



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Influencia de las altas temperaturas, la baja luminosidad y la época de siembra sobre el comportamiento fisiológico de dos cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.)

Gabriel Alberto Garcés Varón

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Agronomía, Escuela de posgrados
Bogotá, Colombia
2013

Influencia de las altas temperaturas, la baja luminosidad y la época de siembra sobre el comportamiento fisiológico de dos cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.)

Gabriel Alberto Garcés Varón
Código: 07790744

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Magister en ciencias agrarias con énfasis en fisiología de cultivos

Director:

Hermann Restrepo Diaz Ph.D.

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Agronomía, Escuela de posgrado
Bogotá, Colombia

2013

A la memoria de mi padre. Su imborrable recuerdo permanece siempre conmigo.

A mi madre, mis hermanas y mis sobrinos. Son mi inspiración, mi gran apoyo y la razón
de ser de todos mis esfuerzos.

A mi esfuerzo, mi dedicación y mi fe.

Gabriel

Agradecimientos

A la Federación Nacional de Arroceros-Fondo Nacional del Arroz, por el apoyo y patrocinio para llevar a cabo este trabajo.

Al personal directivo y técnico del Centro de Investigación Las Lagunas de Fedearroz en Saldaña, por su colaboración para el desarrollo del proyecto.

Resumen

Este trabajo se desarrolló en el Centro de Investigación Las Lagunas de Fedearroz en Saldaña-Colombia, durante los años 2010 y 2011. El primer ensayo consistió en la evaluación de la respuesta fisiológica de las variedades colombianas F50 y F733, a una condición de altas temperaturas (40°C). La tasa de fotosíntesis disminuyó en los tratamientos de estrés térmico y el efecto fue mayor en F50; la conductancia estomática se vio negativamente afectada por el estrés térmico, mientras que el contenido de clorofila y la máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) no se vieron alterados. La etapa de floración fue la más sensible a altas temperaturas. El segundo ensayo mostró la influencia negativa de la baja luminosidad sobre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática de las dos variedades. Los valores de clorofila se incrementaron bajo sombra, mientras que Fv/Fm no sufrió alteraciones. En el tercer ensayo se comparó el crecimiento y producción de las dos variedades en tres épocas de siembra. Se encontró una alta correlación de la radiación con la producción de biomasa y grano, así como el beneficio de la mayor producción de biomasa en las etapas finales de cultivo. El efecto fue más evidente en F733.

Palabras clave: fotosíntesis, conductancia, clorofila, biomasa, clima, etapas

Abstract

Three experiments were performed in El Centro Experimental "Las Lagunas" in Saldaña-Colombia during 2010 and 2011. First and second trials estimated the effect of the stress by high temperature (40°C) and low light intensity (LI) on two Colombian cultivars (F50 and F733) at different phenological stages (Initiation of panicle (IP), flowering (F) and Grain filling (GF)). Photosynthesis rate was negatively affected by the thermal stress; the effect was most notorious in F50, causing a diminishing around 50%. Stomatal conductance was also diminished in two cultivars due to high temperature. However, chlorophyll content and maximum efficiency of PSII (Fv/Fm) was not affected. F stage was the most sensitive to the high temperature, causing a percentage of spikelet sterility around 80% and 60% in F50 and F733, respectively. Second trial showed that LI caused a reduction of photosynthesis rate and the stomatal conductance in both cultivars. SPAD readings were higher in plants under LI conditions. Third trial compared the influence of three different sowing dates on the growth and productivity of two cultivars. Biomass and grain yield were highly correlated with solar radiation. The accumulation of biomass was higher during GF phase in plants planted during growth season 1 (plants sowed on December 1st), being F733 the cultivar that showed a better behavior.

Keywords: photosynthesis, stomatal conductance, chlorophyll, biomass, climate, phenological stages

Contenido

	Pág.
Resumen y Abstract	IX
Lista de gráficos	XIII
Lista de tablas	XV
Introducción	1
1. Objetivos	3
2. Revisión de literatura	5
2.1 Generalidades del cultivo de arroz	5
2.2 Fotosíntesis en el cultivo del arroz	6
3. Materiales y métodos	11
3.1 Ensayo de estrés térmico	11
3.1.1 Generalidades	11
3.1.2 Tratamientos	11
3.1.3 Variedades evaluadas	12
3.2 Ensayo de baja luminosidad	14
3.2.1 Generalidades	14
3.2.2 Material de plantas	14
3.2.3 Tratamientos	14
3.2.4 Variables evaluadas	15
3.2.5 Análisis estadístico	16
3.3 Ensayo de épocas de siembra	17
3.3.1 Generalidades	17
3.3.2 Variables evaluadas	22
3.3.3 Análisis estadístico	24
4 Resultados	25
4.1 Ensayo de estrés térmico	25
4.1.1 Tasa de fotosíntesis	25

4.1.2	Conductancia estomática	26
4.1.3	Lecturas SPAD y Fv/Fm	27
4.1.4	Componentes de rendimiento	28
4.2	Ensayo de baja luminosidad	30
4.2.1	Tasa de fotosíntesis	30
4.2.2	Conductancia estomática	31
4.2.3	Lecturas SPAD y Fv/Fm	32
4.2.4	Rendimiento de grano y calidad molinera	34
4.3	Ensayo de épocas de siembra	35
4.3.1	Datos climáticos	35
4.3.2	Rendimiento	37
4.3.3	Biomasa e índice de área foliar	38
4.3.4	Tasas de crecimiento	41
4.3.5	Influencia de los factores climáticos	44
4.3.6	PAR interceptada y uso eficiente de radiación	45
4.3.7	Componentes de rendimiento	45
5	Discusión	50
5.1	Ensayo de estrés térmico	50
5.2	Ensayo de baja luminosidad	53
5.3	Ensayo de épocas de siembra	55
6	Conclusiones	59
	Anexo A	61
	Anexo B	62
	Bibliografía	65

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. Valores diarios de energía solar durante la primera siembra (31-dic/10)	18
Figura 2. Valores diarios de energía solar, durante la segunda siembra (15-feb/11)	18
Figura 3. Valores diarios de energía solar durante la tercera siembra (2-abr/11)	19
Figura 4. Valores diarios de temperaturas máximas y mínimas durante la primera siembra (31-dic/10)	27
Figura 5. Valores diarios de temperaturas máximas y mínimas durante la segunda siembra (15-feb/11)	20
Figura 6. Valores diarios de temperaturas máximas y mínimas durante la tercera siembra (2-abr/11)	21
Figura 7. Tasa de fotosíntesis de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de temperatura diurna	25
Figura 8. Conductancia estomática de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de temperatura diurna	26
Figura 9. Tasa de fotosíntesis de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de luminosidad	30
Figura 10. Tasa de fotosíntesis de dos variedades de arroz en dos etapas de desarrollo	32
Figura 11. Conductancia estomática de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de luminosidad	37
Figura 12. Rendimiento promedio de arroz en tres épocas de siembra	38
Figura 13. Rendimiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	38
Figura 14. Acumulación de materia seca de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	39
Figura 15. Acumulación de materia seca de dos variedades de arroz, por fase de crecimiento, en tres épocas de siembra. Area bajo la curva	40

Figura 16. Índice de área foliar de dos variedades de arroz, entres épocas de siembra 43

Figura 18. Valores de número total de espiguillas por unidad de área, de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra 49

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1. Comparativo de energía solar en tres épocas de siembra	19
Tabla 2. Comparativo de temperatura máxima en tres épocas de siembra	21
Tabla 3. Comparativo de temperatura mínima en tres épocas de siembra	22
Tabla 4. Efecto del tratamiento de temperatura, el cultivar y la etapa de desarrollo sobre el Fv/Fm y el contenido de clorofila de hojas de arroz	28
Tabla 5. Efecto del cultivar y la etapa sometida a estrés térmico sobre el número de espiguillas y el vaneamiento de panículas de arroz	29
Tabla 6. Efecto de la condición de luminosidad, el cultivar y la etapa de desarrollo sobre el Fv/Fm y el contenido de clorofila de plantas de arroz	33
Tabla 7. Efecto de la etapa de desarrollo sometida a estrés lumínico y el cultivar sobre el rendimiento y la calidad molinera del arroz	35
Tabla 8. Tasas de crecimiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	43
Tabla 9. Análisis de correlación entre factores climáticos y variables de crecimiento de arroz	44
Tabla 10. Determinación del grado de elasticidad de variables de crecimiento respecto a la energía solar incidente	45
Tabla 11. PAR interceptada y uso eficiente de la radiación de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	46
Tabla 12. Componentes del rendimiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	46
Tabla 13. Componentes del rendimiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	47
Tabla 14. Vaneamiento de espiguillas de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra	48

Introducción

El arroz es uno de los cultivos de mayor importancia económica en Colombia. Se siembra en cerca de 220 municipios distribuidos a lo largo del país, en un total de 23 departamentos. El arroz es sembrado a través de tres sistemas de producción: arroz riego, arroz seco mecanizado y arroz seco manual. El cultivo tiene una gran importancia socioeconómica en los municipios productores; en el caso de Saldaña-Tolima, el 70% de los habitantes del municipio que perciben ingresos lo derivan de la actividad arrocera (Fedearroz, 2010).

En el año 2011, en Colombia se sembraron 445.414 hectáreas, de las cuales 296.239, un 66% del área total, fueron sembradas en el primer semestre del año; siendo los meses de abril y mayo fueron los meses de mayor área sembrada. La producción total de ese año fue de 2.283.981 toneladas de arroz paddy verde. Los departamentos de Tolima, Huila, Meta y Casanare representaron cerca del 81% del área sembrada en el primer semestre, y alrededor del 65% del área del segundo semestre del año (DANE-Fedearroz, 2011, 2012).

El sistema de cultivo predominante fue arroz riego, con 244.929 hectáreas sembradas durante el año 2011. El sistema de seco se concentra en un mayor porcentaje en el primer semestre del año y alcanzó las 200.485 ha en el 2011 (DANE-Fedearroz, 2011, 2012).

A nivel de productividad los departamentos de Tolima y Huila, donde predomina el sistema de arroz riego, presentan los mayores rendimientos, con valores de 6,9 y 7,2 t/ha para las cosechas correspondientes a las siembras del primer semestre, respectivamente. En los departamentos de Meta y Casanare predomina el sistema de arroz seco mecanizado y registra menor productividad que el riego (5,2 y 5,1 ton/ha, respectivamente. (DANE-Fedearroz, 2011).

Las diferencias climáticas y de infraestructura entre zonas arroceras son significativas y determinan en gran parte las variaciones en rendimientos que se presentan entre regiones productoras de arroz. La importante interacción entre genotipo y ambiente que se presenta en el cultivo del arroz, ocasiona que el crecimiento y desarrollo, así como los rendimientos finales de cultivo, se vean significativamente afectados por las variaciones en los factores climáticos. En las regiones arroceras colombianas, en términos generales, se presentan variaciones en los parámetros del clima a través del año, con la consecuente variación en los rendimientos de cultivo (Diago y Barrero, 2003). Debido a que los factores climáticos se presentan de manera conjunta, no resulta fácil identificar el factor que tiene más peso sobre la reducción de los rendimientos. Las variedades comerciales de arroz que se utilizan en la zona y en el país tienen un comportamiento que varía ampliamente a través del año, encontrándose materiales que toleran en alguna medida el estrés por clima (altas temperaturas o baja radiación), mientras que otras variedades reducen su rendimiento hasta cifras que superan el 40% (Garcés y Pineda, 2006). La variedad Fedearroz 733 ha sido identificada como un genotipo con cierto grado de tolerancia a variaciones climáticas adversas como altas temperaturas, mientras que Fedearroz 50 ha registrado mayor inestabilidad en su comportamiento en relación a las variaciones anteriormente mencionadas (Reyes y Holguín, 2000; Castilla et al, 2010; Saavedra y Puentes, 2010).

Dado el impacto significativo que la variabilidad climática tiene en el comportamiento de las variedades de arroz, así como la aparición cada vez más frecuente de alteraciones climáticas causadas por fenómenos ambientales como el Niño y la Niña, se hace necesario caracterizar la respuesta fisiológica de nuestras variedades con los factores climáticos, de lo que existe poca información en la actualidad. Precizando cuáles son las etapas de desarrollo y los componentes de rendimiento más afectados, así como identificando los procesos y mecanismos fisiológicos afectados por la variación climática, se podrán diseñar alternativas de manejo de cultivo y/o mejoramiento genético que permitan reducir el impacto de las condiciones climáticas extremas sobre la productividad y la rentabilidad del cultivo del arroz.

Tomando en cuenta la problemática expuesta anteriormente, los objetivos del presente estudio se presentan a continuación:

1. Objetivos

1.1 Objetivo general

Estudiar la influencia de las altas temperaturas, la baja luminosidad y la época de siembra sobre el comportamiento fisiológico de dos cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.)

1.2 Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de las altas temperaturas sobre variables asociadas con fotosíntesis, en dos variedades de arroz.
- Evaluar el efecto de las altas temperaturas sobre componentes de rendimiento de dos variedades de arroz.
- Evaluar el efecto de la baja luminosidad sobre variables asociadas con fotosíntesis, en dos variedades de arroz.
- Evaluar el efecto de la baja luminosidad sobre los componentes de rendimiento de dos variedades de arroz.
- Evaluar el efecto de la baja luminosidad sobre la calidad molinera de dos variedades de arroz.
- Evaluar el efecto de la época de siembra sobre el crecimiento y producción de dos variedades de arroz.

2.Revisión de literatura

2.1. Generalidades del cultivo del arroz

El ciclo vegetativo del arroz está comprendido en un rango que oscila, en términos generales, entre 100 y 150 días. El crecimiento del arroz puede ser dividido en tres fases (Fernández *et al*, 1985):

- Fase vegetativa: Desde la germinación de la semilla al inicio de primordio floral.
- Fase reproductiva: Desde el inicio de primordio floral a floración.
- Fase de maduración: De floración a madurez total

En la fase vegetativa se produce la germinación de la semilla, la aparición de hojas a intervalos regulares, el desarrollo radical y el macollamiento de las plantas (producción de hijos). La variación en el ciclo de vida de un genotipo puede deberse, principalmente, a la variación de la duración de la fase vegetativa; generalmente, es la fase fenológica de mayor duración en el cultivo (Fageria, 2007).

La fase reproductiva se inicia con la diferenciación del primordio floral, comprende todo el desarrollo de la panícula (inflorescencia de la planta de arroz) dentro del tallo y su posterior emergencia en la etapa de espigamiento.

Finalmente, la fase de maduración se inicia con la etapa de floración del cultivo, seguida por el proceso de llenado de grano (etapa lechosa y etapa pastosa) y termina con la madurez de los granos de arroz (Riveros y Rodríguez, 2010).

Los componentes del rendimiento del arroz se definen durante sus tres fases de crecimiento: número de panículas por unidad de área (depende del macollamiento, el cual se define en la etapa vegetativa), número de espiguillas por panícula (definido en la fase reproductiva), porcentaje de fertilidad de espiguillas y peso de las espiguillas llenas (definido en la fase de maduración o llenado de grano). Se considera a la fase reproductiva como la más sensible a condiciones de estrés biótico o abiótico, seguido de

la fase de llenado de grano (Fageria, 2007). Cada fase de crecimiento del cultivo presenta diferentes rangos de valores climáticos considerados como óptimos; en términos generales, la fase vegetativa del cultivo del arroz presenta la menor susceptibilidad a la variación climática (Yoshida, 1981).

2.2. Fotosíntesis en el cultivo del arroz

En el cultivo del arroz, se han observado diferencias en la tasa de fotosíntesis tanto en materiales de tipo indica como japonico (Taniyama et al, 1988). Estas diferencias pueden ser debidas a un mejor uso eficiente de la radiación de la luz entre genotipos de arroz o a su tolerancia a las altas temperaturas (Taniyama et al, 1988; Sristava, 2011).

El arroz, desde el punto de vista fotosintético, es una especie C₃, donde la tasa de fotosíntesis, los contenidos de Rubisco y clorofila son similares a los del trigo (otro cereal de aparato fotosintético tipo C₃, Makino et al, 1997). Sin embargo, la temperatura óptima para la fotosíntesis del arroz, se encuentra en el límite superior de las especies C₃, en un rango de 30°C a 35°C, sólo unos pocos grados por debajo de algunas especies C₄ (Sage, 2000).

La tasa de fotosíntesis neta de hojas de arroz, bajo condiciones de saturación de luz, oscilan entre 15 y 40 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$. Este valor se encuentra influenciado por la morfología de la hoja y por factores fisiológicos y ambientales (Peng, 2000).

Así mismo, la fotorespiración es una de las principales limitantes de la fotosíntesis C₃. Este proceso puede representar una reducción del 30% de la tasa de fotosíntesis en especies como el arroz. Condiciones de altas temperaturas y baja concentración de CO₂ favorecen los niveles de fotorespiración en especies C₃ (Sage, 2000).

La relación existente entre la tasa de fotosíntesis neta y la intensidad de la radiación ha sido modelada por diferentes investigadores. El modelo de regresión binomial, así como el nuevo modelo de Ye, presentan un mejor ajuste que otros modelos, que no toman en cuenta la fotoinhibición y no funcionan para valores bajos de radiación (Ye, 2007).

2.2.1.Luminosidad

La luz es la fuente primaria de energía para la vida sobre la Tierra. Es el insumo primario de la fotosíntesis, proceso biológico en el cual los vegetales absorben y convierten la

energía proveniente de la luz solar, para producir moléculas que permiten la asimilación de elementos necesarios para la construcción de biomoléculas orgánicas metabolizables. Los productos finales del proceso de fotosíntesis permiten a la planta incrementar su biomasa. Además de lo anterior, el intercambio gaseoso que se presenta en este proceso produce liberación de oxígeno (O₂) al ambiente, así como fijación de dióxido de carbono (CO₂) de la atmósfera (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

En muchos países, la mayor arrocera es sembrada en la estación lluviosa, de manera que el cultivo

se ve sometido a condiciones de baja radiación disponible, cerca de un 40-50% menos de luminosidad con respecto a la estación seca; esta reducción en la radiación puede ocasionar pérdidas en rendimiento que superan el 50% (Venkateswarlu, 1977). En condiciones de baja radiación, se presentan algunas respuestas bioquímicas en la planta de arroz, como un incremento en la síntesis de proteínas del complejo cosechador de luz del PSII, causando una mayor absorción de luz bajo dichas condiciones. Esas respuestas pueden variar en gran medida entre genotipos de arroz (Viji *et al*, 1997). En términos generales, el porcentaje de fertilidad de espiguillas se ve más afectado que el peso de 1000 granos, en condiciones de baja luminosidad en la etapa de llenado de grano (Islam y Haque, 1989). Las fases de crecimiento, reproductiva y de maduración del cultivo del arroz, es decir, desde inicio de primordio floral hasta maduración del grano, son los períodos más susceptibles a la reducción en la luminosidad y tienen un mayor impacto negativo sobre los rendimientos del cultivo (LakshmiPraba *et al*, 2004; Vargas, 2010).

Singh (2005) reporta una importante relación entre energía solar y rendimiento del cultivo del arroz, muy asociada con la fase fenológica sometida a estrés y la magnitud de la reducción de la radiación solar. Condiciones de baja luminosidad en la fase reproductiva del arroz se encuentran relacionadas con reducción en el número total de espiguillas de la panícula, mientras que la baja radiación en la fase de maduración incrementa la esterilidad de espiguillas y reduce de manera significativa la tasa de llenado de la panícula.

La respuesta de la fotosíntesis del arroz a la intensidad de la luz ha sido modelada por varios investigadores, mostrando que el punto de saturación de luz para el arroz se encuentra en valores alrededor de 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente

activa y el punto de compensación de la luz está entre 40-60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (Ye, 2007; Zhang, B. *et al*, 2009).

Las características del follaje, así como la arquitectura de la planta, tienen una importante influencia en la eficiencia en la captación de la radiación incidente (Liet *et al*, 2009). Ouyang *et al* (2011) encontraron una importante ventaja en la eficiencia en la captura de luz de genotipos de arroz cuyo ángulo de inserción de las macollas al tallo se modifica a través del ciclo de cultivo. Macollas menos erectas en los estados iniciales de cultivo, seguido por macollas más erectas en las etapas finales de cultivo incrementaron la eficiencia en la captación de la radiación solar, la tasa de fotosíntesis y la producción de materia seca. De igual forma, la pérdida de verticalidad de plantas (volcamiento), producido por prácticas inadecuadas de cultivo, afecta la captación la luz y reduce la tasa de fotosíntesis del arroz (Setter *et al*, 1997).

2.2.2. La temperatura

La fotosíntesis en el cultivo del arroz puede ser afectada negativamente por temperaturas a partir de los 40°C, y se encuentra relacionada directamente con el contenido de clorofila de la hoja (Taniyama *et al*, 1988).

Aunque los cereales tienen un grado de tolerancia a las altas temperaturas de sus medios nativos, cuando se exceden ciertos límites se presentan alteraciones fisiológicas importantes, como desnaturalización de proteínas, alteraciones de la fluidez de membranas, inhibición en el transporte de electrones, entre otras, afectando el crecimiento y desarrollo y los rendimientos finales de cultivo (Zhang, G. *et al*, 2009; Cao *et al*, 2009; Sayed, 2003). Además, las altas temperaturas favorecen la tasa de respiración y el acortamiento de la fase de llenado de grano (Mohammed y Tarpley, 2009). Por el contrario, las condiciones de altas temperaturas en la etapa de llenado de grano no resultan desfavorables para la calidad nutricional del arroz (Liang *et al*, 2011).

Las condiciones de estrés de las plantas por altas temperaturas pueden ser evaluadas a través de su efecto sobre el fotosistema II (PSII), midiendo la consecuente emisión de clorofila fluorescente de plantas sometidas a dichas condiciones (Sayed, 2003; Baker y Rosenqvist, 2004).

El grado de tolerancia de un genotipo de arroz a altas temperaturas puede variar de acuerdo a la etapa de desarrollo que es sometida a estrés (Yoshida, 1981).

La floración (antesis y fertilización), y en una menor proporción el embuchamiento (microsporogénesis) son los etapas de desarrollo más susceptibles a la temperatura en arroz. Temperaturas superiores a 35°C durante el espigamiento del arroz incrementan significativamente la esterilidad de espiguillas (Yoshida, 1981).

Las altas temperaturas en floración ocasionan una pobre dehiscencia de anteras y una baja producción de polen, y de allí que se presenta un bajo número de granos de polen que germinan en el estigma (Matsui *et al*, 2000; Prasad *et al*, 2006).

Los efectos perjudiciales de las altas temperaturas también se producen cuando dicha condición se presenta durante la noche. Peng *et al* (2004), reportan una reducción del 10% en el rendimiento del arroz cuando la temperatura nocturna crece 1°C, producto del incremento en la tasa respiratoria de las plantas. El aumento de la tasa de respiración ocasiona una disminución de los fotoasimilados disponibles por la planta para su crecimiento y producción, además de favorecer la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS), compuestos de alto poder oxidante que causan daños en las membranas celulares (Peng *et al*, 2004; Mohammed y Tarpley, 2009).

Se ha sugerido que los materiales de arroz tipo indica, son más tolerantes a las altas temperaturas que los tipo japónica (Matsui *et al*, 2000) aunque genotipos tolerantes al calor han sido identificados en las dos subespecies (Prasad *et al*, 2006). Así mismo, se ha encontrado que menos de una hora de exposición a altas temperaturas es suficiente para inducir esterilidad en arroz (Jagadish *et al*, 2007).

Una de las estrategias para evitar el efecto de las temperaturas sobre las espiguillas la exhiben genotipos silvestres de arroz de la especie *Oryza glaberrima*, que alcanza la etapa de antesis a las 9.00 a.m., mientras que genotipos indica y japónica, la alcanzan a las 10.00-12.00 M (Nishiyama, 1984; Prasad *et al*, 2006). Ishimaru *et al* (2010), reportan una fuente genética de la característica de floración temprana en la especie *Oryza officinalis*, y confirman su tolerancia a altas temperaturas en antesis gracias a este mecanismo. La característica de floración temprana puede ser transferida a genotipos *Oryza sativa*, vía hibridación interespecífica (Jones *et al*).

En Colombia, períodos de altas temperaturas, como los registrados durante el fenómeno del Niño de finales de 2009 y comienzos de 2010, ocasionan un fuerte impacto negativo sobre la producción de arroz. Durante este último fenómeno, en la zona arrocería del Sur del Tolima se alcanzó un incremento promedio de la temperatura de más de tres grados, generando una disminución en los rendimientos del cultivo de un 30-40% (Castilla *et al*, 2010). Todas las variedades de arroz sembradas en la zona se vieron afectadas por el incremento en las temperaturas máximas y mínimas, aunque se observaron diferencias en la magnitud del efecto (Castilla *et al*, 2010).

2.2.3. Efecto de prácticas culturales sobre la fotosíntesis y producción de biomasa del arroz

La productividad de un cultivo está determinada por la producción de biomasa y su relación con la partición de ésta a los diferentes órganos de la planta (Srivastava, 2011). Esta producción de materia seca es dependiente de la habilidad del canopy del cultivo a la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa-IPAR (Ahmad *et al*, 2009). Existen prácticas de manejo de cultivo como la nutrición, el riego o el sistema de siembra, que han mostrado influencia sobre el desempeño fotosintético y la producción de biomasa del cultivo (Huang *et al*, 2004; Katsura *et al*, 2010; San-oh *et al*, 2008). De igual forma, la determinación de la fecha de siembra es una de las prácticas de manejo que han sido evaluadas con el propósito de evitar las condiciones de altas temperaturas y/o baja luminosidad en el cultivo; Ahmad *et al*, (2009) reporta una importante correlación entre la IPAR acumulada y la producción de materia seca de cultivo, la cual está altamente influenciada por las condiciones climáticas presentes en la estación de cultivo. La variación a través del año de factores climáticos como temperatura, radiación solar y precipitación es significativa en muchas zonas productoras de arroz en el mundo, de manera que se presentan importantes diferencias en la producción de biomasa y el rendimiento económico del cultivo de acuerdo a la fecha de siembra seleccionada; además, se reporta una significativa interacción de los cultivares sembrados con el clima, de manera que el comportamiento de un genotipo puede variar en gran medida de acuerdo a la época en la cual sea sembrado (Locket *et al*, 2012; Akbar *et al*, 2010).

3. Materiales y Métodos

Tres diferentes ensayos fueron desarrollados con el propósito de evaluar el efecto de las altas temperaturas y la baja luminosidad sobre el comportamiento fisiológico de las variedades de arroz.

3.1. Ensayo de estrés térmico

3.1.1. Generalidades

El ensayo se desarrolló durante el período junio a octubre de 2010, en el Centro de Investigación Las Lagunas de Fedearroz-Fondo Nacional del Arroz, ubicado en Saldaña-Colombia (3°54'47,45"Lat N, 74°59'8,47"Long W, a una altitud de 350 msnm). Las condiciones ambientales durante el ensayo fueron: temperatura máxima promedio del día 32,5 °C; el promedio de temperaturas mínimas fue de 23,0 °C. La máxima irradiación alcanzada durante el ensayo fue de 1519 Watt/m². La humedad relativa promedio fue de 77%. Fueron sembradas plantas de los cultivares colombianos del tipo indica Fedearroz 50 (F50) y Fedearroz 733 (F733) en macetas plásticas de 4 L, conteniendo suelo como sustrato. Se establecieron dos plantas por maceta. El suelo empleado presentaba una textura franco arcillo arenosa, un contenido de materia orgánica de 1,35% y pH de 6,6. Se establecieron dos plantas por maceta de cada variedad, respectivamente. Las plantas se regaron diariamente, de manera que el régimen de humedad del suelo estuviera cercano a saturación y se fertilizaron con 180 kg/ha de N, 46 kg/ha de P₂O₅ y 105 kg/ha de K₂O.

3.1.2. Tratamientos

Los tratamientos consistieron en la combinación de tres factores: Variedad, Tratamiento de temperatura y Etapa de desarrollo sometida a estrés. La estructura de tratamientos se presenta a continuación:

FACTOR A: Variedad

- Fedearroz 50
- Fedearroz 733

FACTOR B: Tratamiento de temperatura

- Control
- Estrés térmico

FACTOR C: Etapa de desarrollo sometida a estrés

- Primordio floral
- Floración
- Llenado de grano

Las plantas crecieron en condiciones de libre exposición durante todo el ciclo vegetativo, excepto durante los periodos de estrés por alta temperatura. Los tratamientos de estrés consistieron en someter a plantas de ambos cultivares a dos condiciones de temperatura (Control y plantas bajo estrés térmico). Las plantas bajo estrés térmico fueron colocadas en un fitotrón (KBW400, Binder, Alemania) a temperaturas de 40°C por 2.5 horas durante 5 días. La duración del tratamiento de estrés térmico fue definida de acuerdo a lo observado en el análisis de datos climatológicos de la zona arrocerca de estudio. La aplicación del tratamiento de estrés térmico se realizó entre 9.30 a.m. y 12 M., de manera que quedase cubierto el momento de floración del cultivo.

El estrés térmico fue establecido separadamente en tres diferentes estados fenológicos del cultivo de arroz (inicio de primordio floral, floración y llenado de grano) en cada cultivar, respectivamente. Al final del ensayo, plantas de los dos cultivares fueron divididas en cuatro grupos: a) plantas control (sin estrés térmico), b) Plantas con estrés térmico en inicio de primordio floral (IP), c) Plantas con estrés térmico en floración (F) y d) Plantas con estrés térmico en llenado de grano (LLG)

3.1.3. Variables evaluadas

3.1.3.1. Tasa de fotosíntesis y conductancia estomática

La tasa de fotosíntesis de la hoja de las plantas de arroz (P_n) se determinó mediante un medidor de fotosíntesis portátil (Licor 6200, Inc., Lincoln, NE) al tercer día del inicio de los

tratamientos de temperatura. Simultáneamente, se estimó la conductancia estomática (g_s) mediante un porómetro (Decagon SC-1, DecagonDevices, Inc., Pullman, WA, USA). Ambas mediciones se realizaron en una hoja madura completamente expandida de la macolla principal durante la etapa de inicio de primordio floral. La P_n y g_s se determinó en la hoja Bandera en las etapas de F y LLG, respectivamente. Las evaluaciones para cada variable fueron desarrolladas entre las 10.30 y las 13.30 h, durante tres días consecutivos.

3.1.3.2. Efecto sobre la clorofila fluorescente y lecturas spad

Se realizaron mediciones de la máxima eficiencia del fotosistema II (F_v/F_m) y verdor de la hoja (lecturas SPAD) mediante un fluorómetro de excitación continua (Handy Pea, Hansatech Instruments, Norfolk, UK) y un clorofilómetro (Spad 502, Minolta Corporation, Ltd., Osaka, Japan), respectivamente. La determinación se llevó a cabo en las etapas de desarrollo de Inicio de Primordio Floral, Floración y Llenado de grano. La medición se realizó al cuarto día de haber iniciado los tratamientos de alta temperatura, a los 30 minutos de haber introducidos las plantas en la cámara de crecimiento. Fueron evaluadas dos hojas por planta, es decir, cuatro hojas por matera. Las mediciones se realizaron en hojas maduras completamente expandidas, durante la etapa de inicio de primordio floral; mientras que, en las etapas de F y LLG, las mediciones se realizaron en la hoja Bandera. De manera simultánea, se llevó a cabo la evaluación de las plantas correspondientes al testigo. La medición con el fluorómetro se realizó en hojas adaptadas a la oscuridad.

3.1.3.3. Componentes del rendimiento

En el momento de madurez fisiológica, se realizó un conteo de macollas y panículas por planta, en cada una de las materas del ensayo. El número de espiguillas llenas y el porcentaje de vaneamiento de grano se establecieron cosechando y clasificando las espiguillas de tres panículas por planta, la macolla principal y dos macollas secundarias, para un total de seis panículas por matera.

3.1.3.4. Análisis estadístico

Los datos se analizaron mediante un diseño factorial completamente al azar. Cada tratamiento constaba de ocho plantas. La prueba de Tukey se desarrolló cuando se

observaron diferencias significativas entre tratamientos en el anova ($P \leq 0.05$). Todos los valores porcentuales se transformaron utilizando la transformación del arcoseno antes del análisis. El análisis estadístico se desarrolló mediante el programa Infostat (Universidad de Córdoba, Argentina).

3.2. Ensayo de luminosidad

3.2.1. Generalidades

El ensayo se llevó durante el período junio a octubre de 2010, en un lote nivelado del Centro de Investigación Las Lagunas de Fedearroz-Fondo Nacional del Arroz, ubicado en Saldaña-Colombia, 3°54'47,45"Lat N, 74°59'8,47"Long W, a una altitud de 350 msnm. Las condiciones de temperatura máxima promedio del día durante el estudio fueron de 32,5 °C; el promedio de temperaturas mínimas fue de 23,0 °C. La máxima irradiancia alcanzada durante el ensayo fue de 130 cal.cm⁻².h⁻¹. La humedad relativa promedio fue de 77%.

3.2.2. Material de plantas

El ensayo se estableció en parcelas de campo de 7 m x 6 m (42 m²), con las variedades Fedearroz 50 y Fedearroz 733. El sistema de siembra fue voleo con semilla destapada, con una densidad de 180 kg de semilla por hectárea.

El manejo nutricional del ensayo se realizó con base en los resultados del análisis de suelos. El plan de nutrición incluyó cinco fraccionamientos del abono, en las etapas de inicio de macollamiento, máximo macollamiento, inicio de primordio floral, desarrollo de panícula e inicio de embuchamiento. El régimen de humedad de las parcelas se mantuvo alrededor de saturación durante todo el ciclo de cultivo.

3.2.3. Tratamientos

Los tratamientos consistieron en la combinación de tres factores: Variedad, Tratamiento de luminosidad y Etapa de desarrollo sometida a estrés. La estructura de tratamientos se presenta a continuación:

FACTOR A: Variedad

- Fedearroz 50
- Fedearroz 733

FACTOR B: Tratamiento de luminosidad

- Control
- Baja luminosidad

FACTOR C: Etapa de desarrollo sometida a estrés

- Primordio floral
- Floración
- Llenado de grano

Las plantas crecieron en condiciones de libre exposición al sol durante todo el ciclo vegetativo, excepto durante los periodos de estrés por baja luminosidad. Los tratamientos de estrés consistieron en someter a plantas de ambos cultivares a dos condiciones de luminosidad (Control y plantas bajo estrés por baja luminosidad). Las parcelas sometidas a la condición de baja luminosidad fueron cubiertas por una polisombra 50%, las 24 horas del día, durante 5 días consecutivos. La duración del tratamiento de baja luminosidad fue definida con base en el análisis de datos climatológicos de la región donde se realizó el estudio. La condición de baja luminosidad fue establecida separadamente en tres diferentes estados fenológicos del cultivo de arroz (inicio de primordio floral, floración y llenado de grano) en cada cultivar, respectivamente. Al final del ensayo, las plantas de los dos cultivares fueron divididas en cuatro grupos: a) plantas control (sin estrés lumínico), b) Plantas con estrés lumínico en inicio de primordio floral (IP), c) Plantas con estrés lumínico en floración (F) y d) Plantas con estrés lumínico en llenado de grano (LLG). Es importante señalar que las evaluaciones realizadas con la barra cuántica registraron una reducción del 65-70% aproximadamente la radiación incidente, cuando las plantas fueron cubiertas con la polisombra.

3.2.4. Variables evaluadas**3.2.4.1. Tasa de fotosíntesis y conductancia estomática:**

La tasa de fotosíntesis de la hoja de las plantas de arroz (F_n) se determinó mediante un medidor de fotosíntesis portátil (Licor 6200, Inc., Lincoln, NE) al tercer día de la instalación de las polisombas. Simultáneamente, se evaluó la conductancia estomática (g_s) mediante un porómetro (Decagon SC-1, Decagon Devices, Inc., Pullman, WA, USA). De

cada variable, se realizaron mediciones en dos plantas por parcela, seleccionando una hoja madura completamente expandida de la macolla principal, durante la etapa de inicio de primordio floral. La P_n y g_s se determinaron en la hoja Bandera en las etapas de F y LLG, respectivamente. Las evaluaciones para cada variable fueron desarrolladas entre las 10.30 y las 13.30 h, durante tres días consecutivos.

3.2.4.2. Efecto sobre la clorofila fluorescente y lecturas SPAD:

Se realizaron mediciones de la máxima eficiencia del fotosistema II (F_v/F_m) y verdor de la hoja (lecturas SPAD) mediante un fluorómetro de excitación continua (Handy Pea, Hansatech Instruments, Norfolk, UK) y un clorofilómetro (Spad 502, Minolta Corporation, Ltd., Osaka, Japan), respectivamente. La determinación se llevó a cabo en las etapas de desarrollo de Inicio de Primordio Floral, Floración y Llenado de grano. La medición se realizó al cuarto día de haber instalado las polisombas. Fueron evaluadas dos plantas por parcela; la medición se realizó en una hoja madura completamente expandida, durante la etapa de inicio de primordio floral; mientras que, en las etapas de F y LLG, las mediciones se realizaron en la hoja Bandera. De manera simultánea, se llevó a cabo la evaluación de las plantas correspondientes al testigo. La medición con el fluorómetro se llevó a cabo en hojas adaptadas a la oscuridad.

3.2.4.3. Componentes del rendimiento

En el momento de madurez de cosecha, se procedió a recolectar en cada parcela un cuadro de 2 m * 2 m (4 m²), para realizar la estimación del rendimiento. La muestra fue pesada y se determinó el porcentaje de humedad de grano con un medidor Dickey-john (mini GAC). Los resultados fueron expresados en términos de kg/ha de arroz paddy seco, es decir, al 14% de humedad de grano.

3.2.5. Análisis estadístico

Los datos se analizaron mediante un diseño factorial completamente al azar. Cada tratamiento constaba de ocho plantas. La prueba de Tukey se desarrolló cuando se observaron diferencias significativas entre tratamientos en el anova ($P \leq 0.05$). Todos los valores porcentuales se transformaron utilizando la transformación del arcoseno antes del análisis. El análisis estadístico se desarrolló mediante el programa Infostat (Universidad de Córdoba, Argentina).

3.3. Ensayo de épocas de siembra

3.3.1. Generalidades

El ensayo para establecer las tasas de crecimiento de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra, se desarrolló durante el período de enero-agosto de 2011, en el Centro de Investigación “Las Lagunas” de Fedearroz-Fondo Nacional del Arroz, en Saldaña-Tolima. El ensayo consistió en la siembra de dos variedades de arroz, Fedearroz 50 y Fedearroz 733, en tres épocas de siembra, espaciadas 45 días aproximadamente, de manera que fuera posible encontrar condiciones climáticas distintas para cada una de ellas. Las épocas de siembra utilizadas en el ensayo, fueron las siguientes:

- Epoca 1: Siembra el 31 de diciembre/2011
- Epoca 2: Siembra el 15 de febrero/2012
- Epoca 3: Siembra el 2 de abril/2012

El ensayo fue establecido en parcelas de campo de 7 m x 6 m (42 m²), con las variedades Fedearroz 50 y Fedearroz 733. El sistema de siembra fue voleo con semilla destapada, con una densidad de 180 kg de semilla por hectárea.

Todas las prácticas de manejo agronómico, como densidad de siembra, el plande nutrición, el control de malezas, artrópodos y enfermedades, fueron iguales para las tres épocas de siembra. El sistema de siembra utilizado fue el de voleo con semilla destapada, con una densidad de 180 kg/ha. Las cantidades de macronutrientes fueron: 220 kg/ha de N, 46 kg/ha P₂O₅ y 105 kg/ha de K₂O. El régimen de humedad en el suelo osciló entre saturación y una baja lámina de agua.

Para realizar el análisis de la influencia de los factores climáticos sobre el cultivo, se dividió su ciclo total en las tres fases de crecimiento: Fase Vegetativa (0-45ddg), Fase Reproductiva (46-78 días) y Fase de Maduración (78-115 días).

Las condiciones climáticas (radiación solar, temperatura máxima y mínima) registradas para cada una de las tres épocas de siembra del ensayo se resumen en las figuras a continuación:

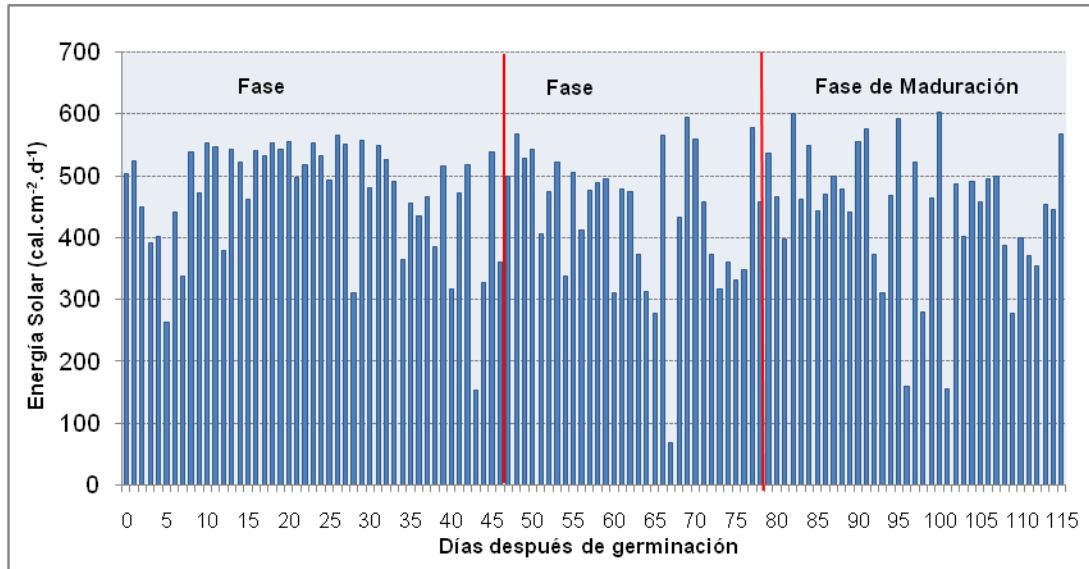


Figura 1. Valores diarios de energía solar diariadurante la primera siembra (31-dic/10, Saldaña)

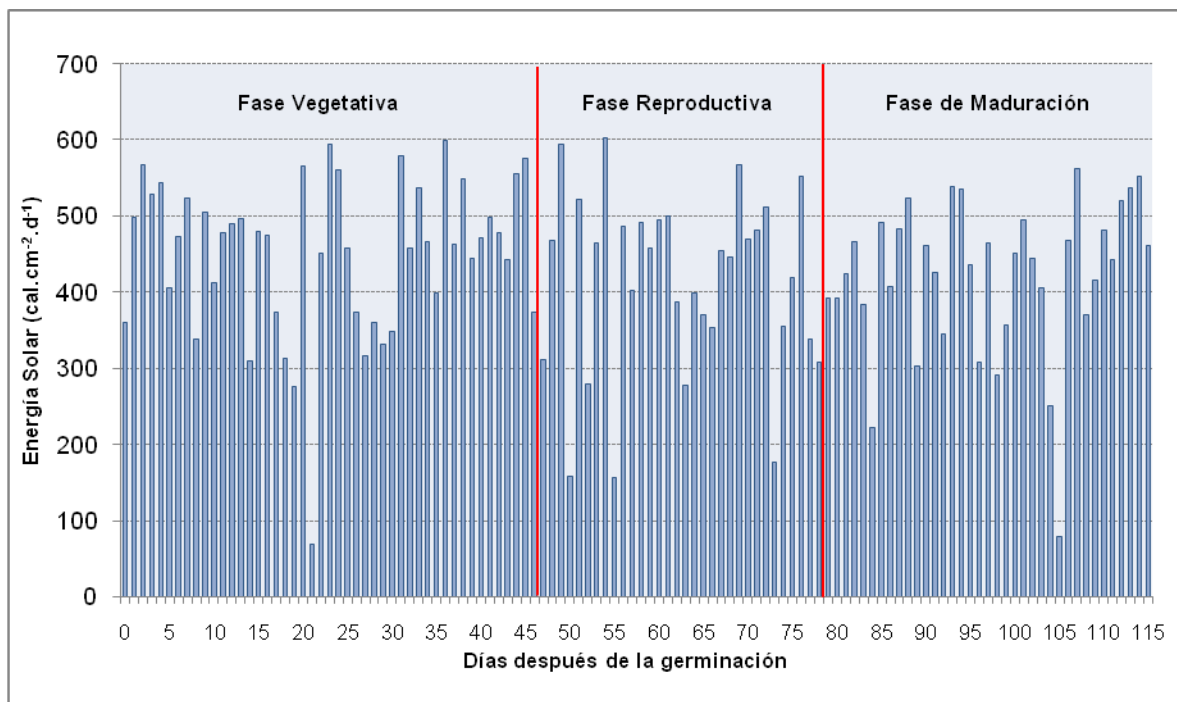


Figura 2. Valores diarios de energía solar durante la segunda siembra (15-feb/11, Saldaña).

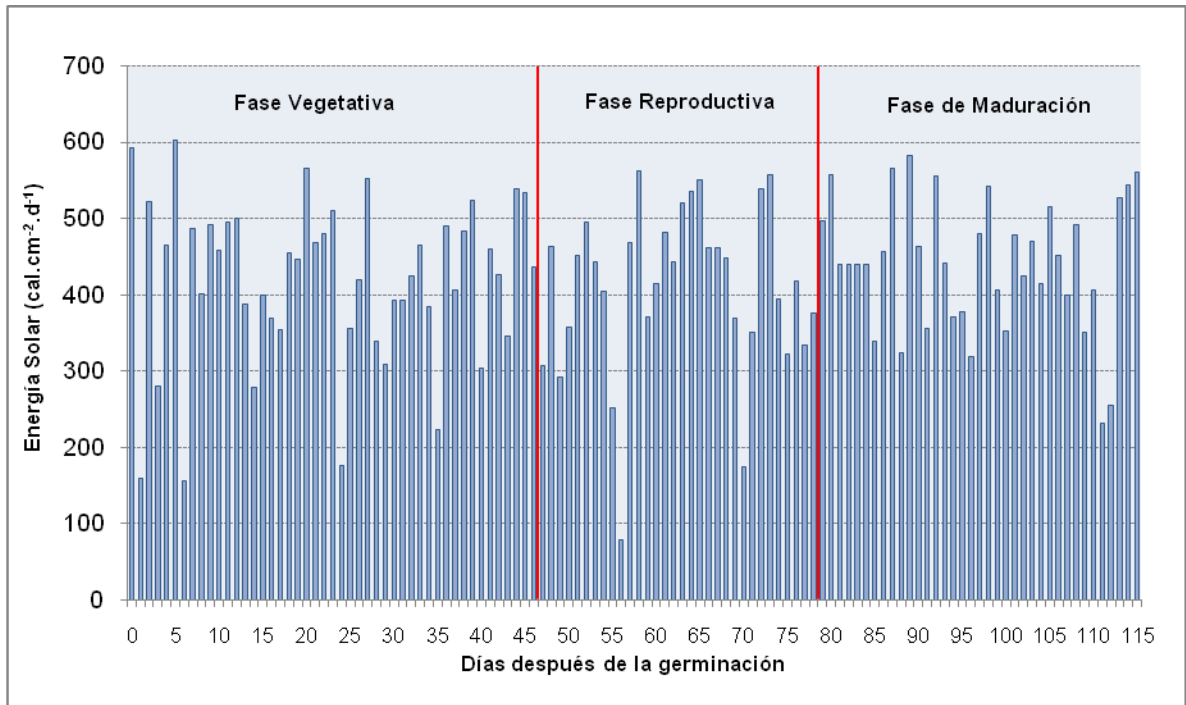


Figura 3. Valores diarios de energía solar diaria durante la tercera siembra (2 de abril/11. Saldaña).

En la tabla 1 se resumen los registros de luminosidad para cada época de siembra.

Tabla 1. Evaluación del comportamiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra – Saldaña, 2011. Comparativo de energía solar entre tres épocas de siembra

FASE	1° EPOCA		2° EPOCA		3° EPOCA	
	SUMA (cal.cm ⁻²)	PROMEDIO (cal.cm ⁻² .d ⁻¹)	SUMA (cal.cm ⁻²)	PROMEDIO (cal.cm ⁻² .d ⁻¹)	SUMA (cal.cm ⁻²)	PROMEDIO (cal.cm ⁻² .d ⁻¹)
Vegetativa	21622	470.1	20782	451.8	19267	418.8
Reproductiva	14286	432.9	13625	412.9	13535	410.2
Maduración	16492	445.7	15583	421.2	16266	439.6
TODOS EL CICLO	52401	451.9	49991	430.8	49069	423.0

En la figuras4, 5 y 6 se presentan los registros correspondientes a las temperaturas máximas y mínimas de cada día,

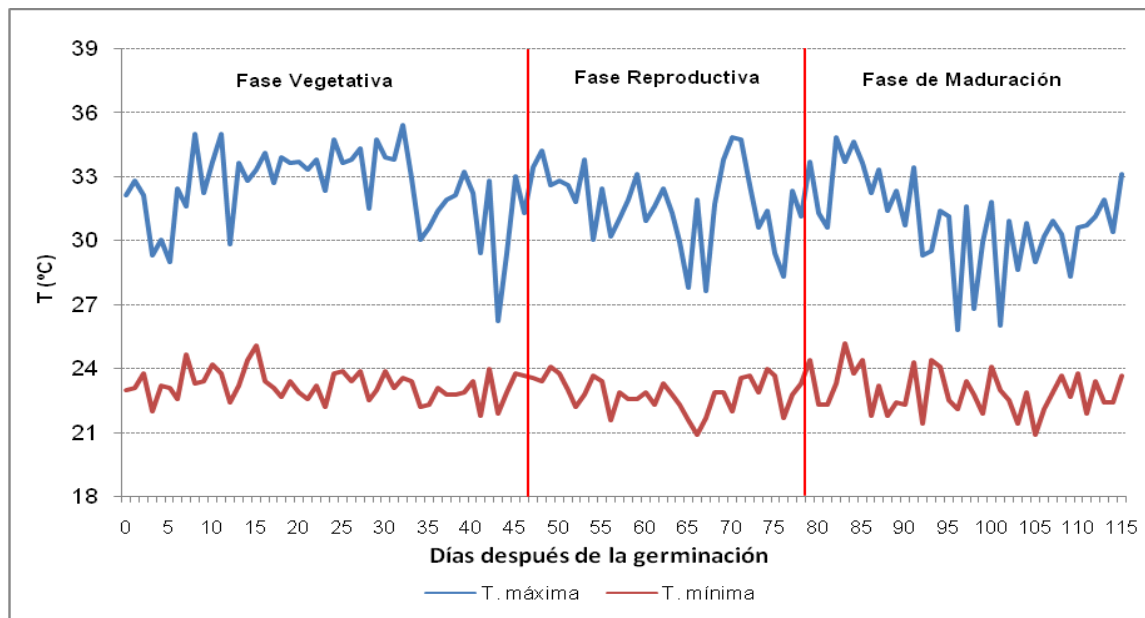


Figura 4. Valores diarios de temperaturas máximas y mínimas diarias primera siembra (31-dic/10. Saldaña),

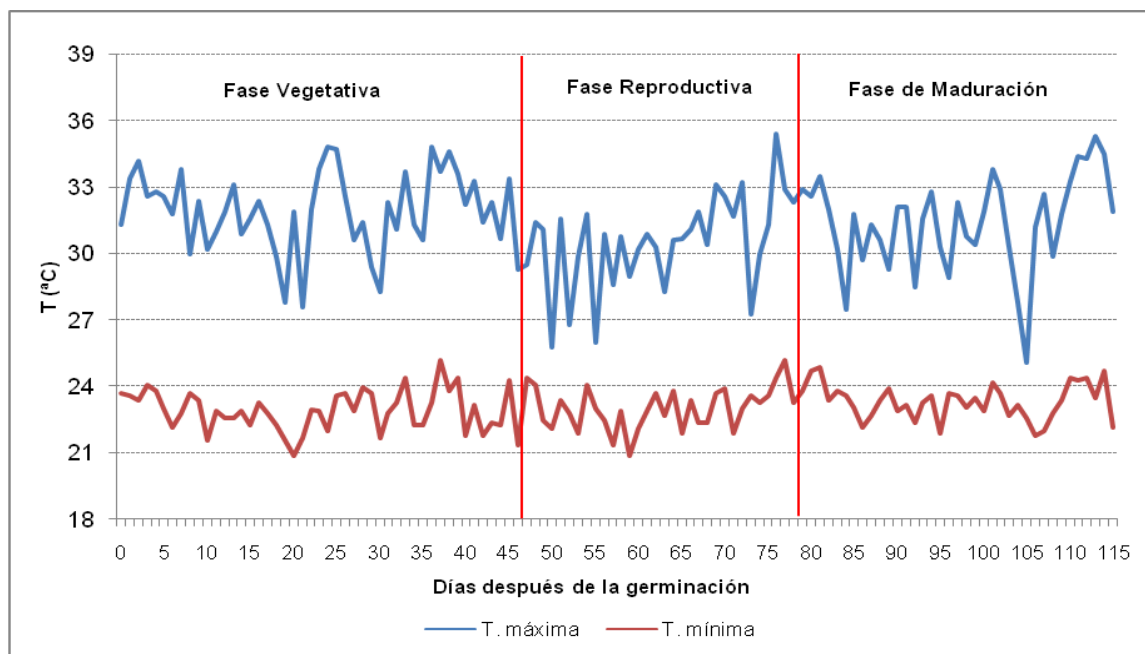


Figura 5. Valores diarios de temperaturas máximas y mínimas durante la segunda siembra (15-feb/11. Saldaña),

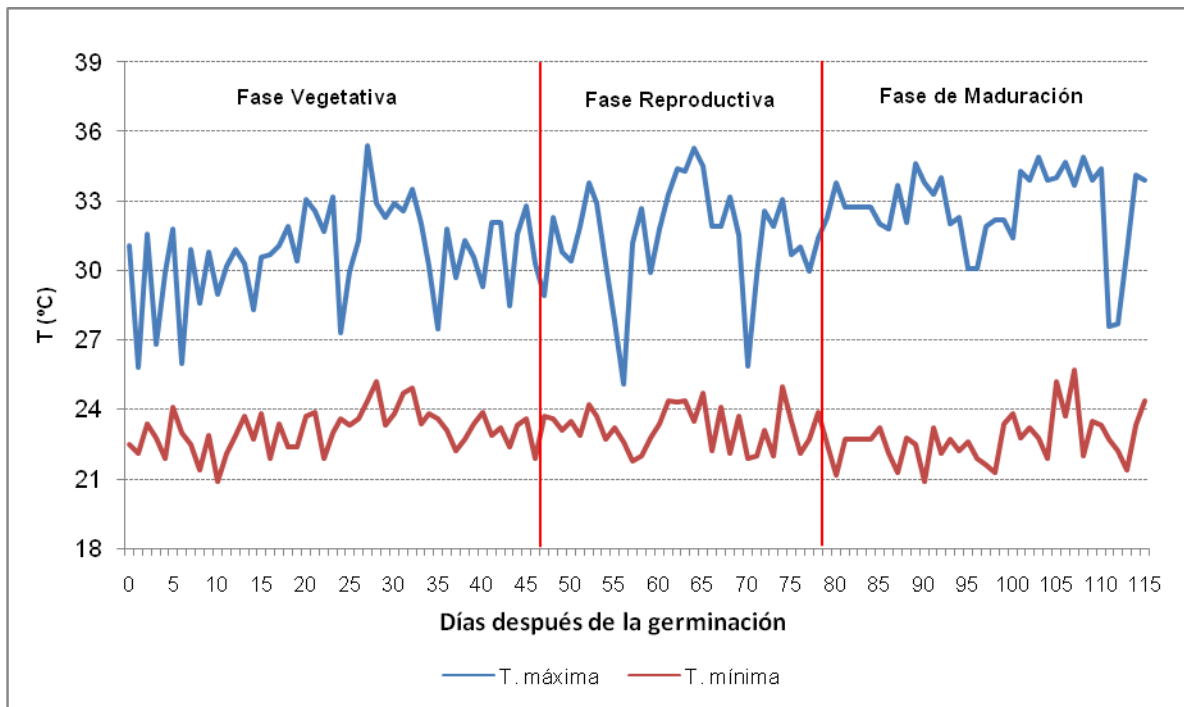


Figura 6. Valores diarios de temperaturas máximas y mínimas durante la tercera siembra (2-abril/11. Saldaña),

Así mismo, en las tablas 2 y 3 se resumen los valores de temperatura máxima y mínima, respectivamente, para las tres épocas de siembra evaluadas.

Tabla 2. Evaluación del comportamiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra - Saldaña 2011. Comparativo de temperatura máxima entre tres épocas de siembra

FASE	EPOCA 1 (°C)			EPOCA 2 (°C)			EPOCA 3 (°C)		
	Promedio	Valor máximo	Valor mínimo	Promedio	Valor máximo	Valor mínimo	Promedio	Valor Máximo	Valor mínimo
Vegetativa	32.4	35.4	26.2	31.9	34.8	27.6	30.7	35.4	25.8
Reproductiva	31.7	34.8	27.6	30.8	35.4	25.8	31.4	35.3	25.1
Maduración	30.9	34.8	25.8	31.2	35.3	25.1	32.7	34.9	27.6
TODO EL CICLO	31.76			31.38			31.54		

Tabla 3. Evaluación del comportamiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra - Saldaña 2011. Comparativo de temperatura mínima entre tres épocas de siembra

FASE	EPOCA 1 (°C)			EPOCA 2 (°C)			EPOCA 3 (°C)		
	Promedio	Valor máximo	Valor mínimo	Promedio	Valor máximo	Valor mínimo	Promedio	Valor Máximo	Valor mínimo
Vegetativa	23,2	25.1	21.8	22.9	25.2	20.9	23.1	25.2	20.9
Reproductiva	22,8	24.1	20.9	23.0	25.2	20.9	23.1	25.0	21.8
Maduración	22,9	25.2	20.9	23.3	24.9	21.8	22.7	25.7	20.9
TODO EL CICLO	23.02			23.09			23.02		

3.3.2. Variables:

3.3.2.1. Materia seca e índice de área foliar

La materia seca y el índice de área foliar se midieron cada 14 días, a partir de los 18 días de germinado el cultivo. Para la evaluación de materia seca se tomó, en cada parcela, un cuadro de 0,5 m * 0,5 m, en el cual se colectó toda la parte aérea de las plantas, se procedió a secar durante 3 días a 60°C en estufa, y se procedió a determinar el peso de la muestra.

Respecto al Índice de área foliar (IAF), la evaluación se realizó con un medidor de IAF portable (LAI 2200, Li-Cor, Lincoln, NE, USA), el cual entrega una medida directa del IAF de la población de plantas bajo estudio. Con los valores de materia seca e índice de área foliar, se procedió a calcular las tasas de crecimiento para las dos variedades, en las tres épocas de siembra, de acuerdo al procedimiento sugerido por Hunt (Ahmad *et al*, 2009):

- Duración del área foliar-DAF (días) = $[(IAF_1 + IAF_2) / 2] * (T_2 - T_1)$,

donde IAF_1 e IAF_2 son los índices de área foliar en el tiempo T_1 y T_2 , respectivamente

- Tasa de crecimiento de cultivo-TCC ($g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) = $(P_2 - P_1) / (T_2 - T_1)$,

donde P_2 y P_1 , son el peso seco cosechado en los tiempos T_2 y T_1 , respectivamente

- Tasa de asimilación neta-TAN ($g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) = $MSTF / DAF$,

donde MSTF y DAF son la materia seca total final y la duración del área foliar, respectivamente

La fracción de interceptación de la radiación (F_i) fue calculada de acuerdo con el método de Gallagher y Biscoe, 1978 (Ahmad *et al*, 2009), de la siguiente manera:

- $F_i = 1 - \exp(-k * IAF)$,

donde k es un coeficiente de extinción para el total de radiación solar, equivalente a 0,63 para arroz (Ritchie *et al*, 1998)

La radiación fotosintéticamente activa diaria Interceptada (IPAR-diaria) fue tomada como el 50% de los valores totales de radiación solar (Szeicz, 1974). La cantidad de IPAR fue determinada multiplicando los valores de F_i con la IPAR diaria.

Eficiencia en el uso de la radiación (RUE) = $MSTF / IPAR$ acumulada

3.3.2.2. Rendimiento

La evaluación de rendimiento se realizó en cada parcela, cosechando un cuadro de 2 m * 2 m (4 m²), con la correspondiente determinación de la humedad de grano con un medidor portátil (Dickey-john, mini GAC), para expresar los valores de rendimiento al 14% de humedad.

3.3.2.3. Variables climáticas

Los parámetros del clima fueron registrados por una estación meteorológica automática (Davis, NSW, AUS) ubicada en el Centro de Investigación Las Lagunas. Esta estación se encuentra programada para que registre de manera horaria todos los parámetros climáticos de importancia para el cultivo: Energía solar, temperaturas máximas y mínimas, humedad relativa, velocidad del viento, entre otros.

3.3.3. Análisis estadístico

Los datos se analizaron mediante un diseño factorial dispuesto en bloques completos al azar, con cuatro replicaciones. La prueba de Tukey se desarrolló cuando se observaron diferencias significativas entre tratamientos en el anova ($P \leq 0.05$). Todos los valores porcentuales se transformaron utilizando la transformación del arcoseno antes del análisis. El análisis estadístico se desarrolló mediante el programa Infostat (Universidad de Córdoba, Argentina).

El análisis estadístico de la correlación entre los parámetros del clima y las variables materia seca e IAF se llevó a cabo mediante el programa R. Adicionalmente, se realizó una prueba de elasticidad para cuantificar cómo la variación en los valores de un parámetro del clima genera una variación en los valores de las variables materia seca e IAF.

El ajuste de las curvas de materia seca e índice de área foliar se realizó mediante el programa CurveExpert (Microsoft Corporation).

4. Resultados

4.1. Ensayo de temperatura

4.1.1. Tasa de fotosíntesis

El tratamiento de estrés térmico presentó un efecto negativo significativo sobre la tasa de fotosíntesis ($P \leq 0.011$). Se presentó alta significancia estadística en la interacción entre variedad y tratamiento de temperatura; las condiciones de estrés térmico causaron una mayor reducción de la tasa de fotosíntesis en la variedad Fedearroz 50 (alrededor del 35%); mientras que fue del 20% para Fedearroz 733 (Figura 7). La tasa de fotosíntesis de Fedearroz 50 fue más susceptible al incremento de la temperatura con respecto a Fedearroz 733.

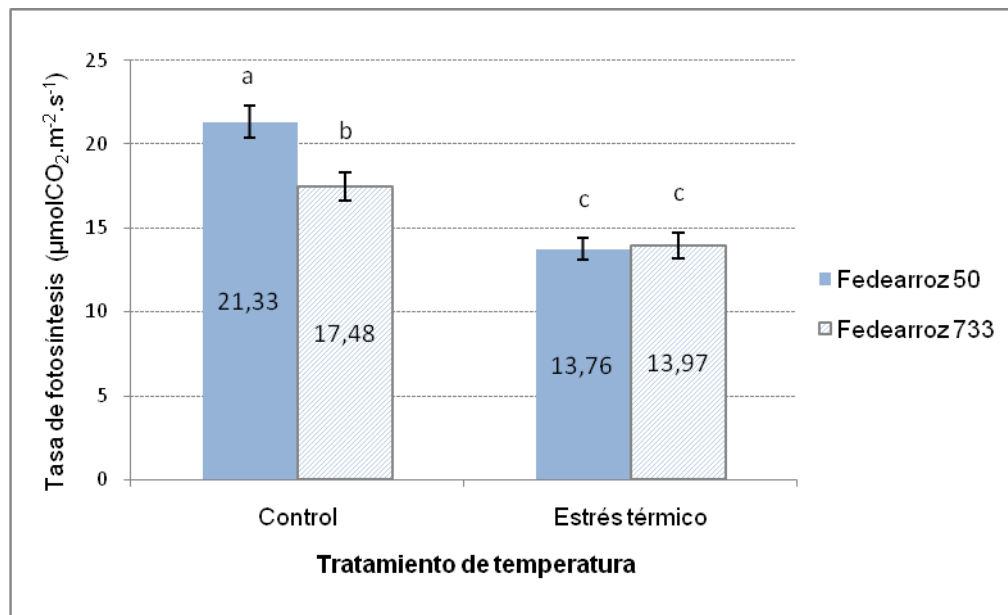


Figura 7. Tasa de fotosíntesis de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de temperatura diurna (ambiente, 40°C). Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

4.1.2. Conductancia estomática

La conductancia estomática se observó significativamente afectada por el tratamiento de estrés térmico (figura 8). La reducción de los valores de conductancia estomática de las hojas del arroz fue del 49%, en promedio, en las plantas sometidas por 2,5 h a temperaturas de 40°C. No se presentó interacción entre la variedad con el tratamiento de temperatura, es decir, la disminución de la conductancia estomática, producto del estrés térmico, fue similar para las dos variedades.

El análisis de correlación de Pearson entre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática fue altamente significativa ($r = 0.86$, $P < 0.01$), mostraron la relación que existe entre estas dos variables.

Por otro lado, los valores de contenido de clorofila, expresado en unidades SPAD, no presentaron diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos de temperatura. Sin embargo, al analizar el contenido promedio de clorofila en hoja a lo largo del experimento se encontró que F50 mostró un mayor contenido que F733.

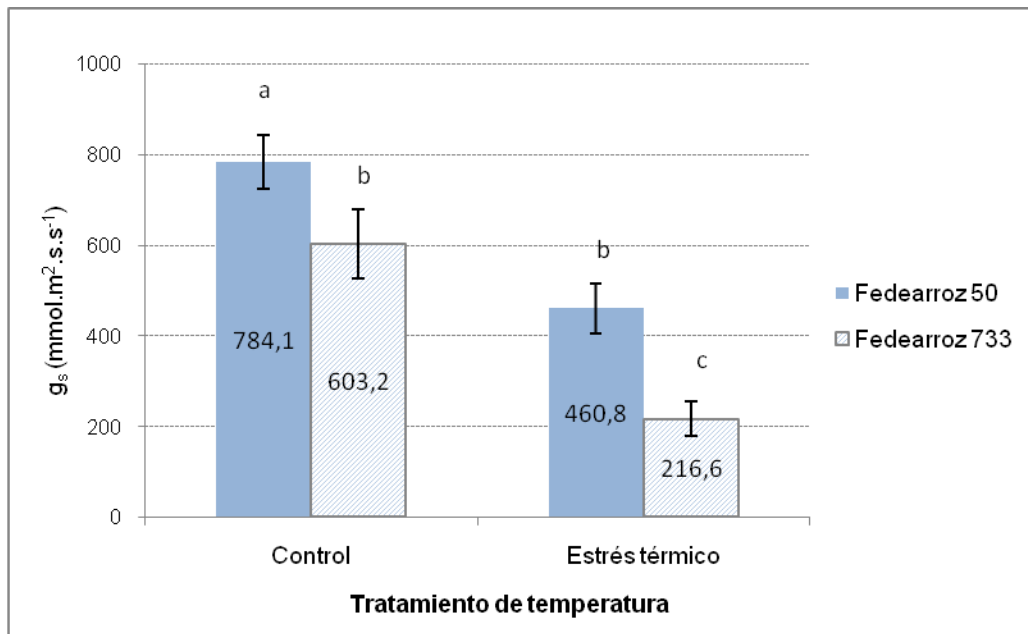


Figura 8. Conductancia estomática de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de temperatura diurna (ambiente, 40°C). Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

4.1.3. Lecturas spad y máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm)

La tabla 4 muestra el efecto del tratamiento de temperatura, el cultivar y la etapa sometida a estrés sobre la máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) y el contenido de clorofila (SPAD) de hojas de arroz.

Los valores de máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) registraron diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos de temperatura evaluados (tabla 4). Sin embargo, los valores registrados bajo las dos condiciones de temperatura estuvieron alrededor de 0.80, el cual es considerado el valor óptimo para este parámetro (Gorbe y Catalayud, 2012). De esta manera, no se observa efecto negativo de la temperatura de 40°C sobre el funcionamiento del PSII de las plantas evaluadas. No se presentaron diferencias estadísticas para los valores de Fv/Fm entre las variedades evaluadas. En cuanto a la etapa de desarrollo sometida a estrés térmico, se encontró que sobre el final del ciclo de cultivo (llenado de grano) se registró una ligera disminución de los valores de máxima eficiencia del PSII.

El contenido de clorofila no presentó diferencias estadísticas entre los tratamientos de temperatura (tabla 4). La interacción entre la variedad y la etapa de desarrollo presentó significancia estadística para esta variable. Los valores SPAD fueron similares para las dos variedades en las etapas de primordio floral y llenado de grano. En la primera de ellas, se alcanzaron los valores más altos, alrededor de 41. En la etapa de floración, Fedearroz 50 registró valores estadísticamente superiores a Fedearroz 733, cuyo valor se redujo, pero fue superior al alcanzado en la etapa de llenado. Esta última registró los valores SPAD más bajos en el estudio. La interacción entre el tratamiento de temperatura y la variedad no fue significativa.

Tabla 4. Efecto del tratamiento de temperatura, el cultivar y la etapa de desarrollo sobre la máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) y el contenido de clorofila (SPAD).

Tratamiento	Fv/Fm	SPAD
Tratamiento-temperatura		
Control (T ^o ambiente)	0.80 b ^x	38.39 a
Estrés térmico (40°C)	0.82 a	37.92 a
Significancia	*y	ns
Cultivar		
Fedearroz 50	0.81 a	38.70 a
Fedearroz 733	0.81 a	37.61 b
Significancia	ns	*
Etapa de desarrollo		
Primordio floral	0.83 a	41.24 a
Floración	0.81 b	39.49 b
Llenado de grano	0.78 c	33.73 c
Significancia	***	***
Cultivar * Etapa		
Fedearroz 50		
Primordio floral	0.83 a	41.19 a
Floración	0.81 b	41.53 a
Llenado de grano	0.78 c	33.39 c
Fedearroz 733		
Primordio floral	0.83 a	41.30 a
Floración	0.82 b	37.46 b
Llenado de grano	0.78 c	34.06 c
Significancia	ns	***
Tratamiento-temperatura * Etapa		
Control		
Primordio floral	0.84 a	40.89 a
Floración	0.84 b	39.46 a
Llenado de grano	0.78 c	34.82 b
Baja luminosidad		
Primordio floral	0.82 a	41.60 a
Floración	0.79 a	39.53 a
Llenado de grano	0.79 b	32.63 b
Significancia	***	*
Trat-temp x Cultivar	ns	ns
C.V. (%)	2.48	4.84

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

^yns, * y *** significan: no significancia y significancia a $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente

4.1.4. Componentes del rendimiento

En la tabla 5 se observan los resultados correspondientes a los componentes del rendimiento del ensayo, tales como el número de espiguillas totales y el porcentaje de vaneamiento. No se presentaron diferencias entre las etapas de desarrollo sometidas a estrés térmico, ni entre las variedades evaluadas, con respecto al número de espiguillas totales de la panícula (tabla 5).

Tabla 5. Efecto del cultivar y la etapa sometida a estrés térmico sobre el número de espiguillas totales y el vaneamiento de panículas de arroz. Saldaña, 2010.

ETAPA SOMETIDA A ESTRÉS TÉRMICO	Nº espiguillas totales	Vaneamiento (%)
Fedearroz 50		
Control	97.04 a ^x	54.54 ab
Primordio floral	99.29 a	52.83 ab
Floración	96.46 a	88.67 c
Llenado de grano	99.96 a	54.54 b
Fedearroz 733		
Control	120.42 a	22.96 a
Primordio floral	102.67 a	55.92 b
Floración	98.00 a	54.92 b
Llenado de grano	125.29 a	68.37 bc
Cultivar	ns ^y	***
Etapas-estrés	ns	***
Cultivar x Etapas-estrés	ns	***
C.V. (%)	19.38	14.80

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

^yns, * y *** significan: no significancia y significancia a $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente.

Con respecto al porcentaje de vaneamiento, se registraron diferencias estadísticas entre los tratamientos evaluados. Se presentó alta significancia en la interacción variedad vs. Tratamiento de temperatura: el porcentaje de vaneamiento en Fedearroz 50 estuvo altamente influenciado por la etapa de desarrollo en la cual las plantas fueron sometidas al estrés por temperatura. En los tratamientos de alta temperatura, las etapas de primordio floral y llenado de grano registraron porcentajes de vaneamiento similares a los del tratamiento control, mientras que, cuando las plantas de Fedearroz 50 fueron sometidas a altas temperaturas en floración, el porcentaje de vaneamiento se incrementó significativamente, alcanzando el 88,67%. De igual forma, se presentaron diferencias significativas en el porcentaje de vaneamiento de las variedades evaluadas; en promedio, los valores de vaneamiento fueron superiores en la variedad Fedearroz 50.

4.2. Luminosidad

4.2.1. Tasa de fotosíntesis

El modelo estadístico registró diferencias estadísticas ($P \leq 0.0001$) entre los tratamientos de luz. Los análisis no mostraron diferencias sobre la tasa de fotosíntesis de las dos variedades evaluadas. Cabe señalar que la variedad F733 presentó una población inicial de plantas inferior a F50, de manera que se redujo para ella la competencia intraespecífica de plantas y favoreció la tasa de fotosíntesis individual (figura 9).

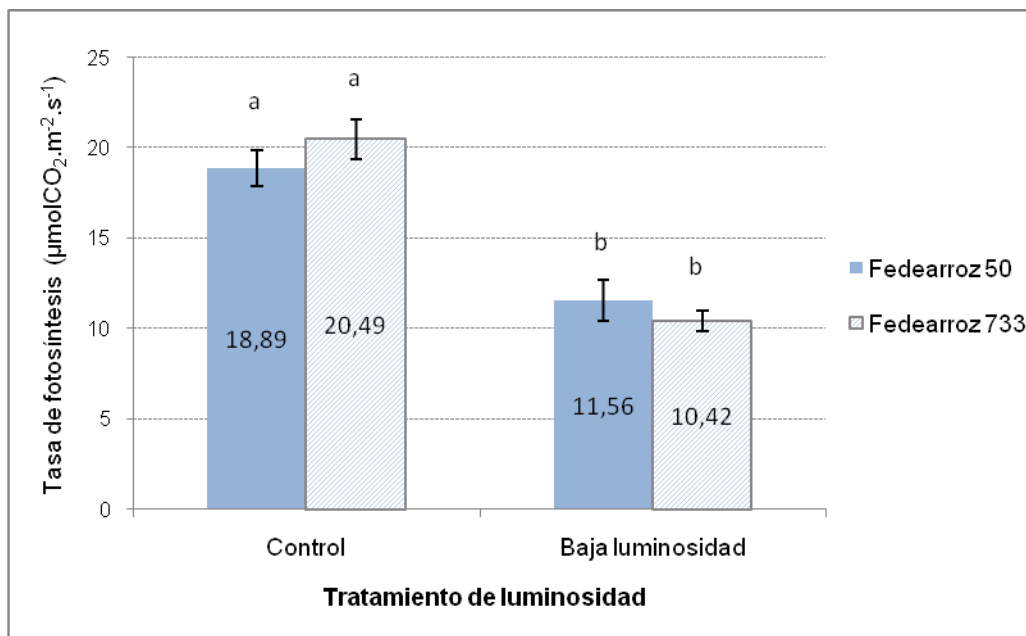


Figura 9. Tasa de fotosíntesis de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de luminosidad (control; baja luminosidad). Saldaña, 2010 (C.V.: 27.09%). Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

No se presentó interacción significativa entre los tratamientos de luz y las variedades, de manera que la reducción de la tasa de fotosíntesis tuvo la una tendencia similar en las dos variedades evaluadas (figura 9).

La interacción entre los factores Variedad y Etapa de Desarrollo resultó estadísticamente significativa para la variable Tasa de Fotosíntesis. Fedearroz 50 presentó una mayor tasa de fotosíntesis en la etapa de llenado de grano, con respecto a la etapa de primordio

floral; mientras que, Fedearroz 733 registró una tasa fotosintética similar estadísticamente entre las dos etapas de evaluación (figura 10).

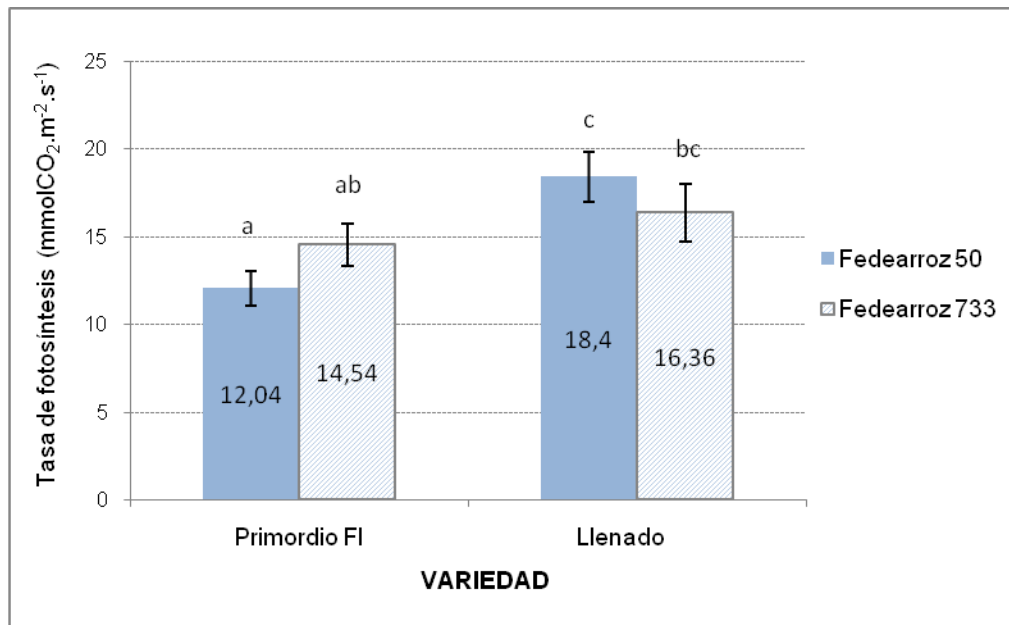


Figura 10. Tasa de fotosíntesis de dos variedades de arroz en dos etapas de desarrollo. Saldaña, 2010. Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

4.2.2. Conductancia estomática

La variable conductancia estomática se vio significativamente afectada por el tratamiento de luminosidad ($P \leq 0.0001$). La reducción en la radiación incidente redujo los valores de conductancia estomática, en promedio, en un 19.2%. Los valores de conductancia estomática fueron similares estadísticamente para las dos variedades evaluadas en este ensayo. Los análisis arrojaron significancia estadística ($P \leq 0.001$) para la interacción entre variedades y la etapa de desarrollo del arroz. En la variedad F733, los valores de conductancia se van reduciendo a medida que avanza el ciclo de la planta. De la misma forma, para la F50 se registra el valor más alto de conductancia estomática en la etapa de primordio floral; sin embargo, la reducción en dichos valores no se prolonga hasta el final del ciclo, de manera que la conductancia estomática fue similar en floración y llenado de grano para esta variedad. La interacción entre los factores Etapa de desarrollo y Tratamiento de luminosidad resultó altamente significativa. En la etapa de primordio

floral no se registró una caída en los valores de conductancia estomática cuando las plantas fueron sometidas a la reducción de la luminosidad. Por el contrario, los valores de conductancia estomática se redujeron de manera importante cuando las plantas fueron sometidas a baja radiación en las etapas de desarrollo de floración y llenado de grano. La reducción de la conductancia estomática fue de 33% para la etapa de floración y de 36% para la etapa de llenado de grano.

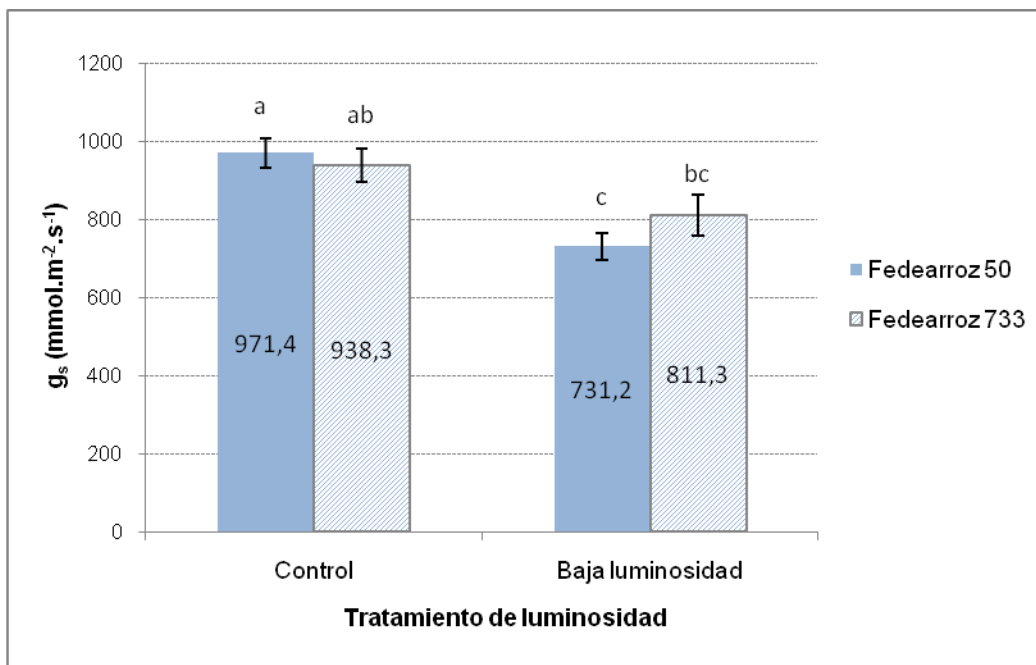


Figura 11. Conductancia estomática de dos variedades de arroz bajo dos condiciones de luminosidad, Saldaña, 2010. Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

4.2.3. Lecturas spad y máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm):

La tabla 6 muestra el efecto del tratamiento de luminosidad y el cultivar sobre la máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) y el contenido de clorofila (SPAD) de hojas de arroz.

Tabla 6. Efecto de la condición de luminosidad, el cultivar y la etapa de desarrollo sobre la máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) y el contenido de clorofila (SPAD). Saldaña, 2010

Tratamiento	Fv/Fm	SPAD
<i>Tratamiento-luz</i>		
Control (libre exp.)	0.77 b	35.02 b
Baja luminosidad	0.82 a	38.31 a
<i>Significancia</i>	*	ns
<i>Cultivar</i>		
Fedearroz 50	0.79 a	36.49 a
Fedearroz 733	0.80 a	36.84 a
<i>Significancia</i>	*	ns
<i>Cultivar * Etapa</i>		
Fedearroz 50		
Primordio floral	0.82 a	35.39 b
Floración	0.79 ab	38.43 a
Llenado de grano	0.77 a	35.65 b
Fedearroz 733		
Primordio floral	0.81 a	40.25 a
Floración	0.81 a	35.10 b
Llenado de grano	0.79 ab	35.18 b
<i>Significancia</i>	ns	***
<i>Tratamiento-luz * Etapa</i>		
Control		
Primordio floral	0.80 ab	35.79 b
Floración	0.79 b	34.39 b
Llenado de grano	0.73 c	34.88 b
Baja luminosidad		
Primordio floral	0.82 a	39.85 a
Floración	0.81 ab	39.14 a
Llenado de grano	0.82 ab	35.95 b
<i>Significancia</i>	***	***
C.V. (%)	4.22	4.24

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

^yns, * y *** significan: no significancia y significancia a $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente

Los valores de clorofila-SPAD registraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de luminosidad evaluados. El tratamiento bajo sombra presentó los mayores valores de unidades SPAD, superiores en un 8.6% al tratamiento control. El modelo registró alta significancia para la interacción entre los factores etapa de desarrollo y tratamiento de luminosidad, para la variable clorofila-SPAD. En la etapa de Llenado se registró la menor diferencia en los valores SPAD, entre los dos tratamientos de

luminosidad. Mientras que, para las etapas de primordio floral y floración, se registró la mayor variación en los valores SPAD cuando se modificó la disponibilidad de luz: menores valores cuando las plantas estuvieron expuestas libremente a la radiación (tabla 6).

Los valores de máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm) presentaron diferencias altamente significativas entre los tratamientos de luminosidad (tabla 6). Los valores del tratamiento de baja luminosidad fueron ligeramente superiores a los de libre exposición al sol (control); sin embargo, los valores de éste último estuvieron muy cercanos a los valores considerados normales para este variable, alrededor de 0.8. El análisis de la variable Fv/Fm presentó una alta significancia estadística para la interacción entre los factores etapa de desarrollo y tratamiento de luminosidad. En la etapa de llenado de grano, se registraron valores un valor de Fv/Fm, 11% más bajos cuando la plantas estaban a libre exposición al sol. Los valores de Fv/Fm fueron muy similares para las otras dos etapas, independiente del tratamiento de luminosidad.

4.2.4. Rendimiento de grano y calidad molinera

El tratamiento control (libre exposición al sol) presentó el mejor rendimiento final, estadísticamente superior al tratamiento de disminución de la luminosidad en la etapa de Llenado de grano. La reducción del rendimiento, producto de la menor radiación incidente, fue del 20.4% (tabla 7).

Las variedades evaluadas presentaron una tendencia similar en su rendimiento, con respecto a los tratamientos de luminosidad aplicados. El mejor rendimiento se obtuvo con el tratamiento de libre exposición al sol, seguido por el tratamiento de baja luminosidad en la etapa de primordio floral. Se observa que la etapa más susceptible a la baja luminosidad en Fedearroz 733 es la etapa de llenado de grano, mientras que para Fedearroz 50 tanto floración como llenado de grano presentaron la mayor disminución del rendimiento de cultivo (tabla 8). La caída en rendimiento para Fedearroz 733, producto del tratamiento de baja luminosidad en la etapa de llenado, fue de 18.3%; mientras que la disminución del rendimiento para Fedearroz 50, con el mismo tratamiento, fue de 23.1%.

El porcentaje de grano entero tras el proceso de molinería del arroz, conocido como índice de pilada, no se vio afectado por el estrés lumínico aplicado (tabla 7).

Tabla 7. Efecto de la etapa de desarrollo sometida a estrés lumínico y el cultivar sobre el rendimiento y la calidad molinera del arroz. Saldaña, 2010.

Etapa sometida a estrés lumínico	Rendimiento (kg/ha-14% Hum.)	Grano entero (%)
<i>Etapa sometida a estrés</i>		
Control (libre exp.)	7145 a ^x	58.88 a
Primordio floral	6541 ab	57.56 a
Floración	6122 ab	61.06 a
Llenado de grano	5687 b	57.25 a
<i>Significancia</i>	^{*y}	ns
<i>Cultivar</i>		
Fedearroz 50	5420 b	55.78 b
Fedearroz 733	7328 a	61.59 a
<i>Significancia</i>	^{***}	^{***}
<i>Cultivar * Etapa-estrés</i>		
Fedearroz 50		
Control	6336 bc	56.00 bc
Primordio floral	5588 cd	54.00 c
Floración	4878 d	57.75 abc
Llenado de grano	4874 d	55.38 bc
Fedearroz 733		
Control	7954a	61.75 ab
Primordio floral	7493ab	61.13 ab
Floración	7365ab	64.38 a
Llenado de grano	6500bc	59.13 abc
<i>Significancia</i>	ns	ns
C.V. (%)	13.88	4.99

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

^yns, * y ^{***} significan: no significancia y significancia a $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente

4.3. Ensayo de épocas de siembra:

4.3.1. Datos climáticos:

Las figuras 1 a la 6, y las tablas 1 a la 3, muestran la información de luminosidad y temperaturas máximas y mínimas registradas para las 3 diferentes épocas de siembra del ensayo.

En la fase de reproductiva de la primera época (figura 1) se observa que un total de 21 días estuvieron por encima de $400 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, mientras que en 10 días se alcanzó un valor igual o superior a $500 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$. En la fase de maduración, 27 días estuvieron por encima de $400 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$; para la misma fase, un total de 10 registraron valores iguales o superiores a $500 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (figura 1).

En la figura 2 se observan los datos de energía solar para todo el ciclo vegetativo de la época siembra 2, iniciando a mediados del mes de febrero. En la fase de reproductiva, se registra un total de 20 días con valores de energía solar por encima de $400 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, mientras que en 6 días se alcanzó un valor igual o superior a $500 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$. En la fase de maduración, 24 días estuvieron por encima de $400 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$; para la misma fase, 7 días registraron valores iguales o superiores a $500 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (figura 9). Se hace énfasis en las épocas de siembra 1 y 2 debido a que presentaron diferencias estadísticas significativas en la variable Rendimiento (figura 12).

Para analizar los valores de energía solar, en mayor profundidad, en la tabla 1 se presenta la energía solar acumulada durante cada fase de crecimiento para las tres épocas de siembra, así como el promedio diario de energía solar por fase.

Se puede observar que existen diferencias importantes en los niveles de energía solar recibidos por cada fase de crecimiento, entre las épocas 1 y 2: la diferencia fue, para todo el ciclo, de $21,1 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, en favor de la primera época de siembra. Dicha diferencia resultó bastante evidente en la fase de maduración ($24,5 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$), lo que significa mejores condiciones para el cultivo del arroz en la etapa de llenado de grano para la Época 1.

Los valores de temperatura máxima (tabla 2) son inferiores a 32°C , en promedio, para la fase reproductiva en las tres épocas de siembra, de manera que no resultan limitantes para la producción de arroz. La fase de maduración registró valores ligeramente inferiores para fase reproductiva, de manera que el llenado de grano se llevó a cabo bajo condiciones favorables en las épocas evaluadas.

En cuanto a las temperaturas mínimas (tabla 3), se observa una ligera diferencia en los valores promedios para las fases de crecimiento reproductiva y de maduración. Los valores registrados en la época 2 son ligeramente superiores a los de la época 1.

4.3.2. Rendimiento

Diferencias significativas fueron observadas sobre el rendimiento debido a las tres épocas de siembra (figura 12).

El rendimiento de grano en la época de siembra 1 (31-dic/ 2010) fue estadísticamente superior a la época 2 (15-feb/2011), en un 13.2%. La época de siembra 3 presentó un comportamiento intermedio, con un rendimiento que superó en un 8.42% a la época 2. No hubo diferencia estadística entre las variedades evaluadas, ni significancia a nivel de la interacción entre los dos factores (Figura 13). Se observa como la tendencia de rendimiento es la misma para las dos variedades: mejor comportamiento en la primera época, el rendimiento más bajo en la segunda época y un comportamiento intermedio en la tercera época.

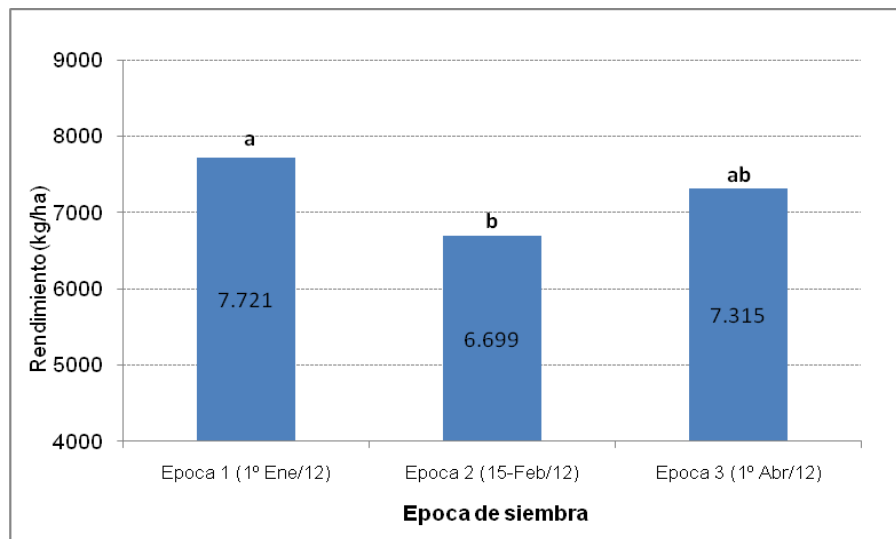


Figura 12. Rendimiento promedio de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra.

Saldaña, 2011. Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

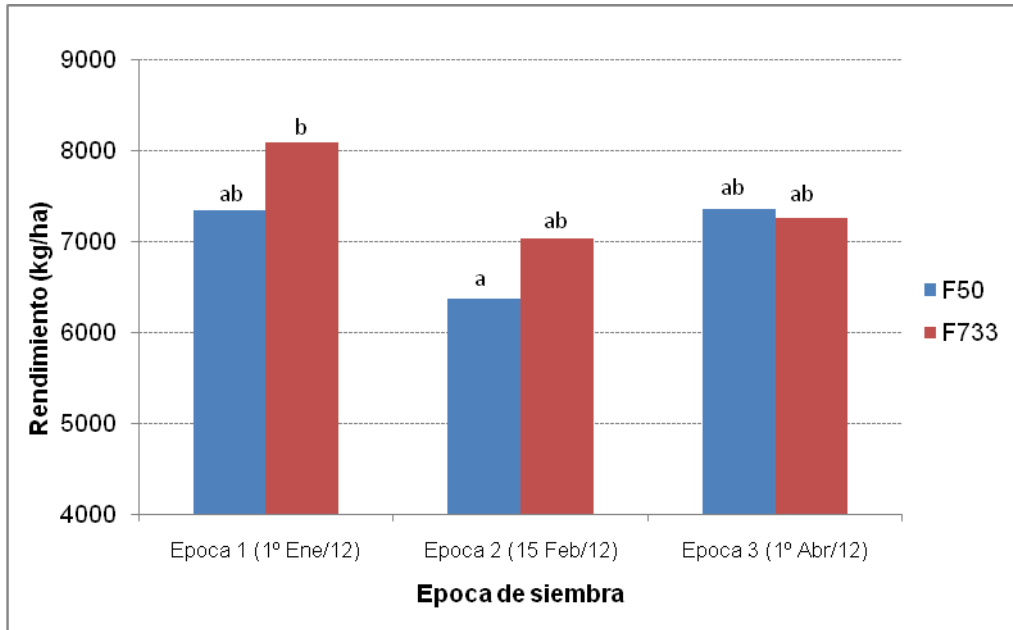


Figura 13. Rendimiento de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra. Saldaña, 2011.

Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

4.3.3. Biomasa e índice de área foliar

En las figuras 16 y 17 se observan las curvas logísticas del acumulado de la producción de materia seca a través del tiempo para las variedades F-50 y F-733, bajo tres épocas de siembra. En términos generales, se puede observar que la producción de biomasa en la época 1 fue inferior durante las fases vegetativa y reproductiva (0-78 ddg). Luego, hay un incremento significativo en la fase de maduración, aprovechando los mayores valores de radiación solar; el efecto es más evidente en la variedad F-733, donde el valor de biomasa total en la época 1 fue 34.9% superior al de la época 2 y 24.9% superior al de la época 3 (figura 17). La mayor acumulación de biomasa es uno de los factores fisiológicos principales relacionados con incrementos en la producción de arroz (Ganghua *et al*, 2009)

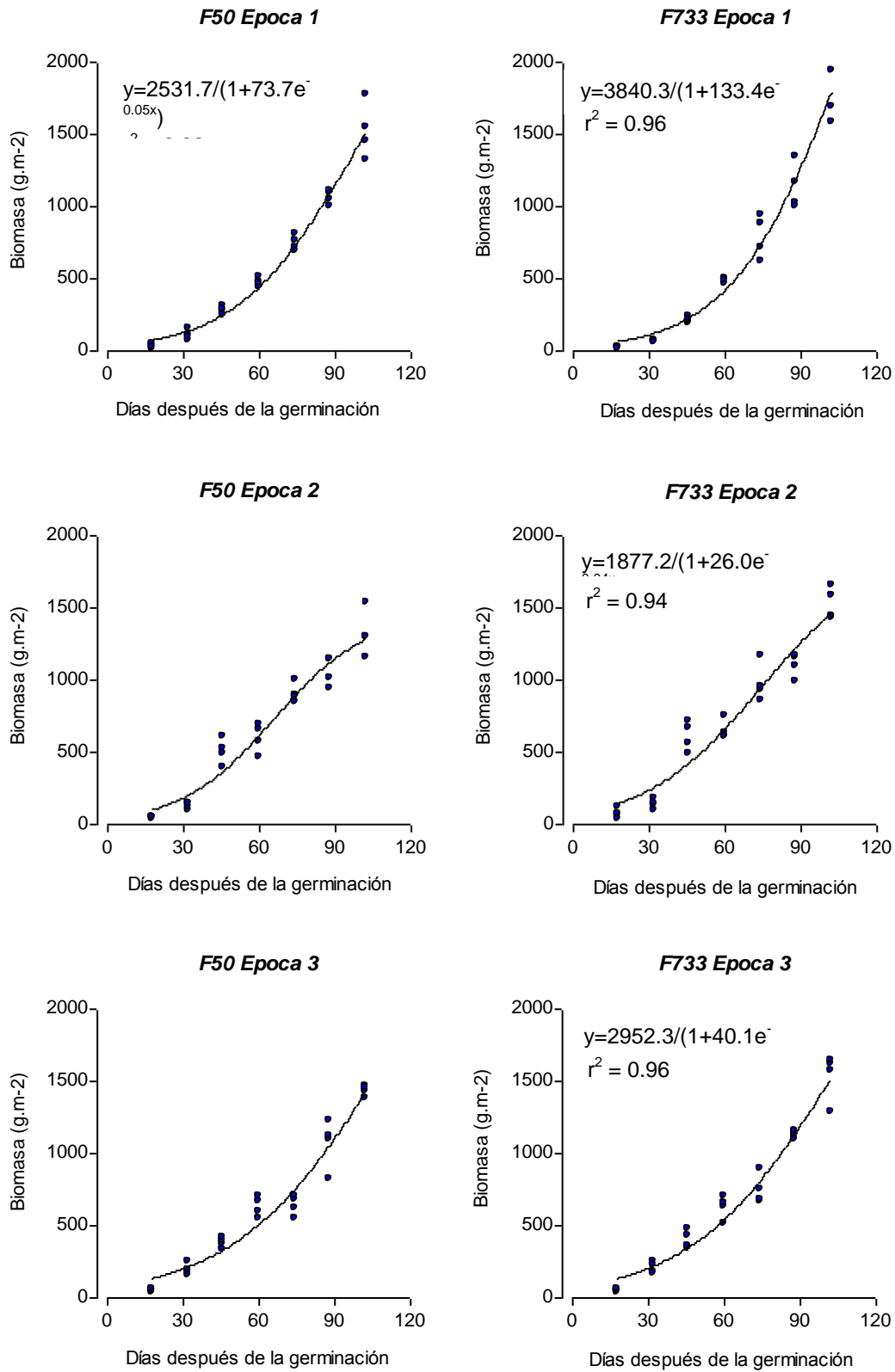


Figura14. Acumulación de materia seca de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra.

Figura14. Acumulación de materia seca de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra. Para comparar estadísticamente la acumulación de materia seca de cada variedad, en las tres épocas de siembra evaluadas, se realizó un análisis de área bajo la curva.

AB

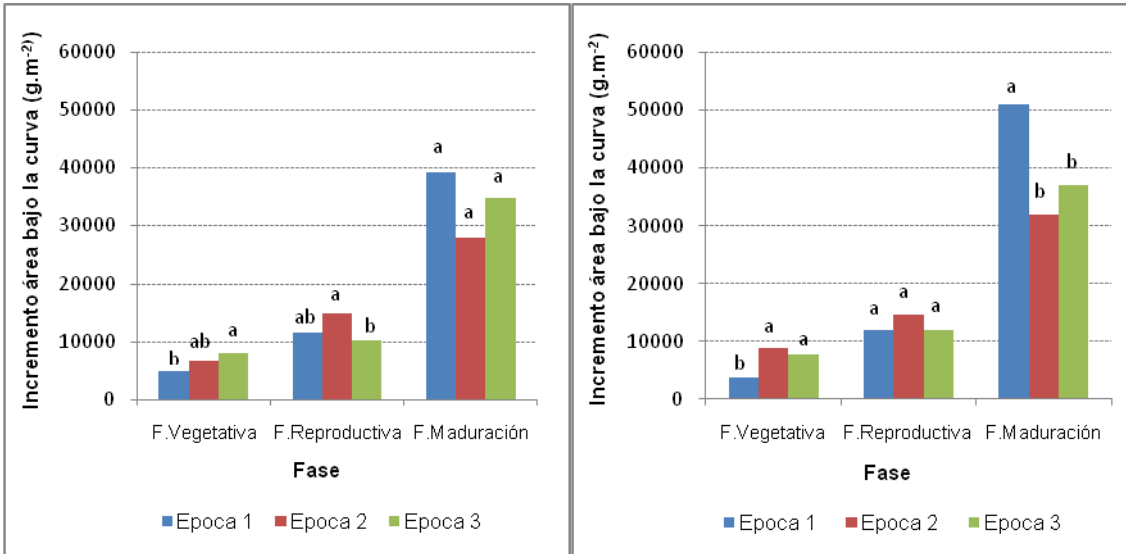


Figura 15. Acumulación de materia seca por fase fenológica de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra. Incremento en el área bajo la curva. (A: F50; B: F733).

La evolución de la materia seca en F50 a través del ciclo, para las tres épocas de siembra, fue comparada mediante el área bajo la curva. Se comparó el incremento de biomasa producido en cada fase de crecimiento del cultivo. En la figura 15A se observa que, en la fase vegetativa, la época 1 de siembra registró menor producción de biomasa que las épocas 2 y 3. Durante la fase reproductiva, se mantiene la menor ganancia de materia seca para la época 1, aunque con menores diferencias. Para la etapa de maduración, se han equilibrado estadísticamente las cantidades de biomasa producida en las tres épocas de siembra, con promedios superiores para la época 1.

Con respecto a la F733 (figura 15B), se observa que la producción de biomasa de la época 1 durante la fase vegetativa es significativamente inferior al de las épocas 2 y 3. Luego, el incremento de biomasa fue estadísticamente similar para las tres épocas durante la fase reproductiva del cultivo. Finalmente, la ganancia de materia seca de la

época 1 es estadísticamente superior durante la fase de maduración (62.7% superior a la época 2 y 72.2% superior a la época 3).

El índice de área foliar de una comunidad de plantas corresponde al área foliar que tiene la población de plantas con respecto al área de suelo ocupada por ese follaje. Se encuentra muy relacionado con la capacidad de interceptar la radiación solar y la producción de biomasa. Sus valores óptimos oscilan entre 4 y 7, con una máxima intercepción de luz con valores de 6 a 8 (Yoshida, 1981).

Los valores de IAF alcanzaron su valor máximo aproximadamente a los 85-90 días, con valores alrededor de 7, para tener una leve disminución en las etapas finales de cultivo.

La época 3 registró un incremento más acelerado de los valores de IAF, para las dos variedades evaluadas, sobretodo en la etapa reproductiva del arroz (figura 16). En la tabla 8 se observa el comparativo del índice de área foliar máximo alcanzado; los valores para la época 1 fueron estadísticamente inferiores a los de las épocas 2 y 3.

Las diferencias registradas entre las épocas en el IAF no conservan la misma proporción a nivel de la materia seca.

4.3.4. Tasas de crecimiento

El máximo índice de área foliar registró diferencias estadísticas entre las épocas evaluadas. La época de siembra 1 presentó el menor valor máximo de IAF mientras que no se registraron diferencias significativas entre las épocas 2 y 3, que alcanzaron valores por encima de 7 (tabla 10).

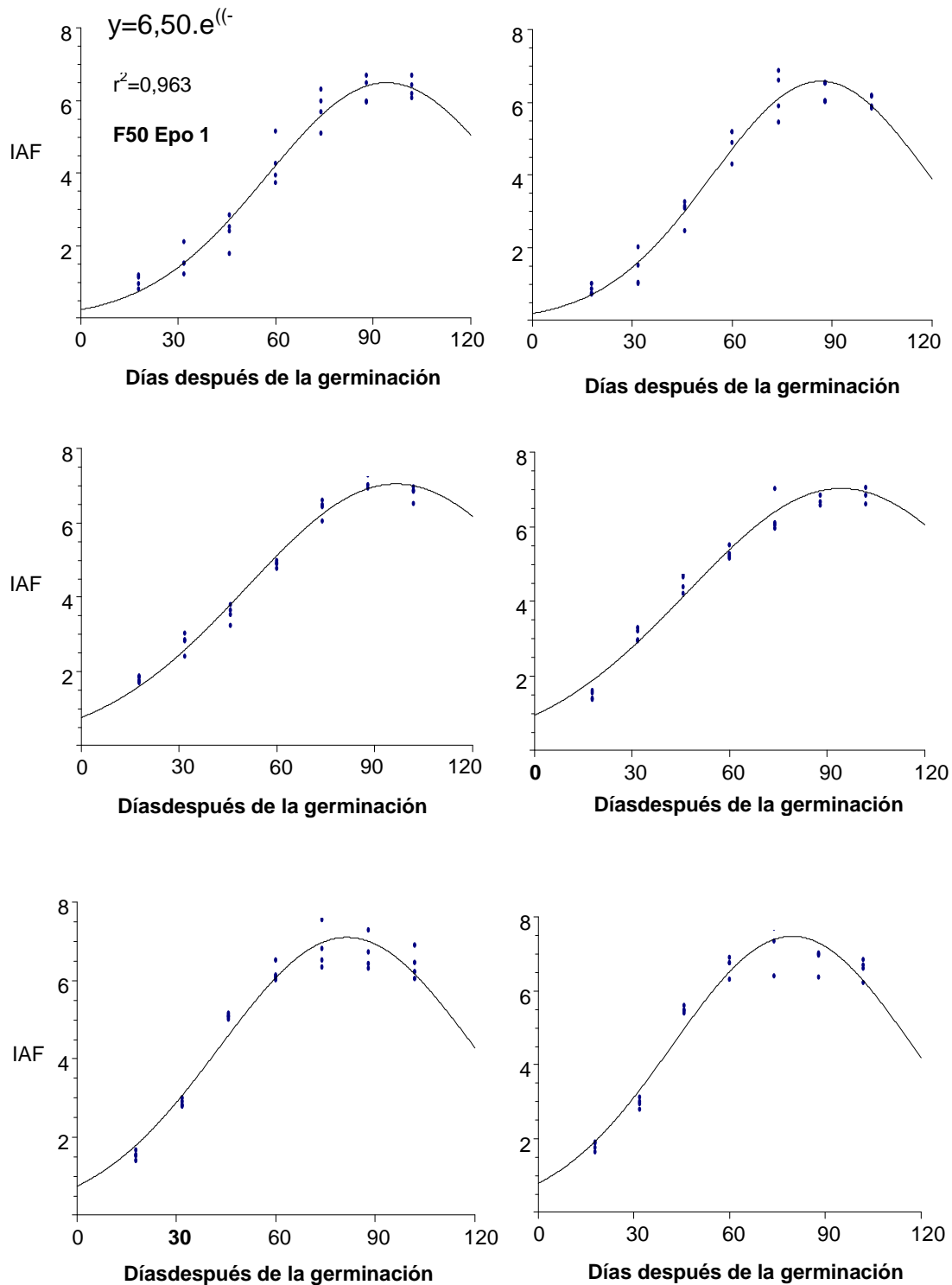


Figura 16. Índice de área foliar de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra.

Tabla 8. Tasas de crecimiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra. Saldaña, 2011

Factor	IAF Máximo	TCC media (g.m ⁻² .d ⁻¹)	DAF acumulada	TAN (g.m ⁻² .d ⁻¹)
<i>Epoca</i>				
Epo 1	6.39	a ^x	25.27	a
Epo 2	7.23	b	21.33	a
Epo 3	7.06	b	22.15	a
<i>Cultivar</i>				
Fed 50	6.80	a	19.67	a
Fed 733	6.98	a	26.17	b
Epoca	***y	ns	***	***
Cultivar	ns	*	*	*
Epoca*Cult	ns	ns	ns	ns
Coef. V. (%)	6.56	30.47	4.76	10.89

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

^yns, * y *** significan: no significancia y significancia a P≤0.05 y P≤0.01, respectivamente

No se registraron diferencias estadísticas entre las épocas evaluadas, para la tasa de crecimiento de cultivo. Con respecto a la duración del área foliar acumulada, se presentaron diferencias estadísticas significativas entre las épocas. Los mayores valores fueron alcanzados por la época 3, seguida por la época 2 (tabla 8).

La época 1 de siembra presentó los mayores valores de tasa de asimilación neta, superando estadísticamente a las otras dos épocas de siembra (tabla 8).

En cuanto a las variedades evaluadas, se registraron diferencias estadísticas a nivel de la tasa de crecimiento de cultivo, con mayores valores para la Fedearroz 733. De igual forma, Fedearroz 733 registró valores significativamente más altos que Fedearroz 50 en la duración del área foliar acumulada y la tasa de asimilación neta (tabla 8).

4.3.5. Influencia de los factores climáticos sobre las variables de crecimiento

El análisis de correlación entre los factores climáticos y las variables de crecimiento se presenta en la tabla 9. La energía solar y la temperatura presentaron una alta correlación con la producción de biomasa (materia seca) y el índice de área foliar. Por el contrario, la humedad relativa no presentó ninguna correlación con dichas variables de crecimiento. La tasa de crecimiento de cultivo no mostró relación significativa con ninguna de las variables climáticas registradas en el estudio.

Tabla 9. Análisis de correlación entre factores climáticos y variables de crecimiento de arroz. Saldaña, 2011.

Factor climático / Variable	Energía solar acumulada	Temperatura máxima acumulada	Temperatura mínima acumulada	Humedad relativa promedio
Biomasa	0.959	0.959	0.959	0.219
Índice de área foliar – IAF	0.864	0.873	0.891	0.001
Tasa crecim. cultiv. – TCC	0.412	0.384	0.352	0.121

Se realizó un análisis de elasticidad para determinar cuantificar cómo una variación en los valores de las variables Energía Solar y Temperatura afecta los valores de Biomasa e IAF (tabla 10). Un cambio en una unidad en los valores de energía solar, producirá un cambio en una proporción de 2.191 en los valores de biomasa, y de 1.429 en los valores de índice de área foliar. El modelo de elasticidad no presentó significancia estadística para la variable tasa de crecimiento de cultivo (tabla 10).

Tabla 10. Determinación del grado de elasticidad de variables de crecimiento respecto a la energía Solar incidente. Saldaña, 2011.

Variable	Elasticidad (β)	Significancia
Biomasa	2.1919	0.0007
Índice de área foliar	1.4290	0,0001
Tasa de crecim. cultivo	0.8336	0,7480

4.3.6. Par interceptada y uso eficiente de la radiación (RUE):

Se presentaron diferencias estadísticas significativas para la variable PAR interceptada-IPAR entre las épocas de siembra evaluadas (tabla 11). La época 1 presentó un valor de IPAR superior en un 3.94% al valor de la época 2 y un 6.95% al de la época 3. No se registraron diferencias estadísticas entre las variedades.

Con respecto a la RUE, no se presentaron diferencias entre las épocas de siembra. Por el contrario, se presentaron diferencias significativas entre las variedades; Fedearroz 733 **registró un valor superior en un 12.02% al de Fedearroz 50.**

4.3.7. Componentes del rendimiento

En cuanto a los componentes del rendimiento, no hubo diferencias estadísticas significativas en cuanto al número de macollas/m², a nivel de variedades o de épocas de siembra. Sin embargo, sí se registraron diferencias estadísticas entre las épocas de siembra en la variable número de panículas/m² (tabla 12). La época 3 registró un valor estadísticamente inferior en cuanto al número de panículas con respecto a las épocas 1 y 2.

Tabla 11. Radiación interceptada (IPAR) y uso eficiente de la radiación (RUE) en dos variedades y tres épocas de siembra.

Factor	IPAR (MJ.m ⁻²)	RUE (g.MJ ⁻¹)
<i>Epoca</i>		
Epoca 1	1068.11 a ^x	1.56 a
Epoca 2	1025.99 b	1.39 a
Epoca 3	993.90 c	1.49 a
<i>Significancia</i>	*** ^y	ns
<i>Variedad</i>		
Fedearroz 50	1028.73 a	1.39 b
Fedearroz 733	1029.94 a	1.58 a
<i>Significancia</i>	ns	***
Epoca x Cultivar	ns	ns
Coef. Variac. (%)	0.38	10.44

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

^yns, * y *** significan: no significancia y significancia a P≤0.05 y P≤0.01, respectivamente

Tabla 12. Evaluación del comportamiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra Saldaña, 2011. Componentes de rendimiento

VARIEDAD	1° EPOCA		2° EPOCA		3° EPOCA		Promedio	Promedio
	N°macollas /m ²	N°panícul. /m ²	N°macollas /m ²	N°panícul. /m ²	N°macollas /m ²	N°panícul. /m ²	N°macollas /m ²	N°panícul. /m ²
Fed 733	581.0 a ^x	557.0 ab	589.0 a	577.0 b	518.0 a	478.0 ab	562.7 a	537.3 a
Fed 50	533.0 a	527.0 ab	541.0 a	529.0 ab	495.0 a	431.0 a	523.0 a	495.7 a
Promedio	557.0 a	542.0 b	565.0 a	553.0 b	506.5 a	454.5 a		

Coef. Var (%): 13.98 (macollas); 15.05 (panículas)

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

Ya que no se presentaron diferencias en el número de macollas, pero sí en el número de panículas por unidad de área, se infiere que la época 3 registró un mayor macollamiento inválido, es decir, un mayor número de macollas que no produjeron una panícula.

Entre las épocas de siembra 1 y 2 no se presentaron diferencias en el número de panículas por unidad de área, de manera que ésta variable no es la responsable por la diferencia de rendimiento entre las dos épocas (tabla 12).

El número de espiguillas totales por unidad de área registró diferencias estadísticas significativas entre las épocas de siembra. La tercera época registró valores estadísticamente superiores a la época 2, mientras que la época de siembra 1 registró un comportamiento intermedio para esta variable. No se presentaron diferencias a nivel de las variedades (Tabla 13). Sin embargo, el porcentaje de vaneamiento fue superior estadísticamente en la época 3, de manera que el número de espiguillas llenas fue similar estadísticamente (tabla 14).

El mejor IAF de la época 3 permitió mitigar el impacto de la baja luminosidad, de manera que se pudo interceptar en mayor medida la menor radiación incidente durante la fase reproductiva de esta época. Esto le permitió expresar un mayor número de espiguillas totales. Sin embargo, la luminosidad registrada en la fase de maduración fue insuficiente para alcanzar una mejor tasa de llenado de grano y, por ende, fue significativamente más alto su porcentaje de vaneamiento con respecto a las otras épocas de siembra.

Tabla 13. Evaluación del comportamiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra - Saldaña 2011 Componentes de rendimiento

VARIEDAD	1° EPOCA		2° EPOCA		3° EPOCA		Promedio	Promedio
	N°espig. Totales	N° espig. llenas	N°espig. totales	N° espig. llenas	N°espig. totales	N° espig. llenas	N°espig. Totales	N° espig. llenas
Fed 733	2996 bc ^x	2657 c	2561 ab	2177 abc	2461 ab	1880 a	2673 a	2238 a
Fed 50	2594 ab	2252 abc	2320 a	1990 ab	3559 c	2496 bc	2824 a	2246 a
Promedio	2795 ab	2454 a	2440 a	2083 a	3010 b	2188 a		

Coef. Var (%): n°espig tot=13.48 ; n°espig llen=15.98

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

Tabla 14. Evaluación del comportamiento de dos variedades de arroz en tres épocas de siembra - Saldaña 2011 – Vaneamiento de espiguillas

VARIEDAD	Vaneamiento (%)			Promedio
	Época 1	Época 2	Época 3	
Fedearroz 733	11,49 a ^x	14,89 a	23,73 b	16,7 a
Fedearroz 50	13,84 a	14,33 a	30,15 c	19,44 a
Promedio	12,66 a	14,61 a	26,94 b	

Coef. Var. (%): 19.53

^xTratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey.

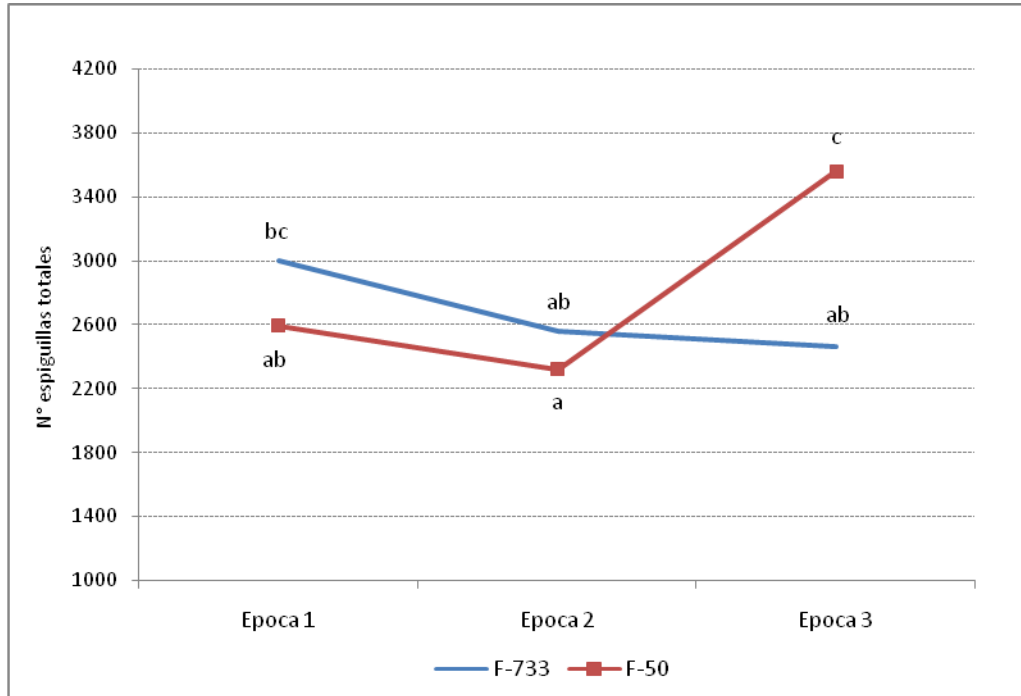


Figura 17. Valores de número total de espiguillas por unidad de área, de dos variedades de arroz, en tres épocas de siembra. Saldaña, 2011. Tratamientos con letra distinta presentan diferencias estadísticas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

El modelo registró significancia a nivel de la interacción entre los factores Variedad y Época de siembra, para la variable N° espiguillas totales; esto quiere decir, que el número de espiguillas registrado en la variedad Fedearroz 50 tuvo una tendencia diferente al de Fedearroz 733, en las diferentes épocas de siembra. Mientras Fedearroz 50 registró el mayor número de espiguillas en la época de siembra 3, ésta misma época fue la menor número de espiguillas para Fedearroz 733 (Figura 20).

5. Discusión

5.1. Ensayo de altas temperaturas

Los resultados muestran una reducción de un 28% en la tasa de fotosíntesis de las plantas sometidas a altas temperaturas, coincidiendo con los reportes de diferentes autores sobre el efecto negativo de las altas temperaturas del día sobre la tasa fotosíntesis de la planta de arroz (Lu *et al*, 2013; Yin *et al*, 2010; Cao *et al*, 2009). El efecto negativo puede estar originado en incrementos de la fotorespiración, menor activación de la enzima Rubisco o daños a nivel de la membrana del tilacoide. A nivel de cultivares, se observa una menor disminución de la tasa de fotosíntesis en la F733 con respecto a F50.

El estrés térmico ocasionó una reducción en los valores de conductancia estomática. La disminución de la g_s bajo condición de alta temperatura es explicada por el incremento en las tasas de fotorespiración y la respiración, lo que conduce a un incremento en la concentración interna de CO_2 (C_i); si los estomas son sensibles a dicha C_i se producirá cierre estomático (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Santrucek y Sage (1996) plantean que esta respuesta puede variar de acuerdo a la especie estudiada.

Los mayores valores de conductancia estomática registrados en la etapa de primordio floral, coinciden con los resultados encontrados por Maruyama y Kuwagata (2008), quienes registran valores decrecientes de conductancia estomática a medida que avanza el ciclo de cultivo.

La disminución de la conductancia estomática explica, en buena parte, la disminución en la tasa de fotosíntesis bajo condiciones de altas temperaturas diurnas. Una reducción de la conductancia estomática ocasiona una disminución del intercambio gaseoso y la tasa fotosintética se ve reducida por una menor disponibilidad de CO_2 . Los resultados de este trabajo concuerdan con los reportados por Takai *et al* (2010) y Kusumiet *al* (2012), quienes encontraron una alta correlación positiva entre los valores de tasa de fotosíntesis y conductancia estomática en arroz.

Observaciones realizadas en el tiempo sobre el comportamiento comercial de las dos variedades estudiadas muestran un mejor comportamiento de la Fedearroz 733 bajo condiciones de altas temperaturas, y la menor caída de su tasa fotosintética bajo dichas condiciones podría ser uno de los factores que expliquen su mejor desempeño (Fedearroz, 2010).

Los valores de lecturas Spad no se vieron afectados por los tratamientos de altas temperaturas, de manera que la disminución en la tasa de fotosíntesis en dicha condición de temperatura no se podría relacionar con una disminución en la cantidad de clorofila en la hoja. Nuestro resultado difiere con algunos reportes existentes acerca del efecto negativo de las altas temperaturas sobre la cantidad de clorofila de la hoja en cultivos como el trigo, cuando éstas superan los 37°C (Efeoglu y Terzioglu, 2009). Es probable que se puedan registrar efectos negativos de temperaturas superiores a 40°C sobre la cantidad de clorofila en el arroz, pero alcanzar dichas temperaturas es de muy baja ocurrencia en las regiones arroceras colombianas. De acuerdo a lo anterior, esta variable no sería de mucha utilidad para la evaluación de genotipos de arroz con respecto a su respuesta a condiciones de altas temperaturas del día.

Los resultados encontrados en el estudio difieren con los registrados por algunos autores, que reportan disminuciones en los valores de Fv/Fm para hojas de arroz, en temperaturas de 40°C o superiores a ésta. Han *et al* (2009) encontraron reducciones significativas en los niveles de máxima eficiencia de la clorofila a temperaturas de 45°C. Con temperaturas de 40°C se registró una disminución con respecto a la temperatura de 26°C, pero no con respecto a la de 35°C. Otros autores reportan daños en el fotosistema II (PSII), ocasionados por altas temperaturas, sólo cuando este factor se ha combinado con condiciones de alta radiación solar. Yin *et al* (2010), encontraron que el estrés por alta temperatura causó un daño en el PSII de plantas de arroz cuando se combinó con condiciones de alta radiación; dicho efecto se observó en temperaturas superiores a 35°C. La alta radiación incrementa la producción de especies reactivas de oxígeno, en condiciones de altas temperaturas. Sin embargo, en nuestro trabajo no se evidenció un daño en el PSII de ninguno de los dos genotipos, bajo las condiciones del ensayo, las cuales incluyeron un importante número de días bajo condiciones de alta radiación, muy propias del trópico.

Algunos autores reportan una mayor utilidad de los estudios de fluorescencia de la clorofila en arroz, en plantas sometidas a otro tipo de estrés, como condiciones de salinidad y bajas temperaturas (Sayed, 2003).

Para la utilización de la variable F_v/F_m en la caracterización de la respuesta de cultivares colombianos a altas temperaturas sería aconsejable utilizar mayores temperaturas, aunque no son tan comunes en nuestro medio, o incrementar el tiempo de aplicación del estrés térmico, ya que en nuestro estudio fue de 2,5 h diarias. Tal vez, aplicando el tratamiento por más tiempo, se observe un mayor impacto del estrés térmico sobre el transporte de electrones en el PSII.

Debido a que los tratamientos de calor no ocasionaron un impacto negativo en el funcionamiento del PSII ni en el contenido de clorofila, la disminución de la tasa de fotosíntesis bajo las condiciones de altas temperaturas se puede atribuir, en parte, a la menor disponibilidad de CO_2 , producto de la disminución de la conductancia estomática. Sin embargo, la intensidad de la respuesta no es igual en los dos materiales. La disminución en los valores de conductancia estomática fue más evidente en la Fedearroz 733, sin embargo, esta variedad tuvo una menor disminución en la tasa de fotosíntesis. Probablemente, otros procesos fisiológicos relacionados con fotosíntesis se vieron afectados de manera más intensa en la variedad Fedearroz 50. La inhibición de la fotosíntesis debido a condiciones de altas temperaturas puede estar relacionada con la interrupción del transporte de electrones, la fijación y la partición del carbono, efectos sobre algunas características de las células del mesófilo, como daño en las membranas celulares, y a nivel de las estructuras del cloroplasto y la mitocondria (Zhang *et al*, 2009; Krishnan *et al*, 2011). En futuros trabajos para identificar la respuesta de genotipos de arroz a condiciones de altas temperaturas se pueden evaluar otras variables como la pérdida de electrolitos y contenido de MDA, que permiten establecer el daño en membranas celulares y lograr una mejor caracterización de los materiales a dicha condición climática.

El porcentaje de vaneamiento se incrementó significativamente con respecto al testigo en las plantas que fueron sometidas a estrés térmico en floración; el efecto se observó en las dos variedades. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Cao *et al* (2009), quienes reportan una reducción en la tasa de llenado de grano bajo condiciones de altas temperatura en la etapa de floración, y que existen diferencias varietales en la respuesta del arroz. Chahalet *al*(2007) reportan una disminución

significativa de la producción de arroz cuando la etapa de floración se desarrolla con temperaturas superiores a 34°C.

La mayoría de cultivares de arroz desarrollan el proceso de apertura floral entre las 10.00 y las 13.00 h (Kobayasi y Atsuta, 2010). En el estudio, las plantas fueron sometidas a altas temperaturas entre las 9.30 a.m. y 12.00 M., de manera que la mayor parte del proceso de apertura floral quedase cubierto por el tratamiento de alta temperatura y se pudiera evaluar el comportamiento de los materiales en dicha condición. La duración del tratamiento de alta temperatura utilizada en el ensayo resulta suficiente para ocasionar esterilidad en las espiguillas; Jagadish *et al* (2007) encontró que una hora de exposición de espiguillas en antesis, a condiciones de altas temperaturas, es suficiente para causar esterilidad.

5.2. Ensayo de luminosidad

La tasa de fotosíntesis en condiciones de libre exposición al sol fue 44% superior al tratamiento bajo sombra. La luz es uno de los insumos básicos del proceso fotosintético, de manera que una disminución en su disponibilidad genera un impacto muy importante en la tasa de fotosíntesis de las plantas. Diversos autores registran la reducción de la tasa de fotosíntesis en condiciones de baja radiación, pero con diferente intensidad en el efecto; Vijiet *al* (1997), registra una disminución del 17% en la tasa de fotosíntesis, con una reducción de un 50% de la radiación incidente. Hay que tener en cuenta que en este estudio, la evaluación realizada con la barra cuántica marcó una reducción del 65-70% en la radiación fotosintéticamente activa, ocasionada por la instalación de la polisombra, que teóricamente reducía en un 50% aproximadamente la radiación incidente. La malla utilizada fue de color negro, de manera que se pudiese imitar la condición de sombreamiento natural sin que se viese alterada la proporción de luz roja/rojo lejano, como reportan algunos autores (Smith *et al*, 1993).

Los valores de conductancia estomática fueron superiores en las plantas expuestas totalmente al sol. Bajo condiciones de adecuada disponibilidad de agua para las plantas, como fue el caso de este ensayo, la intensidad luminosa determina en gran medida el grado de apertura estomática. Existen moléculas fotorreceptoras en las células oclusivas de los estomas, del grupo de las fototropinas, que detectan la señal de luz, incrementando la apertura estomática (Azcón-Bieto y Talón, 2008). En cultivos como el

sorgo existen reportes de reducción en los valores de conductancia estomática cuando las plantas son sometidas a estrés por baja luminosidad (Hattori *et al*, 2007).

No se evidenció un efecto negativo de las condiciones de baja luminosidad con respecto a los valores de máxima eficiencia del PSII (Fv/Fm). Este resultado difiere del registrado por Vijiet *al* (1997), quienes reportan una ligera reducción de los valores de Fv/Fm bajo condiciones de baja luminosidad, sobretodo en genotipos susceptibles a dicha condición. En los tratamientos de plena exposición a la luz solar, se registró una ligera disminución de los valores de Fv/Fm; bajo condiciones de alta luminosidad, las cuales se pueden presentar con frecuencia en el trópico, se puede producir el fenómeno de fotoinhibición, es decir, una interrupción en el transporte de electrones en el fotosistema II producto de una excesiva acumulación de energía en el aparato fotosintético. Sin embargo, la reducción de los valores de Fv/Fm en condiciones de plena exposición al sol fue relativamente baja y no tendría un impacto significativo sobre la tasa de fotosíntesis del cultivo.

Los valores de unidades SPAD, los cuales son una medida indirecta de la cantidad de clorofila en la hoja, fueron superiores en los tratamientos Bajo sombra. Nuestros resultados coinciden con otros trabajos que reportan la misma respuesta en el contenido de clorofila bajo condiciones de baja disponibilidad de luz. Vijiet *al* (1997) reporta un incremento en la cantidad total de clorofila cuando las plantas son expuestas a baja radiación; el efecto fue mayor en genotipos tolerantes a baja luminosidad. En condiciones de baja radiación se produce un cambio en la distribución del nitrógeno en la hoja de arroz, aumentando su concentración en los complejos cosechadores de luz, en detrimento del sistema de transporte de electrones y los contenidos de rubisco (Makino *et al*, 1997). Esta evaluación puede servir para la identificación de genotipos que presenten mejor respuesta a condiciones de baja luminosidad (Lakshmi *et al*, 2004; Garrido *et al*, 2008). De igual forma, menores lecturas SPAD pueden ser encontradas bajo condiciones de alta radiación, debido a la pérdida regulada de clorofila y pigmentos que puede registrar la planta, como medida de protección contra los excesos de luz (Bilger *et al*, 1995).

Con respecto a los rendimientos, se observa que la etapa de llenado de grano es la más susceptible a las condiciones de baja luminosidad. Fedearroz 50 se observa ligeramente más susceptible a la baja radiación que Fedearroz 733, situación que se ha observado en

condiciones de cultivo comercial en la zona arroceras donde se realizó el ensayo (Fedearroz, 2010).

La fotosíntesis que realizan la hoja bandera y las dos hojas siguientes, durante la etapa de llenado de grano, es la responsable de alrededor del 75% del llenado de la panícula de arroz (Yoshida, 1981; Wu *et al*, 2008; Jianget *al*, 2004); el otro 25% proviene de la removilización de carbohidratos almacenados en las vainas de las hojas y el tallo. Por tanto, una disminución en la disponibilidad de luz en la etapa de llenado de grano incrementa el vaneamiento de espiguillas y ocasiona una disminución en el peso de los granos individuales, disminuyendo de manera significativa los rendimientos finales del cultivo.

5.3. Ensayo de épocas de siembra

El parámetro energía solar presentó los valores más altos para la época de siembra 1 (figuras 8, 9 y 10, tabla 12). Tanto en el número de días con valores superiores a 400-500 cal.cm⁻².d⁻¹, como en el acumulado de energía solar para cada fase de crecimiento, la Época 1 presentó condiciones más adecuadas para el cultivo que la Época 2. De manera general, valores adecuados de energía solar para cada una de las tres fases de crecimiento del cultivo del arroz, son los siguientes: 300-400 cal/cm²/día, para la fase vegetativa; 400-500 cal, para la fase reproductiva y 400-500 cal para la fase de maduración. La respuesta de los rendimientos a la intensidad lumínica se hace más evidente en la fase reproductiva del arroz, seguida por la etapa de llenado de grano (Yoshida, 1981).

Numerosos investigadores han reportado la mayor utilidad de analizar el rango de temperatura del día, con respecto al análisis de la temperatura promedio del día (Yin *et al*, 1996; Lobell, 2007). La temperatura máxima y mínima que se registran en un día determinado puede alcanzar valores limitantes para diferentes procesos fisiológicos de la planta, situación que puede quedar enmascarada cuando sólo se analiza el promedio de la temperatura del día. Por esta razón, en el presente estudio se realizó el análisis de las temperaturas máximas y mínimas de las épocas de siembra evaluadas. La época de siembra 1 registró temperaturas máximas que no son muy limitantes para el cultivo (figura 11). Las temperaturas máximas fueron más altas durante la fase de crecimiento vegetativa, alrededor de 32-34°C, disminuyendo hacia las fases reproductiva y de

maduración, que registraron valores inferiores a 33°C en la mayoría de los días. Las fases reproductiva y de maduración son más susceptibles a temperaturas superiores a 34°C, causando esterilidad y bajo peso de los granos (Cao *et al*, 2009).

En la segunda época de siembra se mantuvo la tendencia de la primera época. Temperaturas no tan limitantes, ligeramente superiores en la fase vegetativa. La fase reproductiva y de maduración trascurrieron con temperaturas inferiores a 33°C para la mayoría de los días.

Por todo lo anterior, se analiza que la temperatura máxima no fue un factor determinante, que logre explicar las diferencias de rendimiento que se presentaron en las épocas de siembra 1 y 2.

En cuanto a las temperaturas mínimas, se registraron valores ligeramente superiores a los óptimos para el cultivo del arroz. Altas temperaturas en la noche ocasionan incrementos en la tasa de respiración de las plantas, así como estrés oxidativo (Penget *al*, 2004). Sin embargo, no se observan diferencias importantes entre las dos épocas de siembras, de manera que la diferencia en rendimientos de las épocas de siembra 1 y 2 no se encuentra relacionada con la temperatura mínima.

La energía solar y la temperatura registraron influencia significativa en la producción de materia seca y el índice de área foliar del arroz. Los valores de elasticidad fueron superiores para la variable climática Energía Solar, lo que quiere decir que un cambio en los valores de energía solar tiene un impacto superior sobre la producción de materia seca y el índice de área foliar que un cambio en la temperatura. Otras variables climáticas como la humedad relativa no presentaron correlación significativa con la biomasa y el IAF. (Yoshida, 1981), encontraron una alta correlación entre la radiación incidente en las fases reproductiva y de maduración del cultivo y la producción de arroz. Valores superiores a 400 cal.cm⁻².d⁻¹, en las fases finales de cultivo están asociados con altas producciones de grano, mientras que bajos niveles de luminosidad en la fase vegetativa no afectaron el rendimiento del cultivo.

El rendimiento de grano fue estadísticamente superior en la época de siembra 1 con respecto a la época 2. Su mayor producción de materia seca en la parte final de la fase reproductiva y durante la fase de maduración explica, en buena parte, su mejor rendimiento de grano. De igual forma, esta producción superior de materia seca en las fases finales de cultivo correlaciona con los mayores niveles de radiación solar registrados para la época 1 en dichas fases fenológicas. Estos resultados coinciden con

otros autores que explican la influencia positiva de altos niveles de radiación incidente en las fases finales de cultivo sobre la producción de arroz:Wuet *al* (2008) encontraron correlación altamente significativa entre la acumulación de materia seca entre espigamiento y madurez, con el rendimiento de grano en híbridos de arroz. La acumulación de materia seca de elongación a espigamiento mostró correlación significativa, pero inferior a la de la fase de maduración.Takaiet *al* (2006), encontraron importante asociación entre la cantidad de radiación incidente en la fase de llenado de grano y el porcentaje de espiguillas llenas. Sin embargo, también explican la importancia de la acumulación de materia seca en la parte final de la fase reproductiva del arroz, para disponer de una demanda de buen tamaño, así como para tener una buena disponibilidad de carbohidratos no estructurales que serán removilizados en la etapa de llenado de grano. Esa mayor acumulación de materia seca, es decir, una mayor tasa de crecimiento de cultivo en la parte final de la fase reproductiva, se basó principalmente en una mayor eficiencia en el uso de la radiación (RUE).Bueno y Lafarge (2009) encontraron una alta asociación de la radiación incidente en la etapa de llenado de grano del cultivo del arroz, tanto de híbridos como de variedades, con el rendimiento de grano. La tasa de crecimiento de cultivo y de panícula en particular fue muy superior en condiciones de buena luminosidad.

La mayor producción de biomasa en las etapas iniciales de cultivo de las épocas de siembra 2 y 3, con respecto a la época 1, no se reflejó en una mayor producción de grano. Algunos autores reportan baja correlación o incluso correlación negativa de una alta generación de biomasa en las etapas iniciales del arroz sobre la producción:Chenet *al* (2009) reporta que la mayor generación de biomasa en los estados iniciales de cultivo puede llevar a una producción excesiva de materia seca, la cual puede resultar contraproducente para la asimilación de CO₂ en el canopy en los estados finales de cultivo, debido a una reducción en la concentración de nitrógeno en la hoja;Wuet *al* (2008) reporta baja correlación de la producción de biomasa en etapas iniciales de cultivo sobre los rendimientos finales del cultivo del arroz.

La determinación del IAF en este estudio se llevó a cabo con medición directa, no destructiva, con un equipo LAI-2000. Stroppianaet *al* (2006), encontraron una significativa correlación entre las mediciones destructivas del IAF en arroz, con las medidas indirectas, no destructivas, realizadas con un instrumento óptico como el LAI-2000, cuando el IAF es superior a 1. La época de siembra 1 registró el menor IAF máximo. Sin

embargo, su producción de materia seca final fue superior al de las otras épocas de siembra, de manera que su TAN fue más alta. Resulta de gran importancia lograr una aproximación a los IAF óptimos de cada variedad, ya que los resultados del estudio nos muestran que no necesariamente se requieren los valores más altos de IAF para lograr un uso eficiente de la radiación incidente, sobretodo en las etapas iniciales de cultivo.

En cuanto a las variedades evaluadas, Fedearroz 733 presentó un rendimiento superior estadísticamente a Fedearroz 50 (figura 15). El IAF máximo alcanzado por las dos variedades fue similar; sin embargo, la TCC de F-733 fue altamente superior a la de F-50; de manera que la biomasa final alcanzada por F-733 fue más alta que la de F-50. La TAN de F-733 fue superior, ya que, con la misma área foliar, tuvo una mayor producción de biomasa que F-50 (tabla 16). El IAF máximo fue alcanzado cerca a la etapa de espigamiento para las dos variedades, con valores entre 6 y 7, de manera similar a lo reportado por otros autores (San-oh *et al*, 2004).

En cuanto a los componentes de rendimiento, se observa una menor producción de panículas para la época 3 (tabla 19). De igual forma, se observa una mayor producción de espiguillas totales en dicha época (tabla 20). Probablemente, una menor densidad de población de plantas en esta época haya generado una menor cantidad de macollas y, por ende, éstas resultan de mayor tamaño. Finalmente, la radiación que registró la época 3 durante la fase de maduración pudo no ser suficiente para alcanzar una buena tasa de llenado de grano, de manera que se presentó un porcentaje de vaneamiento significativamente más alto que para las otras dos épocas. La época 1, de mejor rendimiento que la época 2, no mostró diferencias estadísticas entre los componentes, aunque sí mostró un promedio más alto de espiguillas por unidad de área y un menor porcentaje de vaneamiento, de manera que, al conjugar todos los componentes, se puede explicar la razón para que hubiese registrado un rendimiento superior.

6. Conclusiones y recomendaciones

- La tasa de fotosíntesis fue afectada negativamente por las condiciones de temperatura de 40°C, especialmente la variedad F50. La disminución de la conductancia estomática se encuentra altamente relacionada con el efecto.
- La máxima eficiencia del PSII, así como la cantidad de clorofila en la hoja, no se vieron afectados por los tratamientos de estrés térmico.
- Un período de altas temperaturas en la etapa de floración puede incrementar la esterilidad de espiguillas en los dos materiales.
- La reducción de la luminosidad disminuye de manera significativa la tasa de fotosíntesis del arroz. El efecto fue similar en las dos variedades evaluadas. De la misma forma, la conductancia estomática se ve negativamente afectada por el sombreado.
- Variables fisiológicas como el F_v/F_m y el contenido de clorofila mostraron una reducción de sus valores bajo condiciones de alta luminosidad.
- La baja luminosidad ocasionó disminución del rendimiento de los dos genotipos, siendo crítico para F50 en floración y llenado de grano, mientras que para F733 fue significativo sólo en la etapa de llenado.
- La calidad molinera del arroz no fue afectada por las condiciones de baja luminosidad.

- La acumulación de materia seca en la fase de maduración influye de manera significativa en la producción final del cultivo del arroz, siendo mayor el efecto en la F733.
- La diferencia de rendimientos entre las épocas de siembra 1 y 2 se debieron, principalmente, a la mayor disponibilidad de radiación solar en la primera época.

A. Anexo: Carta de aceptación del artículo sobre el ensayo de estrés térmico



Journal of Stress Physiology & Biochemistry

Журнал стресс-физиологии и биохимии

<http://www.jspb.ru>

E-mail: editorjspb@gmail.com

On 06.05.2013 № _____

To: Gabriel Garces-Varon and
Hermann Restrepo-Diaz

Dear Gabriel Garces-Varon and Hermann Restrepo-Diaz

your article «Response of rice plants to heat stress during initiation of panicle primordia or grain-filling phases» is accepted and would be published in V9, 2013, N3 in August.

With regards,

Dr. Sci. Alexey V Kolesnichenko, Deputy Editor-in-Chief

B. Anexo: Carta de aceptación del artículo sobre el ensayo de Baja Luminosidad



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE AGRONOMÍA
CENTRO EDITORIAL

CEFA – 046 – 13

Bogotá, 14 de mayo de 2013

Autores:
RESTREPO HERMANN
GARCÉS GABRIEL

CERTIFICADO DE APROBACIÓN

En relación al manuscrito titulado "Evaluation of low light intensity at three phenological stages on the agronomic and physiological response of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars.", el Centro Editorial hace constar que fue aceptado y aprobado para su publicación en la revista *Agronomía Colombiana* en el segundo número del Volumen 31 del año 2013.

Cordialmente,

GUSTAVO ADOLFO LIGARRETO
Director - Coordinador

Bibliografía

- Ahmad, A., S. Iqbal, S.Ahmad, T. Khaliq, W. Nasim, Z. Husnain, A. Hussain, M. Zia-ul-haq y G. Hoogenboom.2009. Seasonal growth, radiation interception, its conversion efficiency and biomass production of *Oryza sativa* L. under diverse agroenviroments in Pakistan. Pak. J. Bot. 41(3), 1241-1257.
- Akbart, N., A. Iqbal, H. Khan y M. Hanif. 2010. Effect of different sowing dates on the yield and yield components of direct seeded fine rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Plant Breeding and Crop Science 2(10), 312-315.
- Azcón-Bieto, J. y M. Talon.2008. Fundamentos de fisiología vegetal. 1a ed. Editorial McGraw Hill, Madrid.
- Baker, N. yE. Rosenqvist. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany 55(403), 1607–1621.
- Bueno, C. yLafarge, T. 2009. Higher crop performance of rice hybrids than of elite inbreds in the tropics: 1. Hybrids accumulate more biomass during each phonological phase. Field Crops Research 112, 229-237.
- Cao, Y., H. Duan, L. Yang, Z. Wang, L. Liu y J. Yang. 2009. Effect of high temperature during heading and early filling on grain yield and physiological characteristics in Indica rice. Acta AgronomicaSinica 35(3), 512-521.
- Castilla, A., D.Pineda, J. Ospina, J. Echeverri, R. Perafán, G. Garcés, J. Sierra yA.Diaz.2010. Cambio climático y producción de arroz. Arroz 58(489), 4-11.
- Chahal, G., A.Sood, S. Jalota, B. Choudhury yP. Sharma. 2007. Yield, evapotranspiration and water productivity of rice (*Oryza sativa* L.)-wheat (*Triticumaestivum* L.) system in Punjab (India) as influenced by transplanting date of rice and weather parameters agricultural water management 88, 14-22.
- Chen, S., S. Cai, X. Chen yG. Zhang. 2009. Genotypic differences in growth and physiological responses to transplanting and direct seeding cultivation in rice. Rice Science 16(2), 143-150.

- Chen, S., G. Xia, W. Zhao, W. Hao, F. Wu y G. Zhang. 2007. Characterization of leaf photosynthetic properties for no-tillage rice. *Rice Science* 14(4), 283-288.
- Dane-Fedearroz. 2011. Encuesta nacional de arroz mecanizado. I semestre de 2011, <http://dane.gov.co>; consulta: marzo 8 de 2012.
- Dane-Fedearroz. 2012. Encuesta nacional de arroz mecanizado. II semestre de 2011. <http://dane.gov.co>; consulta: marzo 8 de 2012.
- Diago, M. y B. Barrero. 2003. Rendimiento del arroz en El Espinal y Guamo durante 2002. *Arroz* 51(446), 4-8.
- Efeoglu, B. y S. Terzioglu. 2009. Photosynthetic responses of two wheat varieties to high temperature. *EurAsiaJournal Biosciences* 3, 97-106.
- Fageria, N. 2007. Yield physiology of rice. *Journal of Plant Nutrition* 30(6), 843-879.
- Fedearroz-Fondo Nacional del Arroz. 2010. Evaluación socioeconómica de la cadena productiva del arroz en Colombia. 1ª ed. Editorial Produmedios, Bogotá.
- Fernández, F., Vergara, B., Yapit, N., García, O. 1985. Capítulo 3: Fisiología y nutrición. Crecimiento y etapas de desarrollo de la planta de arroz. pp. 81-100. En: Tascón, E. y E. García (eds.). *Arroz: investigación y producción*. PNUD, Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia.
- Garcés, G. y D. Pineda. 2006. Capacitación eleva nivel tecnológico de arroceros colombianos. *Arroz* 54(462), 11-17.
- Garrido, R., F. Garrido, R. de Souza y M. Fernandes. 2008. Physiological and morphological adaptations in two rice varieties cultivated under ammonium and light deficiency. En: *Journal of Biological Sciences* 8(1), 113-118.
- Gorbe, E. y A. Calatayud. 2012. Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: a review. *Sci Horti* 138, 24-35.
- Han, F., H. Chen, X. Li, M. Yang, G. Liu, y S. Shen. 2009. A comparative proteomic analysis of rice seedlings under various high-temperature stresses. *Biochimica et Biophysica Acta* 1794, 1625-1634.
- Hattori, T., K. Sonobe, S. Inanaga, P. An, W. Tsuji, H. Araki, A. Eneji y S. Morita. 2007. Short term stomatal responses to light intensity changes and osmotic stress in sorghum seedlings raised with and without silicon. *Environmental and Experimental Botany* 60, 177-182.

- Horton, P. y E. Murchie. 2000. C4 photosynthesis in rice: some lessons from studies of C3 photosynthesis in field-grown rice. pp. 127-144. En: Sheehy, J., P. Mitchell y B. Hardy (eds.). Redesigning rice photosynthesis to increase yield. IRRI. Elsevier Science, Amsterdam.
- Huang, Z., D. Jiang, G. Yang, J. Sun y S. Jin. 2004. Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants. *Photosynthetica* 42(3), 357-364.
- Ishimaru, T., H. Hirabayashi, M. Ida, T. Takai, Y. San-oh, S. Yoshinaga, I. Ando, T. Ogawa y M. Kondo. 2010. A genetic resource for early-morning flowering trait of wild rice *Oryza officinalis* to mitigate high temperature-induced spikelet sterility at anthesis. *Annals of Botany* 106, 515–520.
- Islam, M. y M. Haque. 1989. Adaptability of rice varieties to low light intensity. *IRRN* 14(2) 11-12.
- Jagadish, P., P. Craufurd y T. Wheeler. 2007. High temperature stress and spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany* 58(7), 1627-1635.
- Jiang, L., T. Dai, D. Jiang, W. Cao, X. Gan y S. Wei. 2004. Characterizing physiological N-use efficiency as influenced by nitrogen management in three rice cultivars. *Field Crops Research* 88, 239–250.
- Jones, M., M. Dingkuhn, G. Aluko y M. Semon. 1997. Interspecific *Oryza sativa* L * *O. glaberrima* Steud progenies in upland rice improvement. *Euphytica* 92, 237-246.
- Katsura, K., M. Okamib, H. Mizunuma y Y. Kato, 2010. Radiation use efficiency, N accumulation and biomass production of high-yield rice in aerobic culture. *Field Crops Research* 117, 81-89.
- Kobayasi, K. y Y. Atsuta. 2010. Sterility and poor pollination due to early flower opening induced by methyl jasmonate. *Plant Production Science* 13(1), 29-36.
- Krishnan, P., R. Ramakrishnan, B. Raja Reddy y V. Reddy. 2011. Chapter Three. High-temperature effects on rice growth, yield, and grain quality. En: *Advances in Agronomy* 11, 89-190.
- Kusumi, K., S. Hirotsuka, T. Kumamaru y K. Iba. 2012. Increased leaf photosynthesis caused by elevated stomatal conductance in a rice mutant deficient in SLAC1, a guard cell anion channel protein. *Journal of Experimental Botany* 63(15), 5635-5644.
- Lack, S., N. Marani y M. Mombeni. 2012. The effects of planting date on grain yield and yield components of rice cultivars. *Advances in Environmental Biology* 6(1), 406-413.

- Lakshmi Praba, M., M. Vanangamudi y V. Thandapani. 2004. Effect of low light on yield and physiological attributes of rice. *IRRN* 29(2), 71-73.
- Liang, C., L. Chen, Y. Wang, J. Liu, G. Xu y T. Li. 2011. High temperature at grain-filling stage affects nitrogen metabolism enzyme activities in grains and grain nutritional quality in rice. *Rice Science* 18(3), 210-216.
- Lie, G., L. Xue, W. Gu, C. Yang, S. Wang, Q. Ling, X. Qin y Y. Ding. 2009. Comparison of yield components and plant type characteristics of high-yield rice between Taoyuan, a 'special eco-site' and Nanjing, China. *Field Crops Research* 11, 214-221.
- Lobell, D. 2007. Changes in diurnal temperature range and national cereal yields. *Forest Meteorology* 145, 229-238.
- Lu, G., Y. Wu, W. Bai, B. Ma, B., C. Wang y J. Song. 2013. Influence of high temperature stress on net photosynthesis, dry matter partitioning and rice grain yield at flowering and grain filling stages. *Journal of Integrative Agriculture* 12(4), 603-609.
- Makino, A., T. Shimada, S. Takumi, K. Kaneko, M. Matsuoka, K. Shimamoto, H. Nakano, M. Miyao-Tokutomi, T. Mae y N. Yamamoto. 1997. Does decrease in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by antisense RbcS lead to a higher N-use efficiency of photosynthesis under conditions of saturating CO₂ and light in rice plants. *Plant Physiology* 114, 483-491.
- Makino, A., T. Sato, H. Nakano y T. Mae. 1997. Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Planta* 203, 390-398.
- Maruyama, A. y T. Kuwagata. 2008. Diurnal and seasonal variation in bulk stomatal conductance of the rice canopy and its dependence on developmental stage. *Agricultural and forest meteorology* 148, 1161-1173.
- Matsui, T., K. Omasa y T. Horie. 2000. High temperature at flowering inhibits swelling of pollen grains, a driving force for thecae dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 3(4), 430-434.
- Mohammed, A. y L. Tarpley. 2009. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility. *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 999-1008.
- Murchie, E., S. Hubbart, Y. Chen, S. Peng y P. Horton. 2002. Acclimation of rice photosynthesis to irradiance under field conditions. *Plant Physiology* 130(4), 1999-2010.

- Murchie, E., J. Yang, S. Hubbart, P. Horton y S. Peng. 2002. Are there associations between grain-filling rate and photosynthesis in the flag leaves of field-grown rice? *Journal of Experimental Botany* 53(378), 2217-2224.
- Nishiyama, I. 1984. Climatic influence on pollen formation and fertilization. pp. 153-171. En: Tsunoda, S. y N. Takahashi (eds.). *Biology of rice*. Elsevier, Amsterdam.
- Ouyang, Y., F. Zeng, L. Zhan y G. Zhang. 2011. Characterization of growth and light utilization for rice genotypes with different tiller angles. *Agricultural Sciences in China* 10(11), 1701-1709.
- Peng, S. 2000. Single-leaf and canopy photosynthesis of rice. *Studies in Plant Science* 7, 213-228.
- Peng, S., J. Huang, J. Sheehy, R. Laza, R. Visperas, X. Zhong, G. Centeno, G. Khush y K. Cassman. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *PNAS* 101(27), 9971-9975.
- Prasad P., K. Boote, L. Allen, J. Sheehy y J. Thomas. 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research* 95, 398-411.
- Reyes, L. y J. Holguín. 2000. Efectos climáticos en los rendimientos de arroz. *Arroz* 49(427), 22-25.
- Ritchie, J., U. Singh, D. Godwin y W. Bowen. 1998. Understanding options for agricultural production. pp. 79-98. En: Tsuji, G., G. Hoogenboom y P. Thornton. Edit. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Riveros, G. y N. Rodríguez. 2010. Capítulo 7: La fisiología de la planta y la productividad del cultivo. pp. 100-116. En: Degiovanni, V., C. Martínez y F. Motta (eds.). *Producción eco-eficiente del arroz en América Latina*. Tomo I. Editado por Centro Internacional de Agricultura Tropical, FLAR, Universidad de Córdoba. Publicación CIAT N° 370. Cali, Colombia.
- Saavedra, E. y B. Puentes. 2010. Selección de la variedad, factor clave en el sector arrocero. *Arroz* 58(486), 14-21.
- Sage, R. 2000. C₃ vs. C₄ photosynthesis in rice: ecophysiological perspectives. pp. 13-38. En: Sheehy, J., P. Mitchell y B. Hardy (eds.). *Redesigning rice photosynthesis to increase yield*. IRRI. Elsevier Science, Amsterdam.
- Smith, H. y G. Samson y D. Fork. 1993. Photosynthetic acclimation to shade: probing the role of phytochromes using photomorphogenic mutants of tomato. *Plant Cell Environment* 16, 929-937.

-
- San-oh, Y., Kondo, M., Ookawa, T., Hirasawa, T. 2008. Ecophysiological analysis on effect of planting pattern on biomass production and grain yield in rice. *JARQ* 42(2), 79-89.
 - San-oh, Y., Y. Mano, T. Ookawa y T. Hirasawa. 2004. Comparison of dry matter production and associated characteristics between direct-sown and transplanted rice plants in a submerged paddy field and relationships to planting pattern. *Field Crops Research* 87, 43–58.
 - Santrucek, J. y R. Sage. 1996. Acclimation of stomatal conductance to a CO₂-enriched atmosphere and elevated-temperature in *Chenopodium-album*. *Australian journal of plant physiology*4(23),467 – 478.
 - Sayed, O. H. 2003. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research *Photosynthetica*41(3), 321-330.
 - Singh, S. 2005. Effect of low-light stress at various growth phases on yield and yield components of two rice cultivars. *IRRN* 30(2), 36-37.
 - Setter, T., E. Laureles y A. Mazaredo. 1997. Lodging reduces yield of rice by self-shading and reductions in canopy photosynthesis. *Field Crops Research* 49, 95-106.
 - Srivastava, G. 2011. *Crop physiology*. Edit. Biotech books, New Delhi.
 - Stroppiana, D., M. Boschetti, R. Confalonieri, S. Bocchi y P. Brivio. 2006. Evaluation of LAI-2000 for leaf area index monitoring in paddy rice. *Field Crops Research* 99, 167-170.
 - Szeicz, G. 1974. Solar radiation for plant growth. *J. Appl. Ecol.* 11, 617-636.
 - Taiz, L., Zeiger, E. 2006. *Plant physiology*. 4a ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
 - Takai, T., S. Matsuura, T. Nishio, A. Ohsumi, T. Shiraiwa y T. Horie. 2006. Rice yield potential is closely related to crop growth rate during late reproductive period. *Field Crops Research* 96, 328–335.
 - Takai, T., M. Yano T. Yamamoto. 2010. Canopy temperature on clear and cloudy days can be used to estimate varietal differences in stomatal conductance in rice. *Field Crops Research* 115, 165-170.
 - Taniyama, T., S. Subbaiah y M. Rao. 1988. Cultivation and ecophysiology of rice plants in the tropics. *Japan Journal Crop Science* 57(1), 184-190.

- Vargas, P. 2010. El arroz y su medio ambiente. pp. 83-99. En: Degiovanni, V., C. Martínez y F. Motta (eds.). Producción eco-eficiente del arroz en América Latina. Tomo I. Editado por Centro Internacional de Agricultura Tropical, FLAR, Universidad de Córdoba. Publicación CIAT N° 370. Cali, Colombia.
- Venkateswarlu, B. 1977. Influence of light intensity on growth and productivity of rice, *Oryza sativa* L. *Plant and Soil* 47, 713-719.
- Viji, M., M. Thangaraj y M. Jayapragasam. 1997. Low irradiance stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Biologia Plantarum* 39(2), 251-256.
- Viji, M., M. Hangaraj y M. Jayapragasam. 1997. Effect of low light on photosynthetic pigments, photochemical efficiency and Hill reaction in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal Agronomy and Crop Science* 178, 193-196.
- Wu, W., H. Zhang, Y. Qian, Y. Cheng, G. Wu, C. Zha y Q. Dai. 2008. Analysis on dry matter production characteristics of super hybrid rice. *Rice Science* 15(2), 110-118.
- Ye, Z. 2007. A new model for relationship between irradiance and the rate photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica* 45(4), 637-640.
- Yin, X., M. Kropff y R. Ellis. 1996. Rice flowering in response to diurnal temperature amplitude. *Field Crops Research* 48, 1-9.
- Yin, Y.; S. Li, W. Liao, X. Wen y C. Lu. 2010. Photosystem II photochemistry, photoinhibition and xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves. *Journal of plant physiology* 167, 959-966.
- Yoshida, S. 1981. Fundamentals of rice crop science. International Rice Research Institute, Los Baños, Filipinas.
- Zhang, B., Q. Chen, C. Hua, F. Zhou, Q. Zhou y D. Jiao. 2009. Response of gas exchange and water use efficiency to light intensity and temperature in transgenic rice expressing *pepc* and *ppdk* genes. *Agricultural sciences in China* 8(11), 1312-1320.
- Zhang, G., L. Chen, S. Zhang, H. Zheng y G. Liu. 2009. Effects of high temperature stress on microscopic and ultrastructural characteristics of mesophyll cells in flag leaves of rice. *Rice Science* 16(1), 65-71.
- Zhang, Y., Q. Tang, Y. Zou, D. Li, J. Qin, S. Yang, L. Chen, B. Xia y S. Peng. 2009. Yield potential and radiation use efficiency of "super" hybrid rice grown under subtropical conditions. *Field Crops Research* 114, 91-98.