



Universidad
Nacional
de Loja

Universidad Nacional de Loja

Facultad Agropecuaria y de Recursos Naturales Renovables

Carrera de Agronomía

Identificación del periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo condiciones controladas

Trabajo de Integración Curricular,
previo a la obtención del título de
Ingeniera Agrónoma

AUTORA:

Layla Alexandra Murquincho Carrión

DIRECTOR:

Ing. Santiago Cristóbal Vásquez Matute, Mg. PhD.

Loja – Ecuador

2023

Certificación

Loja, 14 de agosto de 2023

Ing. Santiago Cristóbal Vásquez Matute, Mg. PhD.
DIRECTOR DEL TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR

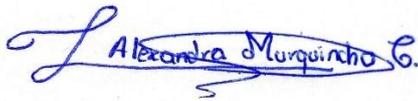
CERTIFICO:

Que he revisado y orientado todo el proceso de elaboración del Trabajo de Integración Curricular denominado: **Identificación del periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo condiciones controladas**, previo a la obtención del título de **Ingeniera Agrónoma**, de la autoría de la estudiante **Layla Alexandra Murquincho Carrión**, con **cédula de identidad Nro.1721200283**, una vez que el trabajo cumple con todos los requisitos exigidos por la Universidad Nacional de Loja, para el efecto, autorizo la presentación del mismo para su respectiva sustentación y defensa.

Ing. Santiago Cristóbal Vásquez Matute, Mg. PhD.
DIRECTOR DEL TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR

Autoría

Yo, **Layla Alexandra Murquincho Carrión**, declaro ser autora del presente Trabajo de Integración Curricular y eximo expresamente a la Universidad Nacional de Loja y a sus representantes jurídicos, de posibles reclamos y acciones legales, por el contenido del mismo. Adicionalmente acepto y autorizo a la Universidad Nacional de Loja la publicación de mi Trabajo de Integración Curricular, en el Repositorio Digital Institucional – Biblioteca Virtual.



Firma:

Cédula de identidad: 1721200283

Fecha: 21 de noviembre de 2023

Correo electrónico: layla.murquincho@unl.edu.ec

Teléfono: 0978666057

Carta de autorización por parte de la autora, para consulta, reproducción parcial o total y/o publicación electrónica del texto completo, del Trabajo de Integración Curricular.

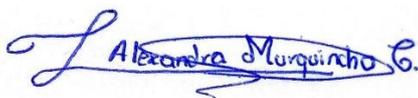
Yo, **Layla Alexandra Murquincho Carrión**, declaro ser autora del Trabajo de Integración Curricular denominado: **Identificación del periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo condiciones controladas**, como requisito para optar por el título de **Ingeniera Agrónoma**, autorizo al sistema Bibliotecario de la Universidad Nacional de Loja para que, con fines académicos, muestre la producción intelectual de la Universidad, a través de la visibilidad de su contenido en el Repositorio Institucional.

Los usuarios pueden consultar el contenido de este trabajo en el Repositorio Institucional, en las redes de información del país y del exterior con las cuales tenga convenio la Universidad.

La Universidad Nacional de Loja, no se responsabiliza por el plagio o copia del Trabajo de Integración Curricular que realice un tercero.

Para constancia de esta autorización, suscribo, en la ciudad de Loja, a los veintiún días del mes de noviembre del dos mil veintitrés.

Firma:



Autora: Layla Alexandra Murquincho Carrión

Cédula de identidad: 1721200283

Dirección: Loja – Catamayo - San José

Correo electrónico: layla.murquincho@unl.edu.ec

Teléfono: 0978666057

DATOS COMPLEMENTARIOS:

Director del Trabajo de Integración Curricular:

Ing. Santiago Cristóbal Vásquez Matute Mg. PhD.

Dedicatoria

Dedico este trabajo a Dios por haberme dado la vida, por ser mi fortaleza en mis momentos más difíciles, por la inteligencia y sabiduría adquirida que me ha permitido cumplir con todas mis actividades universitarias. A mis padres Wilman Murquincho y Sonia Huiracocha por ser el pilar más importante y por demostrarme siempre su cariño y apoyo incondicional sin importar nuestras diferentes opiniones, quienes con su eterna paciencia, amor y sacrificio en todos estos años me permitieron lograr una de mis grandes metas, de verdad mil gracias.

A mis hermanas Priscila, Verónica y Marjorie por su apoyo y cariño incondicional, durante todo este camino, por estar a mi lado cuando más necesitaba, por extender su mano en momentos difíciles y por el amor brindado cada día.

También quiero dedicar este trabajo a mis dos sobrinos Jhon y Sarahi, sin duda ellos son lo mejor que me ha pasado, y han llegado en el momento justo para darme el último empujón que me faltaba para terminar el proyecto.

Por último, quiero dedicarle a mi compañero fiel durante todas las tardes, que nada más bastaba verlo dormido en mi cama para no sentirme sola y trabajar a gusto, gracias Toby.

Layla Alexandra Murquincho Carrión

Agradecimiento

Desde niña me enseñaron a dar gracias por las cosas buenas de la vida. Por eso, en este apartado voy a agradecer a las personas que sin su apoyo no hubiera sido posible la realización del Trabajo de Integración Curricular. En primer lugar, a mi director del Trabajo de Integración Curricular al Dr. Santiago Vázquez por la dedicación, paciencia y apoyo que me ha brindado en este trabajo, por el respeto a mis sugerencias e ideas, sin sus palabras y correcciones precisas no hubiese podido llegar a esta instancia tan anhelada. Sus consejos fueron siempre útiles cuando no salían de mi pensamiento las ideas para escribir lo que hoy he logrado. Muchas gracias por estar allí cuando mis horas de trabajo se hacían confusas. De igual forma agradezco a la Dra. Marina Mazón por la ayuda y guía brindada durante el desarrollo de este trabajo, ha sido una excelente persona, llena de mil virtudes en especial la paciencia, quiero agradecerle por todas esas palabras que me brindó.

También quiero agradecer a la Universidad Nacional de Loja por brindarme todos los recursos y herramientas que fueron necesarios para llevar a cabo el proceso de investigación. Así mismo quiero agradecer a los docentes de la Carrera de Ingeniería Agronómica por transmitirme los conocimientos necesarios para hoy poder estar aquí, en especial al ing. Freddy Tinoco y Edmigio Valdivieso por su amistad y por todos los consejos brindados a lo largo de la carrera.

Por último, quiero agradecer a mis amigos y compañeros de viaje en especial a Silvana Castro y Alexis Lamas. Hoy culmina esta maravillosa aventura y no puedo dejar de recordar cuantas tardes y horas de trabajo nos juntaron a lo largo de nuestra formación. Hoy nos toca cerrar un capítulo maravilloso en esta historia de vida. Gracias por estar siempre allí.

Layla Alexandra Murquincho Carrión

Índice de contenidos

Portada	i
Certificación	ii
Autoría	iii
Carta de autorización	iv
Dedicatoria	v
Agradecimiento	vi
Índice de contenidos	vii
Índice de tablas.....	ix
Índice de figuras	x
Índice de anexos	xii
1. Título	1
2. Resumen	2
Abstract.....	3
3. Introducción	4
3.1. Objetivo General	6
3.2. Objetivos Específicos.....	6
4. Marco Teórico	7
4.1. El Cultivo de Quinoa.....	7
4.1.1. Importancia económica	7
4.1.2. Calidad nutricional.....	7
4.1.3. Fenología.....	7
4.2. Anegamiento.....	9
4.2.1. Concepto de anegamiento	9
4.2.2. Factores del anegamiento	9
4.2.3. Efectos del anegamiento	10
4.3. La fluorescencia de la clorofila	13
4.3.1. Fotosíntesis.....	13
4.3.2. La fluorescencia como indicador del estrés	14
4.4. Investigaciones realizadas sobre el anegamiento en diferentes cultivos.....	14

5. Metodología.....	16
5.1. Localización del estudio.....	16
5.2. Metodología general.....	18
5.2.1. Registro de datos climáticos.....	18
5.2.2. Tipo de investigación.....	18
5.2.3. Diseño experimental	19
5.2.4. Modelo estadístico	20
5.3. Metodología para cada objetivo	21
5.3.1. Metodología para el primer objetivo específico. “Describir la respuesta fisiológica al estrés por anegamiento en las diferentes etapas fenológicas de la quinua”	21
5.3.2. Metodología para el segundo objetivo específico. “Determinar el periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre el rendimiento en el cultivo de quinua”	23
5.4. Análisis Estadístico	24
6. Resultados	25
6.1. Condiciones climáticas y fenología.....	25
6.1. Conductancia estomática	26
6.2. SPAD y Cobertura vegetal.....	27
6.3. Índice de área foliar	29
6.4. Fluorescencia de la clorofila	29
6.6. Rendimientos y sus componentes.....	31
6.7. Periodo crítico para la determinación del rendimiento	35
6.8. Correlaciones entre las variables de estudio	36
7. Discusión	40
8. Conclusiones	40
9. Recomendaciones.....	50
10. Bibliografía	51
11. Anexos	61

Índice de tablas:

Tabla 1. Pérdidas de rendimiento debido al estrés por anegamiento en diferentes etapas de crecimiento de los principales cultivos en hileras de los Estados Unidos.	12
Tabla 2. Tratamientos del anegamiento en diferentes fases fenológicas de la quinua variedad Tunkahuan, basadas en la escala BBCH con su respectivo código.	19
Tabla 3. Etapas de crecimiento fenológico de la quinua basadas en la escala BBCH.	22
Tabla 4. Rendimiento y respuesta de los componentes del rendimiento de la quinua al anegamiento en diferentes etapas de crecimiento.	34
Tabla 5. Correlación de variables medidas en el experimento.	36

Índice de figuras:

- Figura 1.** Fisiología del anegamiento en el cultivo de cebada. A la izquierda, una planta de cebada en condiciones sin anegamiento. A la derecha, una planta de cebada bajo estrés por anegamiento en un suelo anóxico.11
- Figura 2.** Ubicación del experimento en el cantón Loja, ciudad de Loja, sector “La Argelia”.17
- Figura 3.** Esquema de la implementación del experimento. Los códigos de los dígitos indican los estados fenológicos según la escala de BBCH. El código R (R1-R5) indica el número de repeticiones.20
- Figura 4.** Presentación esquemática del montaje experimental utilizado para comparar las plántulas de quinua tratadas con anegamiento con las plantas no tratadas (control). .21
- Figura 5.** Esquema de las variables climáticas de temperatura (a) y humedad relativa (HR) (b) durante el ciclo de cultivo de quinua, los triángulos rojos hacia abajo indican la escala fenológica de la quinua en BBCH. Línea vertical entrecortada indica el inicio de antesis.25
- Figura 6.** Duración de las etapas fenológicas de la quinua en cada tratamiento de aplicación de anegamiento. T1: 5 brotes laterales, T2: Inicio del botón floral, T3: Inicio de antesis, T4: Mitad de antesis, T5: Inicio de llenado del grano y T6: Final de llenado del grano. Los números en las flechas rojas representan las fases según la escala BBCH.26
- Figura 7.** Efecto del anegamiento sobre el parámetro de conductancia estomática de la hoja de quinua en diferentes etapas fenológicas. La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. El símbolo “***” indica diferencia significativa en $p < 0,001$. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.27
- Figura 8.** Efecto del anegamiento sobre el parámetro de SPAD y cobertura vegetal de la quinua en diferentes etapas fenológicas: Clorofila – SPAD (a) y cobertura vegetal (b). La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. El símbolo “***” indica diferencia significativa $p < 0,001$. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.28
- Figura 9.** Efecto del anegamiento sobre el parámetro de índice de área foliar de la quinua en diferentes etapas fenológicas. La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. El

símbolo “***” indica diferencia significativa en $p < 0,001$. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.29

Figura 10. Efecto del anegamiento sobre los parámetros de fluorescencia de la clorofila en quinua: máxima eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m) (a), rendimiento cuántico efectivo del PSII (Φ_{PSII}) (b) y quenching no fotoquímico (NPQ) (c). La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. Los símbolos “***” y “****” indican diferencias significativas en $p < 0,01$ y $p < 0,001$ respectivamente. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.31

Figura 11. Efecto del momento del anegamiento sobre el rendimiento en quinua: rendimiento a nivel de planta (a) y rendimiento a nivel de maceta (b). La línea de puntos horizontal indica el control. Los puntos de datos de color azul corresponden al periodo de anegamiento. La línea vertical de color rojo señala el inicio de antesis.35

Índice de anexos:

Anexo 1. Descripción de los estados fenológicos de la quinua	61
Anexo 2. Efecto del anegamiento en el parámetro de conductancia estomática en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.	63
Anexo 3. Efecto del anegamiento en el parámetro de SPAD en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.....	64
Anexo 4. Efecto del anegamiento en el parámetro de cobertura vegetal en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.	65
Anexo 5. Efecto del anegamiento en el parámetro de índice de área foliar en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12, días evaluado a partir del día 60 hasta el día 144 DDS.	66
Anexo 6. Efecto del anegamiento en el parámetro de Fv/Fm en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.....	67
Anexo 7. Efecto del anegamiento en el parámetro de Φ PSII en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.....	68
Anexo 8. Efecto del anegamiento en el parámetro de NPQ en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.....	69
Anexo 9. a) Mezcla de suelo franco-arcilloso, arena de río y biocompost, y b) llenado de fundas.	70
Anexo 10. Unidad experimental 3 plantas por funda.	70
Anexo 11. Fertilización química de las plantas de quinua por maceta.	70
Anexo 12. Emergencia quinua.....	70
Anexo 13. Desarrollo de hojas.....	70
Anexo 14. Elongación de tallo.....	71
Anexo 15. Desarrollo de brotes laterales.....	71
Anexo 16. Desarrollo de partes vegetativas cosechables (emergencia de florescencia).....	71
Anexo 17. Desarrollo del cultivo estadio vegetativo	71

Anexo 18. Floración	71
Anexo 19. Desarrollo del fruto	71
Anexo 20. Desarrollo del cultivo estadio reproductivo.....	72
Anexo 21. Madurez fisiológica.....	72
Anexo 22. Aplicación del anegamiento en plantas de quinua, a) Colocación de las fundas en los baldes y b) Capa de 1 cm de agua sobre la superficie de las fundas.	72
Anexo 23. Medición del índice de área foliar en las plantas de quinua con la cámara GoPro HERO9.....	73
Anexo 24. Colocación de los plásticos para la medición del índice de área foliar y cobertura vegetal.	73
Anexo 25. Medición de la conductancia estomática en hojas de quinua usando el porómetro.	73
Anexo 26. Medición del contenido de clorofila en las hojas de quinua con el SPAD.....	73
Anexo 27. Medición de la fluorescencia de la clorofila con el fluorómetro MultispeQ.....	74
Anexo 28. Aplicación del anegamiento en diferentes etapas fenológicas: a) Etapa vegetativa y b) Etapa de madurez.....	74
Anexo 29. Cosecha de la quinua.....	74
Anexo 30. Secado de muestras en estufa.....	74
Anexo 31. Peso de muestras en balanza granataria.....	75
Anexo 32. Limpieza de la quinua en cedazos.....	75
Anexo 33. Limpieza final de los granos por la máquina de limpieza de semillas	75
Anexo 34. Peso de 1000 granos	75
Anexo 35. Peso total de granos.....	75
Anexo 36. Certificado de traducción del resumen	76

1. Título

Identificación del periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo condiciones controladas

2. Resumen

El estrés por anegamiento se ha convertido en un factor abiótico limitante para el crecimiento, desarrollo y productividad de los cultivos. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue identificar el periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua. Para ello se realizó un experimento en condiciones de invernadero en donde se utilizaron macetas de 30 cm x 35 cm, las cuales fueron anegadas con una lámina de agua de 1 cm por encima del sustrato durante 12 días. El estrés por anegamiento afectó la fenología y los rasgos fisiológicos de la planta. Las etapas fenológicas más afectadas fueron desde la antesis hasta el inicio de llenado de grano (T3, T4 y T5), donde se redujo la conductancia estomática, el SPAD, la cobertura vegetal, el índice de área foliar, y afectó la fluorescencia de la clorofila disminuyendo la máxima eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm) y el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}), y aumentó el quenching no fotoquímico (NPQ). El anegamiento en etapas tempranas T1 (5 brotes laterales) y T2 (Inicio del botón floral) también afectaron estos parámetros fisiológicos, sin embargo, las plantas lograron recuperarse paulatinamente posterior al anegamiento. El anegamiento disminuyó el rendimiento del grano en todos los momentos fenológicos evaluados; sin embargo, las mayores penalizaciones de rendimiento a nivel de planta se produjeron cuando el anegamiento se aplicó desde inicio de antesis (T3) hasta mitad de antesis (T4) provocando reducciones del 71 % y 77 %. Por el contrario, a nivel de maceta, la máxima pérdida de rendimiento se observó con los tratamientos de anegamiento T1, T2, T3 y T4, con reducciones del 75 %, 70 %, 71 % y 77 %, respectivamente. El rendimiento fue afectado debido a la pérdida de biomasa aérea, número de granos, peso de grano e índice de cosecha. En conclusión, el periodo crítico de anegamiento fue determinado entre los 52 hasta 96 DDS, que corresponde al estado fenológico 5 brotes laterales (BBCH 25) hasta la mitad de antesis (BBCH 67).

Palabras clave: *Chenopodium quinoa*, estrés, fisiología, fluorescencia de la clorofila, rendimiento.

Abstract

It is becoming increasingly apparent that water stress is a limiting abiotic factor for crop growth, development, and productivity. Therefore, the objective of this study was to identify the critical period under water stress on the physiology and yield of quinoa. The experiment was conducted by flooding 30 cm x 35 cm pots with a 1 cm layer of water over the substrate for 12 days in greenhouse conditions. Waterlogging stress affected the phenology and physiological traits of the plant. The phenological stages most affected were from anthesis to the onset of grain filling (T3, T4 and T5), where stomatal conductance, SPAD, plant cover, leaf area index, and chlorophyll fluorescence were reduced, decreasing the maximum photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m) and the effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}), and increasing non-photochemical quenching (NPQ). Waterlogging at early stages T1 (5 lateral buds) and T2 (flower bud initiation) also affected these physiological parameters. However, plants managed to recover gradually after waterlogging. Waterlogging decreased grain yield at all phenological moments, but the greatest yield penalties at the plant level occurred when waterlogging was applied between mid-anthesis (T4) and the beginning of anthesis (T3). In contrast, at the pot level, the maximum yield loss was observed with waterlogging treatments T1, T2, T3 and T4, with reductions of 75 %, 70 %, 71 % and 77 %, respectively. Yield was affected due to loss of aerial biomass, number of grains, grain weight and harvest index. Consequently, the critical waterlogging period was identified between 52 and 96 DDS, which corresponds to the phenological stage 5 lateral buds (BBCH 25) to mid-anthesis (BBCH 67).

Key words: *Chenopodium quinoa*, stress, physiology, chlorophyll fluorescence, yield.

3. Introducción

La quinua (*Chenopodium quinoa*) es un alimento altamente nutritivo dado que el contenido de proteína de las semillas oscila entre 13,81 y 21,9 % (FAO, 2011), además la quinua es considerada como el único alimento que contiene todos los aminoácidos esenciales (Basantes et al., 2022), por ello contribuye a la seguridad alimentaria (FAO, 2011, 2023). También se la reconoce por su diversidad genética, capacidad de adaptación a diferentes ambientes y tolerancia a múltiples estreses, lo cual ha influido a que la producción de este cultivo se incremente a nivel mundial (FAO, 2023). Los principales productores de quinua son Bolivia, Perú y Ecuador, explicando más del 80 % de la producción mundial (ALADI & FAO, 2014). En el Ecuador en el 2020 se obtuvo un área cosechada de 5 267 ha con una producción de 4 903 t (FAOSTAT, 2023), siendo Chimborazo, Carchi y Cotopaxi las principales provincias con mayor producción (Bazile et al., 2014). En la región sur de Ecuador existen ambientes idóneos para el cultivo de quinua, de hecho, en algunas zonas del cantón Saraguro se produce este cultivo (Mora, 2016).

Muchas regiones del mundo sufren con frecuencia anegamientos debido a las fuertes precipitaciones, topografía plana, mal drenaje del suelo (De San Celedonio et al., 2014), gran cantidad de arcilla, exceso de riego o por compactación del suelo (Tian et al., 2021). Por ello se estima que el 12 % de la tierra cultivable del mundo podría anegarse con frecuencia, lo que provocaría una disminución del rendimiento de los cultivos de aproximadamente un 20 % (Tian et al., 2021). En América Latina, alrededor del 11,3 % de las tierras cultivables presentan drenajes pobres (Baracaldo et al., 2014), provocando eventos de anegamiento (Cardoso et al., 2013). El cambio climático global y los eventos de El Niño y La Niña han alterado la distribución e intensidad de las lluvias en las regiones áridas andinas de Argentina, Bolivia, Chile, Perú y Ecuador. Así, en estas regiones son cada vez más frecuentes las lluvias intensas seguidas (González et al., 2009; Magrin, 2015). Actualmente, los eventos de anegamiento en Ecuador han generado grandes pérdidas en el rendimiento de los cultivos. De hecho, la producción de quinua en 2018 fue 28 % menor que el año anterior debido a los daños provocados por inundaciones (MAG, 2021, 2023).

Se considera que el suelo está anegado cuando el exceso de agua satura los poros del suelo, lo que inhibe el intercambio de gases entre las raíces y la atmósfera (De San Celedonio et al., 2014). Por lo tanto, el principal problema del anegamiento sobre los cultivos es la reducción de oxígeno en el entorno de la raíz (Ding et al., 2020). Cuando el oxígeno se agota

en el suelo, las raíces pierden casi toda la capacidad de producir energía, por lo que dejan de crecer y pueden llegar a morir (Ghobadi et al., 2017). El cierre de estomas es una de las primeras respuestas al estrés por anegamiento (Zhang et al., 2019), lo que impide el intercambio de gases, dificultando la abundancia de dióxido de carbono en la hoja, así como la transpiración, además de la inhibición de la fotosíntesis, causando marchitamiento y senescencia de la hoja, y como resultado final se reduce el rendimiento del cultivo (Tian et al., 2021).

Investigaciones realizadas en los cultivos de colza y trigo sarraceno han indicado que la etapa vegetativa es más susceptible al anegamiento que la etapa reproductiva (Choi et al., 2021; Wollmer et al., 2018). Por el contrario, Ploschuk et al. (2018) y Tian et al. (2021) determinaron que en los cultivos de arroz, algodón, trigo, maíz, soja, colza y cebada el anegamiento en la etapa reproductiva causa una mayor reducción del rendimiento que en la etapa vegetativa (41,90 % y 34,75 % de reducción, respectivamente). Claramente, el periodo crítico por anegamiento y el efecto en el rendimiento de los cultivos difiere, lo que puede atribuirse a tres aspectos: tipo de cultivo, momento y duración experimental (Tian et al., 2021; Wollmer et al., 2018).

Las plantas de quinua son susceptibles a condiciones de anegamiento y drenaje insuficiente sobre todo en las fases iniciales del cultivo (Alconaba et al., 2022). En el cultivo el anegamiento produce varios efectos negativos, entre ellos: disminución del peso seco de la planta y la raíz, contenido bajo de clorofila total, clorofila *a* y clorofila *b* y disminución del área foliar (González et al., 2009; Hinojosa et al., 2018). Sin embargo, hasta la actualidad son escasos los estudios publicados que han comprobado la susceptibilidad al anegamiento en diferentes fases fenológicas a lo largo del ciclo completo del cultivo de quinua, que además tengan en cuenta los rasgos fisiológicos y de rendimiento. Estos resultados serían los primeros que se reportan en Ecuador. En este sentido el presente trabajo busca identificar el periodo crítico bajo estrés por anegamiento en el cultivo de quinua evaluando tanto variables fisiológicas como de rendimiento.

El presente proyecto de titulación se vincula con la línea de investigación de la Universidad Nacional de Loja denominada “Sistemas Agropecuarios Sostenibles para la Soberanía Alimentaria” y con la línea de la carrera de Ingeniería Agronómica denominada “Tecnología para la producción y posproducción agrícola sostenible”.

3.1. Objetivo General

Identificar el periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo condiciones controladas

3.2. Objetivos Específicos

- Describir la respuesta fisiológica al estrés por anegamiento en las diferentes etapas fenológicas de la quinua.
- Determinar el periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre el rendimiento en el cultivo de quinua.

4. Marco Teórico

4.1. El Cultivo de Quinua

4.1.1. *Importancia económica*

La Asamblea General de la ONU declaró el 2013 como el “Año Internacional de la Quinua” en julio de 2011 a raíz de una propuesta presentada por el país de Bolivia a la FAO en Roma; de este modo se reconoce el papel que juega esta planta en la seguridad alimentaria, como erradicación de la extrema pobreza y el hambre. La declaración del Año Internacional de la Quinua destaca las propiedades de la quinua como alimento de alto valor nutritivo, el importante papel de los pueblos andinos en la creación y conservación de la biodiversidad de la quinua, y la importancia de los conocimientos tradicionales y las prácticas agrícolas amigables con la naturaleza (Bazile et al., 2014).

4.1.2. *Calidad nutricional*

Las semillas secas de quinua se consumen como cereal y su importancia ha aumentado a nivel mundial debido a su alto valor nutricional (Alandia et al., 2020), debido a su alto contenido proteico que va del 13,8 al 21,9 %, lo que la hace superior a los cereales como maíz, avena, trigo y arroz. Su valor nutritivo también viene dado por la composición de aminoácidos, porque contiene todos los aminoácidos que necesita el ser humano y también porque es una buena fuente de minerales, vitaminas, compuestos antioxidantes, ácido fólico y sus carbohidratos en comparación con otros cereales (Matus, 2015). Como grano alimenticio sin gluten y de bajo índice glucémico, la quinua es una alternativa viable para las dietas y la industria. El alto valor nutricional distingue a la quinua como un potencial cultivo estratégico en términos de seguridad alimentaria y nutricional (Alandia et al., 2020).

4.1.3. *Fenología*

Las etapas de desarrollo del cultivo de quinua con base en la escala BBCH, descrita por Sosa-Zuniga *et al.* (2017) se detallan a continuación:

Estadio 0: germinación

El estadio 0 indica la germinación de la semilla de quinua. La germinación de la semilla es epigráfica, seguida de la aparición del hipocótilo (estadio 07) y del hipocótilo con los cotiledones que crecen hasta la superficie (estadio 08).

Estadio 1: desarrollo de la hoja

El estadio 1 señala la aparición de las hojas fotosintéticas en el brote principal. Las hojas de la quinua emergen en pares, se considera que un par de hojas es visible cuando los dos limbos de la hoja se separan uno del otro. Esta etapa inicia cuando se separan los cotiledones entre ellos (estadio 10). El primer par de hojas fotosintéticas visibles se codifica como estadio 11.

Estadio 2: formación de brotes laterales

El estadio 2 describe la formación de los brotes laterales. La aparición de brotes laterales puede comenzar antes o después de la emergencia de la inflorescencia. Un brote lateral se considera visible cuando muestra 1 cm o más de longitud.

Estadio 5: emergencia de la inflorescencia

El estadio 5 señala el desarrollo de la inflorescencia sobre el tallo principal. La aparición de la inflorescencia se produce antes de terminar la etapa de desarrollo de las hojas en el tallo principal. Al inicio, las yemas de la inflorescencia están protegidas por hojas jóvenes y no son visibles (estadio 50). Esta etapa termina cuando la inflorescencia queda expuesta sin que las hojas la cubran (etapa 59).

Estadio 6: floración

El estadio 6 describe el desarrollo de las flores dentro de la inflorescencia. La floración comienza cuando las primeras anteras se muestran (estadio 60). Cuando todas las anteras visibles de la inflorescencia principal senescen se considera completa (estadio 69).

Estadio 7: desarrollo del fruto

El estadio 7 describe el desarrollo del fruto en el tallo principal. El desarrollo de los frutos comienza con el cuajado de los mismos (estadio 70), que se define como el engrosamiento del ovario y la presentación de los primeros granos visibles.

Estadio 8: maduración.

El estadio 8 describe la maduración de los granos. Durante el proceso de maduración, el contenido de agua del aquenio varía, modificando su textura y cambiando el color del pericarpio, que pasa de verde a beige, rojo o negro (estadios 81), en el que el grano se considera lechoso, pastoso (etapa 85) y maduro (etapa 89).

Estadio 9: senescencia

El estadio 9 describe la senescencia de la quinua. La senescencia comienza en las hojas basales (estadio 91) y continua hacia arriba, pero el tallo permanece verde (estadio 93). Luego, las hojas basales mueren y el tallo pasa de amarillo a marrón (etapa 95). Finalmente, toda la planta muere (etapa 97), y los granos pueden ser cosechados (etapa 9).

4.2. Anegamiento

4.2.1. Concepto de anegamiento

El término anegamiento se refiere a la inundación de un terreno agrícola donde el suelo se satura de agua (Moreno & Fischer, 2014). El principal origen de este estrés se produce cuando el agua procedente de las precipitaciones o del riego se acumula en el perfil del suelo durante un período de tiempo (De San Celedonio et al., 2016), ya sea por un aumento del nivel freático (capa superior del agua subterránea) o por una irrigación excesiva, entre otros factores (Morales-Olmedo et al., 2015; Moreno & Fischer, 2014). El anegamiento reduce la disponibilidad de oxígeno en el suelo, lo que perjudica el funcionamiento del cultivo (Pais et al., 2022). En cuanto al contenido de oxígeno en el suelo, se diferencia entre normoxia (el contenido de oxígeno en el suelo es suficiente), anoxia (nada de oxígeno en el suelo) e hipoxia (bajo contenido de oxígeno en el suelo) (Moreno & Fischer, 2014).

4.2.2. Factores del anegamiento

4.2.2.1. Factores climáticos.

El clima determina la distribución y productividad de los cultivos en todo el mundo. El anegamiento ocurre especialmente en áreas con altas precipitaciones típicas de climas tropicales y subtropicales (Romero et al., 2016).

4.2.2.2. Factores edáficos.

- **Propiedades del suelo**

Las propiedades del suelo son importantes en la ocurrencia del anegamiento, puesto que las lluvias o un riego excesivo superan la tasa de evapotranspiración del cultivo y el drenaje del suelo. Asimismo, la topografía es un factor relevante para el anegamiento, debido a que las zonas bajas son más propensas a este estrés. La profundidad del suelo establece el contenido de agua, donde suelos poco profundos retienen poca agua disponible y en años húmedos pueden ser incapaces de almacenar agua adicional, lo que sugiere que son más susceptibles a presentar

eventos de anegamiento. Así mismo, suelos de texturas finas tienen una permeabilidad lenta, factor que permitiría un exceso de agua en el suelo (Romero et al., 2016).

- **Sistemas de labranza**

En suelos arcillosos, los años lluviosos reducen el rendimiento de los cultivos tratados con labranza cero. Los suelos arcillosos y las altas precipitaciones son perjudiciales para el rendimiento de los cultivos. Esta disminución del rendimiento se debe a una mayor densidad aparente, mayor resistencia a la penetración del suelo y menor porosidad gruesa en cero labranza cuando se compara con un suelo de labranza convencional. La consecuencia de esto es la reducción de la permeabilidad del suelo, alterando el flujo de gases y nutrientes por la pérdida de porosidad gruesa, lo que finalmente afecta el desarrollo del cultivo (Romero et al., 2016).

4.2.2.3. Factores del cultivo.

La evapotranspiración del cultivo es un mecanismo importante puesto que determina el movimiento del agua desde el suelo hacia la atmósfera, devolviendo más del 60 % del agua precipitada. Este proceso varía dependiendo de factores climáticos (radiación, temperatura del aire, humedad atmosférica y velocidad del viento), de manejo (fertilización, control de plagas y enfermedades, riego, laboreo del suelo, densidad de siembra, entre otros) y del cultivo (especie, variedad y etapa de desarrollo), siendo menor en las primeras etapas del cultivo y en periodos de bajas temperaturas (Romero et al., 2016).

4.2.3. Efectos del anegamiento

4.2.3.1. Efectos fisiológicos.

El primer efecto del anegamiento es la reducción en la tasa respiratoria de las células de las raíces. La disminución de oxígeno en el suelo provoca una disminución en la absorción de agua debido a una menor permeabilidad de raíces y de su conductividad hidráulica, pudiéndose observar una disminución en el potencial hídrico a nivel de hoja en plantas. También se ha observado que el anegamiento genera una disminución en la absorción de nutrientes por parte de las raíces, generando un descenso en el contenido de macronutrientes y micronutrientes en hojas (Romero et al., 2016).

El anegamiento reduce rápidamente el suministro de oxígeno a las raíces, impidiendo la respiración aeróbica y forzando un cambio a la fermentación para obtener energía. La fermentación proporciona sólo una solución a corto plazo y menos eficiente a la crisis

energética. Bajo la fermentación anaeróbica, las reservas de almidón se agotan rápidamente y se generan subproductos nocivos como alcoholes, aldehídos y especies reactivas de oxígeno (ROS) (Langan et al., 2022).

Una respuesta común al anegamiento es la reducción de la fijación de carbono de las plantas. A corto plazo, la fotosíntesis puede disminuir como resultado de una restricción en la absorción de CO_2 debido al cierre del estoma (Kiogora, 2012) (Figura 1). El cierre de estomas compensa la caída en la absorción de agua debido al aumento de la resistencia de las raíces, para mantener la turgencia de las hojas durante el anegamiento. En consecuencia, los parámetros de intercambio de gases, incluidos conductancia estomática y tasa de transpiración medida durante el tratamiento de anegamiento, se reducen drásticamente (Adegoye et al., 2023).

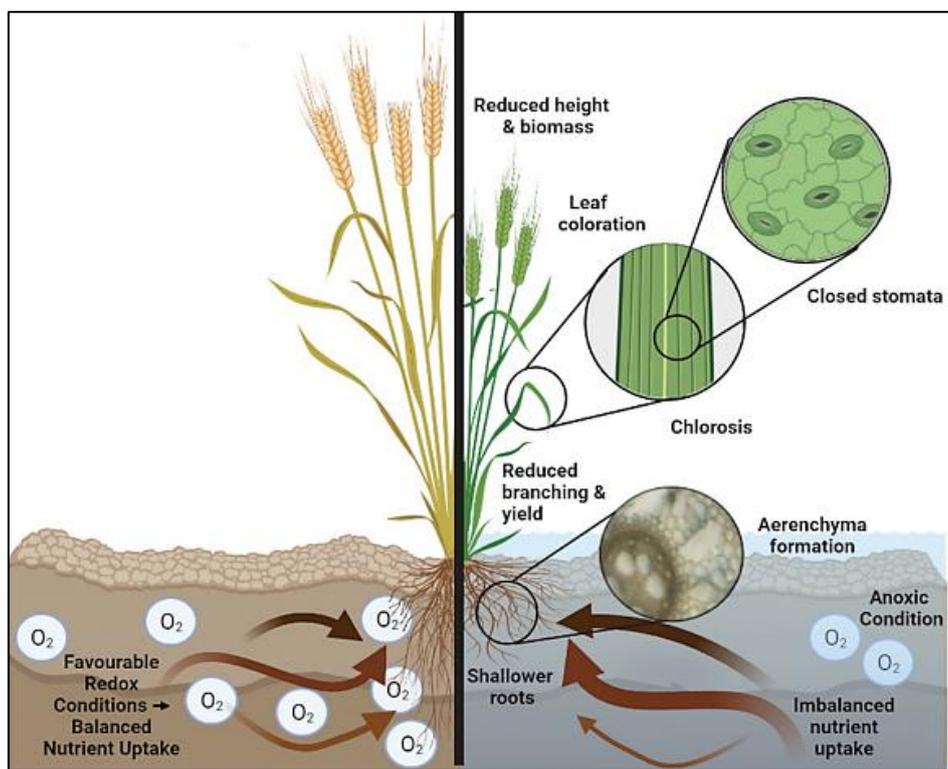


Figura 1. Fisiología del anegamiento en el cultivo de cebada. A la izquierda, una planta de cebada en condiciones sin anegamiento. A la derecha, una planta de cebada bajo estrés por anegamiento en un suelo anóxico.

Fuente: (Langan et al., 2022).

4.2.3.2. Efectos en el rendimiento.

La tendencia al alza de las precipitaciones ha aumentado el daño a los cultivos y la pérdida de suelo y nutrientes fuera de la explotación por el exceso de agua. Por ejemplo, los rendimientos del grano de soja se reducen entre un 20 % y un 39 % debido al anegamiento del

suelo durante 8 días en la etapa de crecimiento R5 (etapa reproductiva de llenado de vainas). El anegamiento del suelo en las etapas vegetativa y reproductiva reduce el rendimiento de la semilla de soja de 17 a 43 % y de 50 a 56 %, respectivamente. En la tabla 1 se señalan las reducciones del rendimiento debidas al estrés por anegamiento en las diferentes etapas de crecimiento del maíz, la soja, el trigo y el algodón (Kaur et al., 2020).

Tabla 1. Pérdidas de rendimiento debido al estrés por anegamiento en diferentes etapas de crecimiento de los principales cultivos en hileras de los Estados Unidos.

Cultivo	Momento de inicio del anegamiento	Duración del anegamiento	Pérdida de rendimiento %
Maíz	V6	1, 3, 7	10–36
	V3	7	16–38
	V6, TV	1, 2, 3	1–22
	V2, V7, TV, R1	10	8–80
	20 y 40 días después de la siembra	0, 11	51–69
	V6, TV	5	25–43
	V1, V6, TV, R1	2, 4, 6, 8, 10	9–100
	V3, V6, 10 días después de TV	3, 6	7–33
	V3	-	40
	Vegetativo temprano y tardío, floración.	10	19–64
	4 semanas después de la siembra	1, 2, 3, 4, 5, 6	6–61
	6 y 30 pulgadas de altura de maíz y en sedación	1, 2, 3	2–33
	V6	3, 6, 9, 12	27–56
Soja	V5, R1, R5	2, 4, 6, 8	20–41
	V4, R2	2, 4, 7, 14	20–84
	V4, R2	7	39–52
	V1, V4, R2	7	12–56
	V2, V3, V7, R1, R3, R5, R6, R6.3	7	9–93
	V2, V3	3, 6, 8	20–93
Trigo	Etapa de 3-4 hojas	10, 20, 30	44
	Hoja 7 a antesis	5	34–92
	2 semanas después de la siembra y	42	40–53
	Emergencia		

	Floración	5, 10, 15, 20, 25, 50	4-90
	Antesis y Maduración del Grano	10, 20, 30	40
	Crecimiento de semillas y alargamiento del tallo.	10	8-39
	alargamiento del tallo	4, 8, 12, 16, 20, 24	25-50
	relleno de grano	20, 30	15-23
	25 días después de la siembra	1, 2, 4, 6	8-39
	Etapas de macollamiento tardío	14, 28	16-49
	Etapas de 3 y 4 hojas	4, 8, 12, 16, 20, 40, 60	19-30
Algodón	Plántula, escuadrado, floración y apertura de cápsulas.	2, 4, 6, 8, 10	7-39
	Floración, desarrollo de cápsulas.	8, 16	13

Fuente: (Kaur et al., 2020).

4.3. La fluorescencia de la clorofila

4.3.1. Fotosíntesis

El proceso fotoquímico en el que los organismos convierten compuestos inorgánicos en materia orgánica se llama fotosíntesis. En las plantas la fotosíntesis tiene lugar en organelas llamadas cloroplastos. Dentro de los cloroplastos se encuentran los fotosistemas que están constituidos por una red de moléculas de clorofila-a. La luz recogida por los fotosistemas es trasladada a los centros de reacción que están formados por un par de moléculas de clorofila-a. Los centros de reacción de cada fotosistema absorben energía lumínica en forma independiente a diferentes longitudes de onda (Ospina, 2018).

La energía luminosa absorbida por los pigmentos del complejo antena se distribuye a los dos fotosistemas que están conectados por una cadena de transportadores de electrones. Cuando el centro de reacción del PSII recibe energía, se produce la excitación de un electrón del P680. Posteriormente, ocurre una separación de carga, ya que el estado excitado de P680 transfiere un electrón a una molécula aceptora (reducción de la plastoquinona) en la cadena fotosintética e inicia así el transporte de electrones. La función principal de la antena es transferir energía de excitación a los centros de reacción fotosintética que conducen a la reacción fotoquímica, pero una parte de la energía luminosa absorbida se disipa como calor y otra se emite como fluorescencia (Ospina, 2018).

4.3.2. La fluorescencia como indicador del estrés

La fluorescencia sirve como una herramienta para obtener información acerca del estado fisiológico del aparato fotosintético, y la respuesta será indicadora del daño o alteración en el mismo. La fluorescencia corresponde al espectro de luz entre los 680 y 720 nm emitida por la clorofila α . Esta emisión de luz es una forma de disipar la energía lumínica y compite por la disipación en forma de calor o en la fotoquímica. Cuando se mide la fluorescencia se puede conocer la eficiencia de los otros dos procesos (fotoquímica y disipación en forma de calor) (Jiménez-Suancha et al., 2015).

La relación F_v/F_m es una estimación de la eficiencia cuántica máxima de la actividad fotoquímica del PSII cuando todos los centros de reacción del PSII están abiertos. Teniendo en cuenta que una disminución en la relación F_v/F_m indica una reducción en la eficiencia fotoquímica del PSII y daños en el aparato fotosintético. Por otra parte, la eficiencia cuántica efectiva (Φ_{PSII}) indica la porción de energía absorbida por la clorofila, asociada al PSII, que es utilizada en la actividad fotoquímica y, por tanto, refleja la cantidad de electrones transportados, convirtiéndose en un indicador de la fotosíntesis. El factor determinante de esta eficiencia es la habilidad con que los electrones son removidos de la quinona receptora del PSII. NPQ indica la disipación del exceso de energía radiante en forma de calor en el complejo antena PSII, es decir, fotoprotección inducida por la luz a través de disipación térmica de energía (Jiménez-Suancha et al., 2015). El Quenching no fotoquímico (NPQ) es una combinación de procesos de disipación de calor que poseen las plantas y algas para protegerse del exceso de alta irradiación lumínica y así evitar la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Ospina, 2018).

4.4. Investigaciones realizadas sobre el anegamiento en diferentes cultivos

De San Celedonio et al. (2014) realizaron una investigación para identificar el período crítico del anegamiento sobre el rendimiento del grano y sus componentes durante diferentes etapas de desarrollo del cultivo en trigo y cebada. Para ello realizaron dos experimentos (E1: fecha de siembra temprana, bajo invernadero; E2: fecha de siembra tardía, en condiciones naturales). El anegamiento se impuso durante 15-20 días en diferentes etapas como: de la hoja 1 a la hoja 4, de la hoja 4 a la hoja 7, de la hoja 7 a la hoja 10, de la hoja 10 a la antesis, y de la antesis a la madurez fisiológica. Como resultados obtuvieron que las mayores reducciones del rendimiento se produjeron cuando el anegamiento se aplicó desde la aparición de la hoja 7 en el tallo principal hasta la antesis (del 34 al 92 % de las pérdidas en el trigo, y del 40 al 79 % en

la cebada para E1 y E2, respectivamente). Finalmente, concluyeron que la etapa alrededor de la antesis fue el período más susceptible al anegamiento en el trigo, así como en la cebada.

Wu et al. (2015) realizaron un experimento para determinar el período más sensible al anegamiento sobre los rasgos agronómicos y fisiológicos aplicado en diferentes etapas de desarrollo en el cultivo de trigo. El anegamiento se impuso en 4 etapas de crecimiento: macollamiento, unión, arranque y llenado de grano durante 35 días. Como resultados obtuvieron que las mayores reducciones del rendimiento se produjeron en la etapa de macollamiento (10 % - 15 % de disminución), además se redujo significativamente el contenido de clorofila y, por tanto, la capacidad fotosintética, lo que dio lugar a una menor relación F_v/F_m , tasa aparente de transporte de electrones, rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II y enfriamiento fotoquímico. Por último, concluyeron que la etapa de macollamiento era la más susceptible al anegamiento en el trigo.

Choi et al. (2021) realizaron un estudio para determinar la etapa de crecimiento susceptible al anegamiento mediante variables fisiológicas y de crecimiento en el cultivo de alforfón. Para el experimento utilizaron macetas bajo una cámara de crecimiento y se impusieron en tres etapas de crecimiento: crecimiento temprano, máximo crecimiento vegetativo y floración durante 3 días. Como resultados obtuvieron que la altura de la planta, el valor SPAD, la fluorescencia de la clorofila, parámetros de la raíz (longitud, área de superficie y volumen) y el peso seco se vieron influenciados cuando las plantas fueron expuestas al estrés por anegamiento en cada etapa. Concluyeron que la etapa de crecimiento temprano fue más sensible en cuanto a las características fisiológicas (valor de SPAD y fluorescencia de clorofila) y morfológicas de la raíz (longitud de la raíz, área de superficie, volumen y peso seco) bajo el estrés por anegamiento.

Tian et al. (2021) evaluaron el cambio general causado por el anegamiento en el rendimiento de granos de diferentes cultivos como: arroz, trigo, maíz, algodón, fréjol, maní, soja, cebada y colza, concluyendo que el anegamiento disminuye la tasa fotosintética, la biomasa, el índice de área foliar, el peso de 1000 granos y la altura de la planta en 39,04, 28,89, 22,89, 13,67 y 10,68 %, respectivamente, en comparación con ningún anegamiento.

5. Metodología

5.1. Localización del estudio

El presente trabajo se realizó en el invernadero de la Quinta Experimental Docente La Argelia (QEDA) de la Universidad Nacional de Loja (UNL) en el barrio la Argelia, parroquia San Sebastián, cantón Loja de la provincia de Loja (Figura 2); la QEDA se encuentra ubicada en las coordenadas geográficas 4°02'14"S 79°12'02"W. La zona de estudio se encuentra a una altura de 2 133 m.s.n.m (Google Earth, 2023), presenta una temperatura promedio de 17 °C y una precipitación anual promedio de 950 mm (PUGS, 2021). Presenta un suelo de naturaleza franco arcilloso con un pH de 5 a 6 (PDOT, 2014). La vegetación es Bosque siempreverde montano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes (MAE, 2013).

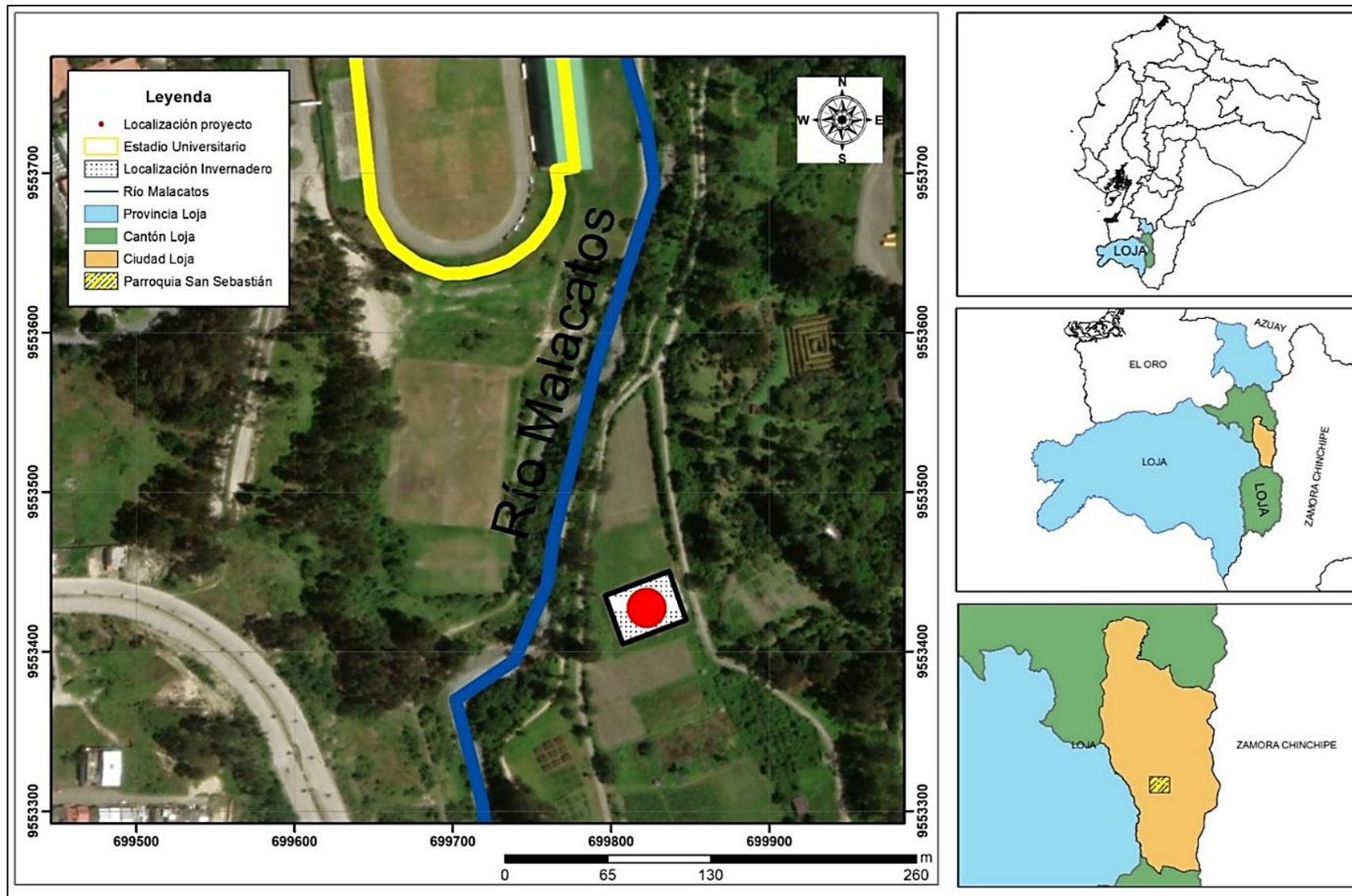


Figura 2. Ubicación del experimento en el cantón Loja, ciudad de Loja, sector “La Argelia”.

5.2. Metodología general

El trabajo de investigación se llevó a cabo bajo invernadero como en estudios realizados por Aldana et al. (2014), Baracaldo et al. (2014), De San Celedonio et al. (2014, 2016, 2018), Garcia et al. (2020), Irving et al. (2007), Koyama et al. (2019), Pais et al. (2021) y Wollmer et al. (2018). Para el experimento se utilizaron fundas de polietileno de 30 cm x 35 cm con una mezcla de suelo franco-arcilloso, arena de río y biocompost en proporción de 2:1:1 (Anexo 9). Las semillas de quinua fueron de la variedad Tunkahuan, semilla obtenida por INIAP Estación Experimental Santa Catalina ubicada en Quito. Para la siembra las semillas se colocaron a 2 cm de profundidad a razón de 3 semillas por funda. Para los tratamientos de anegamiento se utilizaron baldes de plástico de 20 litros (26,5 cm y 38,6 cm).

Se monitoreó permanentemente el cultivo para la presencia de plagas y enfermedades, siendo *Peronospora variabilis* la principal enfermedad presente, para lo cual se hizo un control fitosanitario a base de Metalaxyl + Mancozeb en 3 aplicaciones por ciclo de cultivo, a intervalos de 7 días, con una dosis de 45 ml por bomba de 20 litros. De igual manera se encontró *Chrysodeixis includens* como la principal plaga en donde se hizo una aplicación a base de Chlorpyrifos + Cypermethrin en 2 aplicaciones por ciclo de cultivo, cada 7 días, con una dosis de 40 ml por bomba de 20 litros. Las plantas se fertilizaron según el análisis de suelo de la quinta experimental (pH: 5,96; M.O: 1,77 %; N: 0,09 %; P: 16,3 mg/Kg; K: 0,10 cmol/Kg; Ca: 3,81 cmol/Kg; Mg: 0,28 cmol/Kg; Fe: 205,1 mg/Kg; Mn: 13,17 mg/Kg; Cu: 2,68 mg/Kg y Zn: <1,60 mg/Kg) (Pineda, 2021), a base de urea (46 % N), muriato de potasio (40 % K₂O) y fosfato diamónico (18 % N: 46 % P₂O₅) con una dosis de 1,4 g, 1,6 g, y 3,0 g respectivamente por maceta en 2 aplicaciones por ciclo de cultivo (Anexo 11).

5.2.1. Registro de datos climáticos

Los datos meteorológicos (temperatura media, mínima y máxima del aire, y humedad relativa) se registraron cada hora a lo largo del ciclo del cultivo mediante el uso de un termograficador Modelo 40550, ubicado dentro del invernadero de la Quinta de la Universidad Nacional de Loja.

5.2.2. Tipo de investigación

La investigación fue de tipo experimental con un enfoque cuantitativo y alcance causal-comparativo, debido a que se implementó un diseño con diferentes tratamientos en el que se manipularon intencionalmente variables independientes, para analizar las consecuencias que la manipulación tiene sobre las variables dependientes. Así mismo, se registraron datos numéricos

que luego fueron analizados estadísticamente para describir las características y causas del fenómeno del estudio y así poder comparar cada tratamiento.

5.2.3. *Diseño experimental*

Los tratamientos se dispusieron siguiendo un diseño completamente al azar (DCA) (Figura 3) donde el factor fue el anegamiento con 7 tratamientos y con 5 repeticiones, teniendo un total de 35 unidades experimentales, donde cada unidad experimental estuvo constituida por una funda con tres plantas (Anexo 10), dando un total de 105 plantas en todo el ensayo. Los tratamientos fueron: un control bien drenado durante todo el ciclo del cultivo, y 6 tratamientos de anegamiento aplicados en diferentes etapas fenológicas (Anexo 28) según la escala BBCH descrita por Sosa-Zuniga et al. (2017) (Anexo 1) desde los 5 brotes laterales visibles (25) hasta la madurez fisiológica (85) (Tabla 2). La duración de cada tratamiento de anegamiento fue de 12 días como en estudios realizados por Baracaldo et al. (2014), Ghobadi et al. (2017), Zhang et al. (2019) y Arduini et al. (2016).

Para la aplicación de los tratamientos de anegamiento, las fundas se colocaron en baldes de plástico, con una capa de 1 cm de agua sobre la superficie de las fundas durante todo el período de anegamiento (Figura 4 y Anexo 22) (Ding et al., 2020). Una vez finalizado cada tratamiento de anegamiento, las fundas se sacaron de los baldes y permanecieron sin riego durante 16 días, permitiendo el libre drenaje, y después se volvieron a regar normalmente (De San Celedonio et al., 2018).

Tabla 2. Tratamientos del anegamiento en diferentes fases fenológicas de la quinua variedad Tunkahuan, basadas en la escala BBCH con su respectivo código.

Tratamiento	Código	DDS
Control, sin anegamiento	(C1)	---
5 brotes laterales	(25)	41
Inicio del botón floral	(50)	52
Inicio de antesis	(60)	79
Mitad de antesis	(67)	96
Inicio de llenado del grano	(70)	105
Final de llenado del grano	(85)	119

El parámetro DDS significa los días después de la siembra es decir el tiempo que se demora el cultivo para llegar a cada etapa fenológica.

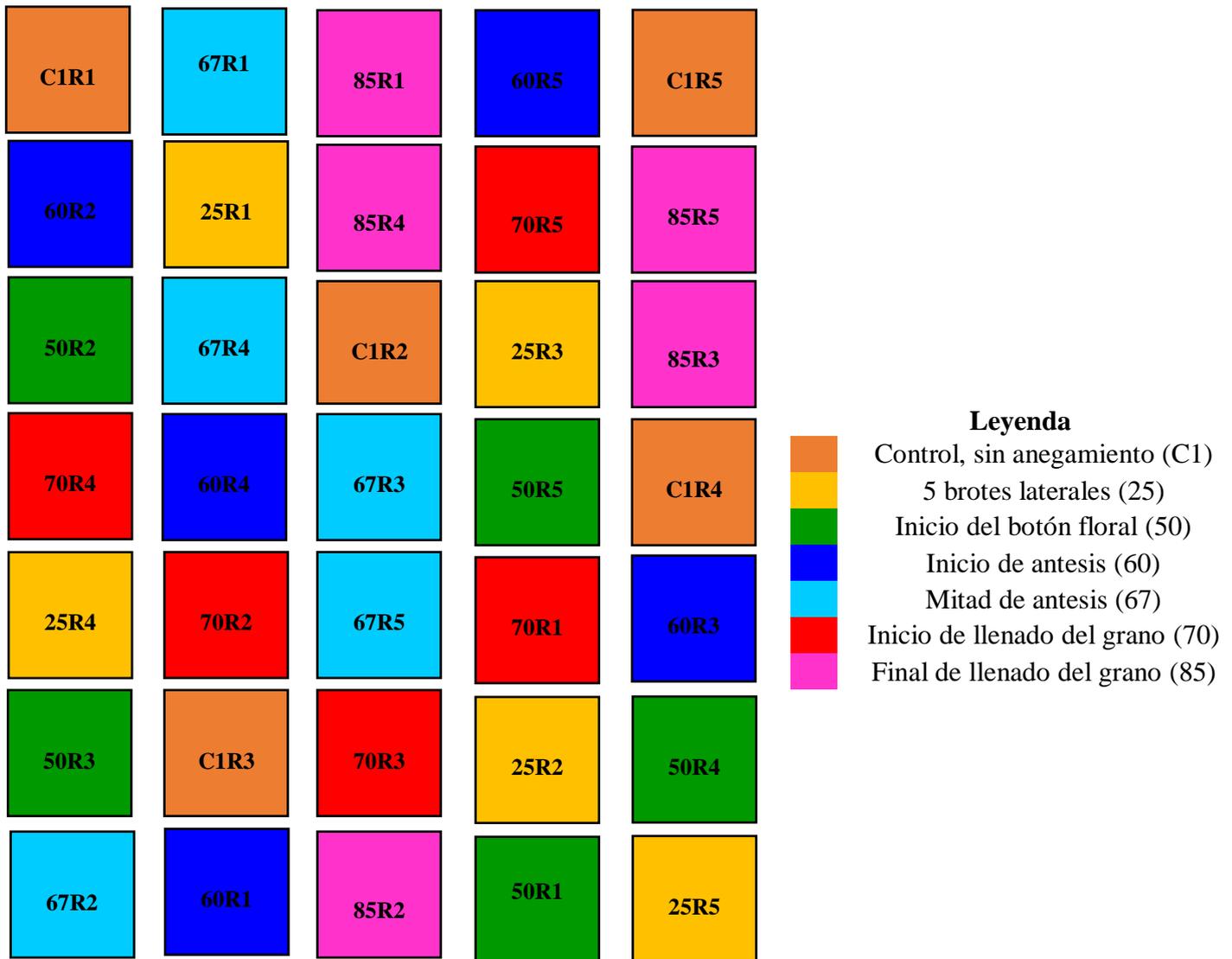


Figura 3. Esquema de la implementación del experimento. Los códigos de los dígitos indican los estados fenológicos según la escala de BBCH. El código R (R1-R5) indica el número de repeticiones.

5.2.4. Modelo estadístico

Considerando que se utilizó un DCA, se empleó el siguiente modelo:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} Variable respuesta

μ Media general común a todos los tratamientos

τ_i Efecto del factor anegamiento

ε_{ij} Error experimental

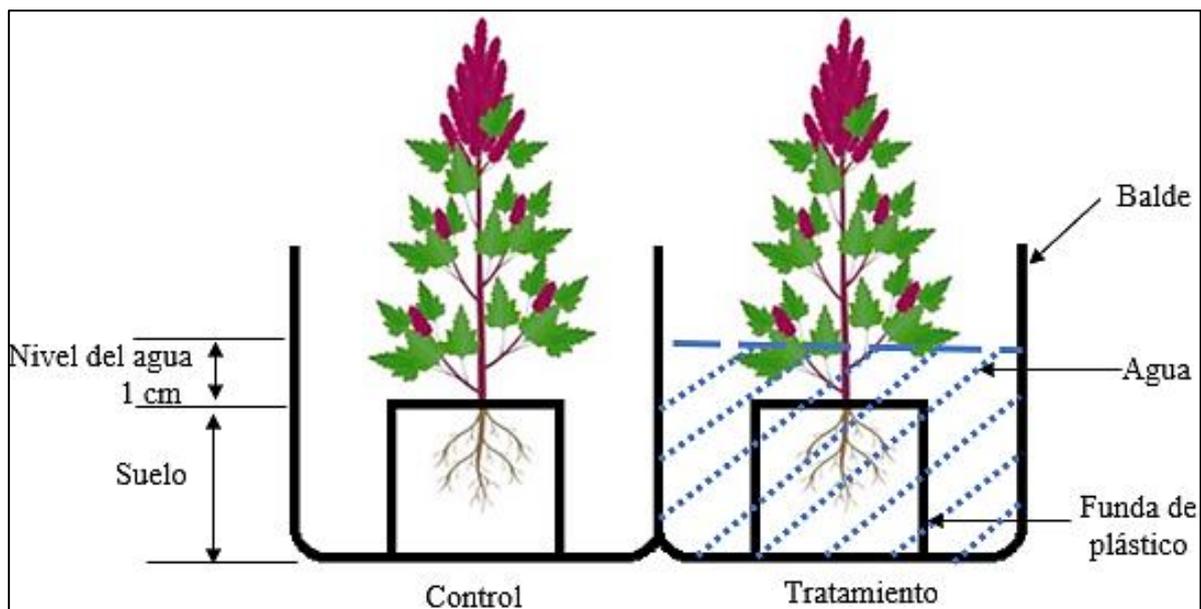


Figura 4. Presentación esquemática del montaje experimental utilizado para comparar las plántulas de quinua tratadas con anegamiento con las plantas no tratadas (control).

5.3. Metodología para cada objetivo

5.3.1. Metodología para el primer objetivo específico. “Describir la respuesta fisiológica al estrés por anegamiento en las diferentes etapas fenológicas de la quinua”

Para dar cumplimiento al primer objetivo se midió en todos los tratamientos con sus repeticiones y en el control. Para las variables cobertura vegetal, contenido de clorofila, conductividad estomática y fluorescencia de la clorofila se tomó una planta del centro de cada unidad experimental a excepción del índice de área foliar y de la cobertura vegetal en donde se evaluaron las tres plantas de cada unidad experimental. La medición de las variables se realizó a los 53, 66, 91, 108, 117, 131, 145 DDS (coincidiendo las fechas con el final del anegamiento de cada uno de los tratamientos), a excepción del índice foliar que se midió cada 2 semanas a partir de los 60 DDS y del seguimiento de la fenología que se midió cada semana, A continuación, se detallan las variables medidas:

➤ Seguimiento de la fenología y duración de las etapas fenológicas

Establecido el cultivo se realizó el seguimiento de la fenología de la quinua, utilizando como referencia para la determinación del estado fenológico la escala elaborada por Sosa et al. (2017) basada en la escala BBCH (Anexo 1), con la cual se registraron los cambios fenológicos semanalmente. Desde el inicio del ciclo del cultivo se observaron los cambios relativos que presenta el cultivo y el tiempo que toma el paso de una etapa a otra, comenzando el registro con la germinación, y finalizando en la senescencia (Tabla 3, Anexo 12-21). Cabe mencionar que

se dio registro de la duración de los estados fenológicos cuando el 50 % de las plantas de todo el experimento hubieron llegado a cada etapa.

Tabla 3. Etapas de crecimiento fenológico de la quinua basadas en la escala BBCH.

Código	Descripción
0	Germinación
1	Desarrollo de hojas
2	Formación de brotes laterales
3	Elongación del tallo
4	Desarrollo de partes vegetativas cosechables
5	Emergencia de florecencia
6	Floración
7	Desarrollo del fruto
8	Fruto maduro
9	Senescencia

Fuente: (Sosa et al., 2017).

- **Cobertura vegetal:** Se evaluó el porcentaje de cobertura del cultivo mediante fotografías usando un teléfono inteligente con la aplicación Canopeo app, para medir esta variable se utilizó plástico de color azul con el objetivo de evitar las plantas de los demás tratamientos. Se tomaron imágenes nadir (es decir, orientadas hacia abajo), para ello la cámara se mantuvo por encima de la parte superior del dosel de la planta como en un estudio de Patrignani & Ochsner (2015).
- **Índice de área foliar (IAF):** El índice de área foliar se estimó mediante imágenes hemisféricas, para ello se tomaron fotografías desde abajo hacia arriba utilizando una cámara GoPro HERO9 Black, acoplada con un lente ojo de pez que permite tomar fotografías con un campo de visión (FOV) de alrededor de 180 grados. La cámara se colocó en el suelo ubicada en el centro de dos fundas (Anexo 23). Posteriormente, las imágenes hemisféricas se analizaron utilizando el software Can-Eye (INRA), como en un estudio realizado por Apolo-Apolo et al. (2020). Para evaluar esta variable fue necesario utilizar plástico de color azul con el objetivo de evitar las plantas de los demás tratamientos (Anexo 24).
- **Conductividad estomática de las hojas.** La densidad de los estomas y el grado de apertura de estos guarda directa relación con la facilidad con la cual los gases, tales como el vapor de agua y el dióxido de carbono, pueden moverse desde o hacia la atmósfera a través de las hojas, lo cual se denomina conductancia estomática (Calderón

et al., 2019). Para determinar la conductancia estomática se utilizó un porómetro (SC-1 de METER Group) y se evaluó en una hoja del tercio superior de la planta, bien iluminada, y sin síntomas de daño por estrés biótico o abiótico (Anexo 25), como en un estudio realizado por Noguera et al. (2020).

- **Contenido de clorofila (Índice de SPAD):** Para determinar el contenido de clorofila de las hojas se midió con el SPAD (Konica-Minolta, Chlorophyll Meter SPAD-502 Plus), el cual realiza lecturas instantáneas en unidades SPAD y no destructivas basadas en la cuantificación de la intensidad de la luz, por ende, entrega una aproximación cercana de la concentración de N en la planta (Díaz, 2014). Se tomaron dos hojas del tercio superior de la planta, las hojas estuvieron totalmente extendidas (Anexo 26), como en un estudio realizado por Arduini et al. (2016).
- **Fluorescencia:** Se determinó la fluorescencia de la clorofila utilizando un dispositivo portátil conocido como MultispeQ v2.0. Este instrumento combina un fluorímetro de amplitud de pulso modulada, un medidor de clorofila y un espectrómetro. El dispositivo MultispeQ se conecta vía Bluetooth con la aplicación Photosynq instalada en un teléfono inteligente (Fernández-Calleja et al., 2020). Los muestreos se realizaron en días despejados, alrededor del mediodía. Se midió una hoja del tercio superior de la planta (Anexo 27). Se registraron las variables de rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII), máxima eficiencia fotoquímica del PSII (Fv/Fm) y quenching no fotoquímico (NPQ).

5.3.2. Metodología para el segundo objetivo específico. “Determinar el periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre el rendimiento en el cultivo de quinua”

El criterio para elegir el periodo crítico bajo estrés por anegamiento fueron aquellos tratamientos que difirieron estadísticamente del control pero que se agruparon a la categoría más baja según el test de Tukey.

Para evaluar el rendimiento del grano de la quinua se midieron 2 plantas por unidad experimental. La evaluación de todas las variables se realizó al final de la cosecha (Anexo 29), el día de las evaluaciones se midieron todos los tratamientos con sus repeticiones y el control. A continuación, se detallan las variables medidas:

- **Biomasa aérea:** Se cortaron las plantas a nivel del suelo y se colocaron en bolsas de papel y posterior a ello se dejaron secar en el horno durante tres días a 65 ± 5 °C (Anexo

30), finalmente se procedió a pesarlas en una balanza granataria con resolución de 0,1 g (Anexo 31) para obtener la biomasa total en gramos (Villavicencio, 2021).

- **Número de granos:** Para determinar el número de granos se utilizaron las panojas previamente secadas en el horno, se trillaron y se pasaron los granos por un cedazo (Anexo 32) y luego se pasaron por una máquina de limpieza de semillas de quinua (Anexo 33) para su respectiva limpieza. Se pesó el total de granos obtenidos por panoja (Anexo 35). Finalmente se pesaron 50 granos, para estimar el número total de granos por unidad experimental.
- **Peso de granos:** Se procedió a pesar una muestra representativa de 100 granos de cada unidad experimental, el peso se expresó en gramos (Anexo 34). Finalmente se realizó una regla de tres para estimar el peso de los 1000 granos (Pineda, 2022).
- **Rendimiento:** El rendimiento se calculó en base seca. Se determinó el número de granos por planta y el peso promedio del grano para determinar el rendimiento, que se evaluó aplicando la siguiente fórmula:

$$R = NG \text{ planta}^{-1} * PG$$

Donde:

R = rendimiento

$NG \text{ planta}^{-1}$ = número de granos por planta

PG = peso promedio de granos

- **Índice de cosecha:** Se evaluó después de la cosecha una vez determinada la biomasa y el rendimiento de cada unidad experimental, para lo cual se aplicó la siguiente fórmula:

$$IC = \frac{\text{rendimiento del grano} \times \text{planta}^{-1}}{\text{biomasa aérea total} \times \text{planta}^{-1}}$$

5.4. Análisis Estadístico

Los datos registrados fueron tabulados en una base de datos de Microsoft Excel para su análisis estadístico mediante el programa Infostat versión libre. Los datos fueron ingresados en el programa y sometidos a un análisis de comprobación de supuestos estadísticos de independencia de las observaciones, normalidad y homogeneidad de varianza, luego se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA por sus siglas en inglés) para determinar si existen, o no, diferencias significativas entre los tratamientos. Además, se realizó una prueba post-hoc de TUKEY con un porcentaje del 95 % (0,05) de confiabilidad. Además, se correlacionaron todas las variables registradas durante el tiempo de evaluación.

6. Resultados

6.1. Condiciones climáticas y fenología

Los valores de temperatura media, máxima y mínima, y humedad relativa durante las diferentes etapas fenológicas de la quinua se muestran en la Figura 5. La temperatura media durante el ciclo del cultivo fue de 19,15 °C. Desde el día 30 al 40 después de la siembra hubo un incremento de la temperatura durante la fase de formación de brotes laterales BBCH 25, alcanzando la temperatura más alta de 39,1 °C a los 40 DDS, por otro lado, la temperatura más baja de 8 °C se presentó a los 144 DDS luego del final de llenado del grano BBCH 85. La humedad relativa más baja ocurrió a los días 34 y 38 después de la siembra durante la fase de formación de brotes laterales BBCH 25, pero la humedad relativa más baja (57 %) fue en el día 38. Por el contrario, la humedad relativa más alta se presentó un día después de la siembra (1 DDS) y a los 126 DDS durante la fase de grano lechoso BBCH 81.

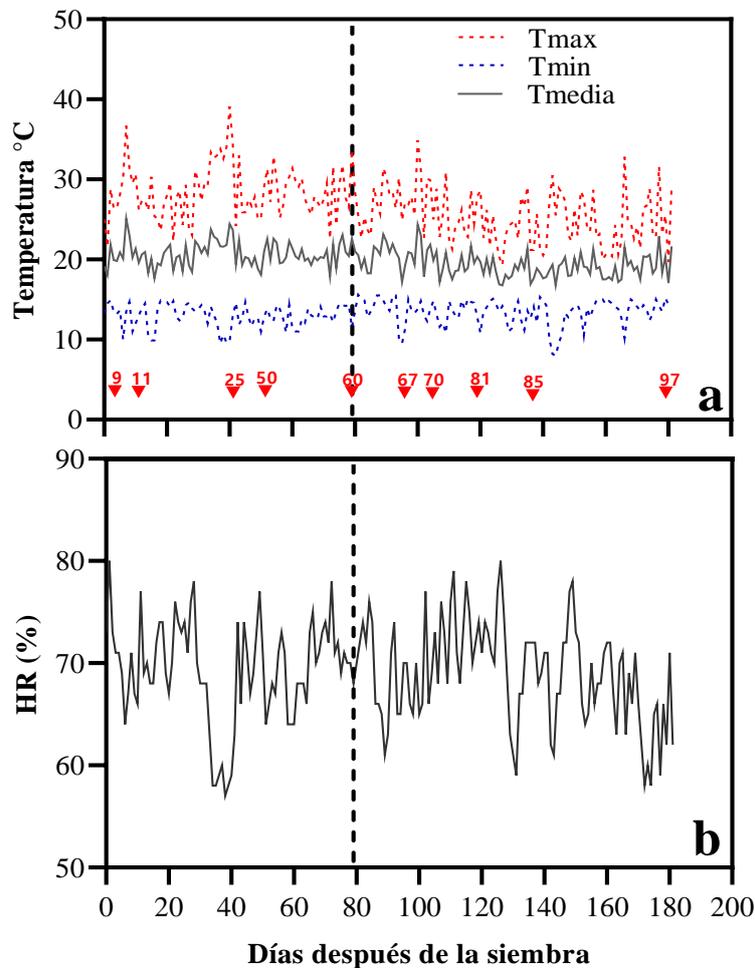


Figura 5. Esquema de las variables climáticas de temperatura (a) y humedad relativa (HR) (b) durante el ciclo de cultivo de quinua, los triángulos rojos hacia abajo indican la escala fenológica de la quinua en BBCH. Línea vertical entrecortada indica el inicio de antesis.

Las observaciones indicaron que los tratamientos de anegamiento cambiaron la duración de la fenología de la planta (Figura 6). El ciclo del cultivo de las plantas sin anegamiento (control) desde la siembra hasta la cosecha tuvo una duración aproximada de 180 días mientras que el anegamiento aplicado en las etapas vegetativas T1 (5 brotes laterales) y T2 (Inicio del botón floral) retrasó el ciclo de cultivo en 23 y 16 días, respectivamente, en comparación con el control. El anegamiento aplicado en las etapas de madurez T3 (Inicio de antesis), T4 (Mitad de antesis), T5 (Inicio de llenado del grano) y T6 (Final de llenado del grano) hizo que el periodo de cosecha se adelantara con 21 días en comparación con el control. Por otro lado, cuando el anegamiento se aplicó en 5 brotes laterales (T1) el tiempo de emergencia de inflorescencia BBCH 50 se retrasó con 7 días con respecto al control. Por otro lado, el anegamiento aplicado en 5 brotes laterales e inicio del botón floral retrasó el tiempo de antesis BBCH 60 en 17 y 11 días respectivamente, en relación con los demás tratamientos.

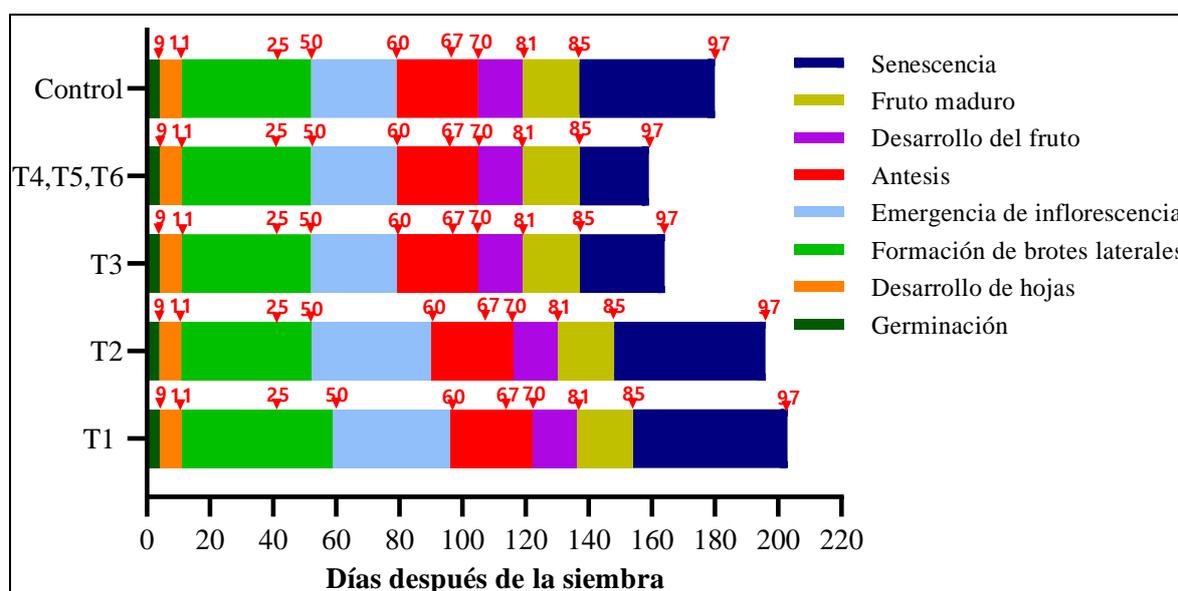


Figura 6. Duración de las etapas fenológicas de la quinua en cada tratamiento de aplicación de anegamiento. T1: 5 brotes laterales, T2: Inicio del botón floral, T3: Inicio de antesis, T4: Mitad de antesis, T5: Inicio de llenado del grano y T6: Final de llenado del grano. Los números en las flechas rojas representan las fases según la escala BBCH.

6.2. Conductancia estomática

En la figura 7 podemos ver que las plantas al final del anegamiento sufrieron una reducción significativa ($P \leq 0,05$) en la conductancia estomática, independientemente de la fase fenológica en comparación al control (Anexo 2). Sin embargo, la mayor reducción al final del anegamiento se observó en el T1 (5 Brotes laterales), T3 (Inicio de antesis) y T4 (Mitad de antesis) con valores de 63,04, 40,58 y 59,76 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente. Con relación a los tratamientos antes de la antesis o etapa vegetativa T1 (5 brotes laterales) y T2 (Inicio del botón

floral) después del anegamiento tuvieron una rápida recuperación de la conductancia estomática siendo así que a los 146 DDS tuvieron los valores más altos de conductancia estomática (283,95 y 250,27 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente) con respecto al control (173,58 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Por el contrario, en la misma fecha de evaluación los tratamientos aplicados en la etapa de madurez T4 (Mitad de antesis) y T5 (Inicio de llenado del grano) tuvieron los valores más bajos (38,76 y 36,04 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente) con relación al valor encontrado en las plantas control. Con respecto a esta variable las fases fenológicas con mayor sensibilidad al anegamiento se encuentran desde la mitad de antesis hasta el inicio de llenado del grano.

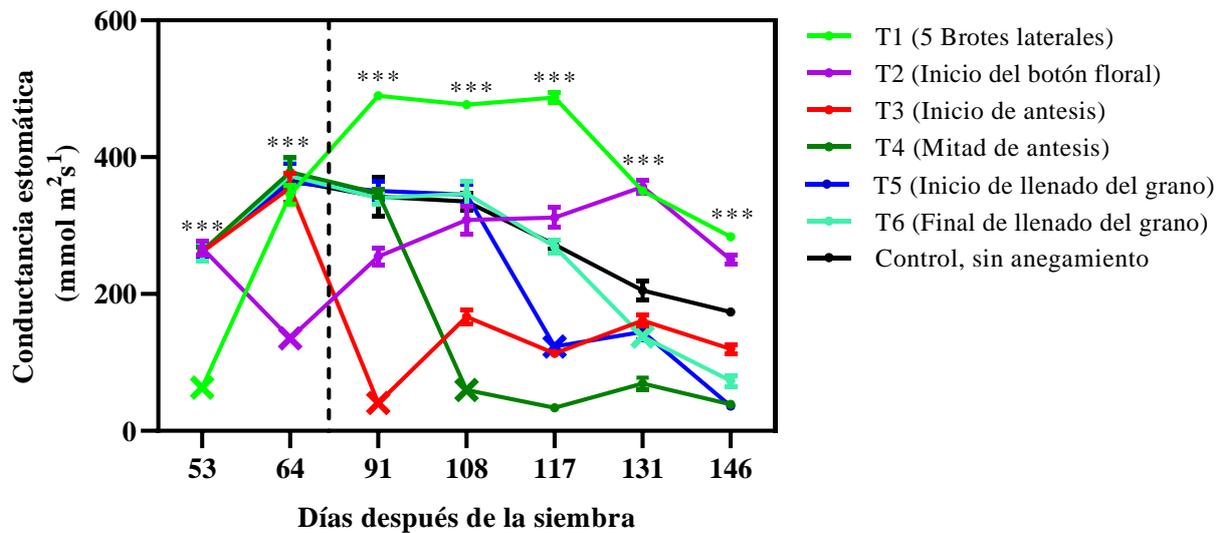


Figura 7. Efecto del anegamiento sobre el parámetro de conductancia estomática de la hoja de quinua en diferentes etapas fenológicas. La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. El símbolo “***” indica diferencia significativa en $p < 0,001$. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.

6.3. SPAD y Cobertura vegetal

En la figura 8 se puede avizorar el efecto del anegamiento en el SPAD y la cobertura vegetal en la planta de quinua a lo largo de su fenología. Tanto para el SPAD como para la cobertura vegetal en todos los tratamientos al final del anegamiento las plantas desarrollaron valores significativamente menores ($P \leq 0,05$) que las plantas del control (Anexos 3 y 4). En la cobertura vegetal los tratamientos aplicados en la etapa vegetativa T1 (5 brotes laterales) y T2 (inicio del botón floral) al final del anegamiento presentaron la reducción más significativa en comparación a los demás tratamientos y al control, sin embargo, a lo largo de la recuperación tuvieron un aumento de la cobertura vegetal, por ejemplo, a los 146 DDS el T1 con 54,71 superó al control (50,94) y el T2 con 46,76 fue similar al control. De igual manera en el SPAD los tratamientos T1 y T2 luego del anegamiento lograron recuperarse, obteniendo a los 146 DDS

valores de 64,38 y 66,65 respectivamente, en donde ambos tratamientos superaron al control (51,89).

Todos los tratamientos desde la antesis hasta el final del llenado del grano tuvieron una tendencia a disminuir en ambas variables, no obstante, los tratamientos T3 (Inicio de antesis), T4 (Mitad de antesis) y T5 (Inicio de llenado del grano) tuvieron una reducción más significativa a lo largo del tiempo. Por ello, el periodo alrededor de antesis hasta el inicio de llenado del grano se identificó como el más susceptible al anegamiento en el cultivo de quinua tanto en el SPAD como en la cobertura vegetal.

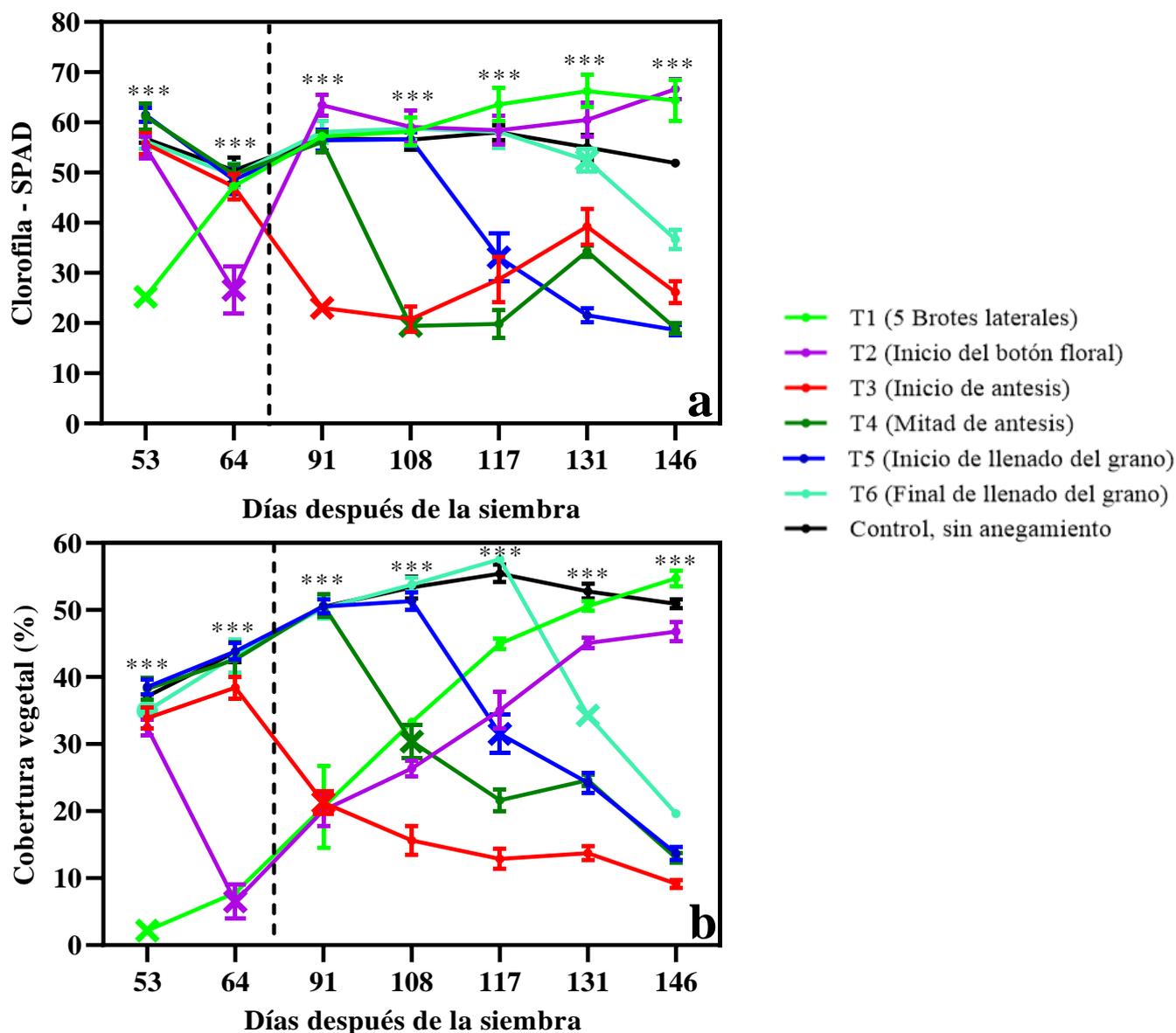


Figura 8. Efecto del anegamiento sobre el parámetro de SPAD y cobertura vegetal de la quinua en diferentes etapas fenológicas: Clorofila – SPAD (a) y cobertura vegetal (b). La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. El símbolo “****” indica diferencia significativa $p < 0,001$. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.

6.4. Índice de área foliar

Para todos los tratamientos al final del anegamiento los IAF fueron más bajos que los del control en las etapas fenológicas correspondientes (Figura 9 y Anexo 5). El T1 (5 brotes laterales) a los 7 días después del anegamiento (60 DDS) tuvo el IAF más bajo (0,07) en comparación con los demás tratamientos y al control (1,46), pero a lo largo del tiempo tuvo un aumento progresivo del IAF, superando al control a los 144 DDS (0,63 y 0,52 respectivamente). De igual manera el tratamiento T2 al final del anegamiento y a los 10 días después del mismo tuvo una disminución del IAF, pero a lo largo del crecimiento tuvo un incremento hasta estar similar al control a los 144 DDS (0,50 y 0,52 respectivamente). En los tratamientos desde la antesis hasta el final de llenado del grano (T3, T4, T5 y T6) el anegamiento dio como resultado un menor IAF, pero más adelante en la etapa de recuperación tuvieron una pérdida más rápida del IAF que la del control. En la última evaluación (144 DDS) los tratamientos T3, T4 y T5 tuvieron un menor IAF (0,10, 0,11 y 0,17, respectivamente) en comparación al control (0,52). En cuanto al IAF, las fases fenológicas con mayor sensibilidad al anegamiento se encuentran desde el inicio de antesis hasta el inicio de llenado del grano.

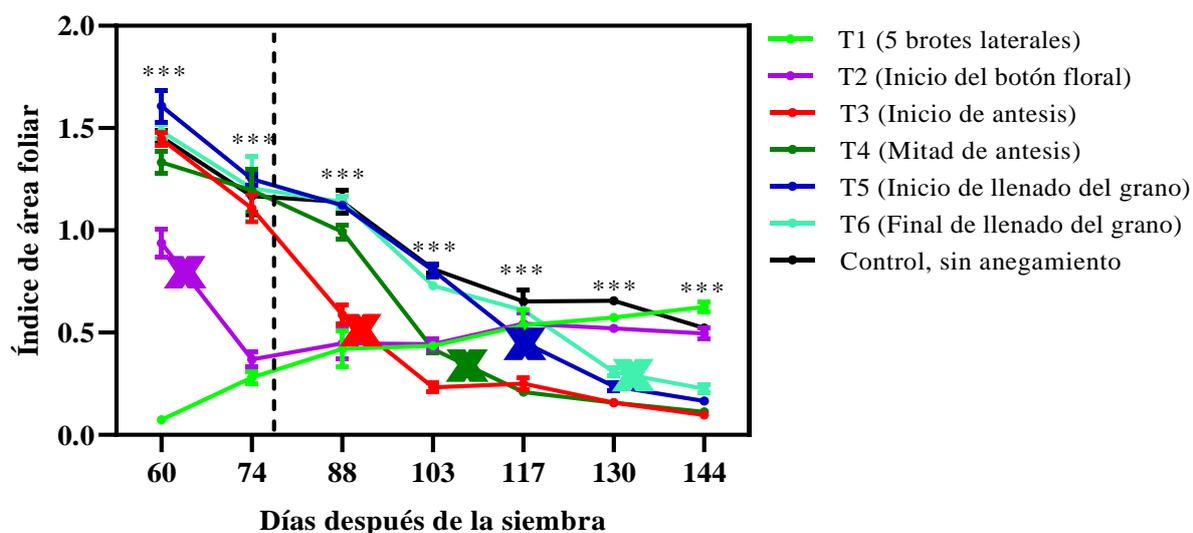


Figura 9. Efecto del anegamiento sobre el parámetro de índice de área foliar de la quinua en diferentes etapas fenológicas. La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. El símbolo “***” indica diferencia significativa en $p < 0,001$. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.

6.5. Fluorescencia de la clorofila

En el experimento la fluorescencia de la clorofila se vio significativamente afectada al final del anegamiento en comparación con las plantas de control (Figura 10, Anexos 6, 7 y 8). Básicamente las plantas de quinua bajo condiciones óptimas obtuvieron valores cercanos a 0,64 y 0,79 en la variable de rendimiento cuántico efectivo del PSII y en la variable máxima

eficiencia fotoquímica del PSII, respectivamente. Sin embargo, bajo anegamiento los valores de ambas variables disminuyeron a valores menores a 0,57 y 0,6, respectivamente. En la variable NPQ se encontraron valores altos en todos los tratamientos al final del anegamiento con respecto al control.

La fluorescencia de la clorofila en los tratamientos T1 y T2 al final del anegamiento mostraron los índices más bajos de F_v/F_m y Φ_{PSII} y los índices más altos de NPQ, pero luego de la eliminación del anegamiento tuvieron un aumento progresivo de las variables F_v/F_m y Φ_{PSII} y una disminución de la variable NPQ, obteniendo en la última evaluación (146 DDS) valores similares al control. En cambio, los tratamientos T4 (Mitad de antesis) y T5 (Inicio de llenado del grano) obtuvieron a los 146 DDS los valores más bajos de F_v/F_m (0,58 y 0,55, respectivamente) con respecto al valor hallado en el control (0,79), de igual manera obtuvieron los valores más bajos de Φ_{PSII} (0,37 y 0,36, respectivamente) sobre el control (0,59) y los valores más altos de NPQ (3,50 y 2,29, respectivamente) en contraste con el control (0,33). Referente a la variable fluorescencia de la clorofila las fases fenológicas con mayor sensibilidad al anegamiento se encuentran desde la mitad de la antesis hasta el inicio de llenado del grano.

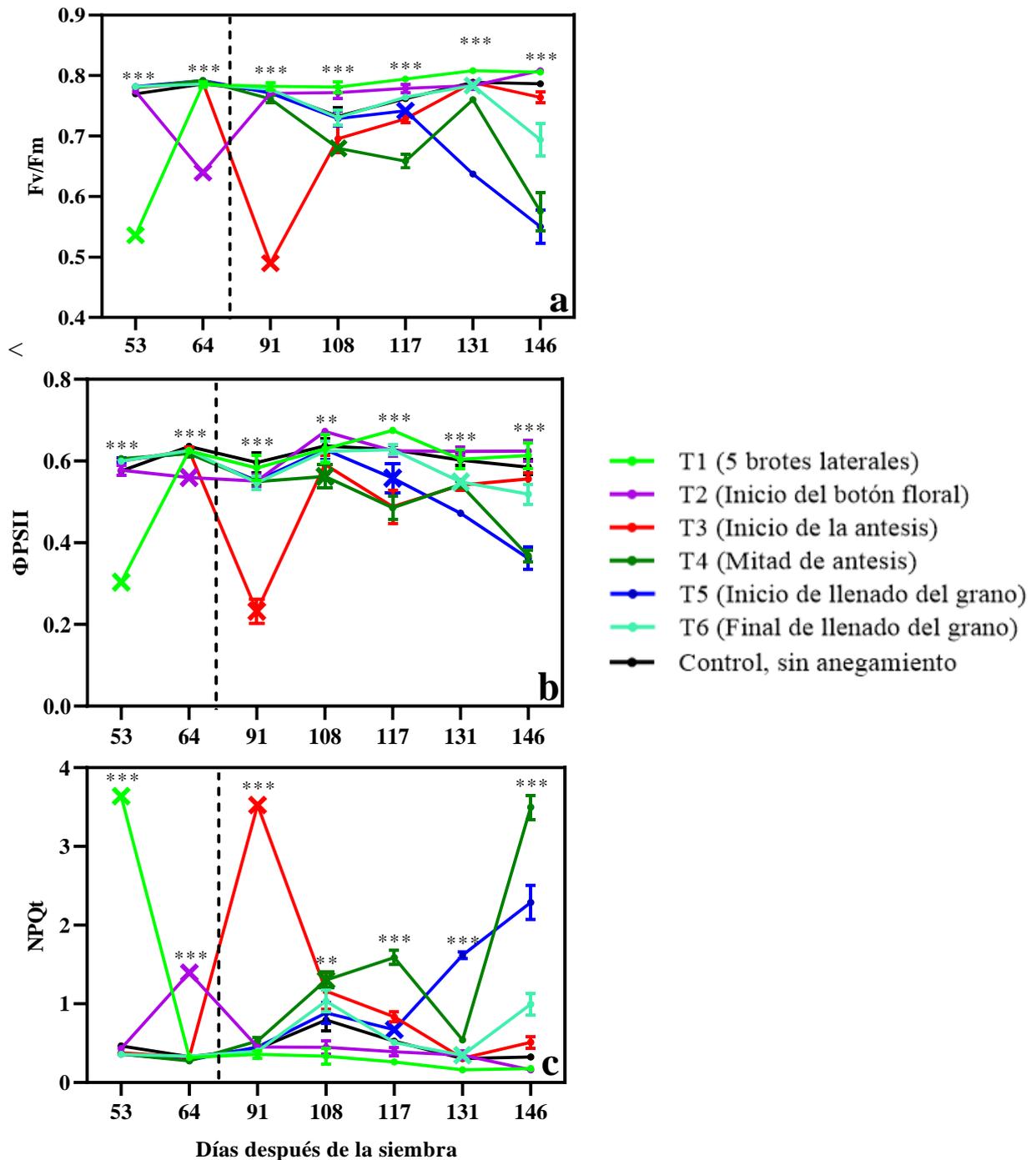


Figura 10. Efecto del anegamiento sobre los parámetros de fluorescencia de la clorofila en quinua: máxima eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m) (a), rendimiento cuántico efectivo del PSII (Φ_{PSII}) (b) y quenching no fotoquímico (NPQ) (c). La línea entrecortada corresponde a la antesis del cultivo. El símbolo “X” representa el final del anegamiento en cada tratamiento. Los símbolos “***” y “****” indican diferencias significativas en $p < 0,01$ y $p < 0,001$ respectivamente. Las barras verticales en cada símbolo muestran errores estándar.

6.6. Rendimientos y sus componentes

La Tabla 4 muestra los efectos del anegamiento sobre el rendimiento y sus componentes recolectados en la madurez fisiológica. El rendimiento de la quinua en todos los tratamientos de anegamiento desarrolló valores significativamente menores ($P \leq 0,001$) que las plantas del

control. La magnitud de la reducción del rendimiento debido al anegamiento varió de acuerdo con la etapa de desarrollo del cultivo en la que se aplicaron los tratamientos; sin embargo, a nivel de planta, el impacto del anegamiento fue mayor en las etapas de antesis T3 (Inicio de antesis) y T4 (Mitad de antesis) con valores de 11,83 y 9,63 g/planta⁻¹, lo que redujo el rendimiento en 71 % y 77 %, respectivamente, mientras que el rendimiento en las plantas no anegadas fue de 41,09 g/planta⁻¹. Por otro lado, el anegamiento redujo en menor medida los tratamientos aplicados durante el llenado del grano T4 (Inicio del llenado del grano) y T5 (Final de llenado del grano) con valores de 22,91 y 27,87 g/planta⁻¹ ($p < 0,05$). A nivel de maceta sin importar la etapa en cuestión, el impacto del anegamiento fue mayor en las etapas vegetativas T1 (el 73 % de las plantas murieron) y T2 (el 33% de las plantas murieron) y en las etapas de madurez temprana T3 y T4 con valores de 30,48, 37,41, 35,48 y 28,91 g/maceta⁻¹, respectivamente, en comparación con el control que obtuvo un valor de 123,28 g/maceta⁻¹.

El anegamiento redujo la biomasa aérea de forma similar a la observada en el rendimiento. Los resultados a nivel de planta muestran una reducción significativa de la biomasa aérea en todos los tratamientos en condiciones de anegamiento ($P < 0,001$). Sin embargo, a nivel de planta la mayor reducción de biomasa aérea se produjo cuando el anegamiento se aplicó al inicio de antesis (T3), alcanzando un valor de 38,79 g/planta⁻¹, lo que redujo la biomasa aérea en 59 % respecto al control, que alcanzó un valor de 94,03 g/planta⁻¹. Por otro lado, se redujo la biomasa en menor medida en el tratamiento vegetativo T2 (Inicio del botón floral) en donde se obtuvo un valor de 79,78 g/planta⁻¹. En términos generales, la pérdida de biomasa aérea a nivel de planta es mayor en antesis.

El anegamiento no sólo redujo la biomasa aérea, sino también el índice de cosecha y de manera significativa ($p < 0,001$). Sin embargo, el menor índice de cosecha perteneció a las plantas de quinua anegadas en la mitad de antesis T4 (0,18), lo que redujo el índice de cosecha en un 58 % con respecto al control (0,43). La disminución del índice de cosecha debida al anegamiento fue de menor medida en los tratamientos aplicados durante el llenado del grano T5 (Inicio de llenado del grano) y T6 (Final de llenado de grano) con valores de 0,6 y 0,40 respectivamente.

Además, en la Tabla 4 se muestran diferentes componentes del rendimiento como número de granos y peso de 1000 granos, estimando qué parámetro contribuye más a la pérdida de rendimiento. El número de granos a nivel de planta también fue significativamente ($p < 0,001$) influenciado por los tratamientos con anegamiento. Se alcanzó mayor número de granos

(13144 granos planta⁻¹) en los tratamientos sin anegamiento, aquí las macetas estuvieron bien drenadas durante todo el ciclo del cultivo, mientras que el menor número de granos se logró cuando el anegamiento se aplicó en la etapa de mitad de antesis T4 con un valor de 3746 granos planta⁻¹ (reducción del 72 % con respecto al control). Sin embargo, a nivel de maceta los tratamientos T1 (el 73 % de las plantas murieron), T2 (el 33 % de las plantas murieron), T3 y T4 obtuvieron menor número de granos con valores de 9881, 12618, 14978 y 11238 granos/maceta⁻¹ (reducción del 75, 68, 62 y 71 %, respectivamente), con respecto al control (39431 granos/maceta⁻¹).

El peso del grano es el otro componente principal del rendimiento, en el presente experimento el peso de 1000 granos fue afectado por el anegamiento en todos los tratamientos ($P < 0,05$). En los tratamientos que estuvieron sin anegamiento durante todo el experimento, se obtuvo el mayor peso de 1000 granos (3,13 g) mientras que la mayor reducción del peso de 1000 granos por planta en quinua se observó en el tratamiento T3 (Inicio de antesis) con un valor de 2,43 g (reducción del 22 % con respecto al control).

Tabla 4. Rendimiento y respuesta de los componentes del rendimiento de la quinua al anegamiento en diferentes etapas de crecimiento.

Tratamientos	Biomasa g planta ⁻¹	Biomasa g maceta ⁻¹	Peso de 1000 granos (g)	N° granos g planta ⁻¹	N° granos g maceta ⁻¹	Rendimiento g planta ⁻¹	Rendimiento g maceta ⁻¹	Índice de cosecha
T1 (5 Brotes laterales)	70.90 c	141.80 b	3.09 bc	4941 ab	9881 a	15.24 ab	30.48 a	0.22 ab
T2 (Inicio del botón floral)	79.78 d	159.55 b	3.06 bc	6309 abc	12618 a	18.71 abc	37.41 a	0.23 abc
T3 (Inicio de antesis)	38.79 a	116.37 a	2.43 a	4993 ab	14978 a	11.83 a	35.48 a	0.30 abc
T4 (Mitad de antesis)	51.90 b	155.70 b	2.64 ab	3746 a	11238 a	9.63 a	28.91 a	0.18 a
T5 (Inicio de llenado del grano)	63.62 c	190.86 c	2.78 abc	8216 bc	24648 bc	22.91 bc	68.74 b	0.36 abc
T6 (Final de llenado del grano)	70.50 c	211.50 c	2.95 bc	9433 cd	28299 cd	27.87 c	83.61 b	0.40 bc
Control	94.03 e	282.09 d	3.13 c	13144 d	39431 d	41.09 e	123.28 c	0.43 c
CV	5.29	5.75	7.19	26.32	25.17	22.68	22.10	29.46
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	***	***	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (***) efecto significativo $p < 0,001$

6.7. Periodo crítico para la determinación del rendimiento

El rendimiento a nivel de planta y de maceta se redujo significativamente en todos los tratamientos de anegamiento, sin embargo, la magnitud del efecto fue diferente dependiendo del momento en que se aplicó el anegamiento. A nivel de planta las mayores reducciones del rendimiento se presentaron cuando se impuso el anegamiento a los 79 DDS y 96 DDS correspondiendo a la fase de inicio de antesis BBCH 60 y mitad de antesis BBCH 67, disminuyendo en un 71 y 77 % el rendimiento, respectivamente (Figura 11). El anegamiento aplicado tiempo después de antesis tuvo un impacto en el rendimiento menor que el anegamiento alrededor de antesis. A nivel de maceta las mayores pérdidas en el rendimiento se presentaron cuando se impuso el anegamiento a los 41, 52, 79 y 96 DDS correspondiendo a las fases de 5 brotes laterales BBCH 25, inicio del botón floral BBCH 50, inicio de antesis BBCH 60 y mitad de antesis BBCH 67, respectivamente (Figura 11). A partir de estos resultados, se desprende que el rendimiento es sensible durante todo el ciclo del cultivo siendo más crítico durante la etapa vegetativa hasta la etapa de antesis.

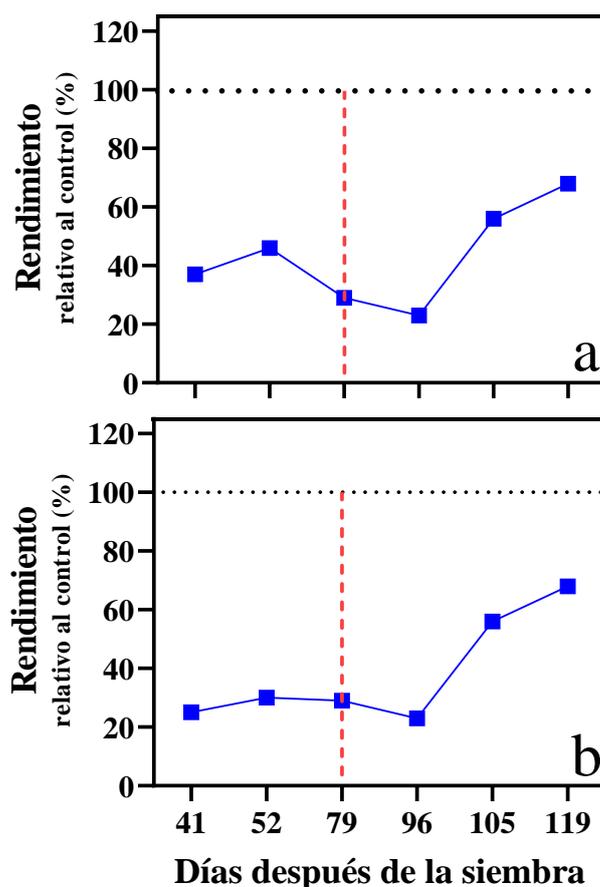


Figura 11. Efecto del momento del anegamiento sobre el rendimiento en quinoa: rendimiento a nivel de planta (a) y rendimiento a nivel de maceta (b). La línea de puntos horizontal indica el control. Los puntos de datos de color azul corresponden al periodo de anegamiento. La línea vertical de color rojo señala el inicio de antesis.

6.8. Correlaciones entre las variables de estudio

En la tabla 5 se presenta la correlación entre todas las variables estudiadas. A nivel de planta la biomasa g planta⁻¹ mostró una fuerte correlación positiva respecto al peso de 1000 granos ($r=0,95$; $p<0,0013$), rendimiento g planta⁻¹ ($r=0,80$; $p<0,03$), cobertura vegetal ($r=0,80$; $p<0,03$) e índice de área foliar ($r=0,77$; $p<0,04$). En cambio, a nivel de maceta la biomasa g maceta⁻¹ presentó una correlación altamente positiva con el número de granos maceta⁻¹ ($r=0,93$; $p<0,0025$), rendimiento g maceta⁻¹ ($r=0,96$; $p<0,0007$) e índice de cosecha ($r=0,78$; $p<0,04$). El peso de 1000 granos presentó una correlación alta positiva con la cobertura vegetal ($r=0,87$; $p<0,01$), SPAD ($r=0,80$; $p<0,03$) e índice de área foliar ($r=0,88$; $p<0,01$). El número de granos por planta⁻¹ mostró una fuerte correlación con el rendimiento g planta⁻¹ ($r=0,99$; $p<0,0001$) y con el índice de cosecha ($r=0,91$; $p<0,0042$). Así mismo, el número de granos por maceta⁻¹ mostró una fuerte correlación con el rendimiento g maceta⁻¹ ($r=0,99$; $p<0,0001$) y con el índice de cosecha ($r=0,95$; $p<0,0010$). El rendimiento g planta⁻¹ y el índice de cosecha ($r=0,87$; $p<0,01$) mostraron una fuerte correlación positiva. Así mismo el rendimiento g maceta⁻¹ tuvo una correlación alta positiva con el índice de cosecha ($r=0,92$; $p<0,0031$).

Con respecto a las variables fisiológicas la conductancia estomática presentó una correlación alta positiva con la cobertura vegetal ($r=0,88$; $p<0,01$), SPAD ($r=0,95$; $p<0,0012$), PSII ($r=0,87$; $p<0,01$), Fv/Fm ($r=0,89$; $p<0,01$) e índice de área foliar ($r=0,90$; $p<0,01$), pero tuvo una fuerte correlación negativa con NPQ ($r=-0,79$; $p<0,03$). La cobertura vegetal tuvo una correlación alta con SPAD ($r=0,94$; $p<0,0019$) e índice de área foliar ($r=0,99$; $p<0,0001$). El SPAD tuvo una correlación positiva alta con PSII ($r=0,86$; $p<0,01$), Fv/Fm ($r=0,86$; $p<0,01$) e índice de área foliar ($r=0,94$; $p<0,0015$), pero tuvo una correlación negativa alta con NPQ ($r=-0,78$; $p<0,04$). PSII tuvo una correlación alta positiva con Fv/Fm ($r=0,99$; $p<0,0001$) pero tuvo una correlación negativa alta con NPQ ($r=-0,95$; $p<0,0010$). Por último, NPQ tuvo una correlación alta negativa con Fv/Fm ($r=-0,93$; $p<0,0028$).

Tabla 5. Correlación de variables medidas en el experimento.

Variable (1)	Variable (2)	Pearson	p-valor
Biomasa g/planta ⁻¹	Biomasa g/maceta ⁻¹	0,77	0,04
	Peso de 1000 granos	0,95	0,00
	Nº granos/planta ⁻¹	0,73	0,06
	Nº granos/maceta ⁻¹	0,57	0,18
	Rendimiento (g/planta ⁻¹)	0,80	0,03
	Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	0,66	0,11
	IC	0,41	0,36
	Conductancia estomática	0,47	0,29

	Cobertura vegetal	0,80	0,03	
	SPAD	0,68	0,09	
	Φ PSII	0,44	0,33	
	NPQ	-0,44	0,33	
	Fv/Fm	0,41	0,36	
	Índice de área foliar	0,77	0,04	
	Peso de 1000 granos	0,58	0,17	
	N° granos/planta ⁻¹	0,95	0,00	
	N° granos/maceta ⁻¹	0,93	0,00	
	Rendimiento (g/planta ⁻¹)	0,96	0,00	
	Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	0,96	0,00	
Biomasa g/maceta ⁻¹	IC	0,78	0,04	
	Conductancia estomática	-0,12	0,80	
	Cobertura vegetal	0,32	0,49	
	SPAD	0,12	0,80	
	Φ PSII	0,03	0,95	
	NPQ	-0,08	0,86	
	Fv/Fm	0,00	1,00	
	Índice de área foliar	0,27	0,56	
		N° granos/planta ⁻¹	0,54	0,21
		N° granos/maceta ⁻¹	0,35	0,44
	Rendimiento (g/planta ⁻¹)	0,62	0,13	
	Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	0,45	0,31	
	IC	0,22	0,64	
Peso de 1000 granos	Conductancia estomática	0,61	0,14	
	Cobertura vegetal	0,87	0,01	
	SPAD	0,80	0,03	
	Φ PSII	0,51	0,25	
	NPQ	-0,49	0,27	
	Fv/Fm	0,48	0,28	
	Índice de área foliar	0,88	0,01	
		N° granos/maceta ⁻¹	0,97	0,00
		Rendimiento (g/planta ⁻¹)	0,99	0,00
		Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	0,99	0,00
N° granos/planta ⁻¹	IC	0,91	0,00	
	Conductancia estomática	-0,04	0,93	
	Cobertura vegetal	0,30	0,51	
	SPAD	0,16	0,73	
	Φ PSII	0,18	0,70	
	NPQ	-0,31	0,50	
	Fv/Fm	0,14	0,77	

	Índice de área foliar	0,27	0,55
	Rendimiento (g/planta ⁻¹)	0,95	0,00
	Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	0,99	0,00
	IC	0,95	0,00
	Conductancia estomática	-0,25	0,58
N° granos/maceta ⁻¹	Cobertura vegetal	0,09	0,84
	SPAD	-0,06	0,89
	ΦPSII	0,01	0,98
	NPQ	-0,14	0,76
	Fv/Fm	-0,03	0,95
	Índice de área foliar	0,06	0,89
	Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	0,97	0,00
	IC	0,87	0,01
	Conductancia estomática	0,04	0,93
	Cobertura vegetal	0,40	0,38
Rendimiento (g/planta ⁻¹)	SPAD	0,25	0,58
	ΦPSII	0,24	0,61
	NPQ	-0,34	0,46
	Fv/Fm	0,19	0,68
	Índice de área foliar	0,37	0,41
	IC	0,92	0,00
	Conductancia estomática	-0,16	0,73
	Cobertura vegetal	0,20	0,66
Rendimiento (g/maceta ⁻¹)	SPAD	0,04	0,94
	ΦPSII	0,08	0,87
	NPQ	-0,19	0,68
	Fv/Fm	0,04	0,94
	Índice de área foliar	0,17	0,72
	Conductancia estomática	-0,28	0,55
	Cobertura vegetal	-0,04	0,94
	SPAD	-0,12	0,80
IC	ΦPSII	0,05	0,92
	NPQ	-0,24	0,60
	Fv/Fm	-0,01	0,98
	Índice de área foliar	-0,04	0,93
	Cobertura vegetal	0,88	0,01
Conductancia estomática	SPAD	0,95	0,00
	ΦPSII	0,87	0,01
	NPQ	-0,79	0,03

	Fv/Fm	0,89	0,01
	Índice de área foliar	0,90	0,01
	SPAD	0,94	0,00
	Φ PSII	0,73	0,06
Cobertura vegetal	NPQ	-0,66	0,11
	Fv/Fm	0,74	0,06
	Índice de área foliar	0,99	0,00
	Φ PSII	0,86	0,01
SPAD	NPQ	-0,78	0,04
	Fv/Fm	0,86	0,01
	Índice de área foliar	0,94	0,00
	NPQ	-0,95	0,00
Φ PSII	Fv/Fm	0,99	0,00
	Índice de área foliar	0,73	0,06
NPQ	Fv/Fm	-0,93	0,00
	Índice de área foliar	-0,68	0,09
Fv/Fm	Índice de área foliar	0,74	0,06

7. Discusión

Los efectos del anegamiento en el crecimiento y desarrollo de las plantas han atraído mucha atención, especialmente en el contexto del cambio climático global (Zhang et al., 2019). Hasta la actualidad, existen pocos estudios sobre el estrés por anegamiento en quinua (González et al., 2009; Guo et al., 2022; Jayme-Oliveira et al., 2017), pero ninguno de ellos se ha enfocado en identificar el período crítico bajo este estrés. En este trabajo se evaluó el efecto del anegamiento en quinua en diferentes fases fenológicas a través de variables que desempeñan papeles cruciales en la fisiología de la planta, crecimiento y rendimiento del grano, como duración de la fenología, SPAD, conductancia estomática, índice de área foliar, cobertura vegetal, fluorescencia de la clorofila, biomasa aérea, número de granos, peso de granos, rendimiento e índice de cosecha.

Con respecto a la duración de la fenología, los tratamientos de anegamiento en los estados vegetativos T1 (5 brotes laterales) y T2 (Inicio del botón floral) retrasaron el tiempo de antesis en 17 y 11 días, a su vez retrasaron el tiempo de madurez en 23 y 16 días, respectivamente. Estos resultados coincidieron con los de Liu et al. (2020) que observaron en cebada que el anegamiento en las etapas vegetativas retrasó el periodo de madurez entre 8 y 15 días. De igual manera, estos datos concuerdan con los de Amri et al. (2014), quienes determinaron retrasos de entre 7 y 12 días en la etapa de floración al imponer al trigo a 28 días de anegamiento durante la etapa de macollaje. En investigaciones anteriores Shao et al. (2013) y De San Celedonio (2015) señalaron que el anegamiento en las etapas vegetativas en trigo y cebada retrasaron el tiempo de floración. Por otro lado, en nuestro experimento cuando el anegamiento se aplicó en las etapas de madurez T3 (Inicio de antesis), T4 (Mitad de antesis), T5 (Inicio de llenado de grano) y T6 (Final de llenado de grano), el periodo de madurez se adelantó con 21 días en comparación con el control. Estos resultados coincidieron con los de Liu et al. (2020) quienes encontraron que el anegamiento en las etapas reproductivas adelantó las fechas de madurez entre 5 y 8 días. De igual manera, VanToai et al. (2001) observaron que el anegamiento durante dos semanas en la fase de R1 (Inicio de floración) redujo la madurez de la soja de 6 a 8 días. De igual modo, Toai et al. (2010) concluyeron que dos semanas de anegamiento en la fase R2 (Floración completa) aceleraron la etapa de madurez en 11 días.

Según De San Celedonio (2015), este retraso se debe en parte a una disminución en la tasa de aparición de hojas y por tanto a un mayor filocrono (tiempo térmico entre la aparición de dos hojas sucesivas sobre el tallo principal, en °Cd). La variación del filocrono muestra un

patrón similar al del tiempo de floración, es decir plantas de floración tardía son también las que tienen un filocrono más largo (y por lo tanto, menor tasa de aparición de hojas) (Bazile et al., 2014). Liu et al. (2020) señalan que la tasa de emergencia de hojas y el número final de hojas determinan la duración del período entre emergencia y antesis, en donde el anegamiento en las primeras etapas de crecimiento inhibe la tasa de aparición de hojas y disminuye el número final de hojas, retrasando la floración y la madurez. El anegamiento en la etapa reproductiva generalmente acelera la senescencia de la planta (VanToai et al., 2001).

Respecto a la conductancia estomática los resultados demuestran que las plantas sometidas al anegamiento en todas sus etapas fenológicas sufrieron una reducción significativa respecto al control, sugiriendo una menor apertura de estomas. En varios estudios en trigo, sorgo y fréjol de palo, se han observado respuestas similares a las observadas en nuestro experimento (Bansal & Srivastava, 2015; Shao et al., 2013; Zhang et al., 2019). El cierre estomático es una de las primeras respuestas de la planta cuando está sometida a condiciones de estrés (Jiménez-Suancha et al., 2015). Cuando el oxígeno se agota en el suelo, las raíces pierden casi toda la capacidad de producir energía, por consiguiente las raíces estimulan la producción de ácido abscísico (ABA) que es transportado a través del xilema hasta las hojas generando el cierre estomático para así reducir la pérdida de agua por transpiración, como una respuesta temprana al anegamiento (Aldana et al., 2014). Un estudio realizado por Salazar et al. (2015) en *Arabidopsis thaliana* mostró que el ABA aumentó con el estrés por anegamiento, lo que provocó el cierre de estomas.

Por otro lado, se observó una reducción significativa en el SPAD y la cobertura vegetal en las plantas sometidas al anegamiento independientemente de la fase fenológica. Al final del anegamiento las hojas de los tratamientos estaban cloróticas y marchitas, en algunos casos se observó senescencia de las hojas basales, lo que provocó una disminución de las variables mencionadas. Esto concuerda con Wu & Yang (2016) y Choi et al. (2021) quienes encontraron en trigo que el anegamiento disminuyó la capacidad de síntesis de clorofila de las hojas, lo que provocó la senescencia, el amarillamiento y el desprendimiento de las hojas; además se bloqueó la formación de nuevas hojas. González et al. (2009) realizaron un experimento sobre anegamiento en quinua bajo condiciones controladas encontrando una disminución en el contenido de clorofila. De acuerdo a Jiménez et al. (2013) el anegamiento reduce el CO₂ y la fotosíntesis favoreciendo la fotorrespiración, esto induce a la formación de especies reactivas de oxígeno (ROS). Las ROS se producen en las plantas en condiciones normales, pero su concentración es muy baja. Sin embargo, cuando las plantas se enfrentan a algún tipo de estrés

ambiental, la concentración de ROS aumenta a un nivel que es perjudicial para varias reacciones metabólicas celulares de las plantas (Muhammad, 2012), como la inhibición de la síntesis de clorofila (Jiménez et al., 2013).

La mayor reducción en el SPAD y en la cobertura vegetal se observó cuando el anegamiento ocurrió en etapas de madurez, es decir desde el inicio de antesis hasta el inicio de llenado del grano como T3 (Inicio de antesis), T4 (Mitad de antesis) y T5 (Inicio de llenado del grano). Con respecto a la conductancia estomática se observó una disminución significativa en los tratamientos T4 (Mitad de antesis) y T5 (Inicio de llenado del grano). Cuando el estrés se aplicó en las etapas tempranas desde los 5 brotes laterales hasta el inicio del botón floral (T1 y T2) las variables SPAD, conductancia estomática y cobertura, tuvieron una disminución notable al final del anegamiento, pero los parámetros fisiológicos lograron recuperarse a niveles similares a los controles a partir de las etapas posteriores a antesis. Estos resultados fueron similares a Ploschuk et al. (2018) quienes informaron que el anegamiento en trigo en etapas tempranas no afectó severamente el desempeño fisiológico, en donde la conductancia estomática permaneció similar al control, además señalaron que las plantas fueron capaces de recuperar los valores SPAD 5–7 días después de que se eliminó el anegamiento.

De San Celedonio et al. (2014) señala que si el anegamiento se produce en una fase temprana del cultivo las plantas pueden recuperarse del estrés a través de diferentes mecanismos una vez que el estrés ha sido eliminado. Algunos mecanismos son el restablecimiento del sistema radicular o la capacidad de continuar la formación de brotes laterales, lo cual no sucede cuando los eventos de anegamiento ocurren en etapa de madurez (Garra, 2019). Otro mecanismo es la rápida extensión de los meristemas apicales de las plantas (Tyagi et al., 2023): se ha informado que el rápido alargamiento de los tallos tiernos y los entrenudos ayuda a escapar de las condiciones hipóxicas, mecanismo llamado síndrome de escape bajo en oxígeno, y alcanza rápidamente el ambiente aéreo, manteniendo así una respiración normal (Tyagi et al., 2023). Se sabe que dos hormonas importantes, el etileno y las giberelinas, desempeñan un papel crucial en la formación de los meristemas apicales de las plantas bajo estrés por anegamiento (Tyagi et al., 2023).

Además varias investigaciones han demostrado que las plantas se recuperan mejor del daño por anegamiento durante la etapa vegetativa que durante la etapa reproductiva, dado que la planta tiene más recursos disponibles para recuperarse (Liu et al., 2015), mientras que en la etapa reproductiva ocurren eventos cruciales como polinización y fecundación que

determinarán los componentes del rendimiento. Esto puede explicar el impacto más significativo del anegamiento en la quinua durante la etapa de inicio de antesis hasta inicio de llenado del grano, donde los recursos se asignan principalmente a la reproducción.

Para todos los tratamientos al final del anegamiento el IAF fue inferior en relación al control en las etapas fenológicas correspondientes. Estudios anteriores demostraron que el anegamiento redujo significativamente el IAF en los cultivos de maíz y trigo (Huang et al., 2022; Ren et al., 2016; Wu et al., 2015). De manera similar, en una investigación en Australia, Zhang et al. (2004) encontraron que el anegamiento en trigo y canola redujo el índice de área foliar en 46 % y en un 30 %, respectivamente. Además, expresaron que la severidad de los efectos adversos aumentó generalmente con la prolongación de la duración del anegamiento. Sin embargo, en el cultivo de quinua no se evaluaron distintas duraciones de anegamiento, solamente se trabajó con una duración de 12 días, por ello la importancia de realizar estudios sobre el efecto de la duración del anegamiento. Los tratamientos en etapas tempranas como T1 y T2 tuvieron un menor IAF al finalizar el anegamiento, pero luego de 7 y 10 días de post-anegamiento respectivamente, el IAF aumentó, indicando una recuperación de estos tratamientos. Sin embargo, los tratamientos T3, T4 y T5 mostraron una caída progresiva en los valores del IAF en comparación al control, y durante la etapa de post-anegamiento estos tratamientos no pudieron alcanzar los valores del control. Similarmente, Ploschuk (2021) encontró en trigo y cebada que el anegamiento aplicado en etapas tardías trajo mayores reducciones en el IAF comparado al tratamiento en etapas vegetativas, relacionado con una senescencia acelerada.

La fluorescencia de la clorofila es una herramienta eficiente para detectar cambios en las funciones del aparato fotosintético, que puede ser dañado por diferentes tipos de estrés (anegamiento) (Shao et al., 2013). Los resultados de la máxima eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m), el rendimiento cuántico efectivo del PSII (Φ_{PSII}) y el quenching no fotoquímico (NPQ) se vieron afectados por el anegamiento de 12 días.

Durante el periodo de crecimiento de la quinua, se observaron descensos en F_v/F_m bajo tratamiento de anegamiento en comparación con el control, lo que indica daños en el fotosistema II (PSII). Así, la eficiencia de uso de la energía de los fotones capturados por el PSII se redujo (Shao et al., 2013). En nuestro experimento, el valor de F_v/F_m varió entre 0,73 y 0,79 en condiciones normales; sin embargo, por efecto del anegamiento el F_v/F_m varió entre 0,49 y 0,64. Estos resultados coinciden con Choi et al. (2021) quienes señalaron que con la

aplicación de anegamiento en trigo sarraceno tuvieron valores inferiores a 0,6. La reducción en el valor de F_v/F_m es un indicador de la sensibilidad del aparato fotosintético a los estresores abióticos, y de la incapacidad de las plantas para regenerar rubisco cuando están expuestas a condiciones de estrés (Casierra-Posada & Cutler, 2017; Sánchez-Reinoso et al., 2019; Sharma et al., 2022). La enzima rubisco cataliza el primer paso tanto del ciclo fotosintético del carbono (CO_2 o O_2) como de la fotorrespiración y desempeña un papel clave en la regulación de la tasa fotosintética (Pan et al., 2021).

El rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) se redujo en las plantas anegadas, en comparación con las plantas de control. La determinación de Φ_{PSII} tiene una ventaja, ya que esta variable es más sensible a un gran número de estresores que el valor F_v/F_m , según Fernandes et al. (2012) debido a que se ha descubierto que la salud vegetal reducida bajo anegamiento prolongado puede resultar en alteraciones bioquímicas, así como daños severos a las membranas del cloroplasto. Estas alteraciones restringen la cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis y alteran negativamente la eficiencia del PSII (Ashraf, 2012). Estos resultados concuerdan con los resultados informados por Ren et al. (2016) quienes también encontraron una disminución en el valor del rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) en plantas de maíz sometidas a anegamiento. Sus estudios indican que el anegamiento induce daño al PSII y por tanto se reduce la energía potencial para la fotosíntesis, lo que conduce a una disminución en la tasa fotosintética. Por lo tanto, se puede suponer que la disminución del índice de contenido de clorofila encontrada en plantas sometidas al anegamiento en el presente estudio afectó el valor de Φ_{PSII} de la misma manera.

Por otro lado, en la variable quenching no fotoquímico NPQ se encontraron valores altos en todos los tratamientos al final del anegamiento con respecto al control. Este resultado es consistente con Olorunwa et al. (2022) quienes señalaron que en pepino el anegamiento por 10 días aumentó el NPQ. En este caso, es reconocido que frente a un estrés severo, se produce la activación de mecanismos de quenching no fotoquímico, reflejados en el valor del NPQ (Pino, 2016). El aumento de NPQ se considera un mecanismo protector del aparato fotosintético (Jiménez-Suanca et al., 2015; Maxwell & Johnson, 2000; Yang et al., 2020), debido a que el anegamiento provoca falta de oxígeno en las raíces y tejidos de las plantas, la disponibilidad reducida de oxígeno inhibe la producción de ATP y NADPH, necesarios para la fotosíntesis. Esto da como resultado que se acumule un exceso de energía en las moléculas de clorofila, lo que obliga a las plantas a realizar NPQ para disipar la energía (Beegum et al., 2023).

En nuestro experimento, el anegamiento disminuyó la eficiencia cuántica real del PSII (F_v/F_m y Φ_{PSII}) y aumentó la disipación no fotoquímica (NPQ). Los resultados correspondientes han sido reportados por Zhang et al. (2019) en plantas de sorgo quienes encontraron que el anegamiento provocó una disminución significativamente de F_v/F_m y Φ_{PSII} , lo que sugiere que algunas disfunciones en la capacidad de transporte de electrones del PSII condujeron a la reducción de la capacidad fotosintética. Además, en nuestro experimento se observó una reducción en los valores de F_v/F_m y Φ_{PSII} , y un aumento en NPQ en las etapas que van desde la mitad de antesis hasta el inicio de llenado del grano (T4 y T5). Existen relativamente pocos estudios sobre fluorescencia de la clorofila que abarquen este estrés en diferentes fases fenológicas. A modo de ejemplo, Xiaoli et al. (2015) encontraron en trigo que el anegamiento aplicado a los 35 días después de la antesis provocó una reducción más notable con respecto a las variables F_v/F_m y Φ_{PSII} en comparación al control. Los tratamientos aplicados en etapas tempranas como T1 y T2 aumentaron los valores de F_v/F_m y Φ_{PSII} , y disminuyeron NPQ. En una investigación realizada por Ploschuk (2021) en trigo el anegamiento en etapas tempranas en un principio disminuyó la variable F_v/F_m , pero se recuperó durante el post-anegamiento mostrando un patrón de comportamiento similar al control a lo largo del tiempo. Sin embargo, la intensidad del estrés necesaria para disminuir la actividad fotosintética depende del genotipo, por lo que es necesario hacer estudios en diferentes genotipos de quinua (Huang et al., 2022).

El estrés por anegamiento redujo la biomasa aérea de las plantas de quinua en cada fase fenológica. Estos datos coincidieron con González et al. (2009) quienes realizaron un estudio en quinua encontrando que las plantas sometidas a estrés por anegamiento presentaron una reducción de la producción de biomasa en comparación con las plantas bien regadas. En nuestro estudio, tanto a nivel de planta como de maceta, la disminución fue severa en la etapa de madurez T3 (Inicio de antesis). En un estudio realizado por Olorunwa et al. (2023) en fréjol caupí (*Vigna unguiculata*) el anegamiento redujo la biomasa en un 79 % en R2 (50-100 % de las flores están abiertas). De igual manera Promkhambu et al. (2010) reportaron que un anegamiento prolongado causó una gran reducción en la producción de biomasa de sorgo. En la etapa reproductiva la demanda de nutrientes es alta y parece ser la más sensible al estrés por anegamiento, como lo indican las mayores reducciones en la biomasa foliar observadas en la soja y el frijol mungo en esta etapa (Ahmed et al., 2002; Ploschuk et al., 2018; Rhine et al., 2010). La pérdida de la biomasa aérea fue resultado de una reducción de tasa fotosintética neta, conductancia estomática y tasa de transpiración, lo que redujo la asimilación de carbono

(Mielke et al., 2003; Olorunwa et al., 2023; Wu et al., 2015; Zhang et al., 2023). En el presente estudio se observó que el anegamiento afectó el sistema radicular de todos los tratamientos, sin embargo, afectó en mayor magnitud el sistema radicular de las etapas de madurez, en comparación con el control. La consecuencia de un sistema radicular dañado bajo el anegamiento es el cierre de los estomas, que restringe la absorción de agua y nutrientes; esto dificultará la entrada de dióxido de carbono en la hoja, así como la transpiración, causando marchitamiento y senescencia de las hojas, además de la inhibición de la fotosíntesis, lo que conducirá a una menor acumulación de biomasa y, en última instancia, disminuyendo el rendimiento de los cultivos (Arguello et al., 2016; Ashraf, 2012; Shao et al., 2013; Voesenek et al., 2013).

Numerosos estudios han confirmado que el anegamiento en diferentes etapas fenológicas puede reducir el rendimiento de los cultivos; sin embargo, el grado de reducción del rendimiento depende no solo de la severidad del anegamiento, sino también de las etapas de crecimiento. Varias investigaciones han demostrado que la fase de crecimiento vegetativo tolera mejor al anegamiento que la etapa reproductiva (Asgari et al., 2012; Li et al., 2001). En nuestros resultados el anegamiento a nivel de planta redujo el rendimiento de la quinua en todas las etapas fenológicas, sin embargo, las mayores pérdidas de rendimiento del grano (g/planta) debido al anegamiento se produjeron en la etapa de madurez especialmente en los tratamientos de antesis T3 (Inicio de antesis) y T4 (Mitad de antesis), lo que confirma la menor capacidad de recuperación cuando el anegamiento se produce más tarde en el ciclo de cultivo (De San Celedonio et al., 2017). La razón de este fenómeno puede ser que el anegamiento aplicado en las etapas de crecimiento vegetativo permite que las plantas se recuperen debido a que las etapas de crecimiento vegetativo tienen una duración de crecimiento vegetativo más larga, lo que permite a las plantas un período más largo para producir más hojas y recuperarse. Esta capacidad de recuperación disminuyó a medida que se impuso el anegamiento más tarde en el ciclo fenológico (Liu et al., 2020).

Estos resultados son consistentes con los hallazgos de De San Celedonio et al. (2014) quienes señalaron que en la fase de antesis el anegamiento tuvo mayor efecto negativo sobre el rendimiento. De igual manera, coincidieron con Tian et al. (2021) y Ploschuk (2021) quienes encontraron que el anegamiento durante la etapa de antesis provocó una reducción significativa del rendimiento que en la etapa de crecimiento vegetativo. De acuerdo a Toai et al. (2010) las pérdidas de rendimiento por anegamiento se atribuyen a la reducción de la tasa de crecimiento, la reducción de la absorción de nutrientes, la disminución de la actividad fotosintética y la

incidencia de enfermedades. Además, Zhang et al. (2019) señalan que la disminución del contenido de clorofila da como resultado una disminución de tasa fotosintética neta, lo que en última instancia disminuye el rendimiento. El rendimiento de los cultivos representa la acumulación de productos fotosintéticos, pero la fotosíntesis es sensible al estrés por anegamiento. El cierre de estomas es una de las primeras respuestas al estrés por anegamiento, esto evita que el CO₂ entre en la hoja y da como resultado una reducción en la asimilación fotosintética de carbono (Zhang et al., 2019).

Por el contrario, el anegamiento durante 12 días a nivel de maceta en los tratamientos T1, T2, T3 y T4 produjo una disminución significativa del rendimiento por maceta entre un 75 % (el 73 % de las plantas murieron), 70 % (el 33 % de las plantas murieron), 71 % y 77 %, respectivamente. Estos resultados coinciden con Linkemer et al. (1998) en donde indicaron que el período vegetativo temprano (V2) y las etapas reproductivas tempranas (R1, R3 y R5) fueron los más sensibles al anegamiento. Asimismo, Toai et al. (2010) informaron que el anegamiento durante las etapas vegetativas (V2) y reproductivas tempranas (R1 a R3) es más perjudicial para el rendimiento de grano que otras etapas. Ntukamazina et al. (2017) investigaron la respuesta del frijol arbustivo y trepador a la humedad excesiva del suelo en varias etapas de crecimiento de las plantas determinando que las etapas de crecimiento vegetativo y de floración son relativamente más sensibles al estrés por anegamiento.

Bajo anegamiento, los componentes del rendimiento de la quinua se vieron afectados, especialmente el número de granos. Las reducciones del rendimiento fueron consecuencia de la disminución del número de granos (De San Celedonio et al., 2014; Koyama et al., 2019). Esto concuerda con estudios previos, por ejemplo, Zhang et al. (2023) informaron que el anegamiento en sorgo sobre los componentes del rendimiento, especialmente el número de granos por panícula, se vio fácilmente afectado en donde el anegamiento en la fase de cinco hojas y en la fase de floración (T1 y T2) produjo una disminución significativa del número de granos por panícula. De igual forma, Linkemer et al. (1998) señalaron que la pérdida de rendimiento tanto en estudios de campo como de invernadero fue inducida principalmente por una menor producción de vainas como resultado de menos vainas por nudo reproductivo. El número reducido de semillas por planta se puede atribuir a un suministro restringido de carbohidratos desde la fuente al sumidero, lo que resulta en una menor biomasa y aborto de flores (Olorunwa et al., 2023), lo que conduce a una disminución en el número de semillas por planta.

Nuestros resultados de Pearson también indicaron que el número de granos tiene una correlación significativamente positiva con la reducción del rendimiento, en cambio el peso de 1000 granos no tuvo una correlación con el rendimiento, lo que demuestra que, de manera similar a lo que ocurre en muchos otros cultivos, la causa de la disminución en el rendimiento durante el período crítico es el número y no el peso de los granos (Araki et al., 2012). Esto se puede atribuir a la deficiencia de oxígeno inducida por el anegamiento, que puede reducir la absorción de agua por las raíces, lo que provoca una reducción de la turgencia de las hojas, el índice de área foliar y la tasa fotosintética neta, disminuyendo así la acumulación de biomasa y el número del grano y, en última instancia, disminuyendo el rendimiento de los cultivos (Tian et al., 2021).

Dados los efectos cambiantes del clima los resultados obtenidos pueden tener una gran importancia para los cultivos que se realizan en zonas frecuentemente anegadas para desarrollar mejores prácticas de producción que hagan que los sistemas de cultivo sean más resistentes y capaces de hacer frente a los fenómenos meteorológicos extremos por ejemplo el cambio de fechas de siembra, cultivos de cobertura, gestión adaptativa del agua como camas elevadas y manejo adaptativo de nutrientes (Kaur et al., 2020). Nuestros hallazgos también deberían ser de utilidad en futuros estudios agrícolas sobre el anegamiento de la quinua. De igual forma proporcionan información útil para los fisiólogos, fitomejoradores y expertos en estrés ambiental y cambio climático. Para satisfacer las necesidades alimentarias de una población en crecimiento, es necesario que los fitomejoradores desarrollen cultivos tolerantes al anegamiento. Además, un mejor conocimiento de los mecanismos fisiológicos en respuesta al anegamiento facilitará el desarrollo de técnicas y métodos para mejorar la tolerancia en los cultivos.

8. Conclusiones

- El estrés por anegamiento afectó los rasgos fisiológicos de la planta, y su impacto depende del momento de anegamiento. El estudio mostró que el anegamiento en los estados vegetativos T1 (5 brotes laterales) y T2 (inicio del botón floral) retrasaron el tiempo de antesis, por el contrario, cuando el anegamiento se aplicó en las etapas de madurez T3, T4, T5 y T6 el periodo de madurez se adelantó. Las etapas fenológicas más afectadas fueron desde la antesis hasta el inicio de llenado de grano (T3, T4 y T5) donde se redujo el SPAD, la cobertura vegetal, el índice de área foliar, y la fluorescencia de la clorofila, disminuyendo la relación F_v/F_m (máxima eficiencia cuántica del fotosistema II) y el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}), y aumentó el quenching no fotoquímico (NPQ), sugiriendo una afectación de las reacciones fotosintéticas. El anegamiento en etapas tempranas del crecimiento vegetal (T1 y T2) al final del anegamiento las variables fisiológicas se vieron comprometidas, pero luego del post-anegamiento las plantas tuvieron la capacidad para recuperarse del estrés.
- El anegamiento en antesis T3 (Inicio de antesis) y T4 (Mitad de antesis) redujo la biomasa aérea (g planta^{-1} y g maceta^{-1}), peso de 1000 granos (g), número de granos (g planta^{-1}) e índice de cosecha. El anegamiento causó una disminución significativa del rendimiento en todas las etapas fenológicas evaluadas; sin embargo, a nivel de planta, el anegamiento en la etapa de madurez T3 (Inicio de antesis) y T4 (Mitad de antesis) provocó una mayor reducción del rendimiento. Por lo contrario, a nivel de maceta, el anegamiento en las etapas vegetativas T1 (5 brotes laterales) y T2 (Inicio del botón floral), y en las etapas de madurez T3 (Inicio de antesis) y T4 (Mitad de antesis), provocó mayor reducción del rendimiento por maceta. La reducción del rendimiento de grano bajo anegamiento se asoció con la reducción de la biomasa y con menor número de granos. El periodo crítico de anegamiento fue determinado entre los 52 hasta 96 DDS, que corresponde al estado fenológico 5 brotes laterales (BBCH 25) hasta la mitad de antesis (BBCH 67).

9. Recomendaciones

- Realizar investigaciones sobre el efecto de diferentes duraciones del anegamiento en diferentes etapas de crecimiento sobre las variables fisiológicas y rendimiento en el cultivo de quinua.
- Efectuar estudios que tomen en cuenta varios genotipos para ver la tolerancia del cultivo de quinua debido a que la intensidad del estrés necesaria para disminuir la actividad fotosintética depende del genotipo.
- Se recomienda investigar sobre las fases fenológicas que no se tomaron en cuenta en el experimento como etapas de desarrollo foliar (tercer par de hojas verdaderas, nueve pares de hojas visibles, entre otros) y etapas de madurez (primeros granos visibles en el tallo principal).
- Se recomienda evaluar el efecto del anegamiento sobre la expresión de genes de fitohormonas, así como la concentración hormonal como ácido abscísico (ABA), etileno y giberelinas en función de la disponibilidad de agua en las plantas.

10. Bibliografía

- Adegoye, G. A., Olorunwa, O. J., Alsajri, F. A., Walne, C. H., Wijewardana, C., Kethireddy, S. R., Reddy, K. N., & Reddy, K. R. (2023). Waterlogging Effects on Soybean Physiology and Hyperspectral Reflectance during the Reproductive Stage. *Agriculture*, *13*(4), 1-19. <https://doi.org/10.3390/agriculture13040844>
- Ahmed, S., Nawata, E., Hosokawa, M., Domae, Y., & Sakuratani, T. (2002). Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. *Plant Science*, *163*(1), 117-123. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00080-8](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00080-8)
- ALADI & FAO. (2014). *Tendencias y perspectivas del comercio internacional de Quinoa* (1^o edición). Santiago de Chile: FAO y ALADI. 46 pp.
- Alandia, G., Rodriguez, J. P., Jacobsen, S.-E., Bazile, D., & Condori, B. (2020). Global expansion of quinoa and challenges for the Andean region. *Global Food Security*, *26*:100429. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2020.100429>
- Alconaba, M., Basantes, E., & Pantoja, J. (2022). Producción de quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd) en monocultivo y en asociación con haba (*Vicia faba*) bajo las características físicas de un suelo andino del Ecuador. *Brazilian Journal of Animal and Environmental Research*, *5*(1), 596-613. <https://doi.org/10.34188/bjaerv5n1-046>
- Aldana, F., García, P. N., & Fischer, G. (2014). Effect of waterlogging stress on the growth, development and symptomatology of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) plants. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, *38*(149), 393-400. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.114>
- Amri, M., OUNI, M., & SALEM, M. (2014). Waterlogging affect the Development, Yield and Components, Chlorophyll Content and Chlorophyll Fluorescence of Six Bread Wheat Genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, *20*(3), 647-657.
- Apolo-Apolo, O. E., Pérez-Ruiz, M., Martínez-Guanter, J., & Egea, G. (2020). A Mixed Data-Based Deep Neural Network to Estimate Leaf Area Index in Wheat Breeding Trials. *Agronomy*, *10*(2), 175. <https://doi.org/10.3390/agronomy10020175>
- Araki, H., Hamada, A., Hossain, Md. A., & Takahashi, T. (2012). Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crops Research*, *137*, 27-36. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.09.006>

- Arduini, I., Orlandi, C., Pampana, S., & Masoni, A. (2016). Waterlogging at tillering affects spike and spikelet formation in wheat. *Crop and Pasture Science*, 67(7), 703-711. <https://doi.org/10.1071/CP15417>
- Arguello, M. N., Mason, R. E., Roberts, T. L., Subramanian, N., Acuña, A., Addison, C. K., Lozada, D. N., Miller, R. G., & Gbur, E. (2016). Performance of soft red winter wheat subjected to field soil waterlogging: Grain yield and yield components. *Field Crops Research*, 194, 57-64. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.040>
- Asgari, H. R., Van Damme, P., & Cornelis, W. (2012). Wheat (*Triticum aestivum* L.) Growth and Yield as Influenced by Flooding and Salinity Stresses in Northern Iran. *Desert*, 17(1), 99-104.
- Ashraf, M. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 7(13). <https://doi.org/10.5897/AJARX11.084>
- Bansal, R., & Srivastava, J. P. (2015). Effect of waterlogging on photosynthetic and biochemical parameters in pigeonpea. *Russian Journal of Plant Physiology*, 62(3), 322-327. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030036>
- Baracaldo, A., Carvajal, R., Romero, A. P., Prieto, A. M., García, F. J., Fischer, G., & Miranda, D. (2014). El anegamiento afecta el crecimiento y producción de biomasa en tomate chonto (*Solanum lycopersicum* L.), cultivado bajo sombrío. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 8(1), 92-102. <https://doi.org/10.17584/rcch.2014v8i1.2803>
- Basantes, T. F., Aragón, J. P., & Albuja, L. M. (2022). *Cultivos Andinos de importancia agro productiva y comercial en la Zona 1 del Ecuador*. (1^o edición). Ibarra: Universidad Técnica del Norte. 188 pp.
- Bazile, D., Santivañez, T., & Salcedo, S. (2014). *Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013*. (1^o edición). FAO (Santiago de Chile) y CIRAD (Montpellier, Francia). 724 pp.
- Beegum, S., Truong, V., Bheemanahalli, R., Brand, D., Reddy, V., & Reddy, K. R. (2023). Developing functional relationships between waterlogging and cotton growth and physiology-towards waterlogging modeling. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1174682. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1174682>
- Cardoso, J. A., Jiménez, J., Rincón, J., Guevara, E., Van Der Hoek, R., Jarvis, A., Peters, M., Miles, J., Ayarza, M., Cajas, S., Rincón, Á., Mateus, H., Quiceno, J., Barragán, W., Lascano, C., Argel, P., Mena, M., Hertentains, L., & Rao, I. (2013). Advances in improving tolerance to waterlogging in *Brachiaria* grasses. *Tropical Grasslands - Forrajes Tropicales*, 1(2), 197-201. [https://doi.org/10.17138/TGFT\(1\)197-201](https://doi.org/10.17138/TGFT(1)197-201)

- Casierra-Posada, F., & Cutler, J. (2017). Photosystem ii fluorescence and growth in cabbage plants (*Brassica oleracea* var. *Capitata*) grown under waterlogging stress. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 20(2), 321-328.
- Choi, J.-Y., Cho, S.-W., Chun, J.-B., Kwon, S. J., Roy, S. K., Sung, J.-K., Woo, S.-H., & Sakagami, J.-I. (2021). Morpho-physiological response of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) to flooding stress at different growth stages. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 24(1), 41-49. <https://doi.org/10.1007/s12892-020-00044-7>
- De San Celedonio, R. (2015). *Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento y su interacción con la disponibilidad de nitrógeno* [Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. Escuela para Graduados]. <http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2015desanceledonioromina>
- De San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., Brihet, J. M., & Miralles, D. J. (2016). Waterlogging Affects Leaf and Tillering Dynamics in Wheat and Barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 202(5), 409-420. <https://doi.org/10.1111/jac.12151>
- De San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., Mantese, A. I., & Miralles, D. J. (2017). Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. *Plant and Soil*, 417(1-2), 481-498. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3274-1>
- De San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., & Miralles, D. J. (2014). Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil*, 378, 265-277. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2028-6>
- De San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., & Miralles, D. J. (2018). Physiological traits associated with reductions in grain number in wheat and barley under waterlogging. *Plant and Soil*, 429(1-2), 469-481. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3708-4>
- Díaz, C. (2014). *Evaluación del Dispositivo Portatil Spad-502 como Indicador de la Concentración de Nitrógeno en Plantas de Café «Coffea arabica»*. [Maestría en Ecotecnología, Universidad Tecnológica de Pereira] Repositorio Institucional - Universidad Tecnológica de Pereira.
- Ding, J., Liang, P., Wu, P., Zhu, M., Li, C., Zhu, X., & Guo, W. (2020). Identifying the Critical Stage Near Anthesis for Waterlogging on Wheat Yield and Its Components in the Yangtze River Basin, China. *Agronomy*, 10(1), 1-14. <https://doi.org/10.3390/agronomy10010130>

- FAO. (2011). *La quinoa: Cultivo milenario para contribuir a la seguridad alimentaria mundial*.
- FAO. (2023). *Quinoa*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/quinoa/es/>
- FAOSTAT. (2023). *Base de datos estadísticos de la FAO*. <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL/visualize>
- Fernandes, D. R. P., Caetano, V. S., Tenório, M. M. B., Reinert, F., & Yoneshigue-Valentin, Y. (2012). Characterization of the photosynthetic conditions and pigment profiles of the colour strains of *Hypnea musciformis* from field-collected and in vitro cultured samples. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 22(4), 753-759. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2012005000064>
- Fernández-Calleja, M., Monteagudo, A., Casas, A. M., Boutin, C., Pin, P. A., Morales, F., & Igartua, E. (2020). Rapid On-Site Phenotyping via Field Fluorimeter Detects Differences in Photosynthetic Performance in a Hybrid—Parent Barley Germplasm Set. *Sensors*, 20(5), 1486. <https://doi.org/10.3390/s20051486>
- Garcia, N., da-Silva, C. J., Cocco, K. L. T., Pomagualli, D., De Oliveira, F. K., Da Silva, J. V. L., De Oliveira, A. C. B., & Amarante, L. D. (2020). Waterlogging tolerance of five soybean genotypes through different physiological and biochemical mechanisms. *Environmental and Experimental Botany*, 172, 103975. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.103975>
- Garra, F. (2019). *Caracterización de la respuesta al anegamiento durante macollaje en cebada y su posterior recuperación*. [Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad de la República] Repositorio Institucional - Universidad de la República.
- Ghobadi, M. E., Ghobadi, M., & Zebarjadi, A. (2017). Effect of waterlogging at different growth stages on some morphological traits of wheat varieties. *International Journal of Biometeorology*, 61(4), 635-645. <https://doi.org/10.1007/s00484-016-1240-x>
- González, J., Gallardo, M., Hilal, M., Rosa, M., & Prado, F. (2009). Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: Dry matter partitioning. *Botanical Studies*, 50, 35-42. <https://www.researchgate.net/publication/279582174>
- Google Earth. (2023). *Ubicación de la Quinta Experimental Docente La Argelia*.
- Guo, Y., Wang, Q., Zhang, H., Huang, T., Zhang, X., Xie, H., Liu, J., Zhang, P., Li, L., & Qin, P. (2022). Responses to waterlogging stress in quinoa seedlings based on metabolomic

- and transcriptomic analysis. *Environmental and Experimental Botany*, 203, 105044. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105044>
- Hinojosa, L., González, J. A., Barrios-Masias, F. H., Fuentes, F., & Murphy, K. M. (2018). Quinoa Abiotic Stress Responses: A Review. *Plants*, 7(4), 1-32. <https://doi.org/10.3390/plants7040106>
- Huang, C., Gao, Y., Qin, A., Liu, Z., Zhao, B., Ning, D., Ma, S., Duan, A., & Liu, Z. (2022). Effects of waterlogging at different stages and durations on maize growth and grain yields. *Agricultural Water Management*, 261, 107334. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107334>
- Irving, L. J., Sheng, Y.-B., Woolley, D., & Matthew, C. (2007). Physiological Effects of Waterlogging on Two Lucerne Varieties Grown Under Glasshouse Conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 193(5), 345-356. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2007.00277.x>
- Jayne-Oliveira, A., Ribeiro, W. Q., Ramos, M. L. G., Ziviani, A. C., & Jakelaitis, A. (2017). Amaranth, quinoa, and millet growth and development under different water regimes in the Brazilian Cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 52, 561-571. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2017000800001>
- Jiménez, J. D. L. C., Moreno F., L. P., & Magnitskiy, S. (2013). Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 6(1), 96-109. <https://doi.org/10.17584/rcch.2012v6i1.1287>
- Jiménez-Suancha, S. C., S, O. H. Á., & Balaguera-López, H. E. (2015). Fluorescencia como indicador de estrés en *Helianthus annuus* L. Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.17584/rcch.2015v9i1.3753>
- Kaur, G., Singh, G., Motavalli, P. P., Nelson, K. A., Orłowski, J. M., & Golden, B. R. (2020). Impacts and management strategies for crop production in waterlogged or flooded soils: A review. *Agronomy Journal*, 112(3), 1475-1501. <https://doi.org/10.1002/agj2.20093>
- Kiogora, J. (2012). Botany. En G. Striker (Ed.), *Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses* (pp. 3-28). 1º Edición. Croatia: IntechOpen.
- Koyama, T., Suenaga, M., & Takeshima, R. (2019). Growth and yield response of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) to waterlogging at different vegetative stages. *Plant Production Science*, 22(4), 456-464. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2019.1670682>

- Langan, P., Bernád, V., Walsh, J., Henchy, J., Khodaeiaminjan, M., Mangina, E., & Negrão, S. (2022). Phenotyping for waterlogging tolerance in crops: Current trends and future prospects. *Journal of Experimental Botany*, 73(15), 5149-5169. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac243>
- Li, J., Dong, Q., & Yu, S. (2001). Effect of waterlogging at different growth stages on photosynthesis and yield of different wheat cultivar. *Acta Agron. Sin*, 27(4), 434-441.
- Linkemer, G., Board, J. E., & Musgrave, M. E. (1998). Waterlogging Effects on Growth and Yield Components in Late-Planted Soybean. *Crop Science*, 38(6), 1576-1584. <https://doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800060028x>
- Liu, K., Harrison, M. T., Ibrahim, A., Manik, S. M. N., Johnson, P., Tian, X., Meinke, H., & Zhou, M. (2020). Genetic factors increasing barley grain yields under soil waterlogging. *Food and Energy Security*, 9(4), e238. <https://doi.org/10.1002/fes3.238>
- Liu, R., Yang, C., Zhang, G., Zhang, L., Yang, F., & Guo, W. (2015). Root Recovery Development and Activity of Cotton Plants after Waterlogging. *Agronomy Journal*, 107(6), 2038-2046. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0567>
- MAE. (2013). *Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental*. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- MAG. (2021). *Boletín Situacional Cultivo de Quinua*. Ministerio de Agricultura y Ganadería.
- MAG. (2023). *Loja: Realizan actividades para reactivar producción de quinua*. Ministerio de Agricultura y Ganadería. <https://www.agricultura.gob.ec/loja-realizan-actividades-para-reactivar-produccion-de-quinua/>
- Magrin, G. (2015). *Adaptación al cambio climático en América Latina y el Caribe* (1º edición). Santiago de Chile: Cepal. 80 pp.
- Matus, I. (2015). *El cultivo de la quinua en Chile*. Boletín N°362. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación Rayentué. Rengo. Chile. 103 p.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Mielke, M., Almeida, A.-A., Gomes, F., Aguilar, M., & Mangabeira, P. (2003). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 221-231. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(03\)00036-4](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00036-4)
- Mora, J. (2016). *Análisis comparativo del manejo técnico convencional del cultivo de quinua (Chenopodium quinoa) en la economía campesina del barrio Las Lagunas del cantón*

- Saraguro*. [Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional de Loja] Repositorio institucional – Universidad Nacional de Loja.
- Morales-Olmedo, M., Ortiz, M., & Sellés, G. (2015). Effects of transient soil waterlogging and its importance for rootstock selection. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 75, 45-56. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392015000300006>
- Moreno, A., & Fischer, G. (2014). Efectos del anegamiento en los frutales. Una revisión. *Temas Agrarios*, 19(1), 106-123. <https://doi.org/10.21897/rta.v19i1.729>
- Muhammad, A. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 7(13). <https://doi.org/10.5897/AJARX11.084>
- Ntukamazina, N., Onwonga, R. N., Sommer, R., Mukankusi, C. M., Mburu, J., & Rubyogo, J. C. (2017). Effect of excessive and minimal soil moisture stress on agronomic performance of bush and climbing bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Cogent Food & Agriculture*, 3(1), 1373414. <https://doi.org/10.1080/23311932.2017.1373414>
- Olorunwa, O. J., Adhikari, B., Brazel, S., Bheemanahalli, R., Barickman, T. C., & Reddy, K. R. (2023). Waterlogging stress reduces cowpea (*Vigna unguiculata* L.) genotypes growth, seed yield, and quality at different growth stages: Implications for developing tolerant cultivars under field conditions. *Agricultural Water Management*, 284, 108336. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108336>
- Olorunwa, O. J., Adhikari, B., Brazel, S., Popescu, S. C., Popescu, G. V., & Barickman, T. C. (2022). Short waterlogging events differently affect morphology and photosynthesis of two cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.896244>
- Ospina, B. (2018). *Estudio del quenching no fotoquímico de la fluorescencia de clorofila y parámetros fotosintéticos relacionados en plantas y algas*. [Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales].
- Pais, I. P., Moreira, R., Semedo, J. N., Reboredo, F. H., Lidon, F. C., Maças, B., & Scotti-Campos, P. (2022). Effects of Waterlogging on Growth and Development of Bread Wheat Genotypes. 11(1), 38. <https://doi.org/10.3390/IECPS2021-11989>
- Pan, J., Sharif, R., Xu, X., & Chen, X. (2021). Mechanisms of Waterlogging Tolerance in Plants: Research Progress and Prospects. *Frontiers in Plant Science*, 11, 627331. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627331>
- Patrignani, A., & Ochsner, T. E. (2015). Canopeo: A Powerful New Tool for Measuring Fractional Green Canopy Cover. *Agronomy Journal*, 107(6), 2312-2320. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0150>

- PDOT. (2014). *Plan de desarrollo y ordenamiento territorial Municipio de Loja*.
- Pineda, G. del C. (2022). *Efecto de la fertilización nitrogenada y la modificación de la radiación solar, sobre el crecimiento y rendimiento de la Quinoa en la Argelia, Loja*. Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional de Loja] Repositorio institucional – Universidad Nacional de Loja.
- Pino, M. T. (2016). *Estrés hídrico y térmico en papas, avances y protocolos*. Santiago, Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Boletín INIA N° 331. 148p.
- Ploschuk, R. (2021). *Sensibilidad al anegamiento en especies invernales en etapas tempranas y tardías. Respuestas fisiológicas, de crecimiento y rendimiento a escala de planta y cultivo*. [Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias, Universidad de Buenos Aires] Repositorio Institucional - Universidad de Buenos Aires].
- Ploschuk, R. A., Miralles, D. J., Colmer, T. D., Ploschuk, E. L., & Striker, G. G. (2018). Waterlogging of Winter Crops at Early and Late Stages: Impacts on Leaf Physiology, Growth and Yield. *Frontiers in Plant Science*, 9:1863. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01863>
- Promkhambu, A., Younger, A., Polthanee, A., & Akkasaeng, C. (2010). Morphological and Physiological Responses of Sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) to Waterlogging. *Asian Journal of Plant Sciences*, 9(4), 183-193. <https://doi.org/10.3923/ajps.2010.183.193>
- PUGS. (2021). *Plan de Uso y Gestión del Suelo del Cantón de Loja*.
- Ren, B., Zhang, J., Dong, S., Liu, P., & Zhao, B. (2016). Effects of Waterlogging on Leaf Mesophyll Cell Ultrastructure and Photosynthetic Characteristics of Summer Maize. *PLOS ONE*, 11(9), e0161424. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161424>
- Rhine, M. D., Stevens, G., Shannon, G., Wrathner, A., & Sleper, D. (2010). Yield and nutritional responses to waterlogging of soybean cultivars. *Irrigation Science*, 28(2), 135-142. <https://doi.org/10.1007/s00271-009-0168-x>
- Romero, R., Silva, P., & Seguel, O. (2016). Anegamiento y su efecto sobre la fisiología, crecimiento y rendimiento de trigo en zonas mediterráneas manejadas en cero labranza. *Agro Sur*, 44(1), 47-57. <https://doi.org/10.4206/agrosur.2016.v44n1-05>
- Salazar, C., Hernández, C., & Pino, M. T. (2015). Plant water stress: Associations between ethylene and abscisic acid response. *Chilean journal of agricultural research*, 75, 71-79. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392015000300008>
- Sánchez-Reinoso, A. D., Jiménez-Pulido, Y., Martínez-Pérez, J. P., Pinilla, C. S., & Fischer, G. (2019). Chlorophyll fluorescence and other physiological parameters as indicators of

- waterlogging and shadow stress in lulo (*Solanum quitoense* var. *Septentrionale*) seedlings. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, *13*(3), Article 3. <https://doi.org/10.17584/rcch.2019v13i3.10017>
- Shao, G. C., Lan, J. J., Yu, S. E., Liu, N., Guo, R. Q., & She, D. L. (2013). Photosynthesis and growth of winter wheat in response to waterlogging at different growth stages. *Photosynthetica*, *51*(3), 429-437. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0039-9>
- Sharma, S., Bhatt, U., Sharma, J., Darkalt, A., Mojski, J., & Soni, V. (2022). Effect of different waterlogging periods on biochemistry, growth, and chlorophyll a fluorescence of *Arachis hypogaea* L. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 1006258. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1006258>
- Sosa-Zuniga, V., Brito, V., Fuentes, F., & Steinfort, U. (2017). Phenological growth stages of quinoa (*Chenopodium quinoa*) based on the BBCH scale: Phenological scale for quinoa. *Annals of Applied Biology*, *171*(1), 117-124. <https://doi.org/10.1111/aab.12358>
- Tian, L., Zhang, Y., Chen, P., Zhang, F., Li, J., Yan, F., Dong, Y., & Feng, B. (2021). How Does the Waterlogging Regime Affect Crop Yield? A Global Meta-Analysis. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 1-9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634898>
- Toai, T. T., Hoa, T. T., Hue, N. T., Nguyen, H. T., Shannon, J. G., & Rahman, M. A. (2010). Flooding Tolerance of Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] Germplasm from Southeast Asia under Field and Screen-House Environments. *The Open Agriculture Journal*, *4*(1), 38-46. <https://doi.org/10.2174/1874331501004010038>
- Tyagi, A., Ali, S., Park, S., & Bae, H. (2023). Exploring the Potential of Multiomics and Other Integrative Approaches for Improving Waterlogging Tolerance in Plants. *Plants*, *12*(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/plants12071544>
- VanToai, T. T., Martin, S. K., & Chase, K. (2001). Identification of a QTL associated with tolerance of soybean to soil waterlogging. *Crop Science*, *41*(4), 1247-1252.
- Villavicencio, E. I. (2021). “*Periodo crítico para el rendimiento y la calidad del grano de quinua (Chenopodium quinoa willd.) mediante la aplicación de sombra en distintos estados fenológicos, en el sector la Argelia, Loja*”. [Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional de Loja] Repositorio Institucional - Universidad Nacional de Loja.
- Voesenek, L. A. C. J., Sasidharan, R., & Weber, A. (2013). Ethylene—And oxygen signalling—Drive plant survival during flooding. *Plant Biology*, *15*(3), 426-435. <https://doi.org/10.1111/plb.12014>

- Wollmer, A.-C., Pitann, B., & Mühling, K. H. (2018). Waterlogging events during stem elongation or flowering affect yield of oilseed rape (*Brassica napus* L.) but not seed quality. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 204(2), 165-174. <https://doi.org/10.1111/jac.12244>
- Wu, X., Tang, Y., Li, C., Wu, C., & Huang, G. (2015). Chlorophyll Fluorescence and Yield Responses of Winter Wheat to Waterlogging at Different Growth Stages. *Plant Production Science*, 18(3), 284-294. <https://doi.org/10.1626/ppp.18.284>
- Wu, Y., & Yang, C. (2016). Physiological Responses and Expression Profile of NADPH Oxidase in Rice (*Oryza Sativa*) Seedlings under Different Levels of Submergence. *Rice*, 9(1), 2. <https://doi.org/10.1186/s12284-016-0074-9>
- Xiaoli, W. U., Yonglu, T., Chaosu, L. I., Chun, W. U., & Gang, H. (2015). Effect of waterlogging at different growth stages on flag leaf chlorophyll fluorescence and grain-filling properties of winter wheat. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 23(3), 309-318. <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.140975>
- Yang, X., Li, Y., Chen, H., Huang, J., Zhang, Y., Qi, M., Liu, Y., & Li, T. (2020). Photosynthetic Response Mechanism of Soil Salinity-Induced Cross-Tolerance to Subsequent Drought Stress in Tomato Plants. *Plants*, 9(3), 363. <https://doi.org/10.3390/plants9030363>
- Zhang, H., Turner, N. C., & Poole, M. L. (2004). Yield of wheat and canola in the high rainfall zone of south-western Australia in years with and without a transient perched water table. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55(4), 461. <https://doi.org/10.1071/AR03122>
- Zhang, R. D., Zhou, Y. F., Yue, Z. X., Chen, X. F., Cao, X., Xu, X. X., Xing, Y. F., Jiang, B., Ai, X. Y., & Huang, R. D. (2019). Changes in photosynthesis, chloroplast ultrastructure, and antioxidant metabolism in leaves of sorghum under waterlogging stress. *Photosynthetica*, 57(4), 1076-1083. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.124>
- Zhang, R., Yue, Z., Chen, X., Huang, R., Zhou, Y., & Cao, X. (2023). Effects of waterlogging at different growth stages on the photosynthetic characteristics and grain yield of sorghum (*Sorghum bicolor* L.). *Scientific Reports*, 13(1), 7212. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-32478-8>

11. Anexos

Anexo 1. Descripción de los estados fenológicos de la quinua

Código BBCH Dos dígitos	Descripción
Etapa de crecimiento principal 0: germinación	
00	Siembra
01	Inicio de la imbibición de las semillas
03	Finalizada la imbibición de semillas
05	Emergencia de la radícula de la semilla
07	Aparición del hipocótilo
08	Hipocótilo con cotiledones creciendo hacia la superficie del suelo
09	Emergencia de los cotiledones a través del suelo
Etapa principal de crecimiento 1: desarrollo foliar	
10	Cotiledones completamente emergidos
11	Primer par de hojas visibles
12	Segundo par de hojas visibles
1.	La codificación continúa con el mismo esquema
19	Nueve pares de hojas visibles.
Estado de desarrollo principal 2: formación de brotes laterales	
20	Yemas laterales visibles u hojas expandidas sin tallos laterales
21	Un brote lateral visible
22	Dos brotes laterales visibles
2.	La codificación continúa con el mismo esquema
29	Nueve brotes laterales visibles
Estado principal de desarrollo 3: alargamiento del tallo (omitido)	
Estado principal de desarrollo 4: desarrollo de las partes vegetativas cosechables (omitido)	
Estado principal de desarrollo 5: aparición de la inflorescencia	
50	Inflorescencia presente pero aún encerrada por las hojas.
51	Hojas que rodean la inflorescencia separada, la inflorescencia es visible desde arriba.
59	Inflorescencia visible, pero todas las flores siguen cerradas
Estado de crecimiento principal 6: floración.	
60	Comienzo de la antesis: inflorescencia principal de las flores con las primeras anteras extruidas.
67	Comienzo de la antesis: principal inflorescencia de las flores con las primeras anteras senescentes
69	Antesis completa: flores principales inflorescentes con anteras senescentes
Estado principal de desarrollo 7: desarrollo del fruto	
70	Cuajado: engrosamiento del ovario y primeros granos visibles en el tallo principal
Estado de desarrollo principal 8: maduración	
81	Grano lechoso, fácil de aplastar con las uñas, contenido líquido y pericarpio verde.
85	Grano grueso, fácil de aplastar con las uñas, contenido pastoso blanco, pericarpio verde, beige, rojo o negro.
89	Grano maduro, difícil de aplastar con las uñas, contenido seco, el grano tiene un color beige, rojo o negro en su exterior. Listo para cosechar.
Fase principal de crecimiento 9: senescencia	
91	Sólo las hojas basales están secas

93	Las hojas de la primera mitad de la planta, empezando por la base, están muertas
95	Todas las hojas están muertas; el color del tallo pasa de amarillo a marrón
97	Planta muerta y seca
99	Producto cosechado

Fuente: (Sosa-Zuniga et al., 2017).

Anexo 2. Efecto del anegamiento en el parámetro de conductancia estomática en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.

Tratamientos	53	64	91	108	117	131	146
T1 (5 Brotes laterales)	63,04 a	345,10 b	489,90 d	476,95 d	487,25 e	350,75 d	283,95 f
T2 (Inicio del botón floral)	267,08 b	135,44 a	254,76 b	308,34 c	311,56 d	356,96 d	250,27 e
T3 (Inicio de antesis)	261,62 b	355,06 b	40,58 a	166,70 b	113,48 b	161,46 bc	119,82 c
T4 (Mitad de antesis)	262,98 b	378,34 b	347,12 c	59,76 a	33,88 a	69,18 a	38,76 a
T5 (Inicio de llenado del grano)	261,62 b	363,40 b	350,94 c	345,38 c	123,32 b	144,74 b	36,04 a
T6 (Final de llenado del grano)	261,66 b	372,78 b	340,38 c	346,86 c	269,06 c	137,86 b	73,06 b
Control	262,32 b	365,86 b	342,07 c	335,31 c	272,14 cd	205,02 c	173,58 d
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	***	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (***) efecto significativo $p < 0,001$.

Anexo 3. Efecto del anegamiento en el parámetro de SPAD en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.

Tratamientos	53	64	91	108	117	131	146
T1 (5 Brotes laterales)	25,20 a	47,32 b	57,24 b	58,15 b	63,59 b	66,25 d	64,38 d
T2 (Inicio del botón floral)	54,97 b	26,65 a	63,41 b	59,09 b	58,42 b	60,48 cd	66,65 d
T3 (Inicio de antesis)	55,78 b	47,16 b	23,00 a	20,74 a	28,72 a	39,20 b	26,16 a
T4 (Mitad de antesis)	61,14 b	49,61 b	56,10 b	19,45 a	19,83 a	34,30 b	18,94 a
T5 (Inicio de llenado del grano)	61,51 b	48,59 b	56,40 b	56,62 b	33,08 a	21,54 a	18,64 a
T6 (Final de llenado del grano)	56,25 b	49,61 b	58,11 b	58,76 b	58,07 b	52,45 c	36,71 b
Control	56,78 b	50,44 b	56,84 b	56,56 b	58,02 b	55,03 cd	51,89 c
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	***	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (ns) efecto no significativo; (***) efecto significativo $p < 0,001$.

Anexo 4. Efecto del anegamiento en el parámetro de cobertura vegetal en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.

Tratamientos	53	64	91	108	117	131	146
T1 (5 Brotes laterales)	2,17 a	7,83 a	20,67 a	33,28 b	44,98 c	50,58 e	54,71 e
T2 (Inicio del botón floral)	32,45 b	6,52 a	20,13 a	26,36 b	34,99 b	45,06 d	46,76 d
T3 (Inicio de antesis)	33,87 bc	38,44 b	21,28 a	15,61 a	12,87 a	13,72 a	9,15 a
T4 (Mitad de antesis)	38,23 c	42,61 b	50,67 b	30,36 b	21,64 a	24,65 b	13,03 ab
T5 (Inicio de llenado del grano)	38,51 c	43,84 b	50,53 b	51,34 c	31,54 b	24,20 b	13,69 b
T6 (Final de llenado del grano)	34,99 bc	43,15 b	50,26 b	53,75 c	57,56 d	34,30 c	19,64 c
Control	37,15 bc	43,84 b	50,49 b	53,36 c	55,43 d	52,77 e	50,94 de
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	***	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (***) efecto significativo $p < 0,001$.

Anexo 5. Efecto del anegamiento en el parámetro de índice de área foliar en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12, días evaluado a partir del día 60 hasta el día 144 DDS.

Tratamientos	60	74	88	103	117	130	144
T1 (5 Brotes laterales)	0,07 a	0,28 a	0,42 a	0,44 b	0,54 c	0,58 c	0,63 d
T2 (Inicio del botón floral)	0,94 b	0,37 a	0,45 a	0,44 b	0,54 c	0,52 c	0,50 c
T3 (Inicio de antesis)	1,45 cd	1,11 b	0,59 a	0,23 a	0,25 ab	0,16 a	0,10 a
T4 (Mitad de antesis)	1,33 c	1,20 b	0,99 b	0,42 b	0,21 a	0,16 a	0,11 a
T5 (Inicio de llenado del grano)	1,61 d	1,25 b	1,12 b	0,80 c	0,45 bc	0,24 ab	0,17 ab
T6 (Final de llenado del grano)	1,48 cd	1,21 b	1,14 b	0,73 c	0,61 c	0,31 b	0,23 b
Control	1,46 cd	1,17 b	1,14 b	0,81 c	0,65 c	0,66 d	0,52 c
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	***	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (***) efecto significativo $p < 0,001$.

Anexo 6. Efecto del anegamiento en el parámetro de Fv/Fm en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días, evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.

Tratamientos	53	64	91	108	117	131	146
T1 (5 Brotes laterales)	0,54 a	0,79 b	0,78 b	0,78 b	0,79 d	0,81 d	0,81 c
T2 (Inicio del botón floral)	0,77 b	0,64 a	0,77 b	0,77 b	0,78 d	0,78 bc	0,81 c
T3 (Inicio de antesis)	0,78 b	0,79 b	0,49 a	0,70 a	0,73 b	0,79 cd	0,76 bc
T4 (Mitad de antesis)	0,78 b	0,79 b	0,76 b	0,68 a	0,66 a	0,76 b	0,58 a
T5 (Inicio de llenado del grano)	0,78 b	0,79 b	0,77 b	0,73 ab	0,74 bc	0,64 a	0,55 a
T6 (Final de llenado del grano)	0,78 b	0,79 b	0,78 b	0,73 ab	0,76 cd	0,78 bc	0,69 b
Control	0,77 b	0,79 b	0,77 b	0,73 ab	0,76 bcd	0,79 cd	0,79 bc
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	***	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (ns) efecto no significativo; (***) efecto significativo $p < 0,001$.

Anexo 7. Efecto del anegamiento en el parámetro de Φ PSII en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.

Tratamientos	53	64	91	108	117	131	146
T1 (5 Brotes laterales)	0,30 a	0,63 b	0,58 b	0,63 ab	0,68 b	0,60 cd	0,61 b
T2 (Inicio del botón floral)	0,58 b	0,56 a	0,55 b	0,67 b	0,62 b	0,62 d	0,62 b
T3 (Inicio de antesis)	0,60 b	0,63 b	0,23 a	0,59 ab	0,49 a	0,54 b	0,56 b
T4 (Mitad de antesis)	0,61 b	0,62 b	0,55 b	0,56 ab	0,49 a	0,54 b	0,37 a
T5 (Inicio de llenado del grano)	0,60 b	0,62 b	0,55 b	0,55 a	0,56 ab	0,47 a	0,36 a
T6 (Final de llenado del grano)	0,60 b	0,63 b	0,55 b	0,62 ab	0,63 b	0,55 bc	0,52 b
Control	0,58 b	0,64 b	0,60 b	0,64 ab	0,63 b	0,60 cd	0,59 b
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	**	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (ns) efecto no significativo; (***) efecto significativo $p < 0,001$; (**) efecto significativo $p < 0,01$.

Anexo 8. Efecto del anegamiento en el parámetro de NPQ en quinua en diferentes fases fenológicas con una duración de anegamiento de 12 días evaluado a partir del día 53 hasta el día 146 DDS.

Tratamientos	53	64	91	108	117	131	146
T1 (5 Brotes laterales)	3,64 c	0,32 a	0,36 a	0,34 a	0,26 a	0,16 a	0,18 a
T2 (Inicio del botón floral)	0,43 ab	1,39 b	0,45 ab	0,45 ab	0,39 ab	0,35 ab	0,16 a
T3 (Inicio de antesis)	0,38 ab	0,33 a	3,53 c	1,21 c	0,84 c	0,31 a	0,51 ab
T4 (Mitad de antesis)	0,36 ab	0,27 a	0,53 b	1,15 bc	1,59 d	0,54 b	3,50 d
T5 (Inicio de llenado del grano)	0,36 ab	0,28 a	0,45 ab	0,95 abc	0,67 bc	1,62 c	2,29 c
T6 (Final de llenado del grano)	0,36 a	0,34 a	0,40 ab	0,97 abc	0,51 ab	0,35 ab	1,00 b
Control	0,46 b	0,33 a	0,43 ab	0,75 abc	0,52 ab	0,31 a	0,33 ab
Anegamiento (P < 0,05)	***	***	***	**	***	***	***

Las letras iguales en sentido vertical no expresan diferencia estadística significativa mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$); los valores son las medias de 5 repeticiones; (ns) efecto no significativo; (***) efecto significativo $p < 0,001$; (**) efecto significativo $p < 0,01$

Anexo 9. a) Mezcla de suelo franco-arcilloso, arena de río y biocompost, y b) llenado de fundas.



Anexo 10. Unidad experimental 3 plantas por funda.



Anexo 11. Fertilización química de las plantas de quinua por maceta.



Anexo 12. Emergencia quinua



Anexo 13. Desarrollo de hojas



Anexo 14. Elongación de tallo



Anexo 15. Desarrollo de brotes laterales



Anexo 16. Desarrollo de partes vegetativas cosechables (emergencia de florescencia)



Anexo 17. Desarrollo del cultivo estadio vegetativo



Anexo 18. Floración



Anexo 19. Desarrollo del fruto



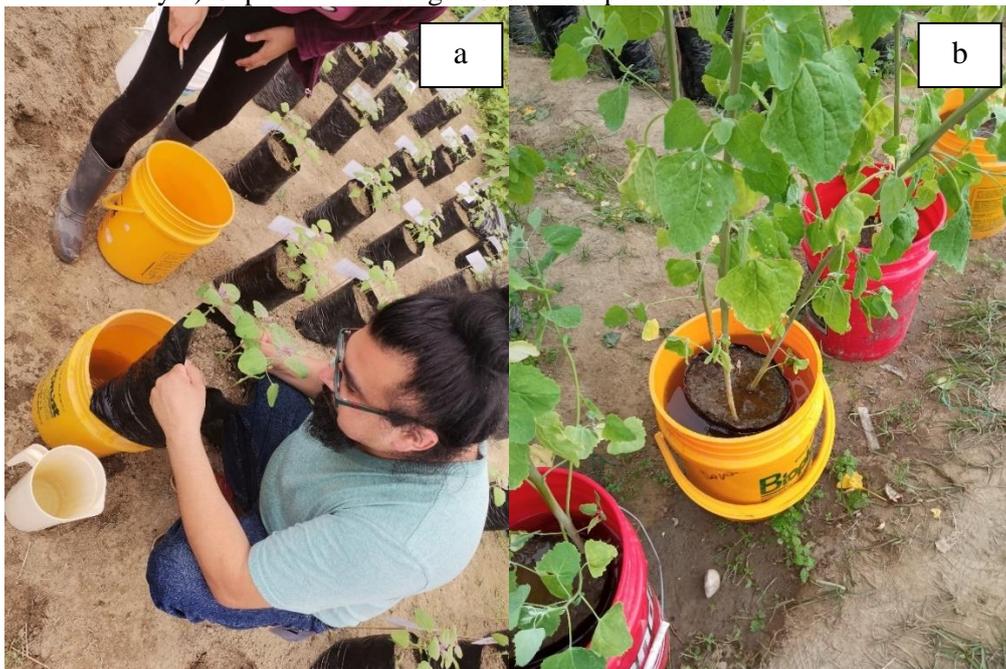
Anexo 20. Desarrollo del cultivo estadio reproductivo



Anexo 21. Madurez fisiológica



Anexo 22. Aplicación del anegamiento en plantas de quinua, a) Colocación de las fundas en los baldes y b) Capa de 1 cm de agua sobre la superficie de las fundas.



Anexo 23. Medición del índice de área foliar en las plantas de quinua con la cámara GoPro HERO9.



Anexo 24. Colocación de los plásticos para la medición del índice de área foliar y cobertura vegetal.



Anexo 25. Medición de la conductancia estomática en hojas de quinua usando el porómetro.



Anexo 26. Medición del contenido de clorofila en las hojas de quinua con el SPAD.



Anexo 27. Medición de la fluorescencia de la clorofila con el fluorómetro MultispeQ.



Anexo 28. Aplicación del anegamiento en diferentes etapas fenológicas: a) Etapa vegetativa y b) Etapa de madurez



Anexo 29. Cosecha de la quinua



Anexo 30. Secado de muestras en estufa



Anexo 31. Peso de muestras en balanza granataria.



Anexo 32. Limpieza de la quinua en cedazos.



Anexo 33. Limpieza final de los granos por la máquina de limpieza de semillas



Anexo 34. Peso de 1000 granos



Anexo 35. Peso total de granos



Anexo 36. Certificado de traducción del resumen



Mg. Yanina Quizhpe Espinoza
Licenciada en Ciencias de Educación mención Inglés
Magister en Traducción y mediación cultural

Celular: 0989805087
Email: yaniques@icloud.com
Loja, Ecuador 110104

Loja, 20 de noviembre, 2023

Yo, Lic. Yanina Quizhpe Espinoza, con cédula de identidad 1104337553, docente del Instituto de Idiomas de la Universidad Nacional de Loja, y certificada como traductora e interprete en la Senescyt y en el Ministerio de trabajo del Ecuador con registro MDT-3104-CCL-252640, certifico:

Que tengo el conocimiento y dominio de los idiomas español e inglés y que la traducción del resumen del Trabajo de Integración Curricular titulado **Identificación del periodo crítico bajo estrés por anegamiento sobre la fisiología y rendimiento en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo condiciones controladas**, cuya autoría de la estudiante Layla Alexandra Murquincho Carrión, con cédula 1721200283, es verdadero y correcto a mi mejor saber y entender.

Atentamente

YANINA
BELEN
QUIZHPE
ESPINOZA

Yanina Quizhpe Espinoza.
Traductora freelance