofana *et al.*, 2010). Por otro lado, Pandey *et al.* (2012) y Fofana *et al.* (2010), sugieren que la sequía durante la etapa de maduración del grano podría ser útil para ayudar a reducir el porcentaje de grano partidos. Asimismo, Adu-Kwarteng *et al.* (2003) asumen la existencia de factores desconocidos, como el manejo del riego durante la maduración del grano que reduce la ruptura del grano de arroz, además de los factores ampliamente conocidos que aumenta la proporción de granos partidos, tal es el caso del retraso de la cosecha, la trilla y el secado rápido.

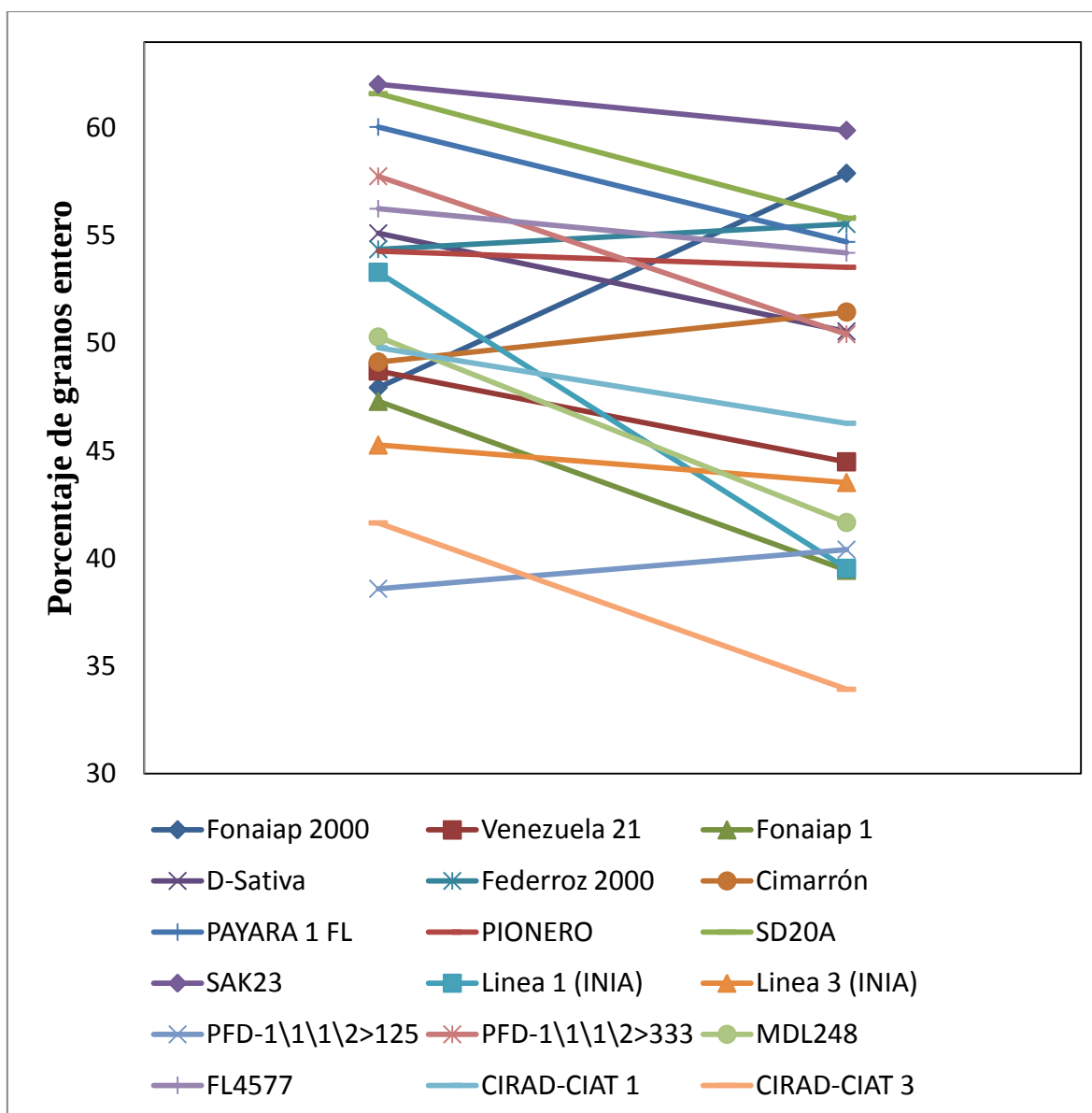


Figura 4. Porcentaje de granos entero (GE) en 18 genotipos de arroz establecidos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua

Todos estos estudios, permiten inferir que el comportamiento observado en la variedad Fonaiap 2000 pudiera estar relacionado con la reducción en el tamaño del grano, lo cual favoreció la molienda, ya que dicha variedad está caracterizada por presentar granos extra largo, siendo esta condición la que favorece la ruptura del grano durante el proceso de molienda. En tal sentido, estos resultados en términos generales indican que la calidad

molinera es altamente sensible a los diferentes regímenes de humedad del suelo, siendo los cultivares de buena calidad las más sensible, en comparación con los cultivares de pobre calidad.

- **Porcentaje de granos yesosos más panza blanca (Y+PB)**

Para la variable porcentaje yeso más panza blanca la interacción entre los factores riego y genotipos resultó significativa, indicando la existencia del comportamiento diferencial de los genotipos de arroz frente a los diferentes manejo de riego. Los valores promedio de Y+PB bajo riego y estrés fueron 16,65 y 28,73%, respectivamente. La mayoría de los genotipos bajo condiciones de riego mostraron valores por debajo de 17%, siendo este el valor máximo permitido por la norma COVENIN 44-90. Por otro lado, las variedades Venezuela 21, Fonaiap 1 y las líneas experimentales Línea 1 (INIA), PFD-1\1\1\2>125, CIRAD-CIAT 1 y CIRAD-CIAT 2 presentaron baja calidad del grano por tener valores significativamente superior a 17 % de Y+PB. Adicionalmente, se visualizó que los genotipos bajo condiciones de estrés tienden a presentar mayor porcentaje de Y+PB, y en algunos casos como en las variedades D-Sativa, Fonaiap 1 y la Línea 1 (INIA) este aumento fue significativo, este comportamiento fue similar a las líneas PFD-1\1\1\2>333 y MDL248 (Cuadro 32).

En la figura 5 se muestra el efecto del riego sobre la respuesta de los genotipos de arroz para la variable porcentaje de Y+PB, en donde se evidencia el incremento del porcentaje de Y+PB al pasar de una condición bajo riego a una bajo condición de estrés, así como las diferentes respuesta de los genotipos frente al estrés hídrico. Estos resultados coincidieron con los reportados por Chen *et al.* (2003), donde señalan que la baja suplencia de agua tiene efectos negativos sobre la proporción de granos yesoso más panza blanca. También, enfatiza que la calidad de arroz depende en gran medida del genotipo y que el ambiente influye dramáticamente en la expresión potencial de los diferentes genotipos sobre los parámetros de calidad. A pesar de que la interacción entre genotipo y riego ha sido reportada, pocos trabajos se han realizado para estimar el efecto de los diferentes tratamientos de riego sobre la calidad del grano en diferentes genotipos de arroz. Por tal motivo, al observar respuesta diferencial de los genotipos bajo condiciones de déficit

hídrico se evidencia la existencia de mecanismos de tolerancia frente a los cambio de disponibilidad del recurso agua, que pudiera ser utilizado para el desarrollo de variedades tolerante a la sequía.

Cuadro 32. Comportamiento medio de la variable porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB) bajo dos condiciones de disponibilidad de agua de 18 genotipos de arroz

Pedigree	Y+PB		
	Riego	Estrés	Promedio
Fonaiap 2000	1,78 A	5,83 ABC	3,81
Venezuela 21	22,07 GHIJ	27,14 IJK	24,61
Fonaiap 1	35,08 K	58,68 L	46,88
D-Sativa	4,66 ABCD	18,85 EFGHI	11,75
Federroz 2000	11,21 ABCDEF	14,71 CDEFG	12,96
Cimarrón	13,75 BCDEFG	24,26 GHIJ	19,01
PAYARA 1 FL	6,99 ABCD	10,47 ABCDE	8,73
PIONERO	6,96 ABCD	9,11 ABCDE	8,03
SD20A	14,82 CDEFGH	16,92 DEFGHI	15,87
SAK23	3,13 AB	3,14 AB	3,13
Linea 1 (INIA)	31,35 JK	58,70 L	45,03
Linea 3 (INIA)	8,96 ABCDE	14,58 CDEFGH	11,77
PFD-1\1\1\2>125	60,21 L	63,26 L	61,74
PFD-1\1\1\2>333	8,34 ABCDE	25,14 HIJK	16,74
MDL248	14,11 BCDEFG	31,37 JK	22,74
FL4577	6,79 ABCD	11,23 ABCDEF	9,01
CIRAD-CIAT 1	21,80 FGHIJ	31,06 JK	26,43
CIRAD-CIAT 3	81,73 M	92,74 N	87,24
Promedio	19,65 A	28,73 B	24,19

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

La presencia de la interacción entre los factores riego y genotipo observada en algunas variables son de gran importancia y utilidad, ya que la misma permitieron la identificación de comportamientos sobresaliente o pobre de algunos genotipos, por esta razón se hace necesario la aplicación de índices de sequía con la finalidad de identificar genotipos tolerantes y susceptibles a déficit hídrico.

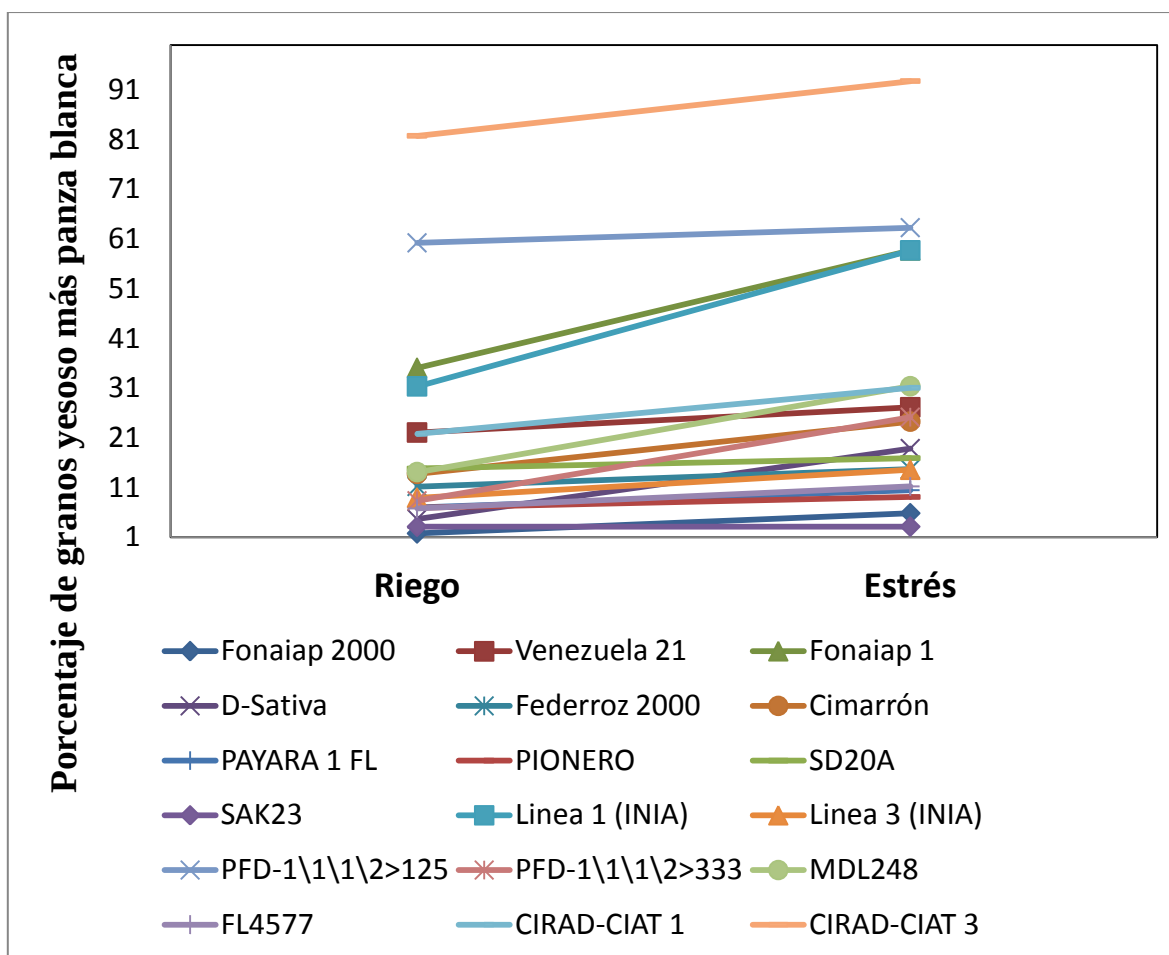


Figura 5. Porcentaje de granos yesoso más panza blanca (Y+PB) en 18 genotipos de arroz establecidos bajo dos condiciones de disponibilidad de agua

1.2.4. Evaluación de la sensibilidad y tolerancia a déficit hídrico

Para las variables que modificaron su comportamiento frente a las diferentes condiciones de disponibilidad de agua se procedió aplicar los índices de sequía, con la finalidad de detectar que parte de la diferencia en la variable bajo estudio se debe a la sequía y así identificar genotipos tolerantes a la sequía. Entre los índices aplicados se encuentra el índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (STI), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM), todo esto con la finalidad de evaluar la sensibilidad o tolerancia de los 18 genotipos de arroz a déficit hídrico. Para cada índice se realizó análisis descriptivo y análisis de varianza. En los índices

de sequía donde se detectaron diferencias significativas entre los genotipos se realizó una prueba de medias múltiples de Duncan, para así identificar los genotipos susceptibles o tolerantes.

1.2.4.1. Estadística Descriptiva

Los valores promedio y otros estadísticos descriptivos de los índices de sequía aplicados en las variables número de días a 50 % de floración (FL), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE) y porcentaje de yeso más panza blanca (Y+PB) se muestran en el cuadro 33. El valor promedio de los índices ISS, TOL, RDI e ITS fue inferior al obtenido en los índices MP, GMP e HM. Los valores bajos de los primeros índices se debe posiblemente a que estos índices estiman la estabilidad de los genotipos frente a condiciones contrastantes, mientras que los últimos índices se relacionan con la superioridad de los genotipos para las dos condiciones de disponibilidad de agua.

La mayor dispersión de los datos se observó en la variable Y+PB, específicamente en los índices TOL, MP, GMP y HM, por presentar los valores más altos de desviación estándar. Mientras que la variable P100G, los índices presentaron los valores más bajos. Por otro lado, los valores de simetría en la mayoría de los índices están cercanos a cero, indicando que la distribución de los datos es ligeramente asimétrica, por lo que los datos se encuentran alrededor de la media. Respecto a los índices ISS, RDI e ITS de variable Y+PB los valores estuvieron por encima de 3 indicando problemas en la distribución de los datos alrededor de la media.

Los valores de Curtosis para todos los índices de cada variable arrojaron valores positivos, lo cual es indicativo de estar en presencia de una distribución leptocúrtica que sugiere mayor concentración de los datos entorno a la media. En cuanto a la distribución de los datos, Todos los índices mostraron distribución normal por presentar valores por encima de 0,90. Excepto los índices de las variables FL y Y+PB por lo que fue necesario la transformación de los datos mediante el rango percentil para dar cumplimiento al supuesto de normalidad.

Cuadro 33. Estadística descriptiva del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (STI), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM), aplicados en las variables número de días a 50 % de floración (FL), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE) y porcentaje de yeso más panza blanca (Y+PB).

Variable	Índice	Media	D.E	Mín	Máx	Asimetría	Curtosis	Normalidad
FL	ISS	1,17	3,45	-13,00	15,00	-0,56	8,96	0,90
	TOL	-1,81	5,86	-20,00	25,00	1,89	9,37	0,92
	RDI	1,02	0,07	0,72	1,31	-0,65	9,16	0,89
	MP	87,63	7,15	63,00	98,00	-1,05	1,21	0,86
	ITS	1,02	0,07	0,72	1,31	-0,65	9,16	0,89
	GMP	87,57	7,20	62,99	97,92	-1,05	1,13	0,87
	HM	87,52	7,27	62,98	97,84	-1,04	1,05	0,88
FE	ISS	0,98	1,09	-2,00	4,00	0,49	0,99	0,96
	TOL	3,67	3,86	-6,00	14,00	0,54	0,34	0,95
	RDI	0,96	0,04	0,84	1,07	-0,58	0,41	0,96
	MP	86,87	5,57	71,21	95,41	-1,13	0,59	0,96
	ITS	0,96	0,04	0,84	1,07	-0,58	0,41	0,96
	GMP	86,83	5,59	71,05	95,40	-1,13	0,58	0,96
	HM	86,78	5,62	70,88	95,40	-1,12	0,58	0,96
P100G	ISS	0,98	0,89	-1,95	2,88	-0,2	0,96	0,96
	TOL	0,22	0,20	-0,40	0,70	0,0022	0,68	0,97
	RDI	0,92	0,07	0,77	1,15	0,14	0,84	0,96
	MP	2,68	0,22	2,22	3,26	0,32	0,16	0,96
	ITS	0,92	0,07	0,77	1,15	0,14	0,84	0,96
	GMP	2,68	0,22	2,20	3,26	0,33	0,21	0,97
	HM	2,68	0,22	2,18	3,25	0,31	0,22	0,97
GE	ISS	0,96	2,15	-5,00	5,00	-0,5	0,34	0,98
	TOL	3,33	6,74	-14,00	17,00	-0,28	0,07	0,98
	RDI	0,94	0,14	0,69	1,33	0,57	0,32	0,98
	MP	50,19	6,90	28,57	62,00	-0,55	0,18	0,97
	ITS	0,94	0,14	0,69	1,33	0,57	0,32	0,98
	GMP	50,04	6,94	28,48	62,00	-0,51	0,1	0,98
	HM	49,89	7,00	28,40	61,99	-0,48	0,02	0,98
Y+PB	ISS	2,31	4,04	-1,00	27,00	4,55	24	0,86
	TOL	-9,11	10,26	-36,00	7,00	-0,81	0,06	0,98
	RDI	2,07	1,89	0,62	13,57	4,52	23,69	0,86
	MP	24,19	22,16	1,90	91,67	1,62	1,79	0,98
	ITS	2,07	1,89	0,62	13,57	4,52	23,69	0,86
	GMP	23,2	22,18	1,89	91,48	1,68	1,99	0,99
	HM	22,35	22,20	1,70	91,30	1,74	2,16	0,98

1.2.4.2. Análisis de Varianza

En el análisis de varianza (Cuadro 34) se evidenció que los índices ISS y TOL para la variable número de días a 50 % de floración (FL) las diferencias significativas ($P \geq 0,05$) entre genotipos, mientras que el resto de los índices los genotipos mostraron diferencias altamente significativas ($P \geq 0,01$). Para la variable fertilidad de las espiguillas (FE), los índices TOL, RDI y STI no mostraron diferencia significativa entre los genotipos. No obstante, los demás índices mostraron diferencias altamente significativas ($P \geq 0,01$), excepto el índice ISS que presentó diferencias significativas ($P \geq 0,05$).

Para el resto de las variables, los índices ISS, TOL, RDI y STI mostraron diferencia significativa entre los genotipos, mientras que los índices MP, GMP y HM mostraron diferencias altamente significativas.

Los coeficientes de variación en la mayoría de los índices de sequía aplicados en la variable FL resultaron ser ligeramente alto, exceptuando los índices MP, GMP y HM. De igual manera, los índices ISS y TOL de la variable FE mostraron coeficientes de variación relativamente altos. Con relación a las variables peso de 100 granos (P100G) se observó valores bajos de coeficiente de variación para la mayoría de los índices, exceptuando el índice ISS.

Para el porcentaje de grano entero (GE), los índices ISS y TOL fueron los que presentaron valores moderadamente alto, el resto de los índices mostraron valores bajos. Por otro lado, en el porcentaje de granos yesoso más panza blanca (Y+PB) se observaron que los valores más altos correspondía a los índices TOL, RDI y STI.

Cuadro 34. Cuadrados medios del análisis de varianza de los índices de tolerancia a sequía ISS, TOL, RDI, MP, STI, GMP y HM para las variables número de días a 50 % de floración (FL), fertilidad de las espiguillas (FE), peso de 100 granos (P100G), porcentaje de grano entero (GE) y porcentaje de grano yesoso más panza blanca (GY+PB)

	F. de V.	gl	ISS	TOL	RDI	MP	STI	GMP	HM
FL	Bloque	2	0,07 ns	0,12 ns	0,1 ns	0,01 ns	0,10 ns	0,01 ns	0,01 ns
	Genotipo	17	0,17 *	0,17 *	0,18 **	0,25 **	0,18 **	0,25 **	0,25 **
	Error	34	0,04	0,04	0,03	0,0047	0,03	0,0045	0,0048
	Total	53							
	CV		38,93	38,61	35,78	13,5	35,78	13,12	13,55
	F. de V.	gl	ISS	TOL	RDI	MP	STI	GMP	HM
FE	Bloque	2	7,46 *	89,06 *	0,01 *	21,33 *	0,01 *	22,69 ns	24,15 ns
	Genotipo	17	1,39 *	17,01 ns	0,0022 ns	81,81 **	0,0022 ns	82,16 **	82,51 **
	Error	34	0,72	9,45	0,0012	6,13	0,0012	6,32	6,51
	Total	53							
	CV		28,42	31,8	3,63	2,85	3,63	2,89	2,94
	F. de V.	gl	ISS	TOL	RDI	MP	STI	GMP	HM
P100G	Bloque	2	0,53 ns	0,03 ns	0,0033 ns	0,02 ns	0,0033 ns	0,02 ns	0,02 ns
	Genotipo	17	1,29 *	0,07 *	0,01 *	0,14 **	0,01 *	0,14 **	0,14 **
	Error	34	0,57	0,03	0,0035	0,01	0,0035	0,01	0,01
	Total	53							
	CV		25,3	7,22	6,39	3,09	6,39	3,11	3,21
	F. de V.	gl	ISS	TOL	RDI	MP	STI	GMP	HM
GE	Bloque	2	11,19 *	130,39 *	0,04 *	35,27 *	0,04 *	36,54 *	37,96 *
	Genotipo	17	8,35 *	82,00 *	0,03 *	128,71 **	0,03 *	130,39 **	132,15 **
	Error	34	2,4	22,15	0,01	7,72	0,01	7,83	7,98
	Total	53							
	CV		25,98	27,15	9,82	5,54	9,82	5,59	5,66
	F. de V.	gl	ISS	TOL	RDI	MP	STI	GMP	HM
Y+PB	Bloque	2	0,09 ns	0,14 ns	0,30 ns	0,01 ns	0,30 ns	0,07 ns	0,14 ns
	Genotipo	17	0,11 *	3,01 *	0,38 *	12,55 **	0,38 *	12,76 **	12,98 **
	Error	34	0,05	1,03	0,14	0,15	0,14	0,19	0,25
	Total	53							
	CV		2,96	20,19	27,25	8,61	27,25	9,98	11,67

* y ** : significativo para $\alpha=0,05$ y $0,01$, respectivamente

1.2.4.3. Identificación de genotipos tolerantes y susceptibles a déficit hídrico

A pesar de los diferentes efectos negativos del déficit hídrico sobre el cultivo de arroz, se ha observado que los genotipos de arroz presentan respuestas diferencial frente a la sequía (Figura 6), donde dichas respuestas dependen en gran medida del genotipo, el ambiente y de la interacción entre el genotipo y ambiente. En este sentido, los genotipos pueden ser clasificados de acuerdo a su comportamiento bajo condiciones de riego y estrés: a) susceptible aquellos genotipos que tienden a desmejorar su comportamiento de manera evidente al enfrentarse al estrés por sequía, b) estables a todos los genotipos que desmejoran su comportamiento, pero en un menor gradiente, es decir, su comportamiento bajo condiciones estresantes no se modifica de manera significativa, esto posiblemente debido a la presencia de genes que minimizan los efectos de la sequía, y c) tolerante aquellos genotipos que mantienen su buen comportamiento bajo condiciones estresante, a pesar de que desmejore significativamente su comportamiento, posiblemente por la presencia de interacciones fisiológicas complejas además de genes aditivos asociados a la variable.

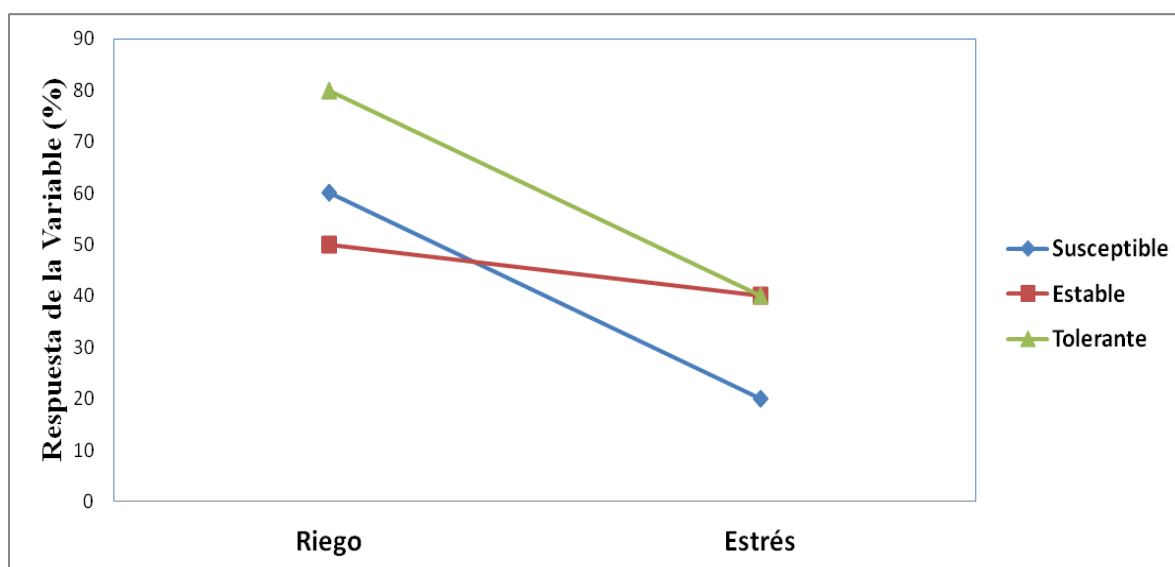


Figura 6. Respuesta diferencial de los genotipos frente al estrés por sequía

- **Número de días al 50 % de floración(FL)**

En el Cuadro 35 y 36 se muestran los valores medios obtenidos en los diferentes índices de la variable número de días a 50 % de floración. Como se puede observar los índices MP, GMP y HM discriminaron mejor el comportamiento de los genotipos. Los valores cercanos a cero para los tres índices son indicativo de mayor estabilidad frente a condiciones contrastantes de humedad del suelo, los valores negativos en el ISS se traducen en la reducción en el número de días, mientras que los valores positivos reflejan aumento en el número de días para la floración al 50%, este comportamiento es contrario para el índice TOL. Para el índice RDI los valores menores a cero están relacionados a la tolerancia y los valores mayores a cero muestran susceptibilidad.

Cuadro 35. Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI) e índice de la tolerancia a estrés (ITS) de la variable días a 50 % de floración (FL).

Pedigree	ISS	TOL	RDI	ITS
Fonaiap 2000	3,00 DEFG	4,67 DE	1,06 EFG	1,06 EFG
Venezuela 21	0,67 BC	-1,33 BCD	1,01 BCD	1,01 BCD
Fonaiap 1	1,00 BCD	-1,67 BCDE	1,02 CD	1,02 CD
D-Sativa	1,00 BCDE	-1,67 BCDE	1,02 CDEF	1,02 CDEF
Federroz 2000	1,33 BCDEF	-2,00 BCDE	1,02 CDE	1,02 CDE
Cimarrón	2,33 CDEFG	-4,00 CDE	1,03 DEFG	1,04 DEFG
PAYARA1 FL	3,67 EFG	-5,33 E	1,07 FG	1,07 FG
PIONERO	1,00 BCD	-1,67 BCDE	1,02 BCD	1,02 BCD
SD20A	1,33 BCDEF	-2,33 BCDE	1,03 CDEF	1,03 CDEF
SAK23	0,67 ABC	-1,00 ABC	1,01 ABCD	1,01 ABCD
Linea 1 (INIA)	3,67 G	-5,33 E	1,07 G	1,07 G
Linea 3 (INIA)	3,67 FG	-5,33 E	1,07 G	1,14 G
PFD-1>125	1,33 BCDEF	-2,00 BCDE	1,02 CDE	1,02 CDE
PFD-1>333	2,67 CDEFG	-4,67 CDE	1,05 DEFG	1,05 DEFG
MDL248	2,67 CDEFG	-3,67 CDE	1,05 DEFG	1,05 DEFG
FL4577	-1,00 AB	1,67 AB	0,98 ABC	0,98 ABC
CIRAD-CIAT1	-9,00 A	14,67 A	0,83 A	0,83 A
CIRAD-CIAT3	-1,00 AB	2,00 AB	0,97 AB	0,97 AB

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Cuadro 36. Valores medios del índice de la media aritmética (MP), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable días a 50 % de floración (FL).

Pedigree	MP	GMP	HM
Fonaiap 2000	83,3 C	83,30 C	83,27 B
Venezuela 21	92,3 EF	92,32 EF	92,31 EF
Fonaiap 1	87,5 D	87,49 D	87,49 C
D-Sativa	93,5 FG	93,48 G	93,46 FG
Federroz 2000	91,0 E	90,99 E	90,98 E
Cimarrón	93,3 FG	93,31 FG	93,29 FG
PAYARA1 FL	83,3 C	83,29 C	83,24 B
PIONERO	95,8 HI	95,83 HI	95,82 HI
SD20A	90,5 E	90,48 E	90,46 DE
SAK23	88,2 D	88,16 D	88,16 CD
Linea 1 (INIA)	84,0 C	83,96 C	83,91 B
Linea 3 (INIA)	80,5 BC	80,26 BC	80,02 AB
PFD-1>125	94,0 GH	93,99 GH	93,99 GH
PFD-1>333	97,3 I	97,30 I	97,26 I
MDL248	83,5 C	83,48 C	83,46 B
FL4577	91,2 E	91,16 E	91,16 E
CIRAD-CIAT1	74,0 AB	73,51 AB	73,02 A
CIRAD-CIAT3	74,0 A	73,99 A	73,99 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Bajo estos términos, en los índices ISS y TOL se puede observar que las líneas experimentales FL4577, CIRAD-CIAT 1 y CIRAD-CIAT 3 mostraron una reducción en el número de días, siendo la línea CIRAD-CIAT 1 la que presenta la mayor reducción. Por otro lado, las variedades SAK23 y Venezuela 21 presentaron los valores más bajo, lo que indica que las variedades mostraron el mejor comportamiento frente al déficit hídrico por no modificar su comportamiento frente a sequía. Por otro lado, con los índices RDI e ITS se determinó que las líneas experimentales CIRAD-CIAT 1, CIRAD 3 y FL4577 presentaron la mayor tolerancia a la sequía con respecto al resto de los genotipos, no obstante el índice no logró diferenciar los genotipos tolerantes, del resto (Cuadro 35).

El resto de los índices (MP, GMP y HM) si lograron identificar claramente que los genotipos Fonaiap 2000, Fonaiap 1, PAYARA 1 FL, SAK23, Línea 1 (INIA), Línea 3(INIA), MDL248 y CIRAD-CIAT 1 y CIRAD-CIAT 3 pudieran tener mayor tolerancia que el resto de los genotipos por presentar ciclo corto. Mientras, que las variedades Venezuela 21, D-Sativa, Fedearroz 2000, Cimarrón, PIONERO, SD20A, PFD-1>125, PFD-1>333 y la FL4577 pudieran ser las más susceptibles a un déficit hídrico por su ciclo tardío.

- Fertilidad de la espiguilla (FE)

En cuanto a la variable fertilidad de las espiguillas, en los índices ISS, MP, GMP y HM se encontraron diferencias significativas entre los genotipos (Cuadro 37). El primer índice evaluó la estabilidad de los genotipos frente a estrés por sequía, mientras que el resto valora su tolerancia, mediante su capacidad productiva bajo déficit hídrico. En el índice ISS no se logró diferenciar los genotipos tolerantes de los susceptibles a la sequía. No obstante, la variedad Fedearroz 2000 y la Línea 3 mostraron ser la que presentan mayor tolerancia por presentar el valor más bajo, mientras que la línea experimental PFD-1>333 resultó ser la más susceptible por tener el valor más alto.

El resto de los índices discriminaron las diferentes respuestas de los genotipos frente a la sequía, por ejemplo, la Línea 3 (INIA), FL4577, CIRAD-CIAT 1 y CIRAD-CIAT 3, mostraron tener pobre comportamiento por tener los valores más bajo, siendo esto indicativo de baja fertilidad.

Cuadro 37. Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de la media aritmética (MP), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable fertilidad de la espiguilla (FE).

Pedigree	ISS	MP	GMP	HM
Fonaiap 2000	0,67 ABC	90,92 AB	90,91 AB	90,91 AB
Venezuela 21	1,00 ABC	90,53 AB	90,48 AB	90,43 AB
Fonaiap 1	1,00 ABC	90,36 AB	90,34 AB	90,31 AB
D-Sativa	1,67 BC	87,27 B	87,16 B	87,06 B
Federroz 2000	0,00 AB	94,05 A	94,05 A	94,04 A
Cimarrón	1,00 ABC	91,30 AB	91,29 AB	91,27 AB
PAYARA 1 FL	0,67 ABC	90,68 AB	90,67 AB	90,65 AB
PIONERO	-0,33 A	91,06 AB	91,03 AB	91,00 AB
SD20A	1,67 BC	87,14 B	87,06 B	86,99 B
SAK23	0,33 AB	87,13 B	87,12 B	87,11 B
Linea 1 (INIA)	1,67 BC	86,48 B	86,41 B	86,35 B
Linea 3 (INIA)	0,33 AB	80,72 C	80,71 C	80,70 C
PFD-1\1\1\2>125	0,67 ABC	90,10 AB	90,08 AB	90,07 AB
PFD-1\1\1\2>333	2,33 C	86,67 B	86,56 B	86,45 B
MDL248	1,33 ABC	86,94 B	86,89 B	86,84 B
FL4577	1,67 BC	78,11 C	78,03 C	77,95 C
CIRAD-CIAT 1	1,33 ABC	77,89 C	77,83 C	77,76 C
CIRAD-CIAT 3	0,67 ABC	76,27 C	76,25 C	76,23 C

- Peso de 100 granos (P100G)

Para la variable peso de 100 granos, los índices ISS, TOL y RDI no permitieron identificar los genotipos más tolerantes o susceptibles, sin embargo, la línea PFD-1>333 mostró mayor tolerancia que el resto de los genotipos por presentar mayor estabilidad frente a las dos condiciones de manejo de riego (Cuadro 38). Por otro lado, los índices MP, GMP y HM lograron diferenciar los genotipos tolerantes de los susceptibles a la sequía. Siendo, la línea experimental PFD-1>333 la que resultó ser la más tolerante, por tener el valor más alto, indicando su buena capacidad reproductiva (Cuadro 39).

Cuadro 38. Valores medio del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL) e índice relativo a la sequía (RDI) de la variable peso de 100 granos.

Pedigree	ISS	TOL	RDI
Fonaiap 2000	0,32 A	0,07 AB	0,98 A
Venezuela 21	0,70 ABC	0,17 AB	0,95 ABC
Fonaiap 1	1,04 ABCD	0,24 ABC	0,92 BCD
D-Sativa	1,22 ABCD	0,27 ABC	0,91 ABCD
Federroz 2000	0,30 A	0,07 AB	0,98 A
Cimarrón	0,36 A	0,08 AB	0,97 A
PAYARA1 FL	0,35 A	0,08 AB	0,97 A
PIONERO	0,54 AB	0,12 AB	0,96 A
SD20A	1,46 ABCD	0,32 ABCD	0,89 ABCD
SAK23	0,70 ABC	0,14 AB	0,95 ACD
Linea 1 (INIA)	1,07 ABCD	0,24 ABC	0,91 ABCD
Linea 3 (INIA)	1,14 ABCD	0,22 ABC	0,91 ABCD
PFD-1>125	0,65 ABC	0,17 AB	0,95 AB
PFD-1>333	0,16 A	0,03 A	0,99 A
MDL248	1,29 ABCD	0,27 ABC	0,90 ABCD
FL4577	2,04 CD	0,50 CD	0,84 CD
CIRAD-CIAT1	1,92 BCD	0,38 BCD	0,85 BCD
CIRAD-CIAT3	2,43 D	0,58 D	0,81 D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Cuadro 39. Valores medio del índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (ITS), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable peso de 100 granos.

Pedigree	MP	ITS	GMP	HM
Fonaiap 2000	2,65 DEF	0,98 A	2,65 FGH	2,65 EFG
Venezuela 21	2,90 B	0,95 ABC	2,90 B	2,90 B
Fonaiap 1	2,84 BC	0,92 ABCD	2,84 BCD	2,84 BCD
D-Sativa	2,73 CDE	0,91 ABCD	2,72 DEFG	2,72 CDEF
Federroz 2000	2,78 BCD	0,98 A	2,78 BCDE	2,78 BCDE
Cimarrón	2,71 CDEF	0,97 A	2,71 DEFG	2,71 CDEF
PAYARA1 FL	2,56 FG	0,97 A	2,56 GHI	2,56 FGH
PIONERO	2,71 CDEF	0,96 AB	2,71 DEFG	2,71 DEF
SD20A	2,66 DEF	0,89 ABCD	2,65 EFGH	2,65 EFG
SAK23	2,44 GH	0,95 ABC	2,44 IJ	2,44 HI
Linea 1 (INIA)	2,74 CD	0,91 ABCD	2,74 CDE	2,73 CDE
Linea 3 (INIA)	2,33 H	0,91 ABCD	2,33 J	2,33 I
PFD-1>125	3,21 A	0,95 ABC	3,21 A	3,20 A
PFD-1>333	2,58 EFG	0,99 A	2,57 FGHI	2,56 FGH
MDL248	2,50 G	0,90 ABCD	2,50 HI	2,49 GH
FL4577	2,90 B	0,84 CD	2,88 BC	2,87 BC
CIRAD-CIAT1	2,34 H	0,85 BCD	2,33 J	2,32 I
CIRAD-CIAT3	2,74 CD	0,81 D	2,72 DEF	2,70 DEF

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

- **Porcentaje de grano entero (GE)**

Para la variable porcentaje de grano entero ningún índices logró separar estadísticamente a los genotipos destacados (Cuadro 40). A pesar de esto, en el Cuadro 41 se puede observar que los índices ISS y TOL permitieron identificar a las variedades Fonaiaip 2000 y Fedearroz 2000, y a la línea PFD-1>125 como materiales que mostraron tendencia en el aumento del porcentaje de grano entero bajo condiciones de déficit hídrico, siendo las variedad Fonaiaip 2000 la que presentó mayor incremento. Con los índices GMP y HM se pudo observar que las variedades Fonaiaip 2000, Fedearroz 2000, PAAYARA FL 1, SD20A y SAK23 mostraron tener potencial para GE. Mientras que las variedades Fonaiaip 1 y Línea 3 (INIA), y las líneas experimentales PFD-1>125 y CIRAD-CIAT 3 mostraron el peor comportamiento.

Cuadro 40. Valores medios del índice relativo a la sequía (RDI), índice de la media aritmética (MP), índice de la tolerancia a estrés (ITS), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable Porcentaje de grano entero (GE).

Pedigree	RDI	MP	ITS	GMP	HM
Fonaiaip 2000	1,21 A	52,92 CDE	1,21 A	52,65 CDE	52,39 CDE
Venezuela 21	0,91 BCDE	46,60 FG	0,91 BCDE	46,51 FG	46,43 FG
Fonaiaip 1	0,84 DE	43,37 GH	0,84 DE	43,19 GH	43,00 GH
D-Sativa	0,92 BCDE	52,83 CDE	0,92 BCDE	52,77 CDE	52,71 CDE
Fedearroz2000	1,03 BC	54,95 BCD	1,03 BC	54,85 BCD	54,74 BCD
Cimarrón	1,08 AB	50,29 DEF	1,08 AB	50,08 DEF	49,87 DEF
PAYARA1 FL	0,91 BCDE	57,38 ABC	0,91 BCDE	57,31 ABC	57,24 ABC
PIONERO	0,99 BCD	53,91 BCD	0,99 BCD	53,88 BCD	53,85 BCD
SD20A	0,91 BCDE	58,70 AB	0,91 BCDE	58,63 AB	58,56 B
SAK23	0,97 BCD	60,96 A	0,97 BCD	60,95 A	60,94 A
Linea1(INIA)	0,75 E	46,42 FG	0,75 E	45,86 FG	45,31 FG
Linea3(INIA)	0,97 BCD	44,40 G	0,97 BCD	44,29 GH	44,18 GH
PFD-1>125	1,05 BC	39,50 HI	1,05 BC	39,48 HI	39,46 HI
PFD-1>333	0,87 CDE	54,09 BCD	0,87 CDE	53,82 BCD	53,55 BCD
MDL248	0,84 DE	45,98 FG	0,84 DE	45,66 FG	45,34 FG
FL4577	0,96 BCD	55,23 BCD	0,96 BCD	55,20 BCD	55,18 BCD
CIRAD-CIAT1	0,93 BCD	48,03 EFG	0,93 BCD	47,99 EFG	47,95 EFG
CIRAD-CIAT3	0,82 DE	37,78 I	0,82 DE	37,58 I	37,38 I

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

Cuadro 41. Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS) e índice de tolerancia (TOL) de la variable Porcentaje de grano entero (GE).

Pedigree	ISS	TOL
Fonaiap 2000	-3,00 A	-10,00 A
Venezuela 21	1,33 BCD	4,33 BCDE
Fonaiap 1	2,33 CDE	8,00 DEF
D-Sativa	1,33 BCD	4,67 BCDEF
Federroz2000	-0,67 ABC	-1,00 BCD
Cimarrón	-1,00 AB	-2,33 AB
PAYARA1 FL	1,67 BCDE	5,00 BCDEF
PIONERO	0,33 BCD	1,00 BCDE
SD20A	1,67 BCDE	5,67 BCDEF
SAK23	0,67 BCD	2,33 BCDE
Linea1(INIA)	4,33 E	13,67 F
Linea3(INIA)	0,33 BCD	1,67 BCDE
PFD-1>125	-0,67 ABC	-1,67 BC
PFD-1>333	2,00 BCDE	7,33 CDEF
MDL248	2,67 DE	8,67 EF
FL4577	0,67 BCD	2,00 BCDE
CIRAD-CIAT1	0,67 BCD	3,33 BCDE
CIRAD-CIAT3	2,67 DE	7,33 CDEF

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

- Porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB)

En cuanto la variable porcentaje de yeso más panza blanca, en el Cuadro 42 se observa que el índice TOL fue el único índice que no logró identificar los genotipos tolerantes de los susceptibles. Por otro lado, los índices ISS, RDI e ITS detectaron que la variedad D-Sativa presenta alta susceptibilidad al déficit hídrico a pesar de su bajo contenido de Y+PB en ambas condiciones de riego. Para el resto de los índices (Cuadro 43) se determinó que las variedades Fonaiap 2000 y SAK23 son altamente tolerantes por presentar valores bajos de yeso más panza blanca bajo las condiciones de riego y estrés, mientras que Fonaiap 1, Línea 1 (INIA), PFD-1>125 y CIRAD-CIAT 3 mostraron baja calidad por los elevados valores de Y+PB.

Cuadro 42. Valores medios del índice de susceptibilidad a la sequía (ISS), índice de tolerancia (TOL), índice relativo a la sequía (RDI) e índice de la tolerancia a estrés (ITS) de la variable porcentaje de grano yesoso más panza blanca (Y+PB).

Pedigree	ISS	TOL	RDI	ITS
Fonaiap 2000	5,00 A	-4,00 B	3,26 B	3,26 B
Venezuela 21	1,00 A	-5,00 B	1,38 AB	1,38 AB
Fonaiap 1	2,00 A	-23,67 A	1,88 AB	1,88 AB
D-Sativa	12,67 B	-14,33 B	6,87 C	6,87 C
Federroz 2000	1,00 A	-3,67 B	1,37 AB	1,37 AB
Cimarrón	2,00 A	-10,67 B	2,07 AB	2,07 AB
PAYARA 1 FL	1,33 A	-3,33 B	1,55 AB	1,55 AB
PIONERO	0,67 A	-2,00 B	1,35 AB	1,35 AB
SD20A	0,33 A	-2,33 B	1,28 AB	1,28 AB
SAK23	0,33 A	0,00 B	1,03 A	1,03 A
Linea 1 (INIA)	2,00 A	-27,67 A	1,93 AB	1,93 AB
Linea 3 (INIA)	1,67 A	-5,33 B	1,86 AB	1,86 AB
PFD-1\1\1\2>125	0,33 A	-3,00 B	1,07 A	1,07 A
PFD-1\1\1\2>333	4,33 A	-17,00 AB	3,16 AB	3,16 AB
MDL248	3,67 A	-17,33 AB	2,62 AB	2,62 AB
FL4577	2,00 A	-4,33 B	2,03 AB	2,03 AB
CIRAD-CIAT 1	1,00 A	-9,33 B	1,43 AB	1,43 AB
CIRAD-CIAT 3	0,33 A	-11,00 B	1,15 AB	1,15 AB

Cuadro 43. Valores medios del índice de la media aritmética (MP), índice de la media geométrica (GMP) e índice de la media armónica (HM) de la variable Y+PB.

Pedigree	MP	GMP	HM
Fonaiap 2000	3,80 A	3,19 A	2,70 A
Venezuela 21	24,61 FG	23,95 FG	23,34 GH
Fonaiap 1	46,88 H	44,59 H	42,48 I
D-Sativa	11,75 BCD	9,07 B	7,22 BC
Federroz 2000	12,96 CD	12,65 BCD	12,37 DEF
Cimarrón	19,01 EF	17,82 DEF	16,80 EFG
PAYARA 1 FL	8,73 BC	8,46 B	8,20 CD
PIONERO	8,03 B	7,89 B	7,75 CD
SD20A	15,87 DE	15,44 CDE	15,02 EF
SAK23	3,14 A	3,13 A	3,13 AB
Linea 1 (INIA)	45,03 H	42,74 H	40,60 I
Linea 3 (INIA)	11,77 BCD	10,84 BC	10,01 CDE
PFD-1\1\1\2>125	61,74 I	61,56 I	61,38 J
PFD-1\1\1\2>333	16,74 DE	14,25 CDE	12,24 DEF
MDL248	22,74 FG	20,56 EFG	18,74 FGH
FL4577	9,01 BC	8,54 B	8,14 CD
CIRAD-CIAT 1	26,43 G	25,99 G	25,55 H
CIRAD-CIAT 3	87,23 J	86,94 J	86,65 K

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > ,050$)

En términos generales, se puede inferir que las variedades Fonaiap 2000, PAYARA FL 1 y SAK23 resultaron ser las que mostraron el mejor comportamiento según los índices para la mayoría de las variables estudiadas, siendo esto un indicativo de tolerancia, por tanto pudieran ser recomendadas como posible progenitor para el desarrollo de variedades tolerantes a déficit hídrico con alto potencial productivo. Las variedades se destacaron por tener bajo las dos condiciones de riego ciclo corto, alta fertilidad de las espiguilla, alto porcentaje de grano entero, además de presentar valores bajos de Y+PB. Siendo la variedad Fonaiap 2000, la que presentó mejoría en el GE bajo condiciones de sequía. Por otro lado, las variedades PAYARA FL 1 y SAK23 mostraron estabilidad en el ciclo del cultivo y porcentaje de yeso más panza blanca, respectivamente.

Los índices ISS, TOL, RDI e ITS no lograron diferenciar los genotipos tolerantes de los susceptibles, excepto en la variable Y+PB. La selección mediante estos índices radica en la estabilidad de los genotipos frente a condiciones contrastante, por lo tanto, las deficiencias de estos índice se basa en la imposibilidad de distinguir a los genotipos superiores en su comportamiento en ambas condiciones. Los índices MP, GMP y HM están relacionados con la superioridad en su comportamiento para las dos condiciones y demostraron ser más poderosos para separar a los individuos.

Diferentes estudios han sido realizados con la finalidad de evaluar y seleccionar genotipos con tolerancia a sequía, entre ellos, está el trabajo reportado por Fernández (1992) cuyo objetivo fue evaluar la efectividad de los diferentes índices para identificar genotipos tolerantes, en el cual concluyó que los índices MP, ISS y TOL no lograron identificar genotipos tolerantes al estrés con alto potencial productivo. Estudio similar fue realizado por Clarke *et al.* (1992) donde demostró que el índice ISS basado en el rendimiento no logró diferenciar los genotipos potencialmente resistentes a la sequía de los que poseían bajo potencial de rendimiento.

De igual manera, Hassanpanah *et al.* (1998) demostró que los índices ISS y TOL no eran eficientes para ser utilizados en la selección de genotipos con alta capacidad productiva bajo condiciones de riego y déficit hídrico, por el contrario reporta que el índice ITS resultó ser el más eficiente. Adicionalmente, señaló que los índices de ISS y TOL evalúan

solamente la plasticidad de los genotipos. Limitaciones similares fueron señalada por Saba *et al.* 2001 en el cultivo de trigo cuyo objetivo fue evaluar los progenitores y F1s mediante la aplicación de índices de sequías, siendo el índice ISS y TOL los que no mostraron diferencias significativas entre los progenitores y F1s, a pesar de que estudios previos habían indicado para los progenitores variación en la respuesta frente a sequía. Asimismo, se estimó para cada índice la heredabilidad en sentido amplio y restringido, de las cuales los índices ISS y TOL presentaron baja heredabilidad, mientras que los índices GMP, MP y STI presentaron moderada heredabilidad.

Estos resultados, confirma lo señalado por Kearsey. y Pooni (1996), en el cual se enfatiza que el avance genético está directamente relacionado con la magnitud de la heredabilidad en sentido estricto. Basado en estos estudios se pudiera esperar que la selección basada en los índices GMP, MP e IST conllevara a un mayor progreso que la selección basada en los índices ISS y TOL. Asimismo, se esperaría que la utilización de un buen índice permita identificar genotipos superiores en ambos ambientes. A pesar de que los índices han sido comparados, sus propiedades genéticas y consistencias no se han estudiado. Esta podría ser una de las principales razones por el cual el progreso genético en el desarrollo de plantas resistentes a la sequía no ha sido significativo. Por lo tanto se requiere comprender los mecanismos morfo-anatómicos y fisiológicos que permiten a una planta mantener su comportamiento bajo condiciones de estrés.

2. Caracterización Fisiológica

2.1 Microclima

Los valores promedios de temperatura y humedad relativa diaria en el invernadero del Instituto de Agronomía, Facultad de Agronomía, UCV, se muestran en la Figura 7. Los valores más altos de humedad relativa (78%) se registraron a final de la tarde, mientras que los valores más bajos se registraron a final de la mañana y principio de la tarde. Los valores de temperatura oscilaron entre 29 y 44 °C.

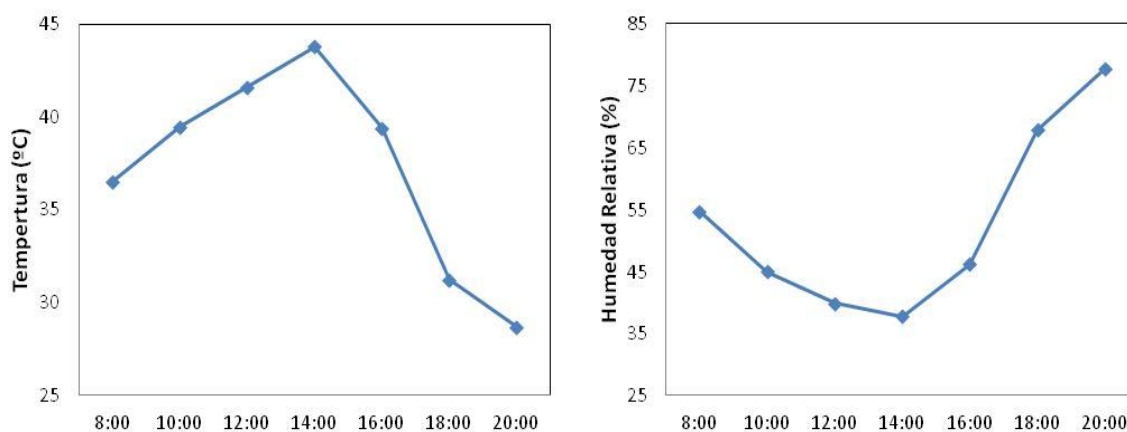


Figura 7. Registro diario promedio de humedad relativa y temperatura interna del invernadero del Instituto de Agronomía de la Facultad de Agronomía-UCV, correspondiente al período (mayo-agosto del año 2013) de establecimiento y ejecución del ensayo de fisiología.

2.2. Características Fisiológicas

- Estadística Descriptiva

Los valores promedio y otros estadísticos descriptivos de las variables fisiológicas biomasa total, biomasa viva, biomasa muerta, fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y uso eficiente de agua (EUA y EUA intrínseca) se muestran en el Cuadro 44. La variable conductancia estomática resultó ser la de mayor dispersión de los datos, por presentar el valor más alto en la desviación estándar. Mientras que la eficiencia en el uso de agua intrínseca presentó el valor más bajo.

Cuadro 44. Estadística descriptiva de las variables fisiológicas de 18 genotipos de arroz sometidos durante 7 días a de déficit hídrico

Variable	Media	D.E.	Mín	Máx	Asimetría	Curtosis	Normalidad
Biomasa Total	23,75	4,68	14,1	36,7	0,54	0,19	0,98
Biomasa Viva	5,27	3,52	0	15,7	0,81	0,53	0,97
Biomasa Muerta	18,48	4,37	4,8	28	-0,45	0,62	0,97
Fotosíntesis	13,71	5,98	2,8	23,2	-0,44	-1,08	0,95
Transpiración	4,87	3,06	0,9	10,6	0,52	-1,22	0,97
Conductancia Estomática	403,77	438,01	23	1515	1,15	-0,13	0,97
Eficiencia en el uso de agua	3,41	1,62	1,27	8,58	0,86	0,26	0,97
Eficiencia en el uso de agua intrínseca	0,08	0,05	0,01	0,19	0,46	-1,11	0,97

Tal como se aprecia en el cuadro 44, se distribuyeron según la distribución normal. Todas las variables presentaron valores por encima de 0,90. Los valores de simetría en la mayoría de las variables están cercanos a cero, indicando que la distribución de los datos es ligeramente asimétrica, por lo que los datos se encuentran alrededor de la media. Los valores de Curtosis para la biomasa y eficiencia en el uso de agua fueron positivos, indicando una distribución leptocúrtica que sugiere mayor concentración de los datos entorno a la media. El resto de las variables presentaron valores negativos asociados a una menor concentración de los datos alrededor de la media.

- Biomasa

La producción de biomasa total aérea de los genotipos estudiados se vio afectada por el déficit hídrico (Figura 8). Los genotipos disminuyeron en promedio un 47 % la biomasa aérea total en comparación con la planta control, siendo la Línea 3 (INIA) la que presentó la mayor disminución (64 %) y la variedad Fonaiap 2000 la menor (18 %).

La biomasa aérea total se discriminó en biomasa viva y muerta a los 15 días después de suspensión del riego, encontrándose que el estrés por déficit hídrico disminuyó en promedio 10,6 veces la biomasa viva y aumento 4,7 veces la biomasa muerta.

En general todos los genotipos disminuyeron en biomasa total y viva, aumentando la biomasa muerta. El análisis de la varianza solo detectó diferencias significativas entre genotipos para la variable biomasa viva, bajo condiciones de estrés (Cuadro 45). Las líneas experimentales CIRAD-CIAT 3 y PFD-1\1\1\2>125 mostraron el mayor peso de biomasa viva con 10,90 y 9,83 g, respectivamente; mientras que las variedades Fedearroz 2000 y SAK23 resultaron ser las que mostraron menor peso de biomasa viva con 2,23 y 1,53 g, respectivamente (Cuadro 46).

Estos resultados coinciden con los reportados por Muhammad *et al.* (2013) y Pieters y Núñez (2008) donde reportan que el estrés por déficit hídrico ocasiona reducción de la biomasa, asimismo Muhammad *et al.* (2013) sugiere que la disminución de la biomasa bajo déficit hídrico está asociada a una disminución de los procesos fisiológicos de la planta, entre ellos, la fotosíntesis y la regulación osmótica.

Pieters y Núñez (2008) comparando la producción de biomasa total de los genotipos Fonaiap 2000 y Cimarrón después de 17 días de suspensión del riego, encontraron que el genotipo Fonaiap 2000 no había sido afectado por el déficit hídrico mientras que ‘Cimarrón’ disminuyó en un 21%, debido en una disminución en la biomasa viva. En el presente estudio no se encontraron tales diferencias entre estos dos genotipos, apreciándose un comportamiento estadísticamente similar. Es de hacer notar las diferencias en las condiciones de temperatura ambiental de ambos trabajos, Pieters y Núñez (2008) reportan una temperatura máxima de 34,7°C, en el presente trabajo la temperatura máxima fue de 44°C por lo que el efecto del estrés debió tener un mayor impacto para ambos genotipos.

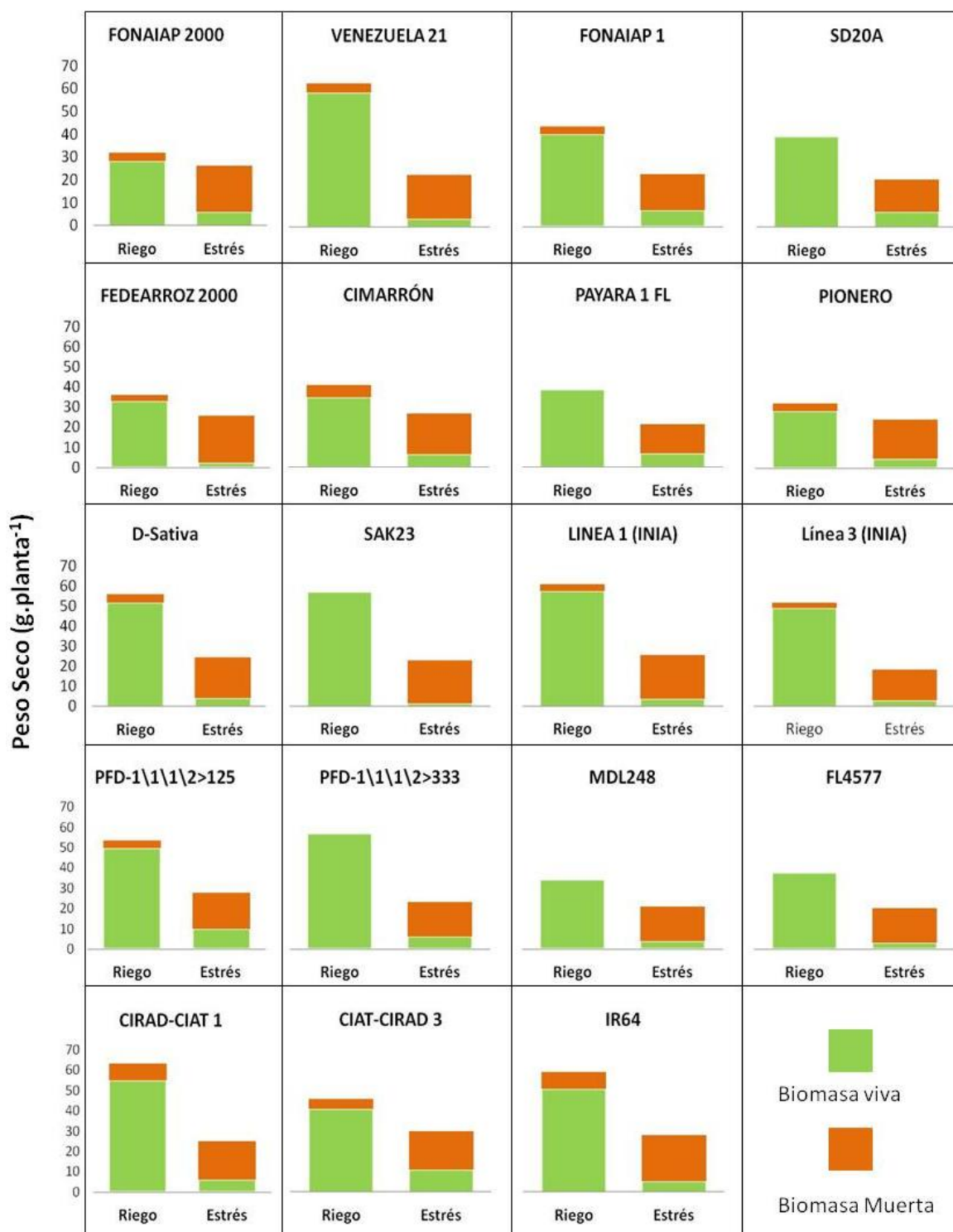


Figura 8. Producción de biomasa total, biomasa viva y biomasa muerta de 18 genotipos de arroz bajo dos condiciones de disponibilidad de agua (Riego y Estrés)

Cuadro 45. Cuadrado medio del análisis de varianza de la biomasa total, biomasa viva y biomasa muerta.

Fuentes de variación	gl	Biomasa Total	Biomasa Viva	Biomasa Muerta
Repetición	2	3,766 ns	50,037 **	42,459 ns
Genotipo	18	27,752 ns	17,669 *	22,063 ns
Error	36	19,946	7,681	16,293
Total	56			
%CV		18,8	52,57	21,84

Cuadro 46. Valores promedios de biomasa viva (g) de 18 genotipos de arroz sometido a 7 días a déficit hídrico

Pedigree	Biomasa Viva (g)	Pedigree	Biomasa Viva (g)
CIRAD-CIAT 3	10,90 A	PIONERO	4,33 AB
PFD-1\1\1\2>125	9,83 AB	D-Sativa	4,13 AB
Fonaiap 1	7,07 AB	Linea 1 (INIA)	3,77 AB
SD20A	6,77 AB	MDL248	3,70 AB
PAYARA 1 FL	6,63 AB	Venezuela 21	3,60 AB
Cimarrón	6,50 AB	FL4577	3,03 AB
CIRAD-CIAT 1	6,10 AB	Linea 3 (INIA)	3,00 AB
PFD-1\1\1\2>333	5,97 AB	Federoz 2000	2,23 B
Fonaiap 2000	5,93 AB	SAK23	1,53 B
IR64	5,13 AB		

- Fotosíntesis (A), Transpiración (E) y Conductancia estomática (Gs)

En la Figura 9 se puede observar la tasa instantánea de intercambio gaseoso de 18 genotipos de arroz sometidos durante 15 días a déficit hídrico. La fotosíntesis aumentó a los 7 días de estrés, para luego disminuir drásticamente a los 15 días con déficit hídrico, mostrando una reducción en promedio de 75%. Los valores más alto de fotosíntesis se obtuvieron a los 7 días de estrés en el genotipo MDL248 con $19,13 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ y los valores más bajos se observaron a los 15 días con un valor promedio de $3,38 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

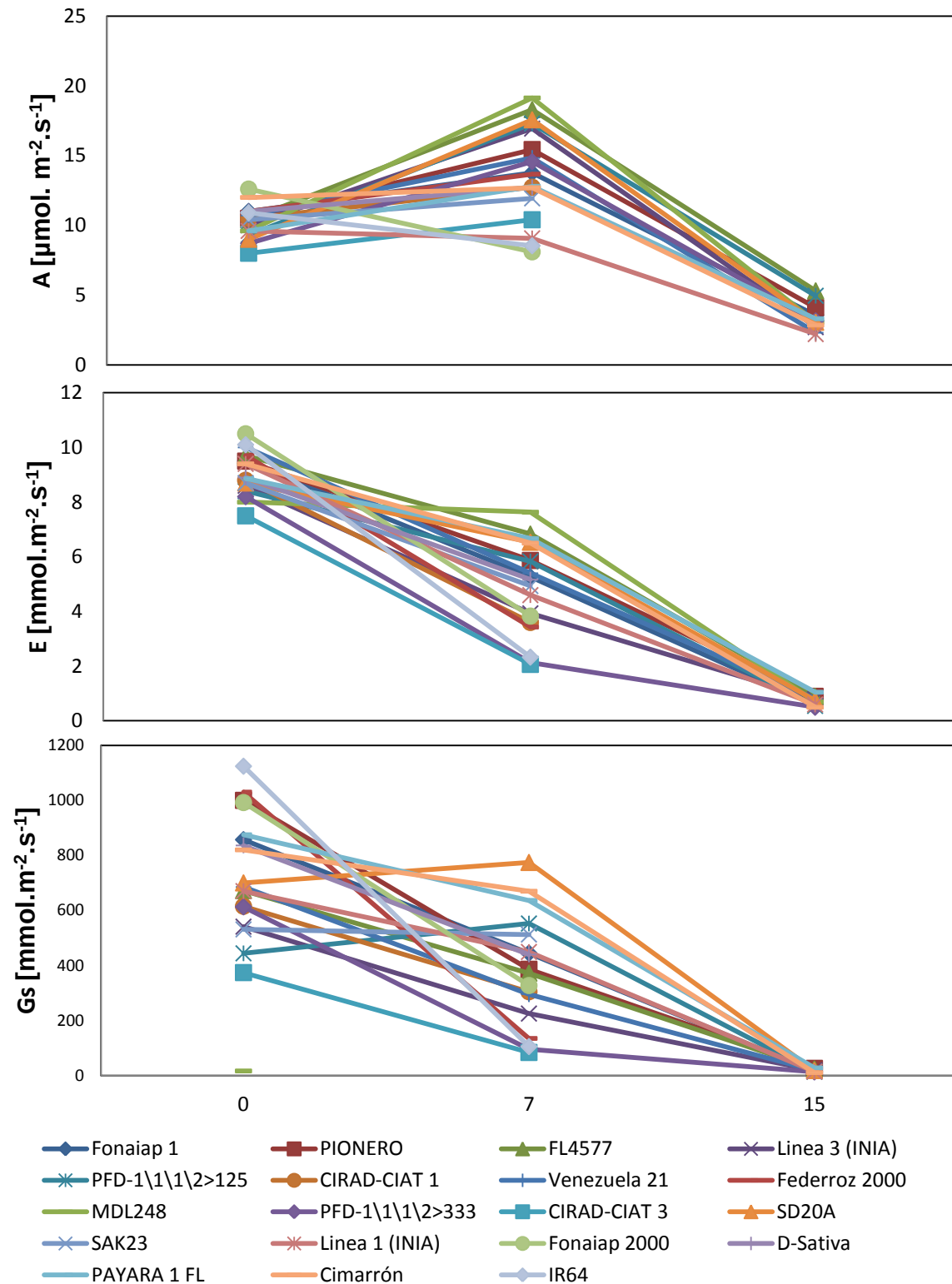


Figura 9. Valores instantáneos de fotosíntesis (A), transpiración (E) y conductancia estomática (Gs) de 18 genotipos de arroz bajo condiciones de déficit hídrico

La transpiración y la conductancia estomática fueron afectadas a los 7 y 15 días de estrés; estos resultados eran de esperarse pues el cierre estomático es el mecanismo que controla la pérdida de agua en las hojas por transpiración. En este sentido, se pudiera inferir que la disponibilidad de agua afecta el cierre estomático, originando la disminución de la fotosíntesis debido a la menor captación de CO₂.

Por otro lado, los valores de fotosíntesis registrados en los genotipos Fonaiap 2000 y Cimarrón, así como la tendencia observada en la transpiración y conductancia estomática son consistentes con lo reportado por Pieters y Nuñez (2008). Estos resultados confirman lo sugerido por Medrano *et al.* (2008) donde señala que el déficit hídrico provoca en las hojas una pérdida de turgencia celular que, junto a la acción del ácido abscísico (ABA), cuya síntesis en las raíces aumenta en sequía, son responsables del cierre de los estomas. A pesar de que está ampliamente aceptado que tiene lugar un cierre estomático en respuesta al déficit hídrico, actualmente no hay consenso en la importancia relativa, sin embargo, el cierre estomático tiene como consecuencias la reducción de la tasa de transpiración.

En cuanto al análisis de la varianza no se reveló diferencias significativas entre el comportamiento de los 19 genotipos evaluados en ninguna de las variables, a los 7 días de estrés por déficit hídrico (Cuadro 47).

Cuadro 47. Cuadrado medio del análisis de varianza de la fotosíntesis (A), transpiración (E) y conductancia estomática (Gs)

Fuentes de variación	gl	Fotosíntesis (A)	Transpiración (E)	Conductancia estomática (Gs)
Repetición	2	131,880*	47,075**	1202403,018**
Genotipo	18	31,884 ns	8,346 ns	155463,113 ns
Error	36	32,354	7,768	153903,555
Total	56			
%CV		41,49	57,21	47,16

- Uso eficiente del agua (EUA)

Con las medidas de intercambio de gases en hojas, tales como la fotosíntesis (A) y la transpiración (E) se estimó la eficiencia en el uso del agua a escala foliar ($EUA = A/E$), asimismo se estimó la eficiencia intrínseca en el uso del agua ($EUA \text{ intrínseca} = A/G_s$), mediante la utilización de los valores de fotosíntesis (A) y conductancia estomática (G_s).

El uso eficiente de agua y el uso eficiente de agua intrínseco aumentaron a medida que aumentaba el número de días en que las plantas se encontraban bajo condiciones de estrés (Figura 10). Los valores de EUA observado a los 7 días en las variedades Fonaiaip 2000 y Cimarrón fueron 2,11 y 1,95 $\mu\text{mol.mmol}^{-1}$, respectivamente. Por otro lado, a los 15 días de estrés la variedad Cimarrón aumentó la EUA (5,7 $\mu\text{mol.mmol}^{-1}$), mientras que la variedad Fonaiaip 2000 no se logró tomar el dato por el enrollamiento excesivo de las hojas. Los resultados obtenidos a los 7 días para ambas variedades son similares a los reportados por Pieters y Nuñez (2008), caso contrario ocurrió a los 15 días donde se reporta una disminución drástica de la EUA. La disminución drástica de la EUA durante el déficit hídrico ha sido asociada a un cierre estomático severo, en otras palabras, cuando se presentan valores extremos de sequía, las plantas se tornan menos eficientes en el uso del agua (Flexa *et al.*, 2004). Basado en esta información se podría inferir que los valores reportados por Pieters y Nuñez (2008) están asociados a una sequía extrema que ocasionó la disminución drástica de los valores de EUA.

El uso eficiente de agua intrínseca mostró tendencia similar al uso eficiente de agua, sin embargo, existen contradicciones al momento de establecer los mejores genotipos, como por ejemplo, la variedad Cimarrón según EUA intrínseca se ubica entre los dos genotipos con valores más altos, lo cual no ocurre con el EUA, lo cual ubica a dicha variedad como el cuarto genotipo con mejor valor.

Esto pudiera estar relacionado a que la EUA depende de la planta y de las condiciones ambientales, de forma que un mismo grado de apertura estomática puede traducirse en una tasa de transpiración muy diferente si la humedad ambiental varía; mientras que la eficiencia intrínseca mide diferencias relacionadas con la capacidad de la hoja para regular la fotosíntesis y la conductancia estomática, y las mismas son independientes de las condiciones atmosféricas en el momento de la medida (Medrano *et al.*, 2007).

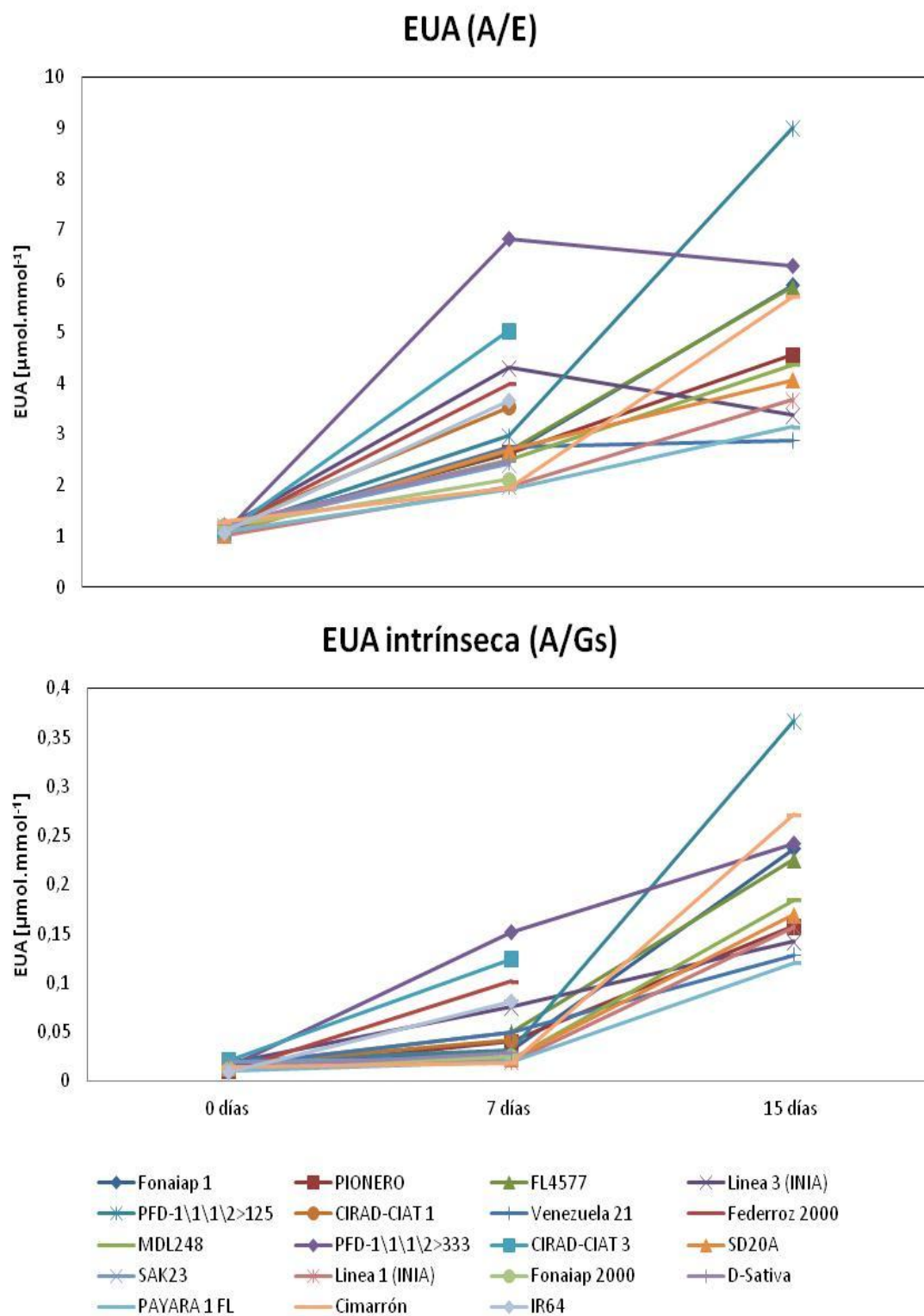


Figura 10. Valores instantáneos de eficiencia de uso de agua (EUA) y eficiencia de uso de agua intrínseca de 18 genotipos de arroz bajo condiciones de déficit hídrico

El análisis de varianza no logró detectar diferencias significativas en el uso eficiente de agua y en el uso eficiente de agua intrínseca (Cuadro 48). No obstante, los genotipos que presentaron valores altos corresponden a las líneas experimentales PFD-1\1\1\2>125, PFD-1\1\1\2>333, FL4577 y a las variedades Cimarrón y Fonaiap 1, cuyos valores de EUA oscilaron entre 5 y 9 $\mu\text{mol}.\text{mmol}^{-1}$ y los valores de EUA intrínseca que se ubicaron entre 0,22 y 0,36 $\mu\text{mol}.\text{mmol}^{-1}$. Asimismo, las variedades Venezuela 21 y PAYARA 1 FL a los 15 días resultaron ser las menos eficientes en el uso del agua.

Cuadro 48. Cuadrado medio del análisis de varianza de la eficiencia de uso de agua (EUA) y la eficiencia de uso de agua intrínseca

Fuentes de variación	Gl	EUA	EUA intrínseca
Repetición	2	1,16	0,010*
Genotipo	18	3,56 ns	0,003 ns
Error	36	2,226	0,002
Total	56		
%CV		43,8	53,4

Como se ha comentado anteriormente, el proceso de intercambio de gases permite estimar la eficiencia en el uso del agua, en el cual paralelamente a la fijación de carbono de la atmósfera en las plantas para la producción de biomasa, también tiene lugar la pérdida de agua desde la planta a la atmósfera. Por tanto, la eficiencia en el uso del agua (EUA) de las plantas puede entenderse de manera genérica como el volumen de agua que éstas necesitan consumir (evapotranspirar) para incorporar a su biomasa una determinada cantidad de carbono proveniente de la atmósfera (Medrano *et al.*, 2007).

Los resultados presentados en este estudio, pone en evidencia el efecto del déficit hídrico sobre los procesos fisiológicos, como es el caso del cierre de los estomas, lo que supone el lógico aumento de la resistencia estomática a la difusión de CO_2 hacia el estroma. Asimismo, el cierre estomático tiene también como consecuencias la reducción de la tasa de transpiración y, por tanto, el incremento de la eficiencia en el uso del agua. Por lo tanto,

el estrés por déficit hídrico, además de provocar ajustes en el crecimiento de la biomasa, causa importantes modificaciones en el conjunto de procesos que conducen a la asimilación de CO_2 , debido al cierre estomático, afectando diversos procesos fotosintéticos, todo esto trae como consecuencias por un lado, la reducción del gasto de agua y el incremento de la eficiencia en su uso, y por otra parte la disminución de la asimilación de CO_2 y por ende el crecimiento.

3. Diversidad Genética

Como una manera de evaluar si las posibles diferencias en el comportamiento ante el estrés por déficit hídrico están asociadas a una similaridad genética entre los genotipos, se decidió incorporar un análisis de diversidad genética con el uso de marcadores moleculares codominantes como son los microsatélites (SSR).

3.1. Extracción de ADN

Siguiendo el procedimiento de Pérez-Almeida *et al.* (2011), se logró obtener el ADN de los 18 genotipos de arroz en concentración comprendida entre 40 y 200 ng.μL⁻¹ y de buena calidad para la amplificación por PCR de los microsatélites seleccionados (Figura 11).

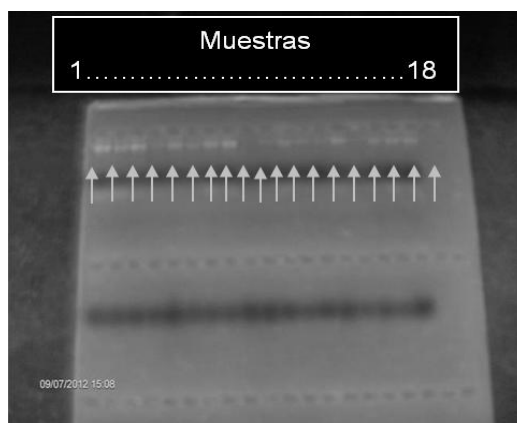


Figura 11. Verificación de la calidad y cantidad de ADN obtenido en los 18 genotipos de arroz evaluados, mediante electroforesis en geles de agarosa al 1%.

3.2. Análisis de Polimorfismo

El polimorfismo encontrado en los 12 microsatélites evaluados, se muestra en el Cuadro 49. Se logró identificar en total 47 alelos con un número de alelos por locus entre 2 y 6 alelos, con un número promedio de alelos/locus de 3,92 y el contenido medio de información polimórfica (PIC) es 0,53. El marcador microsatélite RM13 resultó ser el más informativo y polimórfico no solo por presentar 6 alelos, sino que presentar la mayor variabilidad y poder discriminativo por tener un PIC de 0,82.

Cuadro 49. Número de alelos, frecuencia y PIC encontrados para 12 microsatélites en 18 genotipos de arroz

SSR	Alelos	Frecuencia	PIC
RM347	A	0,31	0,62
	B	0,06	
	C	0,53	
	D	0,06	
	E	0,06	
RM247	A	0,86	0,26
	B	0,07	
	C	0,07	
RM319	A	0,15	0,72
	B	0,18	
	C	0,03	
	D	0,41	
	E	0,24	
RM9	A	0,11	0,7
	B	0,11	
	C	0,44	
	D	0,28	
	E	0,06	
RM110	A	0,88	0,22
	B	0,13	
RM55	A	0,12	0,3
	B	0,06	
	C	0,82	

SSR	Alelos	Frecuencia	PIC
RM131	A	0,11	0,29
	B	0,83	
	C	0,06	
RM13	A	0,11	0,82
	B	0,19	
	C	0,17	
	D	0,22	
	E	0,11	
RM222	F	0,19	0,65
	A	0,14	
	B	0,53	
	C	0,19	
	D	0,14	
RM215	A	0,44	0,55
	B	0,06	
	C	0,5	
RM224	A	0,14	0,72
	B	0,06	
	C	0,11	
	D	0,31	
RM174	E	0,39	0,5
	A	0,53	
	B	0,47	

PIC promedio	0,53
Nº Total de alelos	47
Nº de alelos promedio/locus	3,92

Los marcadores microsatélites utilizados en los 18 genotipos de arroz permitieron identificar 9 genotipos con un solo marcador SSR, esto debido a la presencia de diez alelos únicos (Cuadro 50). Por ejemplo, los alelos D y E del microsatélite RM346 diferencian a las líneas experimentales PFD-1\1\1\2>333 y CIRAD-CIAT 1, respectivamente.

Los alelos B y C del marcador RM243 son únicos para las líneas experimentales PFD-1\1\1\2>125 y CIRAD-CIAT 3, respectivamente. El alelo C del iniciador RM319 es único para la variedad Fedearroz 2000, el alelo B del RM55 diferencia a la línea CIRAD-CIAT 3 del resto de los genotipos. El alelo C del microsatélite RM131 es único para la variedad Línea 3 (INIA), el alelo B de RM215 para la variedad Cimarrón y el alelo B de RM224 para la variedad SD20A. El número de alelos por locus y la presencia de alelos únicos encontrado en este estudio, coincide con los resultados obtenidos por Pérez-Almeida *et al.* (2011) y Arnao *et al.* (2007) donde señalan la presencia de los alelos únicos de alta utilidad para la discriminación de variedades.

Cuadro 50. Microsatélites (SSR) evaluados en 18 genotipos de arroz que presentaron alelos únicos para la identificación de genotipos

SSR	Alelo	Genotipo
RM347	D	PFD-1\1\1\2>333
	E	CIRAD-CIAT 1
RM247	B	PFD-1\1\1\2>125
	C	CIRAD-CIAT 3
RM319	C	Línea 1 (INIA)
RM9	E	Fedearroz 2000
RM55	B	CIRAD-CIAT 3
RM131	C	Línea 3 (INIA)
RM215	B	Cimarrón
RM224	B	SD20A

3.3. Estudio de Similitud

Las relaciones genéticas entre los genotipos se muestran en el Dendrograma (UPGMA) de la Figura 14. Al tomar el valor de similitud 0,30 como referencia se puede observar la formación de dos grupos, el primer grupo conformado por las líneas experimentales CIRAD-CIAT 1, CIRAD-CIAT 3 y PFD-1\1\1\2>333, mientras que el segundo grupo lo conforma el resto de los genotipos.

Los resultados obtenidos en este estudio confirman que los cultivares utilizados actualmente en Venezuela poseen una base genética estrecha, además de que las líneas experimentales en su mayoría, no lograrán contribuir en la ampliación de la base genética del cultivo en Venezuela por su similitud con las variedades sembradas en el país.

No obstante, las líneas experimentales que se encuentran en el grupo 2 podrían ampliar la base genética del cultivo, además de aportar atributos para la tolerancia a estrés hídrico. A pesar de las ventajas que poseen dichas líneas, las mismas mostraron el peor comportamiento frente a las variables fertilidad de la espiguilla, porcentaje de grano entero y porcentaje de grano yesoso más panza blanca. Por tal motivo, se hace necesario introducir las líneas experimentales del grupo 2 en un programa de pre-mejora con la finalidad de transferir genes o grupos de genes asociados a la tolerancia en materiales adaptados, de esta manera el material resultante, identificado como germoplasma valorizado, podrá ser incluidos como progenitor dentro de los programas de mejoramiento.

Un estudio previo realizado por Acevedo *et al.* (2007) coinciden con los resultados obtenidos en este estudio, donde se señala que la estrecha base genética del germoplasma de arroz se debe a la participación de 5 ancestros en todas las variedades contribuyendo con un 52% del conjunto génico, lo que es confirmado por los resultados del presente estudio. Asimismo, Acevedo *et al.* (2007) reportan que el coeficiente de parentesco promedio obtenido entre el conjunto de variedades fue 0,20, superior al mostrado por Cuevas-Pérez *et al.* (1992), indicando que el parentesco entre las variedades comerciales ha aumentado desde esa fecha hasta el presente.

En otros estudios, donde se ha estudiado la similitud genética de las variedades de arroz de Venezuela utilizando marcadores moleculares concuerdan con lo reportado en el presente estudio. Por ejemplo, el estudio realizado por Angulo *et al.* (2006) en el cual se incluyeron 12 cultivares de arroz el análisis de agrupamiento UPGMA originó cuatro grupos, con 50% de loci polimórficos, 1,76 alelos promedio por locus y un índice de diversidad de Nei de 0,166 lo que evidencia poca diversidad existente en los materiales evaluados.

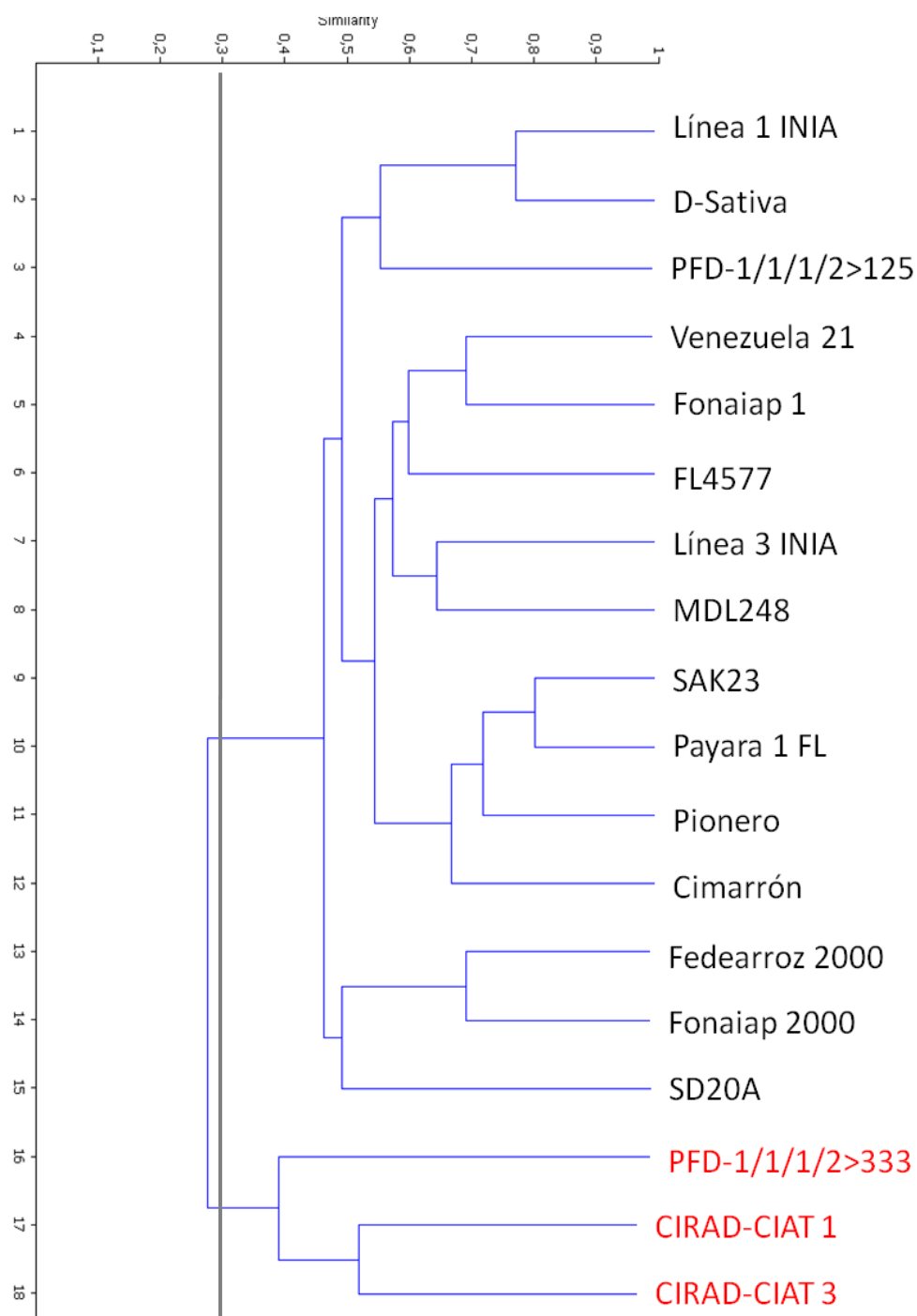


Figura 12. Dendrograma (UPGMA) obtenido para 18 genotipos de arroz, basado en el índice de similitud DICE.

Un informe más reciente, incluyó 11 materiales cultivados bajo riego en el país así como siete arroces silvestres y sus cruzamientos, para un total de 18 materiales. Los SSR fueron altamente poderosos para distinguir genéticamente entre materiales genéticamente cercanos, y se validó su uso en la caracterización molecular de accesiones; asimismo este informe confirmó que las variedades cultivadas actualmente en el país están emparentados entre ellos y aún con variedades producidos hace 20 años, lo cual denota la vulnerabilidad genética del sistema (Ghneim *et al.*, 2008).

En este sentido, se puede inferir que los campos arroceros en Venezuela tienen alta vulnerabilidad genética, además de ser una posible causa del estancamiento en el mejoramiento genético del rendimiento. Aunado a esto, la baja disponibilidad de germoplasma para enfrentar periodo de estrés por déficit hídrico, una de las consecuencias señaladas al cambio climático. Es por ello, que se hace necesario la evaluación de un gran número de germoplasma que permita identificar no solo genotipos tolerantes sino genotipos que permitan ampliar la base genética del cultivo.

CONCLUSIONES

La evaluación agronómica, molinera y culinaria permitió identificar a las variedades Fonaiaip 2000, Payara FL1 y SAK23 como posibles progenitores para el desarrollo de variedades tolerantes a déficit hídrico, las mismas presentan ciclo corto, alta fertilidad de las espiguillas, alto porcentaje de grano entero y bajo porcentaje de yeso más panza blanca. Aunado a esto, las variedades Fonaiaip 2000 y SAK23 mostraron estabilidad en su comportamiento para el porcentaje de yeso más panza blanca.

Asimismo esta evaluación permitió agrupar los diferentes índices de sequía: El primer grupo conformado por los índices ISS, TOL, RDI e ITS, se caracterizaron por identificar genotipos estables frente a condiciones contrastante, mientras que el segundo grupo de índices (MP, GMP y HM) tienen la ventaja de identificar genotipos de comportamiento superior para condiciones contrastante, además estos índices demostraron ser más poderosos para separar a los genotipos.

Con la evaluación fisiológica se pudo demostrar que el déficit hídrico afecta los procesos fisiológicos, entre ellos el cierre estomático, afectando diversos procesos fotosintéticos, que traen como consecuencias la reducción del gasto de agua y el incremento de la eficiencia en su uso, así como la disminución de la asimilación de CO₂ y por ende del crecimiento y la acumulación de biomasa.

Con la evaluación molecular se determinó que las variedades actualmente sembradas en Venezuela poseen una base genética estrecha, además las líneas experimentales de este estudio, en su mayoría no ofrecen la posibilidad de ampliar la base genética del cultivo de arroz en el país, ya que las mismas presentan alta similitud con las variedades venezolanas.

El comportamiento de las plantas ante el estrés producido por déficit hídrico responde a complejos procesos metabólicos y fisiológicos, por lo que abordaje del problema también requiere respuestas y estrategias complejas, con el desarrollo de nuevos genotipos donde se incorporen características que permitan su óptimo desarrollo ante tales circunstancias. Ante la realidad del cambio climático y sus consecuencias, el mejoramiento genético del arroz supone nuevos retos que obligatoriamente deben incorporar estudios y criterios fisiológicos, moleculares y agronómicos, partiendo del desarrollo de poblaciones básicas de amplia base genética.

RECOMENDACIONES

1. Para aumentar la eficiencia de la selección mediante la utilización de índices de susceptibilidad se recomienda establecer el ensayo a principio de noviembre con la finalidad de evitar durante la floración y cosecha las primeras lluvias que dan inicio a la época húmeda, asimismo se recomienda imponer el déficit hídrico a partir de la fase vegetativa
2. Para disminuir los coeficientes de variación observados en el ensayo de fisiología se recomienda aumentar el número de repeticiones, asimismo para ejercer mayor control de las posibles fuentes de variación se debería bloquear los días. Aunado a esto, se recomienda establecer el ensayo control para realizar el análisis combinado

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abarshahr, M.; Rabiei, B. y Samizadeh Lahigi, H. 2011. **Assessing Genetic Diversity of Rice Varieties under Drought Stress Conditions**. Notulae Scientia Biologicae. 3(1):114-123.
- Acevedo, M.; Torres, E.; Moreno, O.; Alvarez, R.; Torres, O.; Castrillo, W.; Torrealba, G.; Reyes, E.; Salazar, M. y Navas, M. 2007. **Base genética de los cultivares de arroz de riego liberados en Venezuela**. Agronomía Tropical 57(3):197-204.
- Acevedo, M., Castrillo, W., Belmonte, U. 2006. **Origen, evolución y diversidad del arroz**. Agronomía Tropical. 57(2):151-170.
- Adu-Kwarteng, E.; Ellis, W.; Oduro, I. y Manful, J. 2003. **Rice grain quality: A comparison of local varieties with new varieties under study in Ghana**. Food Control, 14: 507-514.
- Akram, H.; Ali, A.; Sattar, A.; Rehman, H. y Bibi, A. 2013. **Impact of water deficit stress on various physiological and agronomic traits of three basmati rice (*Oryza sativa*, L.) cultivars**. The Journal of Animal & Plant Sciences, 23(5):1415-1423.
- Alfonso, R. 2006. **Mejoramiento para resistencia la sequía en el cultivo del arroz**. En: I Curso de Capacitación de Mejoramiento Genética de Arroz. Sanotí Spiritu, Cuba. 25p.
- Ali, M.; Pathan, M.; Zhang, J.; Bai, G.; Sarkarung, S. y Nguyen, H. 2000. **Mapping QTLs for root traits in a recombinant inbred population from two indica ecotypes in rice**. Theoretical and Applied Genetics 101:756–766.
- Ali, I.; Condon, A.; Peter, L.; Tester, M. y Schnurbusch, T. 2008. **Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bred wheat cultivars**. Journal of Experimental Botany. 59:3327–3346.
- Angulo, L.; Ramis, C.; Perdomo, M. y Pérez, I. 2006. **Estudio de la base genética de las variedades de arroz de Venezuela a través de microsatélites**. Resúmenes IX Congreso Latino americano de botánica. Santo Domingo, República Dominicana. p. 173.

- Arguissain, G.; Durand, A.; Boffeli, A.; Schlegel, C.; y Occhi, M. (27 Agosto 2010). **Comportamiento de cultivares de arroz al estrés hídrico**. Artículos Técnicos de Arroz, Nota 10. [En Línea]: <http://www.aianer.com.ar/arro/arroz10.htm>
- Arnao, E.; Jayaro, Y.; Hinrichsen, P.; Ramis, C.; Marín, C. y Pérez-Almeida, I. 2008. **Marcadores AFLP en la evaluación de la diversidad genética de variedades y líneas élites de arroz en Venezuela**. Interciencia. 33(5): 360-364.
- Arnao, E. 2003. **Selección asistida por marcadores moleculares en un programa de retrocruza en arroz**. Trabajo de grado Maestría. Maracay, Venezuela; Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. 124p.
- Atlin G. 2003. **Improving drought tolerance by selecting for yield**. En: Breeding rice for drought-prone environments. Ed. Fischer, K.S.; Lafitte, R.; Fukai, S.; Atlin, G.; Hardy, B. International Rice Research Institute (IRRI). Los Baños, Philippines. 14-22.
- Atlin, G. y Lafitte, H. 2003. **Developing and testing rice varieties for water-saving systems in the tropics**. En: Water-Wise Rice Production. Ed. Bouman, B.; Hengsdijk, H.; Hardy, B.; Bindraban, P.; Tuong, T. y Ladha, J. International Rice Research Institute. Los Baños, Philippines.
- Babu, R.C.; Nguyen, B.D.; Chamarerk, V.; Shanmugasundaram, P.; Chezhan, P.; Jeyaprakash, P.; Ganesh, S.K.; Palchamy, A.; Sadasivam, S.; Sarkarung, S.; Wade, L. J. y Nguyen, H. T. 2003. **Genetic Analysis of Drought Resistance in Rice by Molecular Markers: Association between Secondary Traits and Field Performance**. Crop Science. 43:1457-1469.
- Babu, R.C.; Pathan, M.S.; Blum, A. y Nguyen, H.T. 1999. **Comparison of measurement methods of osmotic adjustment in rice cultivars**. Crop Science 39:150-158.
- Bakul, M.; Akter, M.; Islam, M.; Chowdhury, M. y Amin, M. 2009. Water stress effect on morphological characters and yield attributes in some mutants T-Aman rice lines. Bangladesh Research Publications Journal. 3(2):934-944.

- Bernier, J.; A., Kumar; Venuprasad R.; Spaner, D. y Atlin, G. 2007. **A Large-Effect QTL for Grain Yield under Reproductive-Stage Drought Stress in Upland Rice.** Crop Science. 47:507-518.
- Cabuslay, G.; Ito, O. y Andalejar, A. 1999, **Genotypic differences in physiological responses to water deficit in rice.** En: Genetic Improvement of Rice for Water-Limited Environments, International Rice Research Institute, Philippines, pp. 99-116.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 1989. Evaluación de la calidad culinaria y molinera de arroz. 75 p.
- Châtel, M. y Guimarães, E. 1997. **Recurrent Selection in rice using a male-sterile gene.** Centro Internacional de Agricultura Tropical, Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Département des Cultures Annuelles. Cali, Colombia. 276p.
- Chaudhary, R.; Nanda, J. y Train, D. 2003. **Guía para .identificar las limitaciones de campo en la producción de arroz.** Comisión Internacional del Arroz y la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación. Roma. 73p.
- Cheng, W.; Zhang, G.; Zhao, G.; Yao, H. y Xu, H. 2003. **Variation in rice quality of different cultivars and grain positions as affected by water management.** Field Crops Research. 80:245-252.
- Clark, J.; Depauw, R. y Townley-Smith, T. 1992. **Evaluation of Methods for Quantification of Drought Tolerance in Wheat.** Crop Science. 32: 723-728.
- Covarrubias, A. (22 Septiembre 2011). **Sobrevivir al estrés: Cómo responden las plantas a la falta de agua.** En: Libro de Biotecnología V14 CS3, Capítulo 22. 253-262. [En línea] http://www.ibt.unam.mx/computo/pdfs/libro_25_aniv/capitulo_22.pdf
- Comisión Venezolana de Normas Industriales (COVENIN). 1990. **Norma 44-90 para arroz paddy (Primera Revisión).** Fondonorma. Caracas, Venezuela. 20 p.
- Cuevas-Pérez, F.; E., Guimaraez; L., Berrio; D., González. 1992. **Genetic base of irrigated-rice in Latin America and the Caribbean, 1971-1989.** Crop Science. 32:1054-1059.

- Dey, M. M. y Upadhyaya, H. K. 1996. **Yield loss due to drought, cold and submergence in Asia**. En: Rice Research in Asia: Progress and Priorities Editores: Evenson, R. E.; Herdt, R. W.; Hossain, M. CAB International, Wallingford, U.K. 291-303.
- Díaz, A. 2002. Marcadores moleculares. Estadística Básica. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía, Instituto de Genética. 91 p.
- Dingkuhn, M. y Asch, F. 1999. **Phenological Responses of *Oryza sativa*, *O. glaberrima* and Inter-specific Rice Cultivars on a Toposequence in West Africa**. Euphytica. 110:109-126.
- Dingkuhn, M. y Gal, P. 1996. **Effect of drainage date on yield and dry matter partitioning in irrigated rice**. Field Crops Res., 46:117– 126.
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2008. **InfoStat, versión 2008**. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Arentina.
- Dixit, S.; Singh, A. y Kumar, A. 2014. **Rice breeding for high grain yield under drought: A strategic solution to a complex problema**. International Journal of Agronomy. 15 p.
- Ekanayake, I.; De Datta, S. y Steponkus, P. 1989. **Spikelet sterility and flowering response of rice to water stress at anthesis**. Annals of Botany. 63(2):257-264.
- Ekanayake I.; O'Toole, J.; Garraty, D. y T. M. 1985. **Masajo. Inheritance of root characters and their relation to drought resistance in rice**. Crop Science. 25(6):927-933.
- Fernandez, G. C. J. 1992. **Effective Selection Criteria for Assessing Plant Stress Tolerance**. En: Adaptation of Food Crops to Temperature and Water Stress Tolerance. Proc. of an Internat. Symp. Editores: C. G.Kuo, Asian Vegetable Research and Development Center: Taiwan. 257-270.
- Fischer, R. A.y Maurer, R. 1978. **Drought Resistance in Spring Wheat Cultivars. I. Grain Yield Responses**. Australian Journal of Agricultural Research 29: 897-917.

- Flexa, J.; Bota, J.; Loreto, F.; Cornic, G.; Sharkey, TD. 2004. **Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants.** Plant Biology. 6:269-279.
- Fofana, M.; Cherif, M.; Kone, B.; Futakuchi, K. y Audebert, A. 2010. **Effect of water deficit at grain repining stage on rice grain quality.** Journal of Agricultural Biotechnology and Sustainable Development. 2(6):100-107.
- Franquet y Borrás. (20 Marzo 2006). **Importancia Económica del Cultivo de Arroz.** [En línea] <http://www.eumed.net/libros/2006a/fbbp/1g.htm>
- Fukai, S.; Pantuwan, G.; Jongdee, B.; Cooper, M. 1999. **Screening for drought resistance in rainfed lowland rice.** Field Crops Research 64:61-74.
- Fundación para la Investigación Agrícola Danac. 2014. **Determinación de la calidad molinera de arroz. Laboratorio de Calidad de Granos y Semillas.** 8 p.
- Fundación para la Investigación Agrícola Danac. 2014. **Determinar contenido de amilosa en arroz pulido. Laboratorio de Calidad de Granos y Semillas.** 9 p.
- Gamboa, C.; Graterol, E.; De la Cruz, R. y Jayaro, Y. 2003. **Avance en el programa de mejoramiento poblacional a través de selección recurrente en Venezuela.** En: Mejoramiento poblacional, una alternativa para explorar los recursos genéticos del arroz en América Latina. Editor. Elcio P. Guimarães. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 199-217.
- García, A. 2009. **Efectos fisiológicos del déficit hídrico inducido en fases tempranas del crecimiento de plantas de arroz (*Oryza sativa*, L.) y su aplicación en la selección de variedades tolerantes.** Trabajo de grado Doctor en Ciencias Agrícolas. Instituto de Investigaciones Fundamentales en la Agricultura Tropical, Instituto de Investigaciones de Riego y Drenaje. Habana, Cuba. 124p.
- García, A.; Marrero, M. y González, M. 2004. **Respuesta in vitro de variedades de arroz a condiciones de estrés hídrico.** Biotecnología Vegetal 4(3):131-137.
- Ghneim-Herrera, T.; Rosales, A.; Aguilar, M.; Pieters, A.; Pérez Almeida, I. y Torrealba, G. 2006. **Identificación de cultivares de arroz con alta capacidad de**

ajuste osmótico para el mejoramiento genético de la tolerancia a la sequía. Agronomía Tropical. 56(4): 677-687.

- Global Partnership Initiative For Plant Breeding Capacity Building (GIPB). (15 Octubre 2011). **El fitomejoramiento y una mejor utilización de los recursos fitogenéticos para hacer frente al cambio climático.** FAO-Departamento de Agricultura y Protección del Consumidor, División de Producción y Protección Vegetal. [En línea] http://km.fao.org/gipb/images/pdf_files/GIPB_Advocacy/Gipb_Leaflet_PB_ClimateChange_A4_ES.pdf
- Gomez, K. y Gomez, A. 1984. **Analysis of data a series of experiments.** En: **Statistical procedures for agricultura research.** 2da Edición. Ed. Jonh Wiley & Sons. New York.
- Guolan, L.; Hanwei, M.; Hongyan, L.; Xinqiao, Y.; Guihua, Z. y Lijun, L. 2010. **Sensitivities of rice grain yield and other panicle characters to late-stage drought stress revealed by phenotypic correlation and QTL analysis.** Mol Breeding. 25:603-613.
- Guimarães, E. y Châtel, M. 2003. **Exploración de los recursos genéticos del arroz a través del mejoramiento poblacional.** En: Mejoramiento poblacional, una alternativa para explorar los recursos genéticos del arroz en América Latina. Editor. Elcio P. Guimarães. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.3-18.
- Guimarães, C.; Stone, L.; Rangel, P. y Silva, A. 2013. **Tolerance of upland rice genotypes to water deficit.** 17(8):805-810.
- Hammer, O.; Harper, D. y Ryan, P. 2001. **PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis.** Paleotologia Electrónica. 4:1-9.
- Hanamaratti, N. 2007. **Identification of QTLs for physiological and productivity traits under drought stress and stability analysis in upland rice (*Oryza sativa*, L.).** Trabajo de grado para optar al título de Doctor en Filosofía en Genética y Mejoramiento de Plantas.

- Hassanpanah, D.; Moghaddam, M.; Valizadeh, M. and Mahfoozi, S. 1998. **Evaluation of Wheat Varieties with Respect to Drought Resistance Criteria**. En: Los resúmenes de la 5ta Iranian Congress of Crop Production and Plant Breed. 31 Ago– 4 Sep. SPII, Karaj, Iran. 290-291.
- Hirasawa, T.; Ito, O. y Hardy, B.1999. **Physiological characterization of the rice plant for tolerance of water deficit**. En: Genetic Improvement Rice for Water Limited Environment. IRRI. Philippines, pp. 89-98.
- Instituto Internacional de Investigación en Arroz (IRRI). 2002. **Sistema de evaluación estándar de arroz**. Cuarta edición. Baños, Laguna, Filipinas. 54p.
- Islam, M. 1999. **Plant water relation studies in diverse rice cultivars under Bangladesh climatic conditions**. Trabajo de grado para optar al título de Doctor en Filosofía en Genética y Mejoramiento de Planta. Institute of Agronomy and University Agricultural Science. Viena.
- Islam, M. y Gretzmann, R. 2000. **Screening of some transplanted aman rice cultivar under water stress condition**. Bangladesh Journal. Training and Development. 13:1-2.
- Ji, X.; Raveendran, M.; Ismail, R.; Lafitte, R.; Bruskiewich, R.; Cheng, S. y Bennett, J. 2005. **Tissue specific expression and drought responsiveness of cell-wall invertase genes of rice at flowering**. Plant Molecular Biology. 59:945-964.
- Jiang, G.; He, Y.; Xu, C.; Li, X. y Zhang, Q. 2004. **The genetic basis of stay-green in rice analyzed in a population of doubled haploid lines derived from an indica by japonica cross**. Theoretical Applied Genetics. 108:688–698.
- Kamoshita, A.; Wade, L. y Yamachi, 2000. **Genotypic variation in response of rainfed lowland rice to drought and rewatering III. Water extraction during drought period**. Plant Production Science. 31:189-186.
- Kanagaraj, P.; Prince, K.; Annie Sheeba J.; Biji, K. R.; Sheetal Babu Paul; Senthil A. y Chandra Babu R. 2010. **Microsatellite markers linked to drought resistance in rice (*Oryza sativa* L.)**. Current science 98:836-839.

- Kato, Y.; Kamoshita, A.; Yamagishi, J.; Imoto, H. y Abe, J. 2007. **Growth of rice (*Oryza sativa*) cultivars under upland conditions with different levels of water supply. 3 Root system development, soil moisture change and plant water status.** Plant Production Science. 10(1):3-13.
- Kearsey, M. y Pooni, H. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. Chapman y Hall, London.
- Kirigwi, F.; Van Ginkel, M.; Brown-Guedira, G.; Gill, B.; Paulsen, G. y Fritz, A. 2007. **Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought.** Molecular Breeding. 20:401–413.
- Kumar, R.; Venuprasad, R. y Atlin, G. 2007. **Genetic analysis of rainfed lowland rice drought tolerance under in Eastern India: Heritability and QTL effects.** Field Crops Research. 103(1):42-52.
- Kumar, A. (24 Junio 2011). **Breeding rice for drought tolerance and adaptation to climate Change.** [En Línea] <http://rkmp.co.in/sites/default/files/ris/research-themes/Breeding%20rice%20for%20drought%20tolerance%20and%20adaptation%20to%20climate%20change.pdf>
- Kumar, J. y Abbo, S. 2001. **Genetics of flowering time in chickpea and its bearing on productivity in the semi-arid environments.** Advance in Agronomy. 72:107–138.
- Lafitte, H.; Ismail, A.; Bennett, J. 2004. **Abiotic stress tolerance in rice for Asia: progress and the future.** En: New directions for a diverse planet. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress. Brisbane, Australia.
- Martínez, C.; Tohme, J.; López, J.; Borrero, J.; McCouch, S.; Roca, W.; Chatel, M.; Guimarães, E. 1998. **Estado actual del arroz mediante la utilización de especies silvestres de arroz en CIAT.** Agronomía Mesoamericana 9(1):10-17.
- Medrano, H.; Bota, J.; Cifre, J.; Flexas, J.; Ribas-Carbó, M. y Gulías, J. 2007. **Eficiencia en el uso del agua por las plantas.** Investigaciones Geográficas. 43:63-84.
- Montoya, M.; Rodríguez, N.; Pérez-Almeida, I.; Cova, J. y Alemán, L. 2007. **Caracterización morfológica de 13 variedades de arroz venezolanas.** Agronomía Tropical. 57(4):299-311.

- Muhammad, U.; ZainabFishan, R.; Taswar, A.; Adeela, I.; Zul Noreen, S. y Zabinfatul, H. 2013. **Morphological, Physiological and Biochemical Attributes as Indicators for Drought Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.)**. European Journal of Biological Sciences. 5(1):23-28.
- Nass, L. y Paterniani, E. 2000. **Pre-Breeding: A link between genetic resources and maize breeding**. Scientia Agricola. 57(3):581-587.
- Ordás A, Revilla P. 2010. **Poblaciones de premejora**. En: Mejora Genética y Recursos Fitogenéticos: Nuevos Avances en la Utilización y Conservación de los Recursos Fitogenéticos. Ed. Carrillo, J.; Díez, M.; Pérez de la Vega y M.;Nuez, F. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid. 645-681.
- O'Toole, J. y Namuco, O. 1983. **Role of panicle exertion in water stress induced sterility**. Crop Science. 23:1093-1097.
- Ouk, M.; Basnayake, J.; Tsubo, M.; Fukai, S.; Fischer, K.; Cooper, M. y Nesbitt, H. 2006. **Use of drought response index for identification of drought tolerant genotypes in rainfed lowland rice**. Field Crops Research. 99:48-58.
- Ovalles, F.; Cortéz, A.; Rodríguez, M.; Rey, J. y Cabrera-Bisbal, E. 2008. **Variación geográfica en el impacto del cambio climático en el sector agrícola en Venezuela**. Agronomía Tropical. 58(1):37-40.
- Páez, O. y R. Rodríguez. 1995. **Evaluación del rendimiento de los cultivares de arroz ARAURE 3 y ARAURE 4 bajo tres densidades de siembra**. Revista Agronomía Tropical. 54(2):283-292 p.
- Pandey, A.; Kumar, A.; Pandey, E. y Thongbam, P. 2014. **Rice quality under water stress**. Indian Journal of Advances in Plant Research. 1(2):23-26.
- Pantuwan, G.; Fukai, S.; Cooper, M.; Rajatasereekul, S. y O'Toole, J. 2002. **Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowland. III. Plant factors contributing to drought resistance**. Field Crops Research, 73(2-3): 181-200.

- Paredes, F. 2012. **Sistema para la alerta temprana de sequías meteorológicas en Venezuela**. Trabajo de grado para optar al título de Doctor en Ingeniería. Universidad de Carabobo. Valencia, Venezuela. 156 p.
- Peng, S.; Laza, R.; Khush, G.; Sanico, A.; Visperas, R. y Garcia, F. 1998. **Transpiration efficiencies of indica and improved tropical japonica rice grown under irrigated conditions**. Euphytica. 103:103–108.
- Peng, S. y Khush, G. 2003. **Four décadas of breeding for varietal improvement of irrigated lowland rice in the international rice research institute**. Plant Production Science. 6:157-164.
- Perez-Almeida, I.; Torres, E.; Angulo, L. y Acevedo, M. 2011. **Diversidad genética entre cultivares de arroz en Venezuela con base a la estimación del coeficiente de parentesco y análisis con marcadores moleculares microsatélites**. Interciencia. 36(7): 545-551.
- Pieters, A. y Núñez, M. 2008. **Photosynthesis, water use efficiency, and $\delta^{13}\text{C}$ in two rice genotypes with contrasting response to water déficit**. Photosynthetica 46(4):574-580.
- Pieters, A. y Souki, S. 2005. **Effects of drought during grain filling on PS II activity in rice**. Journal of Plant Physiology 162:903-911.
- Pieters, A.; Graterol, E.; Reyes, E.; Álvarez, R. y González, A. 2011. **Cincuenta años de mejoramiento genético del arroz en Venezuela. ¿Qué se ha logrado?**. Interciencia. 36(12):943-948.
- Price, A.H.; Cairns, J. E.; Horton, P.; Jones, H.G.; Griffiths, H. 2002. **Linking drought –resistance mechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses**. Journal of Experimental Botany. 53(371):989-1004.
- Price, A. y Courtois, B. 1999. **Mapping QTLs associated with drought resistance in rice: Progress, problems and prospect**. Plant Growth Regulation. 29:123–133.
- Puche, M.; Silva, O.; Warnock, R. y García, V. 2007. **Evaluación del efecto del cambio climático sobre cultivos anuales en Venezuela**. En: I Congreso Venezolano

de Agrometeorología y V Reunión Latinoamericana de Agrometeorología. Noviembre. Maracay. 6p.

- Pritsch, C. 2001. **El premejoramiento y la utilización de los recursos fitogenéticos.** En: Estrategias en recursos fitogenéticos para los países del Cono Sur. Ed. Berretta, A. y Rivas, M. PROCISUR. Montevideo, Uruguay. 10p.
- Pirdashti, Z.H.; Sarvestani, T.; Nematzadeh, G.H. e Ismail. A. 2004. **Study of water stress in different growth stages on yield and yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars.** En: Proceeding of the 4th International Crop Science Congress. Australia. 295-299.
- Quintero, C. 2011. **Factores limitantes para el crecimiento y productividad del arroz en Entre Río, Argentina.** Trabajo de grado Doctor. 1ra Ed. Paraná. Fundación para el Desarrollo Agropecuario (FUNDAGRA). 180p. [En línea] http://ruc.udc.es/dspace/bitstream/2183/5680/1/Quintero_Cesar.tesis.pdf
- Rahim, N.; Ali, H.; Amir, M. y Reza, S. 2012. **Effect of planting pattern and drought stress on amylase content in rice grain.** African Journal of Agricultural Research. 7(27):3882-3886.
- Rahman, M.T.; Islam, M.T. y Islam, M.O. 2002. **Effect of water stress at different growth stages on yield and yield contributing characters of transplanted aman rice.** Pakistan Journal of Biological Sciences. 5(2):169-172.
- Rajiv, S.; Thivendran, P. y Deivanai, S. 2010. **Genetic Divergence of Rice on Some Morphological and Physiochemical Responses to Drought Stress.** Pertanika Journal Tropical Agricola Science. 33(2):315-328.
- Rios, T.; Leal, T.; Nakano, P.; Bandeira, H.y Santos, A. 2010. **Tolerance to drought in rice cultivars in Southern Cerrado area from Tocantins state, Brazil.** Acta Scientiarum Agronomy. 32(4):715-719.
- Rodríguez, N. 2001. **Evaluación de la erosión cualitativa de la semilla de arroz (*Oryza sativa* L.) en el sistema de producción de semillas certificadas en Portuguesa.** Tesis de MSc. Maracay, Venezuela. UCV FAGRO. 56 p.

- Rosenow, D.; Quisenberry, J.; Wendt, C.; y Clark, L. 1983. **Drought-tolerant sorghum and cotton germplasm**. Agric Water Manage. 7:207–222.
- Rosielle, A.A. y Hamblin, J. 1981. **Theoretical Aspects of Selection for Yield in Stress and Non-stress Environments**. Crop Science. 21: 943-946.
- Saba, J.; Moghaddam, M.; Ghassemi, K. y Nishabouri, M. 2001. **Genetic Properties of Drought Resistance Indices**. Journal. Agrícola Science. Technology. 3: 43-49.
- Sabetfar, S.; Ashouri, M.; Amiri, E. y Babazadeh, S. 2013. **Effect of Drought Stress at Different Growth Stages on Yield and Yield Component of Rice Plant**. Persian Gulf Crop Protection. 2(2):14-18.
- Sakai, T.; Duque, M.; Vallejo, F.; Pompilio, C. y Ishitani, M. 2010. **Establishment of drought screening protocols for rice under field conditions**. Acta Agronómica. 59(3):338-346.
- Sarvestani, Z. T. y Pirdashti, H. 2008. **Study of water stress effects in different growth stage on yield and yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars**. Pakistan Journal of Biological Sciences. 1-7
- Sasahara. T. 1997. **Panicles of Morphological Characters**. En: Science of the rice plant . Volume three Genetics. Ed. Tanake Matsuo *et al.* Food and Agriculture Policy Research Center. Tokyo. 285-294.
- Stiller, V.; Lafitte, H. y Sperry, J. 2003. **Hydraulic properties of rice and the response of gas exchange to water stress**. Plant Physiology. 132(3):1698-1706.
- Tavitas, L. y Hernandez, L. 2004. **Los recursos genéticos de arroz y su utilización en México**. En: Publicación Especial No. 40. Ed. Secretaría de Agricultura, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Investigaciones Regional del Centro y Campo Experimental “ZACATEPEC”. Zacatepec, Morelos, México. 41p.
- Then, R.; Siangliw, J.; Vanavichit, A.; Kasemsap, P.; Fukai, S. y Toojinda, T. 2011. **Effects of Drought Tolerant Quantitative Trait Loci on Flowering Traits, Panicle Exsertion Rate, Spikelet Sterility and Grain Yield of Rice under Rainfed Lowland Conditions**. Kasetsart Journal- Natural Science. 45:101-109.

- Torrealba, G.; Pérez, I.; Delgado, N.; Ramis, C.; Angulo, L.; León, O.; Muñoz, M. y Martínez, G. 2010. **Metodología de campo para la evaluación de la tolerancia al estrés hídrico en el cultivo de arroz**. INIA DIVULGA 16 Mayo-Agosto 23-26.
- Torrelba, G.; Acevedo, M.; Castrillo, W.; Ramos, A. y Urdaneta, L. 2004. **Variedades de arroz en Venezuela**. INIA Divulga 2. Mayo-Agosto. p. 9-10.
- Torres, E.; Martínez, C.; Carabali, S.; Amezquita, N.; Agredo, N.; Bravo, D. y Gomez, M. (11 Diciembre 2011). **Desarrollo de germoplasma mejorado de arroz de riego de amplia base genética y características de interés**. Editorial Federación Nacional de Arroz. [En línea] <http://201.234.78.28:8080/jspui/bitstream/123456789/1825/1/Proyectoarrozr.pdf>
- Torres, O.; Salazar, M.; Navas, M.; Álvarez, R.; Reyes, E.; Moreno, O.; Delgado, N.; Torrealba, G.; Acevedo, M. y Castrillo, W. 2006. **Mejoramiento genético de arroz en Venezuela. Resumen histórico**. INIA Divulga 8. Mayo-Agosto. p. 14-18.
- Tripathy, J.N.; Zhang, J.; Robin, S.; Nguyen, T.T. y Nguyen, H.T. 2000. **QTLs for cellmembrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress**. Theoretical Applied Genetics. 100:1197-1202.
- Venuprasad, R.; Lafitte, H. y Atlin, G. 2007. **Response to Direct Selection for Grain Yield under Drought Stress in Rice**. Crop Science. 47:285-293.
- Wade, L.J.; Kamoshita, A.; Yamauchi, A. y Azhiri-Sigari, T. 2000. **Genotypic variation in response of rainfed lowland rice to drought and rewetting I. Growth and water use**. Plant Production Science. 3(2): 173-179.
- Wani, S.H., Sofi, P.A., Gosal, S.S, Singh, N.B. (2010). **In vitro screening of rice (*Oryza sativa* L.) callus for drought tolerance**. Communications in Biometry and Crop Science. 5(2):108–115.
- Yamagata h. 1997 **Analisis of morphological factors**. En: Science of de plant. Volume three Genetics. Ed. Tanake Matsuo *et al*. Food and Agriculture Policy Research center. Tokyo 1008p. 277 - 285.
- Yue, B.; Xue, W.; Xiong, L.; Yu, X.; Luo, L.; Cui, K.; Jin, D.; Xing, Y. y Zhang, Q. 2006. **Genetic Basis of Drought Resistance at Reproductive Stage in Rice:**

Separation of Drought Tolerance From Drought Avoidance. Genetics. 172:1213-1228.

- Zhang, J.; Zheng, H.; Aarti, A.; Pantuwan, G.; Nguyen, T.; Tripathy, J.; Sarial, A.; Robin, S.; Babu, R.; Nguyen, B.; Sarkarung, S.; Blum, A. y Nguyen, H. 2001. **Locating genomic regions associated with components of drought resistance in rice: comparative mapping within and across species.** Theoretical Applied Genetics. 103:19–29.
- Zhao, D.; Atlin, G.; Amante, M.; Sta Cruz, Ma. Teresa y Kumar, A. 2010. **Developing Aerobic Rice Cultivars for Water-Short Irrigated and Drought-Prone Rainfed Areas in the Tropics.** Crop Science. 50:2268–2276.
- Zheng, H.; Babu, R.; Pathan, M.; Ali, L.; Huang, N.; Courtois, B. y Nguyen, H. 2000. **Quantitative trait loci for rootpenetration ability and root thickness in rice: Comparison of genetic backgrounds.** Genome. 43:53-61.