



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Caracterización fenotípica de un grupo de
diversidad de arroz (*Oryza sativa* L.) de la
subespecie indica en respuesta al estrés por baja
intensidad lumínica**

Eliel Enrique Petro Páez

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias agropecuarias

Palmira, Colombia

2021

**Caracterización fenotípica de un grupo de
diversidad de arroz (*Oryza sativa* L.) de la
subespecie indica en respuesta al estrés por baja
intensidad lumínica**

Eliel Enrique Petro Páez

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Fisiología de Cultivos

Director (a):

Ph.D., María Camila Rebolledo Cid

Codirector (a):

Ph.D., Carlos Iván Cardozo Conde

Línea de Investigación:

Fisiología de cultivos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias agropecuarias

Palmira, Colombia

2021

A Dios por el regalo de la vida, las bendiciones, fortaleza y por permitirme continuar con mi proceso de formación personal y profesional.

A mis padres Wilfrido Petro y María Páez, por sus oraciones, por su apoyo incondicional, por enseñarme a ser cada día mejor persona y profesional, gracias a ustedes he logrado alcanzar mis metas, infinitas gracias.

A mi hermana Saida Petro por su cariño y oraciones.

A Yulieth Vargas por su motivación, comprensión y apoyo incondicional.

A toda mi familia en general por sus buenos deseos y oraciones.

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

Eliel Enrique Petro Páez

Fecha 04/15/2021

Agradecimientos

Al Centro Internacional de Agricultura Tropical por el apoyo para el desarrollo de esta investigación y la formación de mi carrera profesional.

A la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, en nombre de la Facultad de Ciencias Agropecuarias por propiciar mi formación como Master en Ciencias Agrarias con énfasis en Fisiología de Cultivos.

A la Dra. María Camila Rebolledo, por su confianza, dirección científica, orientación y sus conocimientos transmitidos durante toda la investigación y su contribución en mi formación profesional.

Al Dr. Carlos Iván Cardozo Conde, por sus aportes, asesorías y contribución a mi formación profesional durante las actividades académicas en la Universidad Nacional.

A Juan Bosco Cuasquer por sus asesorías en el procesamiento de datos y análisis estadísticos.

A todo personal científico y técnico del programa de arroz del CIAT por su colaboración en las diferentes actividades de la investigación.

Al finalizar mi Master en Ciencias Agrarias he logrado un objetivo profesional más en mi vida y quiero darle gracias de manera especial a todas las personas que me apoyaron durante este proceso.

Resumen

La baja radiación es un importante estrés ambiental que causa pérdida significativa del rendimiento en el cultivo de arroz en diferentes regiones alrededor del mundo. Con el objetivo de evaluar la respuesta a baja radiación en fase de maduración, 78 genotipos de arroz indica fueron evaluados en un diseño de parcelas divididas con 3 repeticiones bajo dos niveles de radiación (tratamiento de luz: 100% de radiación y tratamiento de sombra: 50% de radiación) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) durante 2015 y 2016. El rendimiento, sus componentes y características relacionadas con la fenología, materia seca en tallos y hojas, fuente y sumidero e índices de tolerancia fueron evaluadas. Los resultados mostraron que el rendimiento en 2015 fue significativamente superior a 2016, debido a mayores niveles de radiación durante las fases reproductiva y maduración. El tratamiento de sombra redujo en promedio para 2015 y 2016 el rendimiento en 26.89% y 20.76%, el porcentaje de fertilidad en 16.05% y 15.78% y el peso de 1000 granos en 4.28% y 4.07% respectivamente. La relación tallo-hoja, relación sumidero fuente e índice de fuerza del sumidero se correlacionaron positivamente con el rendimiento y el porcentaje de fertilidad en los ambientes de menor radiación, sugiriendo que estas características adaptativas son claves y están asociadas con la tolerancia a baja radiación. Basado en las correlaciones, el biplot e índices de tolerancia, los genotipos con valores altos y bajos en el componente principal 1 y 2 respectivamente, presentaron tolerancia a baja radiación; estos genotipos se caracterizaron por presentar alta productividad media, productividad media geométrica, media armónica, índice de estabilidad al estrés y bajos índices de tolerancia e índice de susceptibilidad al estrés. A partir de estos resultados, 9 genotipos para 2015 y 2016 fueron identificados como tolerantes a condiciones de baja radiación en fase de maduración y pueden ser recomendados candidatos para ser utilizado en programas de mejoramiento.

Palabras clave: rendimiento, fertilidad, baja radiación, índices de tolerancia.

Abstract

Low radiation is a major environmental stress that causes significant yield loss in rice cultivation in different regions around the world. In order to evaluate the response to low radiation in the ripening phase, 78 indica rice genotypes were evaluated in a split plot design with 3 replications under two radiation levels (light treatment: 100% radiation and shade treatment: 50% radiation) at the International Center for Tropical Agriculture (CIAT) during 2015 and 2016. The yield, its components and characteristics related to phenology, dry matter in stems and leaves, source and sink and tolerance indices were evaluated. The results showed that the yield in 2015 was significantly higher than 2016, due to higher radiation levels during the reproductive and ripening phases. The shade treatment reduced on average for 2015 and 2016 the yield by 26.89% and 20.76%, the fertility by 16.05% and 15.78% and the weight of 1000 grains by 44.28% and 4.07% respectively. The stem-leaf relationship, sink-source relationship, and sink strength index were positively correlated with yield and fertility in lower radiation environments, suggesting that these adaptive characteristics are key and associated with low radiation tolerance. Based on the correlations, the biplot and tolerance indices, the genotypes with high and low values in the main component 1 and 2 respectively, presented tolerance to low radiation; These genotypes were characterized by presenting high mean productivity, geometric mean productivity, harmonic mean, stress stability index and low tolerance indexes and stress susceptibility index. Based on these results, 9 genotypes for 2015 and 2016 were identified as tolerant to low radiation conditions in the ripening phase and can be recommended as candidates for use in breeding programs.

Keywords: yield, fertility, low radiation, tolerance index.

Contenido

	PÁG.
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS	5
OBJETIVO GENERAL.....	5
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	5
1. MARCO TEÓRICO	6
1.1 DIVERSIDAD GENÉTICA DEL ARROZ.....	6
1.2 CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LA PLANTA DE ARROZ.....	7
1.2.1 Fase vegetativa.....	7
1.2.2 Fase reproductiva.....	7
1.2.3 Fase de maduración.....	8
1.3 RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN EL CULTIVO DE ARROZ	9
1.3.1 Rendimiento de grano.....	9
1.3.2 Número de panículas por metro cuadrado.....	10
1.3.3 Número de espiguillas por panícula.....	10
1.3.4 Porcentaje de fertilidad	11
1.3.5 Peso de 1000 granos.....	11
1.4 RADIACIÓN SOLAR	11
1.4.1 Radiación fotosintéticamente activa	11
1.4.2 Características fotosintéticas de la planta de arroz.....	12
1.4.3 Uso eficiente de la radiación	12
1.5 EFECTO DE LA BAJA RADIACIÓN SOBRE CARACTERÍSTICAS DE LA PLANTA DE ARROZ.....	13
1.5.1 Efecto sobre las fases de desarrollo, el rendimiento y sus componentes	13
1.5.2 Efecto sobre la morfología y la tasa fotosintética	15
1.5.3 Efecto sobre la acumulación, distribución y translocación de materia seca	16
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
2.1 LOCALIZACIÓN	ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.
2.2 MATERIAL GENÉTICO.....	19
2.3 DISEÑO EXPERIMENTAL.....	19
2.3.1 Evaluación de la cantidad y calidad de la luz	19
2.3.2 Tratamientos y condiciones de estrés.....	21
2.3.3 Registro de variables climáticas	21
2.3.4 Predicción de la floración y diseño de parcelas en campo.....	22
2.3.5 Manejo agronómico.....	24
2.4 MUESTREOS Y MEDICIONES.....	24

2.4.1	Ciclo fenológico	24
2.4.2	Rendimiento y componentes de rendimiento.....	24
2.4.3	Número y materia seca de órganos.....	25
2.4.4	Dimensión y peso específico de órganos	26
2.4.5	Índice de cosecha, relación sumidero - fuente e índice de fuerza del sumidero.....	26
2.4.6	Contenido relativo de clorofila.....	26
2.5	ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE DATOS FENOTÍPICOS	27
2.5.1	Análisis de varianza y estimación de medias ajustadas	27
2.5.2	Matriz de correlaciones	27
2.5.3	Evaluación de los índices de tolerancia a la baja radiación y análisis de componentes principales..	28
3.	RESULTADOS	29
3.1	CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL.....	29
3.1.1	Condiciones climáticas durante las fases de desarrollo del cultivo	29
3.2	VARIACIÓN FENOTÍPICA DE LA SUBPOBLACIÓN DE ARROZ INDICA.....	31
3.2.1	Efecto de la baja radiación en el rendimiento y los componentes de rendimiento.....	31
3.2.2	Efecto de la baja radiación en las características relacionadas con la fenología y acumulación de materia seca de órganos	33
3.2.3	Efecto de la baja radiación en las características relacionadas con la fuente y el sumidero.....	34
3.3	ANÁLISIS DE CORRELACIÓN Y CONTRIBUCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS FENOTÍPICAS RELACIONADAS CON EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN 2015 - 2016	35
3.4	ANÁLISIS DE CORRELACIÓN Y COMPONENTES PRINCIPALES BASADO EN LOS ÍNDICES DE TOLERANCIA PARA LAS CARACTERÍSTICAS FENOTÍPICAS RELACIONADAS CON RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES.....	42
3.4.1	Análisis de correlación entre los índices de tolerancia en condiciones de baja radiación en 2015 - 2016	42
3.4.2	Análisis de componentes principales y biplot para los índices de tolerancia en condiciones de baja radiación en 2015 - 2016.....	44
3.4.3	Comparación media de los cuadrantes formados a partir de los índices de tolerancia en 2015 - 2016	47
3.4.4	Clasificación de genotipos presentes en el cuadrante C4 a partir de los índices de tolerancia y respuesta a la radiación en 2015 - 2016.....	49
4.	DISCUSIÓN	53
4.1	LA BAJA RADIACIÓN DURANTE LA FASE DE MADURACIÓN REDUJO RENDIMIENTO EN LA ÉPOCA DE ALTA Y BAJA OFERTA AMBIENTAL	53
4.2	LA ACUMULACIÓN Y ASIGNACIÓN DE MATERIA SECA PRINCIPALMENTE A TALLOS CONTRIBUYÓ AL RENDIMIENTO EN BAJA RADIACIÓN PARA AMBIENTES DE ALTA Y BAJA OFERTA AMBIENTAL	55
4.3	LA FUERZA DEL SUMIDERO CONTRIBUYÓ A LA TOLERANCIA A BAJA RADIACIÓN EN FASE DE MADURACIÓN	57
4.4	LOS ÍNDICES DE TOLERANCIA PERMITIERON IDENTIFICAR GENOTIPOS TOLERANTES A LA BAJA RADIACIÓN EN AMBIENTES DE ALTA Y BAJA OFERTA AMBIENTAL.....	58
4.5	TIPO DE PLANTA Y CARACTERÍSTICAS RELACIONADAS CON LA TOLERANCIA A BAJA RADIACIÓN EN FASE DE MADURACIÓN	61
5.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	65
5.1	CONCLUSIONES	65
5.2	RECOMENDACIONES.....	66

Lista de figuras

	PÁG.
Figura 2-1: Variación de las variables climáticas: radiación (A), temperatura máxima (B), mínima (C) y humedad relativa (D) durante el ciclo de cultivo en 2015-2016.	18
Figura 2-2: Origen y distribución geográfica de los genotipos del grupo de diversidad de arroz de la subespecie indica evaluados en los experimentos en CIAT en 2015 – 2016.	19
Figura 2-3: Secuencia diferencial de siembra y trasplante de grupos de genotipos para la sincronización en la floración del grupo de diversidad de arroz indica en 2015-2016.	23
Figura 3-1: Distribución de frecuencia para las variables climáticas radiación (A), temperatura máxima (B), temperatura mínima (C) y humedad relativa (D) durante las fases vegetativa, reproductiva y maduración en los experimentos de 2015 – 2016.	30
Figura 3-2: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de luz en 2015.	37
Figura 3-3: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de sombra en 2015.	38
Figura 3-4: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de luz en 2016.	39
Figura 3-5: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de sombra en 2016.	40
Figura 3-6: Coeficientes de correlación entre en rendimiento (A - D), porcentaje de fertilidad (B - E), peso de 1000 granos (C - F) y sus respectivos índices de tolerancia en 2015 - 2016.	43
Figura 3-7: Biplot de los primeros dos componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para el rendimiento (A - D), porcentaje de fertilidad (B - E), y peso de 1000 granos (C - F) en 2015 - 2016.	46
Figura 3-8: Comparación media de los cuatro cuadrantes definidos a partir de los índices de tolerancia para el rendimiento (A - D), porcentaje de fertilidad (B - E) y peso de 1000 granos (C - F) en 2015 - 2016.	47
Figura 3-9: Grafico de radar para el rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación materia seca de tallo-hojas, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero y genotipos en el cuadrante C4 en 2015 (A) - 2016 (B).	50

Lista de tablas

PÁG.

Tabla 2-1: Propiedades físicas y químicas del suelo en el campo experimental en 2015 -2016.	17
Tabla 2-2: Evaluación de la cantidad de la luz en los tratamientos de luz y sombra.....	20
Tabla 2-3: Evaluación de la calidad de la luz en los tratamientos de luz y sombra.	20
Tabla 2-4: Clasificación de genotipo según su altura para la aleatorización dentro de los grupos en 2015 - 2016.....	23
Tabla 2-5: Dosis y fraccionamiento de fertilizantes en los experimentos de campo en 2015 – 2016. .	24
Tabla 2-6: Ecuaciones para el determinar el rendimiento y sus componentes.....	25
Tabla 2-7: Ecuaciones para determinar los índices de tolerancia adaptados a baja radiación.....	28
Tabla 3-1: Variación de las variables climáticas: radiación, temperatura máxima, mínima y humedad relativa durante la fase de maduración en 2015-2016	31
Tabla 3-2: Análisis de varianza combinado, efectos del genotipo, tratamiento, año e interacciones para el rendimiento y sus componentes para los 78 genotipos comunes en 2015 – 2016.....	32
Tabla 3-3: Análisis de varianza combinado, efectos del genotipo, tratamiento, año e interacciones para características relacionadas con la fenología y materia seca de órganos para los 78 genotipos comunes en 2015 – 2016.	33
Tabla 3-4: Análisis de varianza combinado, efectos del genotipo, tratamiento, año e interacciones para características relacionadas con la fuente y el sumidero para los 78 genotipos comunes en 2015 – 2016.	35
Tabla 3-5: Valores propios, varianza acumulada y contribución de los componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para el rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero en 2015.	45
Tabla 3-6: Valores propios, varianza acumulada y contribución de los componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para el rendimiento, porcentaje de fertilidad y peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero en 2016.	45
Tabla 3-7: Índice de reducción para características comunes de rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero de genotipos tolerantes en 2015.....	51
Tabla 3-8: Índice de reducción para características comunes de rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero de genotipos tolerantes en 2016.....	52

Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviación	Unidades	Nombre de la característica
Rendimiento y componentes de rendimiento		
RTO	g m ⁻²	Rendimiento de grano por m ²
PFERT	%	Porcentaje de fertilidad
P1000G	g	Peso de 1000 granos
NEXPAN	n panícula ⁻¹	Número de espiguillas por panícula
NPXM2	n m ⁻²	Número de panículas por m ²
Características relacionadas con la fenología, dimensión y acumulación de materia seca de órganos		
DFLO50	días	Días a floración al 50%
DFLO_COS	días	Días entre floración y cosecha
MSTALLOS	g m ⁻²	Materia seca de tallos en maduración
MSHOJAS	g m ⁻²	Materia seca de hojas en maduración
RTH	g g ⁻¹	Relación materia seca de tallos y hojas en maduración
MS1TALLOTP	g tallo ⁻¹	Materia seca del tallo principal en maduración
Características relacionadas con la fuente y el sumidero		
SPAD_HB_DF	-	SPAD de hoja bandera después floración
LARGO_HB	cm	Largo de hoja bandera en maduración
ANCHO_HB	cm	Ancho de hoja bandera en maduración
AREA_HB	cm ²	Área de hoja bandera en maduración
AFE_HB	cm ² g ⁻¹	Área foliar específica de hoja bandera en maduración
LONPAN	cm	Longitud de panícula en maduración
MS1PANTP	g	Materia seca de 1 panícula tallo principal en maduración
IC_GP	g g ⁻¹	Índice de cosecha - relación grano paja
RSFUENTE	g cm ⁻²	Relación sumidero – fuente
IFSUM	g g cm ⁻¹	Índice de fuerza del sumidero en maduración

Introducción

El arroz, una de las fuentes alimenticias más importantes, es consumida por más de la mitad de la población del mundo (Yu et al., 2017) y proporciona el 45-60 % de la calorías de la dieta humana (Yang & Zhang, 2010), desempeñando un papel estratégico en la solución de los problemas de seguridad alimentaria (SOSBAI, 2018). Es uno de los cereales más cultivados en el mundo, ocupando una superficie aproximada de 161 millones de hectáreas y una producción de 756.5 millones de toneladas; los países productores más importantes en su orden son: China, India, Indonesia, Bangladesh, Vietnam, Tailandia, Myanmar, Filipinas y Brasil (SOSBAI, 2018); en el 2016 Colombia ocupó el puesto 28 a nivel mundial en la producción de arroz con una participación de 0.36 %, fue el tercer país productor de América Latina y del Caribe después de Brasil y Perú, con una participación de 11.4 % (FAO, 2017); en 2019 en el país se cultivaron 561.073 hectáreas, con una producción de 2.564.250 toneladas y un rendimiento promedio de 4.90 t ha⁻¹ (FEDEARROZ, 2020).

La productividad del arroz se ha duplicado en las últimas décadas, como resultado principalmente de la Revolución Verde y de los continuos esfuerzos de mejoramiento desde los años sesenta (Pingali, 2012). Sin embargo, para satisfacer las demandas impuestas por el aumento proyectado de la población mundial, la producción de arroz tiene que aumentar en un 25% o más para 2030 (Li, Wang, & Zeigler, 2014); por lo tanto, se necesitan nuevas variedades de arroz que combinen alto potencial de rendimiento y resistencia a estrés abiótico para satisfacer las futuras demandas de los consumidores (Liakat Ali et al., 2011); y así, cerrar la brecha de rendimiento entre la producción y la creciente necesidad de más arroz (Wu et al., 2013); esto es un reto importante para asegurar la producción sostenible de alimentos sin expandir aún más las tierras de cultivo y dañar el ambiente (Abe et al., 2012).

El cultivo del arroz con frecuencia se expone a la escasez de luz en las distintas fases de desarrollo (Yamori, Shikanai, & Makino, 2015); por lo que el clima continuamente nublado o continuas precipitaciones, especialmente durante la fase de maduración, inducen una pérdida significativa de rendimiento (Liu, Wu, Chen, Ma, & Gao, 2014). Adicionalmente la reducción en la intensidad de la luz puede incrementarse como consecuencia de los aumentos en los contaminantes del aire; por lo que esta condición se ha convertido en un importante desafío para la producción de cultivos (Mu et al., 2010) y

es un factor determinante de la productividad del arroz en climas tropicales y subtropicales (Venkateswarlu & Visperas, 1987). En áreas productoras de Colombia, variedades comerciales de arroz han mostrado reducción significativa en los rendimientos a través de diferentes épocas del año, asociado principalmente con bajos niveles de radiación (Castilla et al., 2010); en estos periodos la radiación se disminuye entre un 20 a 50 %, lo que puede reducir el rendimiento hasta en un 40% aproximadamente (Diago & Barrero, 2003; Garcés, Garcés, & Diago, 2005) siendo la fase de maduración principalmente donde la baja radiación actúa como factor climático limitante del rendimiento (Delerce et al., 2016).

La adaptabilidad al bajo nivel de radiación solar varía con el genotipo; en condiciones de baja oferta ambiental cuando la radiación solar es limitante, el tipo de planta adecuado puede diferir de las condiciones de estación seca; sin embargo, la información sobre el tipo de planta que es adecuada para el cultivo de estación húmeda es escasa (Laza, Peng, Akita, & Saka, 2004). Las variedades modernas de arroz, aunque poseen mayores potenciales de rendimiento, no alcanzan los mismos rendimientos de la estación seca en la estación húmeda (Venkateswarlu & Visperas, 1987); debido a esta condición, la intensidad de la luz ha recibido cada vez más atención por parte de investigadores de todo el mundo (Nakano, 2000).

Para entender cómo el arroz responde al ambiente de baja radiación, se han utilizado el sombreado artificial para controlar la densidad de la luz (Mo et al., 2015) y analizar la influencia de la baja radiación inducida en el crecimiento y los parámetros de rendimiento de las diferentes variedades de arroz (Murty & Sahu, 1987). Los estudios han demostrado que la baja radiación durante la fase vegetativa genera disminución en el número de panículas por m², mientras que durante la fase reproductiva tiene un efecto pronunciado en el número de espiguillas por panícula, por su parte durante la fase de maduración el rendimiento se reduce considerablemente debido a una disminución en el porcentaje de espiguillas llenas (Nayak & Murty, 1980; Praba, Vanangamudi, & Thandapani, 2004; Singh, 2005; Yoshida & Parao, 1976).

La baja radiación durante la fase de maduración afecta características morfológicas, fisiológicas y metabólicas del arroz (Li et al., 2010; Mo et al., 2015; Wang, Deng, & Ren, 2015; Wang, Deng, Ren, & Yang, 2013). Afectan las características morfológicas, al reducir el tamaño del sumidero (Venkateswarlu, 1976), aumenta significativamente la longitud de la hoja, el ancho de la hoja, el área foliar (Ding, Zhu, Wu, & Zhang, 2004; Ren et al., 2002), disminución del grosor de la hoja y aumenta la altura de la planta debido a la elongación de los entrenudos (Li et al., 2010). También afectan características fenológicas, retrasando la floración de tallos tardíos (Tuong, Singh, Siopongco, & Wade, 2000) y características fisiológicas relacionadas con la fuente, al reducir la conductancia estomática (Pan et al., 2016; Restrepo

& Garcés, 2013; Sun, Ye, Peng, & Li, 2016), disminuye la tasa fotosintética (Mu et al., 2010; Pan et al., 2016; Restrepo & Garcés, 2013; Špundová et al., 2005; Sun et al., 2016; Wang et al., 2015; Zheng et al., 2011), la tasa de transporte de electrones (Mu et al., 2010; Wang et al., 2015; Zheng et al., 2011), la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Mu et al., 2010; Zheng et al., 2011) y el coeficiente de extinción no fotoquímico (Li et al., 2010), mientras que la baja radiación aumenta el contenido de clorofila (Špundová et al., 2005), pero disminuye la relación clorofila a/b (Li et al., 2010).

Las características metabólicas se ven afectadas al presentarse acumulación inapropiada de almidón en las espiguillas (Li, Ohsugi, Yamagishi, & Sasaki, 2006), incapacidad de la fuente para asegurar un suministro adecuado de carbohidratos a la panícula, relación fuente - sumidero desfavorable y poca eficiencia de translocación (Venkateswarlu, 1976); características agronómicas, al inducir una pérdida significativa en el rendimiento al reducir el porcentaje de espiguillas llenas y el peso del grano (Cheng-Gang et al., 2015; Emmanuel & Mary, 2014; Mo et al., 2015; Pan et al., 2016; Singh, 2005; Wang et al., 2015), una menor acumulación de materia seca e índice de cosecha (Emmanuel & Mary, 2014; Li et al., 2010; Mo et al., 2015; Mu et al., 2010).

Estudios recientes han indicado que las respuestas de las diferentes variedades al sombreado eran diversas (Li et al., 2010; Wang et al., 2013), sugiriendo que hay un control genético de la respuesta a la baja radiación y por lo tanto que existe la posibilidad de mejorar la respuesta a la baja radiación de las variedades disponibles actualmente. En efecto, las plantas podrían optimizar su fotosíntesis (Gommers, Visser, Onge, Voeselek, & Pierik, 2013), por lo que variedades con mayor tolerancia al sombreado muestran una mayor captación y uso eficiente de la luz, una reducción más baja en la acumulación de materia seca y rendimiento (Li et al., 2010). Estas plantas mantienen sus niveles de producción de hidratos de carbono, debido a un mayor contenido de clorofila, capacidad antioxidante y eficiencia fotosintética, haciéndolas más adaptables a las condiciones de poca luz y minimizando así la pérdida de rendimiento (Liu et al., 2012).

Sin embargo estas características relacionadas con la tolerancia a la baja intensidad lumínica han sido observadas en un bajo número de variedades de arroz; por lo que existe un creciente interés en la caracterización de la diversidad genética dentro de los grupos genéticos incluyendo variedades nativas y variedades tradicionales adaptadas a las diferentes condiciones agroecológicas (Rebolledo, 2012). Estas variedades difieren en sus requerimientos de luz; los cultivares adaptados a los trópicos se supone que tienen una mayor tolerancia al estrés de baja radiación que los cultivares introducidos de otras latitudes; por tal motivo, la identificación de tales cultivares de arroz será esencial en el desarrollo de variedades

de alto rendimiento que pueden producir altos rendimientos en condiciones de baja radiación (Singh, 2005).

La evaluación fenotípica en respuesta a un estrés ambiental en grandes poblaciones diversas en condiciones de campo no es una labor fácil, debido al número de variedades evaluadas, a la variación de su ciclo fenológico y la arquitectura de las plantas. Además, es necesario evaluar correctamente la cantidad y calidad de luz establecida dentro del experimento; todo esto es necesario para establecer el mismo tipo de estrés a todas las variedades en una fase de desarrollo determinada. La caracterización del grupo de diversidad de arroz a través del fenotipado adquiere gran importancia para la identificación de parentales tolerantes, tipo de planta y las características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas relacionadas con la adaptación a la baja radiación en fase de maduración; lo que puede ayudar a los investigadores a comprender mejor la relación entre la intensidad de la luz y la producción de arroz, y facilitar aún más la investigación relacionada con eficacia de las prácticas de cultivo y estrategias de mejoramiento para mejorar el rendimiento en regiones propensas a condiciones de baja radiación (Liu et al., 2014). Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue la caracterización fenotípica de grupo de diversidad de arroz de la sub-especie indica en repuesta al estrés por baja intensidad lumínica en fase de maduración.

Objetivos

Objetivo general

- Caracterizar la respuesta de diferentes genotipos de arroz de la subespecie indica a la baja radiación en fase de maduración.

Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la baja radiación en fase de llenado de grano sobre las características de rendimiento, sus componentes.
- Evaluar la diversidad genotípica en respuesta a la baja radiación en fase de maduración.
- Identificar características morfológicas y fisiológicas relacionadas la tolerancia a la baja radiación en fase de maduración.
- Identificar genotipos tolerantes a partir de los índices de tolerancia y el tipo de planta adaptada a las condiciones de baja radiación en fase de maduración.

1. Marco teórico

1.1 Diversidad genética del arroz

El arroz (*Oryza sativa* L), es una planta monocotiledónea anual, de origen asiático, perteneciente a la familia Poaceae y al género *Oryza*, de reproducción autógama, diploide con $2n = 24$ cromosomas. El género *Oryza*, tiene más de 24 especies silvestres que crecen en regiones inundadas, semi-sombreadas y bosques en sureste de Asia, África, Sur y Centro América. De las especies cultivadas, *O. sativa* es la de mayor importancia económica (Acevedo & Castrillo, 2006).

La especie *O. sativa* presenta mayor diversidad genética encontrándose hasta tres subespecies, las cuales son clasificadas basada en su ecología y morfología en: Indica, Japónica y Javánica (Acevedo & Castrillo, 2006). Geográficamente, el arroz indica se encuentra comúnmente sembrado en regiones tropicales y subtropicales, las variedades japónica se restringen más a regiones templadas (Vaughan, Lu, & Tomooka, 2008), mientras que la Javánica se cultiva en Indonesia, siendo también conocida como Japónica tropical (Acevedo & Castrillo, 2006). Aunque ampliamente cultivada bajo diferentes condiciones ambientales alrededor del mundo, las variedades indica y japónica se adaptan a diferentes áreas de siembra en el que se desarrollan de manera óptima en términos de rendimiento (Xiong et al., 2011). El arroz indica representa más del 70% de la producción de arroz en todo el mundo y es genéticamente mucho más diverso (Zhang et al., 2016).

Al estar adaptadas a diferentes ambientes, las variedades indica y japónica han desarrollado diversas características morfológicas, agronómicas, fisiológicas y bioquímicas (Lu, Cai, & Jin, 2009) que proporcionan valiosos recursos genéticos para el mejoramiento de alto rendimiento de arroz (Khush, 2001; Shaobing Peng et al., 2004). Las variedades indica se caracterizan por tener hojas de color verde claro, amplias a estrechas, granos largos a cortos, delgados y algo planos, alta capacidad de macollamiento, porte alto a intermedio, con sensibilidad al fotoperiodo variable, glumas en su mayoría sin arista, con pelos cortos y delgados. Sin embargo, la utilización eficaz de esos recursos depende de la diferenciación genética y patrones de distribución geográfica de las variedades y las bases subyacentes de dichos patrones (Vaughan et al., 2008).

1.2 Crecimiento y desarrollo de la planta de arroz

1.2.1 Fase vegetativa

La fase vegetativa se extiende desde la germinación hasta la iniciación del primordio de la panícula (Yoshida, 1981). La fase de crecimiento vegetativo se caracteriza por macollamiento activo, un aumento gradual en la altura de la planta y emergencia de hojas a intervalos regulares (Moldenhauer, Wilson, Counce, & Hardke, 2013), incremento en la longitud y peso de la raíz, materia seca de tallos más hojas, y el índice de área foliar (Fageria, 2007). Después del establecimiento inicial, la planta comienza a desarrollar su estructura foliar, formando una hoja en cada nudo, de forma alterna en el tallo. Durante las primeras cuatro a cinco semanas de desarrollo, todas las hojas ya están formadas; el número total de hojas por planta varía con la variedad y la época de siembra (Counce, Keisling, & Mitchell, 2000).

Cuando la cuarta hoja del tallo principal esta con el cuello formado, que corresponde aproximadamente tres a cuatro semanas después de la emergencia, la planta de arroz comienza a emitir macollas, que surgen de los nudos del tallo de forma alterna; esta capacidad de macollamiento hace que el arroz tenga una respuesta elástica a las densidades de siembra, logrando compensar las bajas poblaciones de plantas con mayor número de macollos emitidos por planta (Counce et al., 2000). La capacidad de macollamiento depende de la variedad, la densidad de siembra, la temperatura del suelo, la disponibilidad de nitrógeno en el suelo y la altura de la lámina del agua de riego. La duración de la fase de macollamiento es de tres a cuatro semanas (Counce et al., 2000). La variación en el ciclo de crecimiento de un genotipo se debe principalmente a la duración de esta fase; en condiciones ambientales favorables, la fase de crecimiento en arroz abarca aproximadamente la mitad de la duración total del crecimiento en los trópicos (Fageria, 2007).

1.2.2 Fase reproductiva

La fase reproductiva inicia con la diferenciación del primordio de la panícula y se extiende hasta la floración (Yoshida, 1981). Esta fase se caracteriza por formación del tamaño de la panícula o número de espiguillas, la elongación del tallo, disminución en el número de macollas, emergencia de hojas bandera (última hoja), embuchamiento, emergencia de la panícula y floración (Fageria, 2007). La elongación de entrenudos generalmente inicia alrededor del inicio del primordio de la panícula; después de la floración, la suma de las longitudes de los entrenudos elongados determinan en gran parte la altura de la planta (Yoshida, 1981).

La iniciación del primordio de la panícula comienza unos 30 días antes de la floración; el crecimiento y desarrollo de la panícula inicia con la diferenciación del primordio (Yoshida, 1981), formación de las ramificaciones, flores, microsporogénesis y megasporogénesis (Counce et al., 2000) y finaliza cuando el polen ha madurado completamente. Cerca de 6 días antes de la floración, la vaina de la hoja bandera de la hoja se engrosa, indicando que la panícula ha completado su desarrollo. La elongación del segundo entrenudo de la parte superior se completa 1 o 2 días antes de la floración; seguidamente el entrenudo superior se alarga rápidamente y empuja hacia arriba la panícula. Como consecuencia, se produce la ejerción de la panícula de la vaina de la hoja bandera (Yoshida, 1981). Condiciones ambientales adversas tales como la deficiencia de nitrógeno, sequía, baja radiación solar, baja o alta temperatura, y enfermedades pueden reducir el tamaño de la panícula y, por tanto, el rendimiento (Fageria, 2007).

La antesis (o floración) comienza con la ejerción de la panícula o al día siguiente. Las espiguillas en las ramificaciones superiores presentan antesis antes que las de las ramificaciones más bajas, dentro de una ramificación, la espiguilla del ápice florece primero. Se tarda entre 7-10 días para todas las espiguillas en la misma panícula completen la antesis, la mayoría de las espiguillas completan la antesis dentro de 5 días (Yoshida, 1981).

1.2.3 Fase de maduración

La fase de maduración en el arroz se extiende desde la floración hasta la madurez fisiológica. El período de maduración se caracteriza por el crecimiento del grano, aumento de peso y tamaño, cambios en el color del grano, y la senescencia de las hojas (Yoshida, 1981). El peso seco del cariósipide se incrementa rápidamente hasta 15 a 20 días después de la floración en los trópicos y de 25 a 30 da después de la floración en condiciones templadas (Fageria, 2007). En las primeras etapas de la maduración, los granos son de color verde, que se vuelven amarillos a medida que maduran. La textura de los granos cambia de un estado lechoso, semifluida a un sólido duro. Sobre la base de estos cambios el período de maduración se subdivide en lechoso, pastoso, amarillo maduro y estado de madurez. Estos términos se basan principalmente en la textura y el color de los granos en crecimiento. Antes de la floración, una considerable cantidad de almidón y azúcar se acumula en los tallos y vainas de las hojas; estos carbohidratos acumulados son trastocados a las espiguillas durante la maduración (Yoshida, 1981).

Durante el crecimiento activo del grano, el peso fresco y seco del grano aumenta; hacia la madurez, sin embargo, el peso seco aumenta lentamente pero el peso fresco disminuye del 58% al 20% (Yoshida, 1981). Las cinco hojas superiores proporcionan asimilados a la panícula, siendo la hoja bandera el principal proveedor; estas hojas superiores tienen la mayor vida útil fisiológica de la planta. En algunos cultivares, permanecen verdes durante toda la fase de maduración (Moldenhauer & Gibbons, 2003). Se

considerará que el grano alcanzada la madurez fisiológica, cuando esta con la máxima acumulación de materia seca (Counce et al., 2000).

En el período entre la madurez fisiológica y la maduración de cosecha, los granos pasan por un proceso físico de la pérdida de humedad; su duración puede variar de una a dos semanas, dependiendo de las condiciones climáticas reinantes. Las altas temperaturas del aire y humedad relativa baja asociada con la ocurrencia de vientos, acelera el ritmo de pérdida de humedad en los granos (Counce et al., 2000). Algunos factores ambientales adversos como la sequía, baja radiación solar, la deficiencia de nitrógeno, bajas o altas temperaturas, y enfermedades de la panícula pueden aumentar la esterilidad de la espiguilla y en consecuencia disminuyendo el rendimiento de grano (Fageria, 2007).

1.3 Rendimiento y sus componentes en el cultivo de arroz

1.3.1 Rendimiento de grano

El rendimiento del grano de arroz resulta de procesos de desarrollo sincronizados con el crecimiento de la planta, la división del rendimiento en cuatro componentes de rendimiento refleja la interdependencia del rendimiento con el desarrollo secuencial de la planta; los potenciales de rendimiento se alcanzan cuando todos los componentes están optimizados (Moldenhauer & Gibbons, 2003); el análisis de estos componentes ayuda no solo a identificar los componentes que limitan el rendimiento sino también a sugerir formas de aumentar el rendimiento. (Moldenhauer & Gibbons, 2003; Sharma & Singh, 1999).

El rendimiento máximo es predeterminado por el potencial de una variedad, su ambiente (Chaudhary, Nanda, & Tran, 2003), suplemento de nutrientes y manejo del cultivo (Dobermann & Fairhurst, 2000); el rendimiento de grano es el producto final de una combinación de diferentes componentes de rendimiento (Sharma & Singh, 1999), cada componente de rendimiento de una variedad es determinado en una etapa particular de la vida de la planta (Chaudhary et al., 2003). Así, el número de panículas por metro cuadrado se determina durante la fase vegetativa, el número de espiguillas por panícula durante la fase reproductiva, y el porcentaje de fertilidad y el peso de 1000 granos durante la fase de maduración (CIAT, 1986). El número de panículas por metro cuadrado, el número de espiguillas por panícula y el porcentaje de fertilidad son interdependientes y, por lo tanto, estos componentes no pueden ser aumentados independientemente de los otros (Chaudhary et al., 2003). La relación entre el rendimiento del grano y los componentes del rendimiento se expresa como se indica a continuación (Ecuación 1-1 y 1-2) (Dobermann & Fairhurst, 2000).

$$\text{Rendimiento (t ha}^{-1}\text{)} = \text{Número de panículas por m}^2 \times \text{número de espiguillas por panícula} \times \text{porcentaje de fertilidad (\%)} \times \text{peso de 1000 granos (g)} \times 10^{-7} \quad (1-1)$$

$$\text{Rendimiento (t ha}^{-1}\text{)} = \text{Número de espiguillas por m}^2 \times \text{porcentaje de fertilidad (\%)} \times \text{peso de 1000 granos (g)} \times 10^{-7} \quad (1-2)$$

1.3.2 Número de panículas por metro cuadrado

El número de panícula es determinado aproximadamente 10 días después de la etapa máximo macollamiento y es enormemente influenciado por el suministro de nitrógeno y la radiación solar (Murata & Matsushima, 1978; Murty, 1977), es función del vigor de las plantas, el macollamiento, la densidad de siembra, la fertilidad del suelo y la profundidad de la lámina de agua (Moldenhauer & Gibbons, 2003). En arroz trasplantado, el comportamiento de los macollas determina el número final de panículas, mientras que en arroz sembrado directamente, este componente depende considerablemente en la cantidad de semilla utilizada y en el porcentaje de plantas emergidas (Dobermann & Fairhurst, 2000). El efecto del ambiente en el número de panículas es más notorio durante los primeros 20 a 25 días después del trasplante, o 15 a 40 días después de la siembra directa; durante este periodo de la fase vegetativa, la planta produce macollas activamente; las macollas que se forman durante los 20 a 25 días después del trasplante producen panículas más grandes y más pesadas que las producidas por macollas que se forman cerca del estado de máximo macollamiento: las macollas tardías son sombreadas e interferidas en la toma de nutrientes por las macollas tempranas, y tienden a morir o no son productivas (CIAT, 1986).

1.3.3 Número de espiguillas por panícula

El número de espiguillas por panícula potenciales se forman durante la diferenciación de la panícula (fase reproductiva) (Moldenhauer & Gibbons, 2003), durante el período de 32 a 5 días antes de la ejerción de la panícula en regiones templadas y sobre 10 días en regiones tropicales (Murata & Matsushima, 1978). Es la diferencia entre el número de primordios que se han diferenciado y el número de aquellos que se han degenerado (Dobermann & Fairhurst, 2000; Sharma & Singh, 1999), siendo el primero fuertemente influenciado por el suministro de nitrógeno durante la diferenciación de la panícula y este último por la cantidad de radiación solar y otros factores ambientales alrededor la etapa de división meiótica. (Sharma & Singh, 1999); el número de espiguillas por panícula disminuye si las ramificaciones secundarias no se forman, o si se forman y posteriormente degeneran (CIAT, 1986).

1.3.4 Porcentaje de fertilidad

El porcentaje de fertilidad se determina antes, durante y después de la floración (Chaudhary et al., 2003). El desarrollo de la espiguilla es sensible a los factores ambientales; cualquier fallo en el desarrollo o la polinización impide el llenado de grano (Moldenhauer & Gibbons, 2003). Factores como: clima desfavorable durante el proceso de antesis, plagas o deficiencias de nutrientes pueden causar la esterilidad de las espiguillas y reducir el llenado de grano (Dobermann & Fairhurst, 2000). La cantidad de espiguillas vacías determina el porcentaje de espiguillas llenas. Después de la antesis y la fecundación de la ovocélula, el almidón comienza a acumularse en las espiguillas, iniciándose así el llenado del grano. Dependiendo de las condiciones ambientales, en la fase de maduración las espiguillas pueden convertirse en: espiguillas estériles (aquellas en las cuales no hubo fecundación), espiguillas no llenas (cuando hubo fertilización, pero los espiguillas no alcanzaron su desarrollo completo) o espiguillas llenas (los que lograron su máximo desarrollo) (CIAT, 1986).

1.3.5 Peso de 1000 granos

El peso de los granos llenos se define en la fase de maduración, es una característica varietal determinada en gran parte por el tamaño de las glumas (Chaudhary et al., 2003; CIAT, 1986; Dobermann & Fairhurst, 2000). Es expresado generalmente en términos de peso en gramos de 1000 granos (Fageria, 2007). El tamaño de las glumas se decide dos semanas antes, y la del grano tres semanas después de la antesis; no hay mucha variación en el tamaño de los granos de arroz porque están firmemente encerrados por las glumas y no pueden crecer a un tamaño mayor (Murata & Matsushima, 1978). El peso de los granos llenos se determina por el metabolismo y la partición de los carbohidratos y puede reducirse por fallos metabólicos (Moldenhauer & Gibbons, 2003). Si la translocación del almidón es normal, el grano alcanza su máximo desarrollo; las espiguillas acumulan el almidón más rápidamente durante los primeros 20 días después de la floración; así mismo, los granos de la parte superior de la panícula y de cada ramificación del raquis, se llenan primero que aquellos que se encuentran en la parte inferior (CIAT, 1986). El número de panículas por m², el número de espiguillas por panícula y el peso de granos se considera como el tamaño del sumidero o la capacidad de rendimiento (Sharma & Singh, 1999).

1.4 Radiación solar

1.4.1 Radiación fotosintéticamente activa

La radiación solar de onda corta (0,3 a 3 micras), que alcanza la superficie de la tierra, también conocida como radiación global, está formada por dos componentes: la radiación directa y la radiación difusa. La

proporción de la radiación difusa con relación a la global es máxima en momentos próximos a la salida del sol, puestas de sol y los días completamente nublados cuando la radiación global está casi completamente formada por la fracción difusa. En el proceso de fotosíntesis, las plantas utilizan solamente la fracción de la radiación incidente, a una longitud de onda entre 400 y 700 nm, llamada radiación fotosintéticamente activa; esta puede ser considerada aproximadamente el 50% de la radiación total incidente (SOSBAI, 2018).

1.4.2 Características fotosintéticas de la planta de arroz

El arroz es clasificado como planta C₃. Presenta una tasa máxima de fotosíntesis neta de hojas de arroz bajo condiciones de saturación de luz que oscilan entre 15 – 32 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Yoshida, 1981) y puede alcanzar valores de tasa fotosintética de hasta 40 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; dichos valores de fotosíntesis se encuentran influenciado por la morfología de la hoja y por factores fisiológicos y ambientales Peng (2000). El punto de saturación de luz para el arroz se encuentra en valores alrededor de 1300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa y punto de compensación de la luz de 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Ye, 2007). El arroz presenta tiene un punto de compensación de CO₂ alto y exhibe fotorrespiración (Yoshida, 1981), la cual puede exceder el 30% de la tasa de fotosíntesis cuando la temperatura supera los 30 °C (Sage & Pearcy, 2000); sin embargo dentro de la especie *Oryza Sativa*, los arroces indica tienen una temperatura optima más alta que los arroces japónica; la tasa de fotorrespiración aumenta con el aumento de la intensidad de la luz, pero la tasa de la fotorrespiración en relación con la tasa de fijación de CO₂ es mayor a más baja intensidades de luz (Yoshida, 1981).

El arroz es básicamente una planta de día corto sensible al fotoperíodo, pero el desarrollo de variedades insensibles al fotoperíodo de menos de 130 días de duración ha hecho que su cultivo sea más flexible y adecuado para múltiples cultivos; las variedades insensibles maduran dentro de una duración fija y pueden plantarse en cualquier momento del año en los trópicos. Éstos han reemplazado con éxito las variedades fotosensibles de larga duración (> 140 días) en áreas irrigadas (Sharma & Singh, 1999).

1.4.3 Uso eficiente de la radiación

El uso eficiente de la radiación se define como la relación entre la energía química almacenada en los asimilados (es decir, biomasa producida por el cultivo) y la energía radiante interceptada y absorbida por el dosel de cultivo durante el periodo de crecimiento. El uso eficiente de la radiación se deriva de las mediciones de la masa acumulada del cultivo y la radiación interceptada (Ito, Subbarao, & Berry, 2005), de forma que la pendiente de la relación lineal entre ambas variables representa el uso eficiente de la radiación, normalmente expresada en gramos de materia seca por MJ⁻¹ interceptado (Sinclair &

Muchow, 1999). La cantidad de radiación que es interceptada por un dosel depende del nivel de radiación incidente, la proporción de esa radiación interceptada por las superficies fotosintéticamente activas del cultivo (área foliar) y la duración de la estación de crecimiento. La interceptación de la luz por el dosel de los cultivos depende de su arquitectura, que en cierta medida está determinada genéticamente, pero también puede ser manipulada en cierta medida por el manejo de los cultivos (Ito et al., 2005).

Los mejoradores de plantas han mejorado la radiación interceptada acumulativa en los cultivos principalmente a través de modificaciones en el índice de área foliar de las especies de cultivo; los esfuerzos futuros para mejorar los cultivos deben estar dirigidos a mejorar el uso eficiente de la radiación ya que esto parece tener el mayor potencial para aumentar la producción total de biomasa y también para estabilizar la producción de cultivos en una gama de entornos de producción donde el estrés de nutrientes y agua son las principales limitaciones (Ito et al., 2005).

1.5 Efecto de la baja radiación sobre características de la planta de arroz

Numerosos datos experimentales e informes relacionados han confirmado que la baja radiación afecta notablemente las características agronómicas y fisiológicas de la planta de arroz, lo que dificulta el metabolismo fisiológico subyacente, que incluye la fotosíntesis, respiración, característica antioxidantes, así como la conversión y distribución de carbono y nitrógeno (Ren et al., 2002; Zhu, Yang, Ma, Li, & Chen, 2008). Tales cambios eventualmente resultan en la disminución del rendimiento, con una pobre producción de macollas, deteriorada capacidad para diferenciar panículas, proceso anormal en el llenado de grano, y variabilidad en la actividad de las enzimas que controla la síntesis de almidón en el grano (Li et al., 2006; Nakano, 2000; Ren, Yang, Fan, et al., 2003).

1.5.1 Efecto sobre las fases de desarrollo, el rendimiento y sus componentes

Los requerimientos de radiación solar para el arroz varían de acuerdo a las fases de desarrollo. Se necesitan grandes cantidades durante las fases reproductivas y maduración en comparación con la fase vegetativa. La influencia de la radiación solar sobre el rendimiento del arroz puede ser descrita en el orden de la fase vegetativo, fase de maduración y fase reproductiva (Yoshida, 1981).

Cuando ocurre baja radiación en fase vegetativa algunos primordios no desarrollan macollas porque carecen de asimilados necesarios para el crecimiento de los mismos (Cruz, 2010), por lo ocurre una disminución en el número de panículas por m² (Liu, Zhou, Yang, Li, & Zhang, 2009; Praba et al., 2004;

Singh, 2005; Yoshida & Parao, 1976). La disminución de la radiación solar en la fase vegetativa tiene menos efecto en el rendimiento de grano final que en fases más avanzadas de desarrollo (Cruz, 2010), ya que la planta es capaz de compensar el daño al estrés durante las etapas intermedias y posteriores (Kobata, Sugawara, & Takatu, 2000).

Durante la fase reproductiva la baja radiación ocasiona una reducción en el número de espiguillas por panícula (Chaudhary et al., 2003; Cruz, 2010; Praba et al., 2004; Singh, 2005; Yoshida & Parao, 1976). También causa retraso en la floración (Cai, 2011; Tuong et al., 2000), lo que da a lugar a una disminución pronunciada en los tallos efectivos de la planta de arroz (Deng et al., 2009; Liu et al., 2009). La baja radiación desde 10 días antes hasta 20 días después de la antesis es muy crítica: induce una alta esterilidad de las espiguillas, lo que resulta en bajos rendimientos (Murty & Murty, 1982). La radiación solar baja en el día de la antesis, y especialmente durante el período de antesis es causa esterilidad (Nayak, Murty, & Murty, 1979). En el momento de la floración, el contenido de carbohidratos, la síntesis de proteínas, acumulación de prolina y citoquinina disminuyen, por el contrario las giberelinas y el nitrógeno soluble en la panícula aumentan, dando lugar a una alta esterilidad de las espiguillas (Murty & Murty, 1981b, 1981^a). La absorción de nitrógeno durante la floración es relativamente alta en la estación húmeda y solo se reduce después de la floración; por lo tanto, la concentración de nitrógeno en tallos, hojas y panículas en la floración es considerablemente más alto en la estación húmeda que en la estación seca. La alta esterilidad durante la estación húmeda se atribuye en parte a una mayor acumulación de nitrógeno, especialmente nitrógeno soluble en la panícula durante la antesis y en las primeras etapas del grano desarrollo (Sahu & Murty, 1976).

En fase de maduración, el sombreado causa un deterioro de la tasa de fotosíntesis neta, así como menor acumulación de materia seca y capacidad del sumidero en plantas (Deng et al., 2009; Liu et al., 2009), lo que puede inducir una pérdida significativa en el rendimiento al reducir el porcentaje de espiguillas llenas y el peso del grano (Cheng-Gang et al., 2015; Deng et al., 2009; Emmanuel & Mary, 2014; Liu et al., 2009; Mo et al., 2015; Mu et al., 2010; Pan et al., 2016; Praba et al., 2004; Singh, 2005; Wang et al., 2015; Yoshida & Parao, 1976). Kobata, Sugawara, & Takatu (2000) reportaron que cuando el arroz está a la sombra durante la etapa temprana de llenado de grano, la sombra no afecta el incremento de materia seca del grano; sin embargo, si los asimilados adecuados no están disponibles durante el resto de la etapa de llenado del grano, el peso final del grano se reducirá significativamente. El porcentaje de espiguillas llenas parece estar determinado por: la actividad de la fuente relativa al tamaño del sumidero (número de espiguillas), la capacidad de las espiguillas para aceptar carbohidratos, y la translocación de asimilados de las hojas a las espiguillas (Yoshida & Parao, 1976).

1.5.2 Efecto sobre la morfología y la tasa fotosintética

Estudios han demostrado los cambios morfológicos resultantes del sombreado, los cuales incluyen aumentos en ancho y longitud de la hoja y la disminución en grosor de la hoja debido a la reducción en el número de la capa de empalizada, células en empalizada, y la longitud del parénquima esponjoso (Gregoriou, Pontikis, & Vemmos, 2007), área foliar, la duración del crecimiento (Ding et al., 2004; Ren et al., 2002), y aumenta la altura de la planta debido a la elongación de los entrenudos (Li et al., 2010). El sombreado incrementa el número tilacoides, pero reduce la densidad de los tricomas, plastoglobulos y el número de estomas (Gregoriou et al., 2007).

La morfología de la hoja afecta la eficiencia fotosintética; las hojas que crecen en baja radiación tienen menores tasas de fotosíntesis debido a un bajo contenido de componentes fotosintéticos por unidad de área foliar (Dutta, Tyagi, & Rai, 2017). Sin embargo, los cambios también ocurren en el nivel del cloroplasto: la relación del fotosistema II al fotosistema I ha demostrado variar de acuerdo con el nivel de radiación (Murchie & Horton, 1998; Yamazaki, Kamimura, Okada, & Sugimura, 1999). Las plantas cultivadas en condiciones de poca luz tienen más complejos de recolección de luz periféricos por centro de reacción del fotosistema II y una mayor cantidad de Rubisco y complejo de citocromo b/f por unidad de clorofila (Beneragama & Goto, 2010; Murchie & Horton, 1998). Liu, Li, Cai, & Zhang (2006) observaron que la actividad de la Rubisco en los cloroplastos disminuyó drásticamente condiciones de baja radiación; esto genera una reducción en la tasa fotosintética (Liu et al., 2014; Mu et al., 2010; Pan et al., 2016; Restrepo & Garcés, 2013; Špundová et al., 2005; Sun et al., 2016; Wang et al., 2015; Zheng et al., 2011), la tasa de transporte de electrones (Jiao & Li, 2001; Mu et al., 2010; Wang et al., 2015; Zheng et al., 2011), la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Jiao & Li, 2001; Mu et al., 2010; Zheng et al., 2011), el coeficiente de extinción no fotoquímico (Jiao & Li, 2001; Li et al., 2010) y la conductancia estomática (Pan et al., 2016; Restrepo & Garcés, 2013; Sun et al., 2016).

La clorofila a y b son pigmentos importantes que intervienen en la absorción y transmisión de la energía solar, participando en la conversión de dicha energía en energía electroquímica (Wang, 2011). Existen diferencias en el contenido de clorofila producida en respuesta a la baja radiación entre las variedades (Liu, Zhou, Yang, Li, & Zhang, 2009; Zhu, Yang, Ma, Li, & Chen, 2008), su contenido se incrementan bajo la sombra, pero la relación clorofila a/b se reduce (Dai et al., 2009). Ren et al. (2002) sugirieron que las variedades tolerantes capturan la mayor cantidad de energía solar posible en condiciones de baja radiación a través del aumento del área foliar y mayor contenido de clorofila b. Así mismo, Wang et al (2015) indicaron que el aumento en el contenido de clorofila en genotipos tolerantes como capacidad de adaptación para responder a la baja intensidad de la luz, mejorando la capacidad de la planta para

cosechar la luz y aumentar su tasa de fotosíntesis. Este mecanismo de adaptación permitió que la planta de arroz aumentara el llenado de grano bajo condiciones de baja radiación (Wang et al., 2016).

1.5.3 Efecto sobre la acumulación, distribución y translocación de materia seca

La baja luz causa una reducción en la cantidad de materia seca producida en tallos y raíces, así como también un menor peso total de materia seca en las plantas de arroz (Yamamoto, Kurokawa, Nitta, & Yoshida, 1995). Cuando la intensidad de la luz disminuye, la tasa translocación de materia seca de tallos y vainas disminuye (Sun, Sun, Chen, Xu, & Ma, 2012), generando así una menor acumulación de materia seca y un menor índice de cosecha (Emmanuel & Mary, 2014; Li et al., 2010; Mo et al., 2015; Mu et al., 2010). Por otra parte, la baja radiación también disminuye el peso de materia seca en las panículas, lo que demuestra que la mayor parte de la materia seca producida se utiliza para sostener el crecimiento de las hojas, tallo y vainas en lugar de ser asignado a las panículas (Ren et al., 2003^a). Cao, Zhai, Yang, Zhang, & Kuang (2001) observaron que la producción fotosintética de las hojas después de la antesis y materia seca almacenada antes de la antesis en los tallos y vainas son las principales fuentes de asimilados para el desarrollo de las panículas de arroz, representando aproximadamente entre el 60 % y 40 % del total materia seca acumulada en las panículas. En consecuencia, la reducción de la materia seca en las panículas en la fase de maduración se cree que es causada principalmente por la disminución en los asimilados fotosintéticos y la translocación de materia seca en condiciones de baja radiación (Zhu et al., 2008). Según Tong et al (2008) en condiciones de radiación solar suficiente, la alta proporción de materia seca en el rendimiento de grano proviene principalmente de la fotosíntesis en las últimas etapas de crecimiento; mientras que en condiciones de baja radiación, éste se originó principalmente a partir de la fotosíntesis de las etapas de crecimiento temprana.

Los carbohidratos no estructurales en vainas de las hojas y tallos son trasladadas principalmente a las panículas y desempeña un papel importante en compensar la falta de un suministro de fotosíntesis por la fuente después de la floración (Yang & Zhang, 2006); alrededor del 70% del rendimiento de grano se produce a partir de los carbohidratos producidos después de la floración y la fotosíntesis después de floración es vital para la sostenibilidad de rendimiento, siendo la hojas bandera el órgano fotosintético más importante después de la floración (Fageria, 2007). Variedades con un alto contenido de carbohidratos en el tallo en floración maduran bien incluso bajo condiciones climáticas adversa tales como baja radiación debido a que los carbohidratos puede compensar la reducción de los asimilados fotosintéticos después de la floración (Gendua, Yamamoto, Miyazaki, Yoshida, & Wang, 2009; Morita & Nakano, 2011; Okawa, Makino, & Mae, 2003).

2. Materiales y métodos

2.1 Sitio experimental

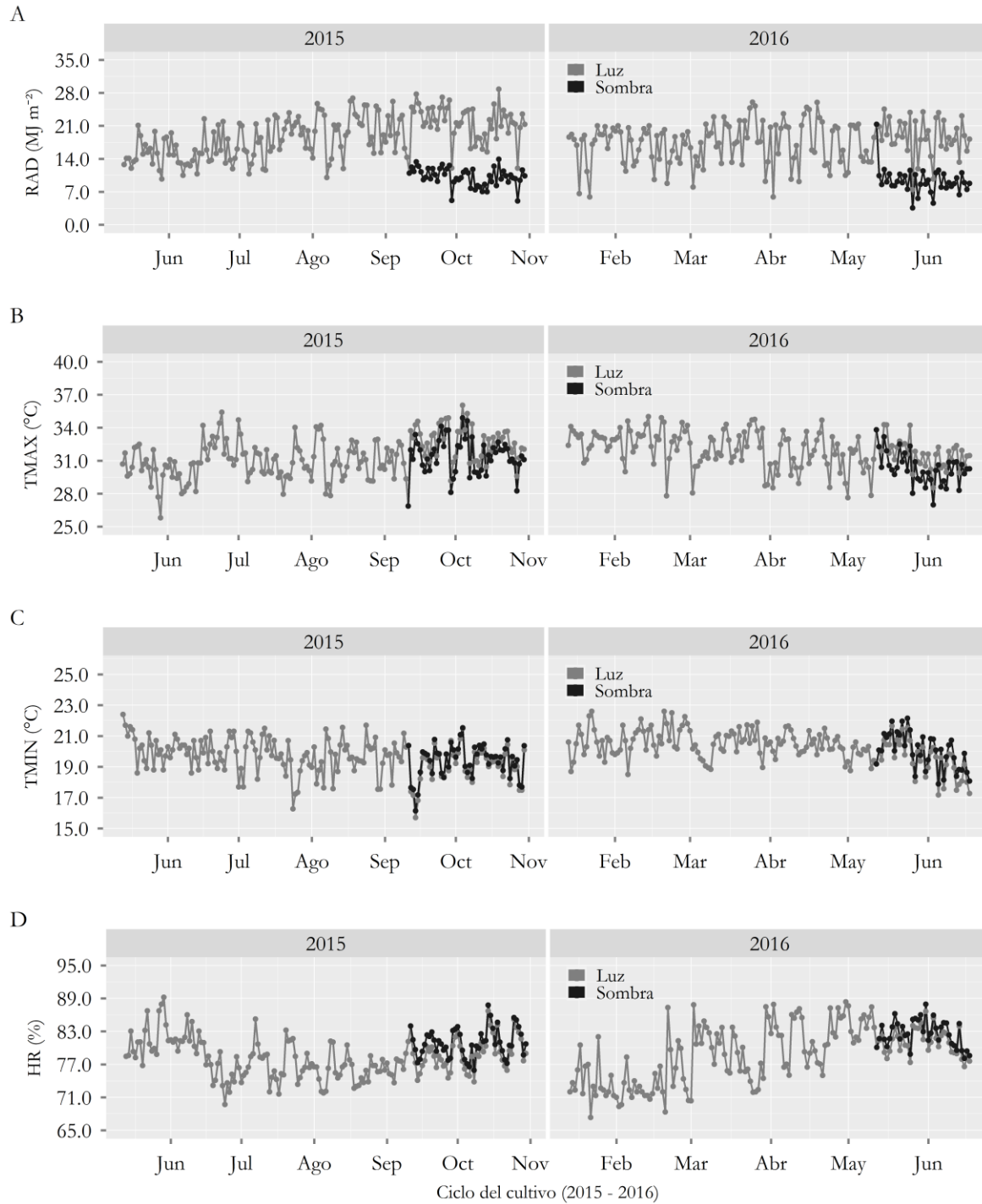
Los experimentos de campo fueron realizados en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), en Palmira, Valle del Cauca, Colombia (3° 30' Latitud Norte y a 76° 21' Longitud Oeste), durante el periodo de Mayo – Octubre en 2015 y Enero – Junio en 2016. El clima de la zona corresponde al de bosque seco tropical (bs-T) según la clasificación realizada por Holdridge, con altitud sobre el nivel del mar de 965 y suelos clasificados como Vertisoles, Molisoles y Alfisoles (Howeler, 1986). Las propiedades químicas del suelo en el campo experimental a una profundidad de 15 cm para los años 2015 – 2016 son presentados en la Tabla 2-1. Las condiciones climáticas para el ciclo de cultivo en 2015, se caracterizó por presentar temperatura media de 25.50 °C, mínima de 19.55 °C, y máxima de 31.41 °C; con una precipitación pluvial acumulada de 161.40 mm, humedad relativa del 78.18 %, y radiación media de 18.99 MJ m⁻² día⁻¹. En tanto que para 2016, la temperatura media fue de 26.13 °C, mínima de 20.29 °C, y máxima de 31.92 °C; con una precipitación pluvial acumulada de 535.60 mm, humedad relativa del 79.08 %, y radiación media de 17.66 MJ m⁻² día⁻¹ (Figura 2-1).

Tabla 2-1: Propiedades físicas y químicas del suelo en el campo experimental en 2015 -2016.

Propiedades físicas y químicas	Unidades	2015 ^a	2016 ^a
Arena	%	22.51	21.14
Limo	%	64.38	67.43
Arcilla	%	13.11	11.44
Materia orgánica: MO	g Kg ⁻¹	25.55	30.90
Fosforo: P	mg Kg ⁻¹	54.06	67.98
Potasio: K	cmol Kg ⁻¹	0.60	2.00
Calcio: Ca	cmol Kg ⁻¹	21.75	25.00
Magnesio: Mg	cmol Kg ⁻¹	5.49	9.59
Azufre: S	mg Kg ⁻¹	26.11	35.91
Zinc: Zn	mg Kg ⁻¹	3.15	4.74
Hierro: Fe	mg Kg ⁻¹	1.00	4.29
Manganeso: Mn	mg Kg ⁻¹	35.70	46.92
Boro: B	mg Kg ⁻¹	0.74	0.85
pH	-	8.10	7.74
Capacidad de intercambio catiónico: CIC	cmol Kg ⁻¹	19.60	30.70

^aLaboratorio de servicios analíticos, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).

Figura 2-1: Variación de las variables climáticas: radiación (A), temperatura máxima (B), mínima (C) y humedad relativa (D) durante el ciclo de cultivo en 2015-2016.

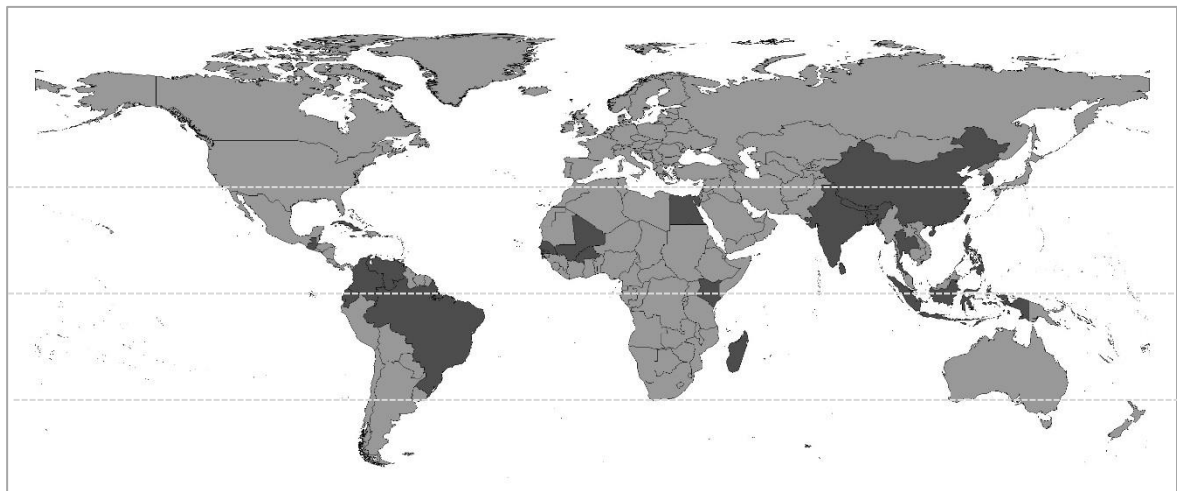


Variables climáticas: RAD= radiación, TMAX =temperatura máxima, TMIN= temperatura mínima y HR= humedad relativa. Meses de cultivo: JUN= Junio; JUL= Julio, AGO= Agosto; SEP= Septiembre, OCT= Octubre; NOV= Noviembre; FEB= Febrero, MAR= Marzo, ABR= Abril; MAY= Mayo.

2.2 Material genético

El germoplasma de arroz evaluado correspondió a 204 genotipos del panel de diversidad indica PRAY (Phenomics of Rice Adaptation and Yield Potential, con sus siglas en inglés), que representa la diversidad genética a nivel de la subespecie, incluidas mega variedades que han tenido éxito en muchas regiones del mundo, variedades locales de diferente origen geográfico y adaptación agroecológica (IRRI, 2011) en 28 países en tres continentes: América (Brasil, Colombia, Cuba, Ecuador, Guatemala y Venezuela), África (Burkina Faso, Egipto, Kenia, Madagascar, Mali, Isla de Mauricio y Senegal) y Asia (Bangladesh, Bután, Corea, China, India, Indonesia, Irán, Filipinas, Laos, Myanmar, Nepal, Sri Lanka, Taiwán, Tailandia y Vietnam) (Figura 2-2). La semilla de los genotipos fue obtenida del banco de germoplasma del Instituto Internacional de Investigación del Arroz (IRRI) en Filipinas para el experimento de 2016, mientras que para 2015 se estableció a partir de la semilla enviada de IRRI y multiplicada en CIAT en 2013.

Figura 2-2: Origen y distribución geográfica de los genotipos del grupo de diversidad de arroz de la subespecie indica evaluados en los experimentos en CIAT en 2015 – 2016.



Los países de origen de las variedades estudiadas están representados por el color gris oscuro.

2.3 Diseño experimental

2.3.1 Evaluación de la cantidad y calidad de la luz

La evaluación de la cantidad de la luz para determinar el porcentaje de reducción de la polisombra al 50% se realizó con un sensor PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (S-LIA-M003) conectado a una estación meteorológica (HOBO® U30 USB Weather Station Data Logger; Onset Computer Corporation, Bourne, Massachusetts, USA) adicionalmente se evaluó la temperatura utilizando un sensor de temperatura ($^{\circ}\text{C}$)

(S-THB-M008). Los sensores fueron ubicados a una altura de 150 cm en el exterior e interior de la polisombra. Las lecturas se realizaron por tres días seguidos a las 9:00 am, 12:00 am y 3:00 pm y tres datos por cada hora de lectura. La información registrada mostró para el tratamiento de luz una lectura media de PAR de 1263.51 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 614.63 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el tratamiento de sombra; lo que indicó que la polisombra redujo la cantidad media de PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en un 51%, con un rango de variación entre 47% y 55% en el transcurso del día. Por su parte la temperatura para el tratamiento de luz presentó una lectura media de 28.83 °C y 28.59 °C para el tratamiento de sombra, mostrando una mínima variación de 1%, con un rango entre 0% - 2% (Tabla 2-2).

Tabla 2-2: Evaluación de la cantidad de la luz en los tratamientos de luz y sombra.

Día	Hora	Luz		Sombra		Reducción PAR (%)	Reducción T (%)
		PAR	T	PAR	T		
1	9:00 am	1282.87	25.42	575.37	25.31	-0.55	0.00
	12:00 am	1209.53	30.10	572.03	29.72	-0.53	0.01
	3:00 am	672.87	30.94	321.20	31.00	-0.52	0.00
2	9:00 am	712.03	25.23	360.37	25.22	-0.49	0.00
	12:00 am	2141.20	30.15	1042.87	29.55	-0.51	0.02
	3:00 am	1757.87	30.77	869.53	30.54	-0.51	0.01
3	9:00 am	1237.87	25.23	587.03	25.07	-0.53	0.01
	12:00 am	882.87	29.28	470.37	29.09	-0.47	0.01
	3:00 am	1474.53	31.88	732.87	31.83	-0.50	0.00
Media		1263.51	28.77	614.63	28.59	-0.51	0.01

PAR=Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), T=Temperatura (°C).

La calidad de la luz fue evaluada con un medidor de luz rojo y rojo lejano (LightScout Red/Far Red Meter, Spectrum Technologies, Inc. Illinois, USA). El medidor Field Scout mide la luz en los rangos de 660 nm (rojo) y 730 nm (rojo lejano) y muestra los valores en unidades de $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las lecturas fueron tomadas por tres días a la misma hora de las mediciones de cantidad de la luz y temperatura.

Tabla 2-3: Evaluación de la calidad de la luz en los tratamientos de luz y sombra.

Día	Hora	Luz			Sombra			Reducción R (%)	Reducción RL (%)
		R	RL	R/L	R	RL	R/L		
1	9:00 am	114.33	108.67	1.052	59.33	57.67	1.071	-0.48	-0.47
	12:00 am	99.67	96.33	1.034	55.00	53.00	1.037	-0.45	-0.45
	3:00 pm	58.67	56.00	1.047	31.00	29.67	1.045	-0.47	-0.47
2	9:00 am	138.33	133.00	1.040	59.00	56.00	1.053	-0.57	-0.58
	12:00 am	175.00	169.33	1.033	98.33	94.33	1.039	-0.44	-0.44
	3:00 pm	144.67	139.33	1.038	82.67	76.33	1.082	-0.43	-0.45
3	9:00 am	113.00	108.67	1.040	57.00	52.33	1.049	-0.50	-0.52
	12:00 am	70.67	68.33	1.034	41.67	40.67	1.026	-0.41	-0.40
	3:00 pm	126.33	122.67	1.030	69.67	64.00	1.066	-0.45	-0.48
Media		115.63	111.37	1.038	61.52	58.22	1.052	-0.47	-0.47

R= Rojo, RL=Rojo Lejano, R/L= Rojo/ Rojo Lejano

Las lecturas con el medidor para el tratamiento de luz, mostró una lectura media de $115.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el rojo y $111.37 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el rojo lejano; por su parte para el tratamiento de sombra la lectura media fue de $61.52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el rojo y $58.22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el rojo lejano; lo que indica que la polisombra ocasionó una reducción del 47% para el rojo y rojo lejano respectivamente. El tratamiento de luz exhibió una relación rojo rojo lejano (R/L) de 1.038, mientras que en el tratamiento de sombra la relación fue de 1.052, lo que demuestra que por más que se redujo la radiación del rojo y del rojo lejano, la proporción R/L no se vio modificada y por lo tanto la polisombra no redujo la relación de las longitudes de onda en los rangos de 660 nm (rojo) y 730 nm (rojo lejano), manteniendo así estable la calidad de la luz (Tabla 2-3).

2.3.2 Tratamientos y condiciones de estrés

Al final de la fase reproductiva, cuando el 50% de los genotipos alcanzaron el 50% de floración (cuando el 50% de las panículas en la parcela habían emergido de la vaina de la hoja bandera y realizado anthesis), tres repeticiones por variedad fueron cubiertas con la malla de polietileno negra factor de sombra 50% (tratamiento: sombra), la cual fue mantenida durante todo el periodo de maduración a una altura de 2 m por encima del suelo para mantener la buena ventilación de las plantas. Las tres repeticiones restantes permanecieron a libre exposición lumínica actuando como control (tratamiento: luz). Según Venkateswarlu & Visperas (1987) una técnica de sombreado que reduzca la luz incidente en un 50% se considera adecuada para seleccionar genotipos en baja radiación. Los experimentos de campo en 2015 y 2016 se establecieron bajo un diseño de parcelas divididas al azar, con el tratamiento de sombra como parcela principal y el genotipo como subparcela, con tres repeticiones para cada tratamiento.

2.3.3 Registro de variables climáticas

Las variables climáticas fueron registradas desde siembra hasta maduración en dos estaciones meteorológicas HOBO® U30 USB Weather Station Data Logger ubicadas en el campo experimental, utilizando sensores de temperatura (°C) y humedad relativa (%) (S-THB-M00x), radiación solar (W m^{-2}) (S-LIB-M003) y radiación fotosintéticamente activa (μE) (S-LIA-M003). Al momento de colocar la polisombra, tres sensores se ubicaron dentro del tratamiento de sombra. Todas las variables se registraron a intervalos de 30 minutos para cada sensor y a partir de estos datos, se obtuvo el promedio diario para cada variable.

2.3.4 Predicción de la floración y diseño de parcelas en campo

En experimentos previos a este ensayo (2013 – 2014) se registraron los días a floración después de emergencia de los genotipos en el grupo de diversidad de arroz. Teniendo en cuenta esto y con la finalidad de establecer el estrés de baja radiación durante la fase de maduración para todos los genotipos al mismo tiempo, se realizaron siembras escalonadas para sincronizar la fecha de floración de los genotipos. Para definir los intervalos de siembra de cada grupo y obtener la sincronización para todos los genotipos, los días después de emergencia a floración fueron convertidos a grados día acumulados según lo propuesto por (Gilmore & Rogers, 1958) utilizando las temperaturas máximas y mínimas colectadas de la estación meteorológica HOBO® U30 USB Weather Station Data Logger en CIAT (Ecuación 2-1). Dónde: GDA son los grados día acumulados en el período de crecimiento ($^{\circ}\text{C}$), T_m es la temperatura media diaria del aire, calculada por la media de las temperaturas mínima y máxima diaria; si T_m es mayor a 28°C , la acumulación diaria es corregida por la siguiente diferencia ($51^{\circ}\text{C} - (1.214 * T_m)$), y T_b es la temperatura base para el arroz, definida como la temperatura mínima por debajo de la cual no hay crecimiento. Se asume $T_b = 11^{\circ}\text{C}$ (Infeld, Silva, & Assis, 1998).

Dada la diversidad genética en cuanto a la fenología, dentro de cada repetición los genotipos fueron agrupados en nueve grupos teniendo en cuenta su ciclo a floración (Figura 2-3) y dentro de cada grupo se aleatorizaron en función de la altura de plantas (Tabla 2-4) para evitar el sombreado de las plantas vecinas sobre el crecimiento y desarrollo de estas. Definidos los grupos, la siembra se realizó escalonada con la finalidad de lograr la sincronización en la floración de los genotipos, iniciando con el grupo de mayor acumulación de grados día y finalizando con el grupo de menor acumulación a floración. De los 204 genotipos sembrados, en 2015 sincronizaron 142 genotipos, mientras que en 2016 sincronizaron 124; de los cuales 78 genotipos fueron comunes y se utilizaron este estudio con el fin de estudiar la respuesta de los mismos genotipos en los dos años.

El experimento en 2015 inicio con la siembra de las semillas de los genotipos en camas de germinación correspondiente al grupo 9 y finalizando con grupo 1. El trasplante en campo se realizó a los 23 días después de emergencia cuando las plántulas iniciaron macollamiento, a una distancia de 0.30 m entre plantas y 0.25 m entre surco para un área de 0.075 m^2 por planta y una densidad de 13 plantas por m^2 ; cada unidad experimental consistió en tres surcos de 3.0 m de largo y 0.75 m de ancho; cada surco tuvo 8 plantas, para un total de 24 plantas y un área de 2.25 m^2 por parcela. En 2016 se realizó la misma secuencia de siembra para los grupos. El trasplante en campo se realizó a los 23 días, a una distancia de 0.35 m entre plantas y 0.20 m entre surco para un área de 0.070 m^2 por planta y una densidad de 14 plantas por m^2 . Cada unidad experimental consistió en tres surcos de 1.75 metros de largo y 0.60 metros de ancho; cada surco tuvo 5 plantas, para un total de 15 plantas y un área de 1.05 m^2 por parcela.

Figura 2-3: Secuencia diferencial de siembra y trasplante de grupos de genotipos para la sincronización en la floración del grupo de diversidad de arroz indica en 2015-2016.

	Siembra	Trasplante	Floración	Maduración
			Polisombra (Sep 12)	
G9: 1519-1555 °C día ⁻¹ (n=4/2)	May 13	Jun 05 (23 dde)	1671.43 °C día ⁻¹	
G8: 1413-1493 °C día ⁻¹ (n=6/5)	May 17	Jun 09	1573.92 °C día ⁻¹	
G7: 1316-1406 °C día ⁻¹ (n=19/16)	May 23	Jun 15	1488.46 °C día ⁻¹	
G6: 1204-1303 °C día ⁻¹ (n=27/27)	May 29	Jun 21	1423.67 °C día ⁻¹	
G5: 1102-1200 °C día ⁻¹ (n=46/29)	Jun 06	Jun 29	1325.53 °C día ⁻¹	
G4: 999-1096 °C día ⁻¹ (n=48/34)	Jun 14	Jul 07	1192.93 °C día ⁻¹	
G3: 901-986 °C día ⁻¹ (n=33/18)	Jun 22	Jul 15	1114.29 °C día ⁻¹	
G2: 797-895 °C día ⁻¹ (n=18/17)	Jun 27	Jul 20	1023.03 °C día ⁻¹	
2015				
G1: 661-738 °C día ⁻¹ (n=3/3)	Jul 08	Jul 31	899.74 °C día ⁻¹	

	Siembra	Trasplante	Floración	Maduración
			Polisombra (May 13)	
G9: 1519-1555 °C día ⁻¹ (n=4/1)	Ene 14	Feb 06 (23 dde)	1794.02 °C día ⁻¹	
G8: 1413-1493 °C día ⁻¹ (n=6/1)	Ene 18	Feb 10	1759.14 °C día ⁻¹	
G7: 1316-1406 °C día ⁻¹ (n=19/10)	Ene 25	Feb 17	1582.28 °C día ⁻¹	
G6: 1204-1303 °C día ⁻¹ (n=27/15)	Ene 30	Feb 22	1498.18 °C día ⁻¹	
G5: 1102-1200 °C día ⁻¹ (n=46/30)	Feb 06	Feb 29	1392.76 °C día ⁻¹	
G4: 999-1096 °C día ⁻¹ (n=48/35)	Feb 13	Mar 07	1279.26 °C día ⁻¹	
G3: 901-986 °C día ⁻¹ (n=33/30)	Feb 20	Mar 14	1197.82 °C día ⁻¹	
G2: 797-895 °C día ⁻¹ (n=18/10)	Feb 25	Mar 19	1107.42 °C día ⁻¹	
2016				
G1: 661-738 °C día ⁻¹ (n=3/0)	Mar 07	Mar 30	NA	

G=Grupos; n/n = representa el número de genotipos sembrados y sincronizados respectivamente por cada grupo. dde = días después de emergencia. NA= no se presentó sincronización del grupo.

Tabla 2-4: Clasificación de genotipo según su altura para la aleatorización dentro de los grupos en 2015 - 2016.

Variable	Clasificación	Número de genotipos	Rango de altura (cm)
Altura de planta	Enanas	35	50 – 89.99
	Semi – enanas	44	90 – 109.99
	Intermedias	67	110 – 139.99
	Altas	58	> 140

2.3.5 Manejo agronómico

La fertilización de los experimentos consistió en la aplicación de 207 kg ha⁻¹ N como urea, 60 kg ha⁻¹ de P₂O₅ como fosfato diamónico, 130 kg ha⁻¹ K₂O como cloruro de potasio, 30 kg ha⁻¹ Zn como sulfato de zinc y 20 kg ha⁻¹ Fe como sulfato ferroso heptahidratado. Estas cantidades de fertilizantes fueron fraccionadas en cuatro aplicaciones durante el ciclo de cultivo (Tabla 2-5) y aplicadas en función del estadio fenológico de cada grupo.

Tabla 2-5: Dosis y fraccionamiento de fertilizantes en los experimentos de campo en 2015 – 2016.

Elemento	Dosis (kg h ⁻¹)	Trasplante	5 DDT	10 DDT	IP
N	207.0	-	20%	50%	30%
P ₂ O ₅	60.0	100%	-	-	-
K ₂ O	132.0	50%	-	50%	-
Zn	7.0	100%	-	-	-
Fe	21.0	100%	-	-	-

DDT=días después de trasplante, IP=inicio de primordio

El riego se realizó por inundación. Los experimentos de campo fueron inundados 3 días después del trasplante de cada grupo, manteniendo la lámina de agua a una profundidad de 5 cm hasta 10 días antes de la madurez fisiológica. El manejo de malezas se realizó con la aplicación de herbicidas Butaclor (Butaclor) y Sirius (Pyrasozulfuron) al momento del trasplante; posteriormente el deshierbe se realizó manualmente. Para evitar pérdida de rendimiento a causa de las aves, el tratamiento que se encontraba a libre exposición fue cubierto con una malla antipajaros verde 15 días después de floración y mantenida hasta la cosecha. Se realizaron todos los controles de plagas y enfermedades según recomendaciones de CIAT para el cultivo.

2.4 Muestras y mediciones

2.4.1 Ciclo fenológico

Para cada genotipo se registró el número de días desde emergencia a floración (DFLO50) cuando el 50% de las panículas de las plantas en la parcela había hecho excreción y anthesis; así mismo, se registró el número de días desde DFLO50 hasta la cosecha (DFLO_COS).

2.4.2 Rendimiento y componentes de rendimiento

Las panículas de dos plantas consecutivas fueron cosechadas y trilladas en una trilladora estacionaria (LD 350, Wintersteiger, Ried, Austria), seguidamente se determinó el peso y la humedad de cosecha.

La muestra de grano fue secada al aire libre hasta alcanzar una humedad aproximada de 14%. Finalmente, la muestra fue pesada nuevamente y se determinó la humedad para estimación del rendimiento por m².

Una submuestra de 10 panículas fue utilizada para determinar los componentes de rendimientos (número de espiguillas por panícula, porcentaje de fertilidad y peso de 1000 granos). La submuestra se desgranó manualmente dejando las espiguillas completamente limpias libre de raquis e impurezas. Seguidamente las espiguillas totales (llenas + vanas) y raquis se llevaron al horno a 65 °C por 72 horas; una vez salida la submuestra del horno se pesaron las espiguillas totales y el raquis para determinar la materia seca de panículas. Seguidamente las espiguillas totales fueron separadas en espiguillas llenas y vanas en una venteadora (South Dakota Seed Blower, Seedburo, Chicago, IL, USA) (flujo de aire a 3450 R.P.M, por un minuto y una apertura de 4 cm) y se les tomó su respectivo peso; posteriormente las espiguillas llenas y vanas fueron cuantificadas en una contadora (801 Count-A-Pak® Seed Counters, Seedburo, Chicago, IL, USA).

Finalmente, los datos obtenidos a partir de las dos plantas cosechadas en maduración y submuestra de 10 panículas se determinó los componentes de rendimiento: número de panículas por m² (NPXM2), número de espiguillas por panícula (NEXPAN), porcentaje de fertilidad (PFERT) y peso de 1000 granos (P1000G), utilizando las siguientes ecuaciones (2-2, 2-3, 2-4, 2-5, 2-6)

Tabla 2-6: Ecuaciones para el determinar el rendimiento y sus componentes

Característica	Ecuaciones
Rendimiento (2-2)	$RTO = \frac{\text{Peso de grano (g)} \times (100 - \text{humedad de cosecha (\%)})}{(100 - \text{humedad final (\%)})}$
Número de panículas por m² (2-3)	$NPXM2 = \frac{1 \text{ m}^2 \times \text{Número de panículas en área cosechada (n)}}{\text{Área cosechada (m}^2\text{)}}$
Número de espiguillas por panícula (2-4)	$NEXPAN = \frac{\text{Número de espiguillas totales (n)}}{\text{Número de panículas de la submuestra (n)}}$
Porcentaje de fertilidad (2-5)	$PFERT = \frac{\text{Número de espiguillas llenas (n)}}{\text{Número de espiguillas totales (n)}} \times 100$
Peso de 1000 granos (2-6)	$P1000G = \frac{\text{Peso de espiguillas llenas (g)}}{\text{Número de espiguillas llenas (n)}} \times 1000$

2.4.3 Número y materia seca de órganos

En maduración, la cosecha de dos plantas consecutivas se realizó cuando las espiguillas llenas de dos tercios de la panícula tenían aspecto vítreo y la humedad del grano aproximada del 22%. En dos plantas cosechadas se contó el número de tallos y panículas. Seguidamente los órganos fueron separados en tallos, y hojas totales (verdes y muertas), se empacaron en bolsas debidamente rotuladas, se llevaron a

horno a 65 °C por 72 horas y finalmente fueron pesadas para determinar la materia seca de tallos (MSTALLOS), materia seca de hojas (MSHOJAS). La relación tallo hojas (RTH) se determinó a partir de la relación entre la MSTALLOS y MSHOJAS.

2.4.4 Dimensión y peso específico de órganos

En maduración un tallo fue cosechado por cada genotipo y se le realizó las siguientes mediciones: longitud de panícula (LONPAN) (desde el nudo ciliar hasta el ápice de la panícula), longitud de la hoja bandera (LARGO_HB) (desde la base de la hoja hasta el ápice de esta) y ancho de la hoja bandera (ANCHO_HB) (de borde a borde en la parte más ancha de la hoja). Seguidamente los órganos fueron empacados en bolsas debidamente rotuladas y secados al horno a 65 °C por 72 horas; finalmente se registraron sus respectivos pesos para determinar la materia seca de un tallo principal (MS1TALLOTP), materia seca de la hoja bandera (MS_HB) y materia seca de una panícula del tallo principal (MS1PANTP). A partir de estas variables se calculó: área de la hoja bandera (AREA_HB) (a partir del producto entre LARGO_HB, ANCHO_HB y la constante 0.725), área foliar específica (AFE_HB) (a partir de la relación entre el AREA_HB y MS_HB).

2.4.5 Índice de cosecha, relación sumidero - fuente e índice de fuerza del sumidero

En maduración se calcularon las siguientes variables relacionadas con la actividad de la fuente y el sumidero: El índice de cosecha relación grano paja (IC_GP) fue estimado en maduración a partir de la relación entre el RTO y la sumatoria de MSTALLOS y MSHOJAS. La relación sumidero – fuente (RSFUENTE) fue calculada a partir del producto entre el número de espiguillas llenas por panícula (GLLXPAN) y el peso individual de una espiguilla llena y la relación entre el área de la hoja bandera (AREA_HB). El índice de fuerza del sumidero (IFSUM) modificado a partir (Lafarge, Bueno, Pasuquin, & Wiangsamut, 2009) fue obtenido como el producto de la materia seca de una panícula del tallo principal (MS1PANTP) y el peso específico del tallo principal (PETALLOTP), el cual fue calculado por la relación entre la materia seca de un tallo principal (MS1TALLOTP) y la longitud del tallo principal.

2.4.6 Contenido relativo de clorofila

El contenido relativo de clorofila se determinó utilizando un medidor portátil de clorofila (chlorophyll meter SPAD-502 Plus, Minolta Co. Ltd., Japan). Dos semanas después de colocar la polisombra, se seleccionó una hoja bandera del tallo principal en dos plantas por parcela en cada tratamiento; en ellas

se realizaron tres lecturas en el tercio medio de la lámina foliar (sin incluir la nervadura central); el valor obtenido para cada genotipo correspondió al promedio de las tres mediciones.

2.5 Análisis estadístico de datos fenotípicos

2.5.1 Análisis de varianza y estimación de medias ajustadas

Para evaluar las diferencias significativas entre los tratamientos y los 78 genotipos comunes en 2015-2016, se realizó un análisis de varianza bajo un diseño de parcelas divididas. Las medias ajustadas fueron obtenidas a partir de un modelo lineal mixto para los tratamientos y genotipos dentro de cada año, considerando el tratamiento, el genotipo y su interacción como factores fijos, mientras que el bloque y la interacción bloque x tratamiento se consideraron como factores aleatorios. El modelo estadístico se describe a continuación (R, versión 4.0):

$$Y_{ijk} = \mu + \gamma_k + \tau_i + (\gamma\tau)_{ki} + \beta_j + (\tau\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

En donde, Y_{ijk} es la característica de interés evaluada, μ es la media general, γ_k es el efecto del bloque, τ_i es el efecto del tratamiento, $(\gamma\tau)_{ki}$ es el termino de error para el tratamiento de sombra (parcela principal), β_j es el efecto del genotipo (subparcela), $(\tau\beta)_{ij}$ es el efecto de la interacción entre la parcela principal y la subparcela y ε_{ijk} es el termino de error para la subparcela.

Para determinar el efecto del genotipo (G), el tratamiento (T), el año (A) y las interacciones generadas a partir de las fuentes de variación, se realizó un análisis de varianza combinado (modelo lineal mixto) considerando el rendimiento, sus componentes y las características fenotípicas evaluadas. El genotipo, el tratamiento y el año se consideraron como factores fijos, mientras que el bloque se consideró como factor aleatorio.

2.5.2 Matriz de correlaciones

Los coeficientes de correlación de Pearson entre el rendimiento, sus componentes y características fenotípicas para los tratamientos de luz y sombra en 2015-2016 fueron calculados a partir de las medias de cada genotipo utilizando la función `corr.test` de la librería `psych`. Para la visualización de la matriz se obtuvo el gráfico Heatmap utilizando la librería `ggplot2` del paquete estadístico R (Versión 4.0).

2.5.3 Evaluación de los índices de tolerancia a la baja radiación y análisis de componentes principales

Se evaluaron seis índices de tolerancia para identificar genotipos tolerantes a baja radiación; estos incluyeron: índice de tolerancia (TOL) (Rosielle & Hamblin, 1981), índice de susceptibilidad al estrés (SSI) (Farshadfar & Javadinia, 2011), índice de tolerancia al estrés (STI) (Fernandez, 1993), productividad media (MP) (Rosielle & Hamblin, 1981), productividad media geométrica (GMP) (Fernandez, 1993; Schneider et al., 1997) y media armónica (HM) (Jafari, Paknejad, & Al-Ahmadi, 2009). Los índices de tolerancia fueron calculados a partir de las ecuaciones (2-7, 2-8, 2-9, 2-10, 2-11, 2-12) presentes en la Tabla 2-1.

Tabla 2-7: Ecuaciones para determinar los índices de tolerancia adaptados a baja radiación.

Índice	Ecuaciones	Descripción
Índice de tolerancia (2-7)	$TOL = (Y_p - Y_s)$	Genotipos con bajos valores (cercaos a cero) de este índice presentan menor reducción y serán más deseable
Índice de susceptibilidad al estrés (2-8)	$SSI = \frac{1 - (Y_s/Y_p)}{1 - (\hat{Y}_s/\hat{Y}_p)}$	Genotipos con bajos valores (cercaos a cero) de este índice presentan menor reducción y serán más deseable
Índice de tolerancia al estrés (2-9)	$STI = (Y_s \times Y_p)/\hat{Y}_p^2$	Genotipos con altos valores (superiores a uno) de este índice serán más deseable
Productividad media (2-10)	$MP = (Y_s \times Y_p)/2$	Genotipos con altos valores de este índice serán más deseable
Productividad media geométrica (2-11)	$GMP = \sqrt{(Y_s \times Y_p)}$	Genotipos con altos valores de este índice serán más deseable
Media armónica (2-12)	$HM = \frac{2 \times (Y_s/Y_p)}{Y_s + Y_p}$	Genotipos con altos valores de este índice serán más deseable
Índice de reducción (2-13)	$RED = (Y_s \times Y_p)/Y_p$	Genotipos con bajos valores (cercaos a cero) de este índice presentan menor reducción y serán más deseable

Y_p y Y_s corresponde a la característica que fue evaluada para el tratamiento de luz y sombra respectivamente. \hat{Y}_p corresponde a la característica promedio evaluada de todos los genotipos para el tratamiento de luz, mientras que \hat{Y}_s corresponde al promedio del tratamiento sombra. Y_p y Y_s

A partir de estos índices, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) utilizando los paquetes FactoMineR y Factoextra de R (Versión 4.0) para evaluar la relación entre los índices de tolerancia y el comportamiento de los genotipos en los tratamientos de luz y sombra. La visualización de biplot del ACP se construyó a partir de los dos primeros componentes principales y se utilizó para identificar genotipos tolerantes a la baja radiación.

3. Resultados

3.1 Caracterización ambiental

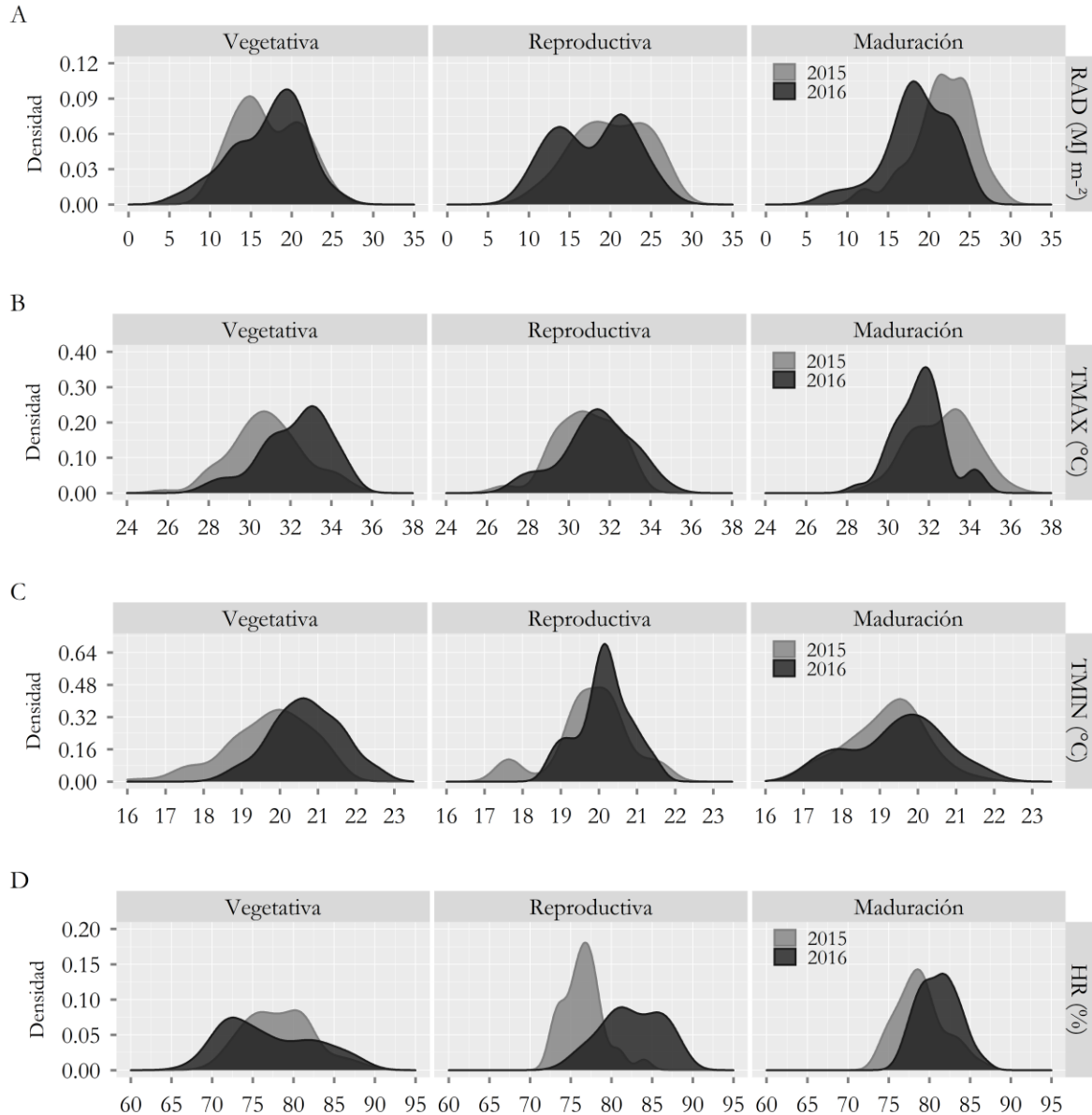
3.1.1 Condiciones climáticas durante las fases de desarrollo del cultivo

Los experimentos de campo se establecieron bajo dos escenarios ambientales contrastantes; la siembra de 2015 en el mes de mayo correspondió a la época de alta oferta ambiental, mientras que la siembra de 2016 en el mes de enero fue en época de baja oferta ambiental; esto influyó en la distribución de las variables climáticas a través de las fases de desarrollo de los genotipos. La distribución de las variables climáticas para cada año en cuanto a radiación solar, humedad relativa, temperatura máxima y mínima son presentados en la Figura 3-1.

La radiación solar promedio diaria desde siembra hasta maduración fue mayor en 2015 que en 2016; la diferencia entre los experimentos mostró un mayor porcentaje de radiación solar para la fase reproductiva de 10.65 % y 14.47 % para la fase de maduración en 2015. Para la fase vegetativa los valores de radiación fueron similares, con promedios de 17.04 MJ m⁻² día⁻¹ (2015) y 17.15 MJ m⁻² día⁻¹ (2016) respectivamente (Figura 3-1). La temperatura máxima promedio para 2015 varió entre 25.08 °C y 36.08 °C, mientras que para 2016 ésta osciló entre 27.63 °C a 35.00 °C. Las mayores diferencias entre las dos épocas de siembra se observaron en la fase de maduración en 2015 (32.66 °C), la cual alcanzó 1.08 °C más que la misma fase para el 2016 (31.58 °C). En contraste, para la fase vegetativa, la siembra de 2016 (32.26 °C) presentó en promedio 1.36 °C más de temperatura que la siembra de 2015 (30.92 °C). Para la fase reproductiva no se presentaron mayores diferencias (Figura 3-1).

La temperatura mínima fue ligeramente mayor para las tres fases de desarrollo en la siembra 2016 en comparación con la siembra de 2015; estas temperaturas variaron para 2016 entre 20.70 °C, 20.14 °C y 19.47 °C para las fases, vegetativa, reproductiva y maduración respectivamente, frente a los 19.72 °C, 19.81 °C y 19.09 °C de 2015 para las mismas fases de desarrollo.

Figura 3-1: Distribución de frecuencia para las variables climáticas radiación (A), temperatura máxima (B), temperatura mínima (C) y humedad relativa (D) durante las fases vegetativa, reproductiva y maduración en los experimentos de 2015 – 2016.



Variables climáticas: RAD=Radiación ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), TMAX= temperatura máxima ($^{\circ}\text{C}$), TMIN= temperatura mínima ($^{\circ}\text{C}$) y HR= humedad relativa (%).

La humedad relativa en promedio fue menor en 2015 en comparación con a 2016. La siembra de 2016 presentó mayores promedios de humedad relativa para la fase reproductiva con 82.56% y fase de maduración con 81.12%, frente a los 76.59% y 78.95% de la siembra de 2015 para las mismas fases. Para la fase la fase vegetativa en 2015 se presentó 1.31% más de humedad que en 2016 (Figura 3-1). Las diferencias observadas entre experimentos para humedad relativa, temperaturas máximas y mínimas, se

conservan en los rangos de crecimiento del cultivo de arroz, y por lo tanto no provocaron ningún tipo de estrés (térmico o hídrico). La variación y distribución de las variables climáticas durante las fases de desarrollo en los experimentos realizados, sugiere que las condiciones ambientales durante 2015 fueron propicias para el crecimiento y desarrollo de los genotipos en comparación a 2016 y que el tratamiento de luz en la fase de maduración en 2015 fue el mejor ambiente en términos de radiación, siendo los tratamientos de sombra en ambos años más estresantes (Tabla 3-1).

Tabla 3-1: Variación de las variables climáticas: radiación, temperatura máxima, mínima y humedad relativa durante la fase de maduración en 2015-2016

Fase	Año	Tratamiento	RAD (MJ m ⁻²)	TMAX (°C)	TMIN (°C)	HR (%)
Fase de maduración	2015	L	21.77 ± 3.65 c	32.66 ± 1.52 c	19.09 ± 1.11 a	78.95 ± 2.98 a
		S	10.17 ± 1.94 a	31.52 ± 1.52 b	19.36 ± 1.07 a	80.87 ± 2.60 b
	2016	L	18.62 ± 3.98 b	31.57 ± 1.54 b	19.47 ± 1.21 ab	81.11 ± 2.43 bc
		S	8.96 ± 1.94 a	30.19 ± 1.33 a	20.04 ± 1.16 b	82.66 ± 2.42 c

L= Luz; S= Sombra; variables climáticas: RAD=Radiación (MJ m⁻² día⁻¹), TMAX= temperatura máxima (°C), TMIN= temperatura mínima (°C) y HR= humedad relativa (%). Medias seguidas de la misma letra no difieren entre sí para la prueba de prueba de Tukey al 5% de probabilidad.

3.2 Variación fenotípica de la subpoblación de arroz indica

3.2.1 Efecto de la baja radiación en el rendimiento y los componentes de rendimiento

El análisis de varianza mostró efecto significativo ($p < 0.001$) del año para el rendimiento y sus componentes en el tratamiento de luz para los 78 genotipos comunes en 2015 y 2016 (Tabla 3-2). El año de siembra tuvo un efecto marcado en el rendimiento, puesto que en 2016 (baja oferta ambiental) se presentó una reducción del 28.0% en el rendimiento en comparación con 2015 (alta oferta ambiental). Los mayores rendimientos obtenidos en 2015 frente a 2016 se atribuyó principalmente a un mayor NEXPAN y PFERT; esto posiblemente asociado a mayores niveles de radiación solar durante las fases reproductiva y maduración respectivamente observados en 2015 (Figura 3-1). Estos resultados sugieren que las condiciones ambientales presentadas durante 2016 fueron limitantes para la obtención de mayores rendimientos y que esta limitación estuvo principalmente asociada a un menor NEXPAN y PFERT.

El tratamiento de sombra, comparado con el tratamiento de luz, presentó efecto significativo ($p < 0.05$) y redujo el RTO en 26.89% y 20.76% en 2015 y 2016 respectivamente. Los componentes de rendimiento definidos durante la fase de maduración también presentaron una reducción significativa ($p < 0.05$) del PFERT en 16.05% y 15.78% y P1000G en 4.28% y 4.07% para 2015 y 2016 respectivamente. Este efecto significativo presente en los dos años; sugiere que estas características son afectadas por la reducción del

50% de la radiación, independientemente si el ambiente es de alta o baja oferta ambiental. Por el contrario, el tratamiento de sombra no tuvo efecto significativo en ambos años sobre los componentes NPXM2 y NEXPAN (Tabla 3-2). Esto era de esperarse, ya que estas características se definieron en la planta en las fases vegetativa y reproductiva respectivamente (fases de desarrollo sin estrés), fases donde el sombreado aún no estaba establecido. Estos resultados evidencian que el tratamiento de sombra no influyó en los componentes de rendimiento formados en fases de desarrollo previas a la floración y solo afectó significativamente a los componentes definidos después del 50% de floración.

Tabla 3-2: Análisis de varianza combinado, efectos del genotipo, tratamiento, año e interacciones para el rendimiento y sus componentes para los 78 genotipos comunes en 2015 – 2016.

C	T	Efecto 2015					Efecto 2016					Efecto 2015 - 2016		
		Media	Rango	G	T	GxT	Media	Rango	G	T	GxT	A	TxA	GxTxA
RTO	L	810.91	252.02 - 1,343.23	***	**	ns	583.81	164.70 - 1,327.76	***	*	ns	***	**	ns
	S	592.80	320.33 - 1,072.35				462.57	113.10 - 1,173.26				***		
PFERT	L	82.85	60.41 - 95.69	***	***	*	72.02	43.52 - 93.72	***	**	**	***	ns	*
	S	69.55	43.44 - 93.76				60.65	33.09 - 88.62				***		
P1000G	L	21.26	14.84 - 28.36	***	*	ns	21.59	14.57 - 28.17	***	***	*	***	ns	ns
	S	20.35	14.24 - 27.23				20.71	14.46 - 25.54				***		
NEXPAN	L	173.72	91.46 - 301.41	***	ns	**	139.64	78.68 - 231.37	***	ns	ns	***	*	ns
	S	174.78	84.54 - 315.49				139.80	70.27 - 233.10				***		
NPXM2	L	279.45	160.30 - 468.89	***	ns	ns	298.36	178.57 - 457.83	***	ns	ns	**	*	ns
	S	258.13	142.22 - 526.67				296.73	159.52 - 500.00				***		

C=Características; G= genotipo; T= tratamiento; A = año; nivel de significancia: ***P<0.001, **P<0.01, *P< 0.05, ns= no significativo. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad; P1000G= peso de 1000 granos; NEXPAN= número de espiguillas por panícula y NPXM2= número de panículas por m².

La variación en el rendimiento y sus componentes por efecto del tratamiento de sombra en 2015 y 2016 se debió en gran medida a la variabilidad del genotipo y del tratamiento solo para RTO, PFERT, y P1000G. La variación en RTO debida a la interacción GxT fue estadísticamente no significativa para ninguno de los dos años; lo que sugiere que la reducción media del rendimiento fue igual a través de los 78 genotipos. Por su parte para PFERT presentó interacción significativa ($p<0.05$) GxT en los dos años, sugiriendo que hubo respuesta diferencial de los genotipos a la baja radiación en fase de maduración, tanto en ambientes de alta como de baja oferta ambiental. Por otro lado, la interacción TxA no evidenció efecto significativo para PFERT, lo que indica que el tratamiento de sombra presentó el mismo efecto en los dos años. Contrario a RTO, que presentó efecto significativo TxA, PFERT sería un componente que permite seleccionar genotipos que respondieron de una misma manera a la sombra en los dos años. Para P1000G, la interacción GxT solo fue significativa en 2016; esto sugiere, que la reducción en el P1000G no es la misma para todos los genotipos únicamente en el ambiente de baja oferta ambiental. Todas las variables relacionadas con el rendimiento y sus componentes presentaron efecto año para el tratamiento de luz y sombra, lo que demuestra un efecto ambiental marcado para estas características.

3.2.2 Efecto de la baja radiación en las características relacionadas con la fenología y acumulación de materia seca de órganos

En el tratamiento de luz en 2015 y 2016 se observó un efecto significativo ($p < 0.01$) del año para todas las características (Tabla 3-3). En 2015 los genotipos mostraron mayor DFLO50 y DFLO_COS frente a 2016. Por el contrario, todas las características relacionadas con la acumulación de materia seca en órganos a maduración (MSTALLOS, MSHOJAS y MS1TALLOTP) presentaron valores mayores en 2016 frente a 2015; sin embargo, la RTH fue menor en comparación a 2015 (Tabla 3-3). Estos resultados sugieren que un ambiente de baja oferta ambiental como en 2016, los genotipos mostraron ciclos más cortos entre floración y cosecha, acumularon más materia seca en sus órganos (tallos y hojas), y que ésta acumulación fue mayor en hojas con respecto a los tallos en comparación al ambiente de alta oferta ambiental de 2015.

El tratamiento de sombra no tuvo efecto significativo ($p > 0.05$) sobre MSTALLOS y MSHOJAS (Tabla 3-3). Sin embargo, el tratamiento de sombra mostró efecto significativo ($p < 0.05$) al reducir la RTH en 2015 al igual que en 2016; pero solo para este último año, se observó una interacción GxT, lo que sugiere la diversidad de respuesta de los genotipos al tratamiento en un ambiente de baja oferta ambiental como lo fue 2016. Finalmente, para MS1TALLOTP fue afectada significativamente ($p < 0.01$) por el tratamiento de sombra al causar una reducción solo en 2016; sin embargo, no se observó una interacción GxT para ninguno de los dos años (Tabla 3-3).

Tabla 3-3: Análisis de varianza combinado, efectos del genotipo, tratamiento, año e interacciones para características relacionadas con la fenología y materia seca de órganos para los 78 genotipos comunes en 2015 – 2016.

C	T	Efecto 2015					Efecto 2016					Efecto 2015 - 2016		
		Media	Rango	G	T	GxT	Media	Rango	G	T	GxT	A	TxA	GxA
DFLO50	L	86.97	68.33 - 115.00	***	ns	ns	86.50	69.33 - 116.33	***	*	ns	**	***	ns
	S	86.58	70.00 - 114.33				86.87	69.33 - 116.67				ns		
DFLO_COS	L	40.80	32.67 - 50.33	***	ns	ns	35.30	30.00 - 38.33	***	ns	ns	***	**	ns
	S	40.77	32.00 - 48.67				35.93	30.00 - 38.67				***		
MSTALLOS	L	415.05	232.47 - 682.84	***	ns	**	514.46	119.25 - 1,188.98	***	ns	ns	***	***	ns
	S	369.80	172.87 - 647.98				465.30	129.83 - 1,350.12				***		
MSHOJAS	L	202.29	72.89 - 427.27	***	ns	*	277.91	140.81 - 547.71	***	ns	ns	***	ns	ns
	S	194.21	71.04 - 437.53				272.44	137.19 - 517.25				***		
RTH	L	2.21	1.18 - 4.42	***	*	ns	1.86	0.88 - 3.20	***	*	*	***	ns	*
	S	1.99	1.12 - 2.90				1.67	0.93 - 2.60				***		
MS1TALLOTP	L	1.56	0.70 - 4.49	***	ns	ns	2.49	0.73 - 5.76	***	**	ns	***	***	ns
	S	1.45	0.59 - 2.84				2.04	0.69 - 4.65				***		

C=Características; G= genotipo; T= tratamiento; A = año; nivel de significancia: *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ns= no significativo. DFLO50= días a floración al 50 %; DFLO_COS= días entre floración al 50 % y cosecha; MSTALLOS= materia seca de tallos en maduración; MSHOJAS= materia seca de tallos en maduración; RTH= relación materia seca de tallos y hojas; MS1TALLOTP= materia seca del tallo principal en maduración.

3.2.3 Efecto de la baja radiación en las características relacionadas con la fuente y el sumidero

Las características relacionadas con la fuente SPAD_HB_DF, LARGO_HB y AREA_HB fueron significativamente ($p < 0.001$) mayores en 2016 en comparación a 2015, mientras que el AFE_HB fue menor para 2016. El ANCHO_HB no presentó efecto significativo entre años. Por su parte, las características relacionadas con el sumidero, LONPAN fue mayor para 2016. Con respecto a las características que relacionan la fuente con el sumidero, IC_GP y RSFUENTE fueron significativamente ($p < 0.001$) mayores en 2015, por el contrario, el IFSUM fue mayor para 2016. Por otro lado, se observó un efecto significativo ($p < 0.001$) del genotipo para todas las variables relacionadas con la fuente y el sumidero (excepto AFE_HB para 2015) (Tabla 3-4). Estas observaciones sugieren, que la menor radiación observada en 2016 aumentó la dimensión de los órganos fuente (LARGO_HB y AREA_HB), el contenido de nitrógeno (SPAD_HB_DF), el tamaño de los sumideros (LONPAN) y causó disminución en las características que relacionan el sumidero con la fuente (IC_GP y RSFUENTE) (Tabla 3-4).

El tratamiento de sombra mostró efecto significativo ($p < 0.05$) de SPAD_HB_DF para 2015 y 2016 con valores mayores en sombra que en luz. Así mismo, se observó efecto significativo en la interacción GxT, lo que sugiere una respuesta variable de los genotipos al aumento del contenido relativo de clorofila de en hoja bandera por efecto de la reducción de la radiación (Tabla 3-4). Las características LARGO_HB, ANCHO_HB y AREA_HB no fueron afectados significativamente por el tratamiento de sombra, sugiriendo que la disminución en el 50% de la radiación no generó cambios en la dimensión de la hoja bandera, la cual había sido formada antes del tratamiento de sombra. Por otro lado, el AFE_HB solo presentó un aumento significativo ($p < 0.01$) por efecto del tratamiento en 2016; sugiriendo que un ambiente de menor radiación durante la fase de maduración como 2016, genera que las hojas banderas sean menos densas (Tabla 3-4). Por lo tanto, de las características relacionadas con la fuente, la lectura de SPAD_HB_DF se vio afectada significativamente en los dos años, mientras que el AFE_HB aumentó significativamente en el tratamiento sombra solo en 2016. Esto demuestra, que ésta última característica responde a la baja radiación significativamente, pero su respuesta depende de otras condiciones ambientales (no es constante a través de los años).

En las características relacionadas con el sumidero, se observó un efecto significativo ($p < 0.05$) del tratamiento sombra en la MS1PANTP para 2015 y 2016. Igualmente, en las características que asocian la fuente con el sumidero se observó un efecto significativo de la sombra ($p < 0.05$) en el IC_GP, RSFUENTE e IFSUM para los dos años. Lo anterior sugiere que la baja radiación durante la fase de maduración afectó el peso de sumidero (MS1PANTP) en los dos años. Por otra parte, la reducción de

las características relacionadas con el sumidero y la fuente (IC_IP, RSFUENTE e IFSUM) observadas por efecto de la baja radiación en 2015 y 2016 se debió, sobre todo a una fuerte reducción en el llenado de los sumideros en sombra más que a un aumento del tamaño de la fuente en sombra.

Tabla 3-4: Análisis de varianza combinado, efectos del genotipo, tratamiento, año e interacciones para características relacionadas con la fuente y el sumidero para los 78 genotipos comunes en 2015 – 2016.

C	T	Efecto 2015					Efecto 2016					Efecto 2015 - 2016		
		Media	Rango	G	T	GxT	Media	Rango	G	T	GxT	A	TxA	GxTxA
SPAD_HB_DF	L	29.63	17.36 - 43.40	***	*	*	37.32	29.40 - 45.85	***	***	**	***	ns	*
	S	34.66	16.38 - 48.65				41.20	31.88 - 50.22				***		
LARGO_HB	L	36.20	21.91 - 66.60	***	ns	ns	42.68	23.43 - 66.35	***	ns	ns	***	ns	*
	S	36.40	21.23 - 49.50				42.09	23.30 - 65.80				***		
ANCHO_HB	L	1.63	1.07 - 2.26	***	ns	ns	1.60	1.05 - 2.25	***	ns	*	ns	ns	*
	S	1.57	1.00 - 2.10				1.59	1.00 - 2.20				ns		
AREA_HB	L	43.10	27.73 - 77.62	***	ns	ns	49.39	25.02 - 93.41	***	ns	*	***	ns	*
	S	41.63	19.29 - 66.20				48.51	22.20 - 88.39				***		
AFE_HB	L	177.33	98.00 - 249.47	ns	ns	ns	157.92	106.39 - 246.46	***	**	ns	***	ns	ns
	S	178.42	108.11 - 280.29				169.84	113.87 - 315.78				ns		
LONPAN	L	23.87	18.07 - 30.38	***	ns	**	24.90	19.73 - 32.40	***	ns	ns	***	*	ns
	S	23.91	17.81 - 33.80				24.27	18.63 - 33.50				ns		
MSIPANTP	L	2.79	1.28 - 6.76	***	*	ns	2.95	0.79 - 6.01	***	**	ns	ns	*	ns
	S	2.37	1.06 - 5.11				2.19	0.64 - 6.08				ns		
IC_GP	L	1.37	0.56 - 2.00	***	**	ns	0.76	0.39 - 1.61	***	**	ns	***	***	ns
	S	1.08	0.52 - 1.89				0.63	0.23 - 1.04				***		
RSFUENTE	L	0.075	0.03 - 0.15	***	*	ns	0.048	0.015 - 0.092	***	*	*	***	ns	ns
	S	0.061	0.03 - 0.14				0.040	0.014 - 0.091				***		
IFSUM	L	0.059	0.016 - 0.192	***	***	ns	0.075	0.010 - 0.224	***	**	ns	***	*	ns
	S	0.045	0.015 - 0.131				0.051	0.009 - 0.200				ns		

C=Características; G= genotipo; T= tratamiento; A = año; nivel de significancia: ***P<0.001, **P<0.01, *P< 0.05, ns= no significativo. SPAD_HB_DF= SPAD de hoja bandera después floración; LARGO_HB= largo hoja bandera en maduración; ANCHO_HB= ancho hoja bandera en maduración; AREA_HB= área de hoja bandera en maduración; AFE_HB= área foliar específica en maduración; LONPAN= longitud de panícula en maduración; MSIPANTP= materia seca de la panícula del tallo principal en maduración; IC_GP= índice de cosecha como relación grano paja; RSFUENTE= relación fuente – sumidero; IFSUM= índice de fuerza del sumidero.

3.3 Análisis de correlación y contribución de las características fenotípicas relacionadas con el rendimiento y sus componentes en 2015 - 2016

Una vez identificadas las características que fueron afectadas por el tratamiento de sombra en 2015 y 2016, se realizó un análisis de correlación fenotípica para el rendimiento y sus componentes, las características relacionadas con la fenología, acumulación de materia seca de órganos, con la fuente y el sumidero, para determinar cuáles de estas características permite explicar la variación del rendimiento y los componentes afectados por el tratamiento de sombra en ambos años.

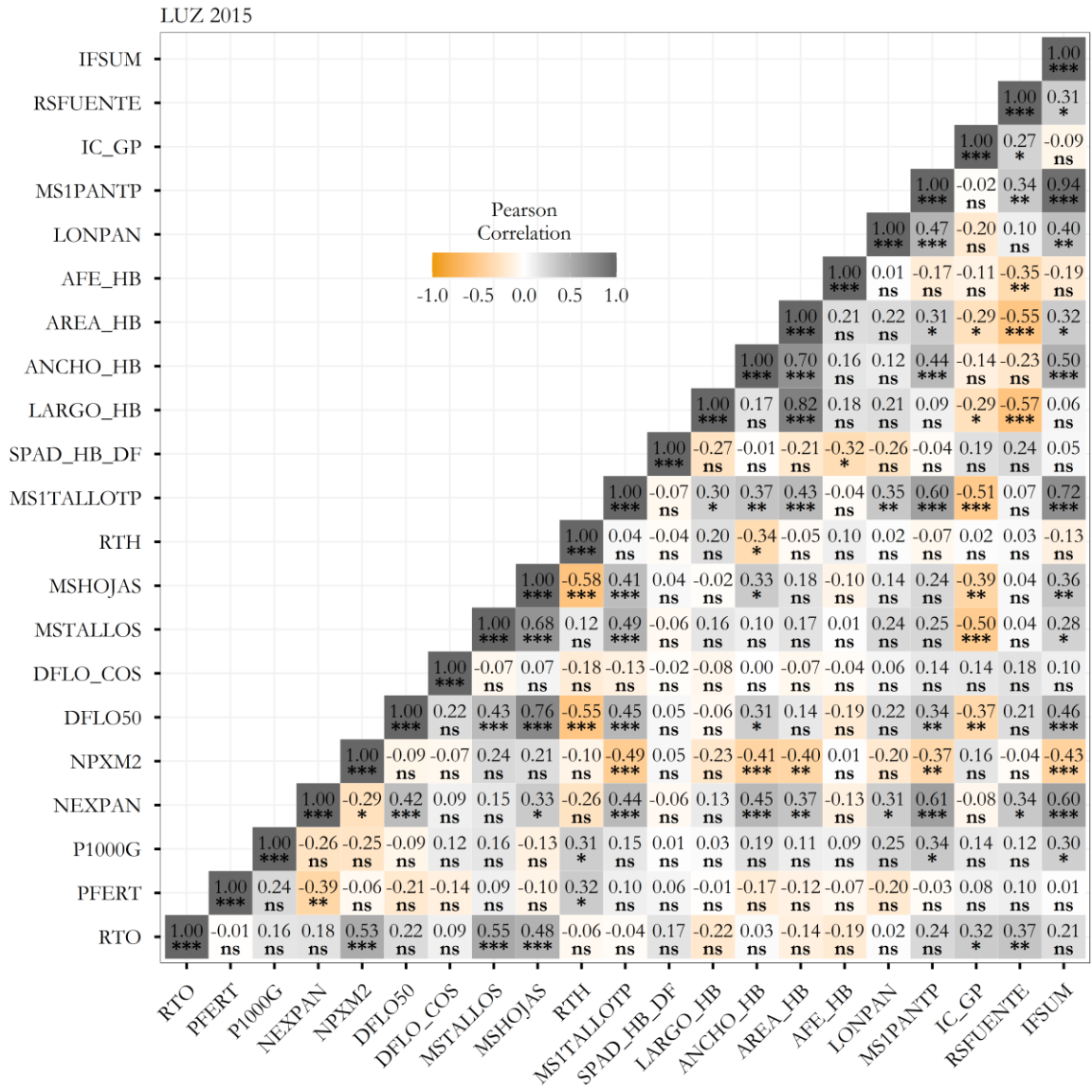
En 2015 el análisis de correlación para el tratamiento de luz (Figura 3-2), mostró que el RTO tuvo relación positiva y significativa con el componentes de rendimiento, NPXM2 ($p<0.001$), mientras que

en el tratamiento de sombra (Figura 3-3) se asoció con P1000G ($p < 0.05$), NEXPAN ($p < 0.05$) y NPXM2 ($p < 0.001$); no se observó relación con PFERT en ninguno de los dos tratamientos. Por su parte en 2016, RTO mostró correlación positiva y significativa en el tratamiento de luz (Figura 3-4) con PFERT ($p < 0.001$), P1000G ($p < 0.001$) y NEXPAN ($p < 0.01$); para el tratamiento de sombra (Figura 3-5), los componentes de rendimiento PFERT ($p < 0.001$), NEXPAN ($p < 0.01$) y NPXM2 ($p < 0.05$) estuvieron asociados positiva y significativamente con RTO. Estos resultados sugieren, que en un ambiente de alta oferta ambiental como las presentadas en 2015, un mayor rendimiento dependió del NPXM2; por el contrario, en un ambiente de baja oferta ambiental como 2016, la variación de rendimiento estuvo explicada principalmente por PFERT y NEXPAN.

Entre las características relacionadas con la fenología y materia seca de órganos, el RTO estuvo relacionado positiva y significativamente en 2015 (Figura 3-2, Figura 3-3) y 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5) con MSTALLOS (2015-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$) (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$), MSHOJAS (2015-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$) (2016-Luz: $p < 0.01$; Sombra: $p < 0.001$) en ambos tratamientos. Esto sugiere que los genotipos que acumularon mayor materia seca de tallos y hojas desde emergencia hasta maduración alcanzan mayores rendimientos tanto en un ambiente de alta como de baja oferta ambiental. Esta acumulación de materia seca dependió del ciclo de los genotipos, ya que estas características se asociaron positiva y significativamente con DFLO50% en los cuatro tratamientos (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5). Sin embargo solo en 2016; MSTALLOS (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$), MSHOJAS (2016-Luz: $p < 0.05$; Sombra: $p < 0.05$), y MS1TALLOTP (2016-Luz: $p < 0.05$; Sombra: $p < 0.001$), mostraron una relación positiva y significativa con PFERT en ambos tratamientos (Figura 3-4, Figura 3-5), lo que puede indicar que la acumulación de materia seca en órganos tiene un rol importante para mantener la fertilidad en ambientes de baja oferta ambiental (2016).

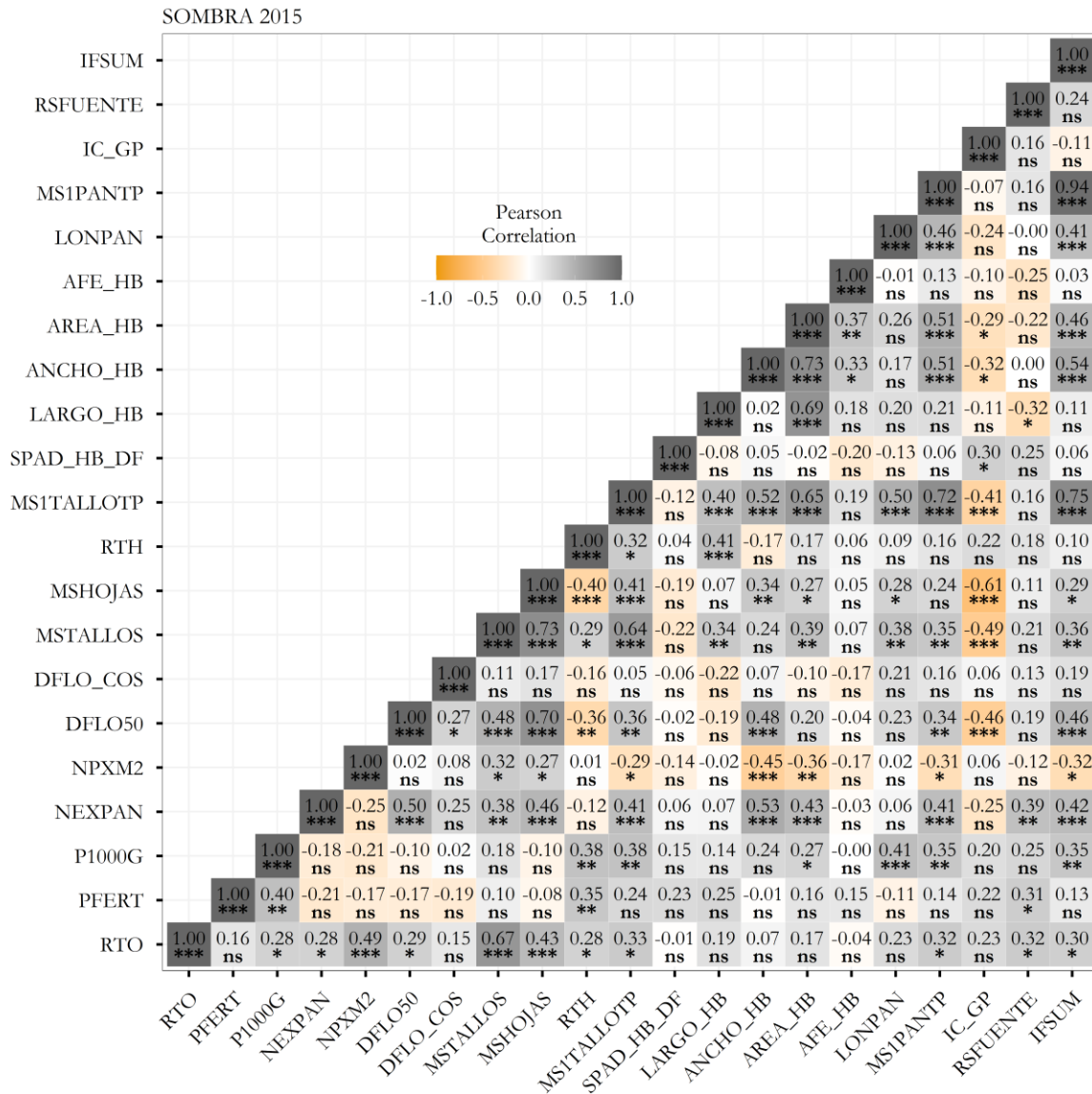
Por otro lado, RTH (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5) mostró relación positiva y significativa con RTO (2015-Sombra: $p < 0.05$) (2016-Luz: $p < 0.001$; 2016-Sombra: $p < 0.001$), PFERT (2015-Luz: $p < 0.05$; Sombra: $p < 0.01$) (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$) y P1000G (2015-Luz: $p < 0.05$; Sombra: $p < 0.01$) (2016-Luz: $p < 0.05$). Esto sugiere que, en todos los ambientes, no solamente es la acumulación de materia seca en tallos y hojas propiamente dicha que contribuye al rendimiento, sino también una mayor asignación de esta materia seca a tallos en lugar que a hojas. Dado que la relación entre RTH y RTO no es única para los tratamientos de sombra, estas características no permiten discriminar comportamientos de genotipos observados únicamente en respuesta al estrés de baja radiación en fase de maduración.

Figura 3-2: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de luz en 2015.



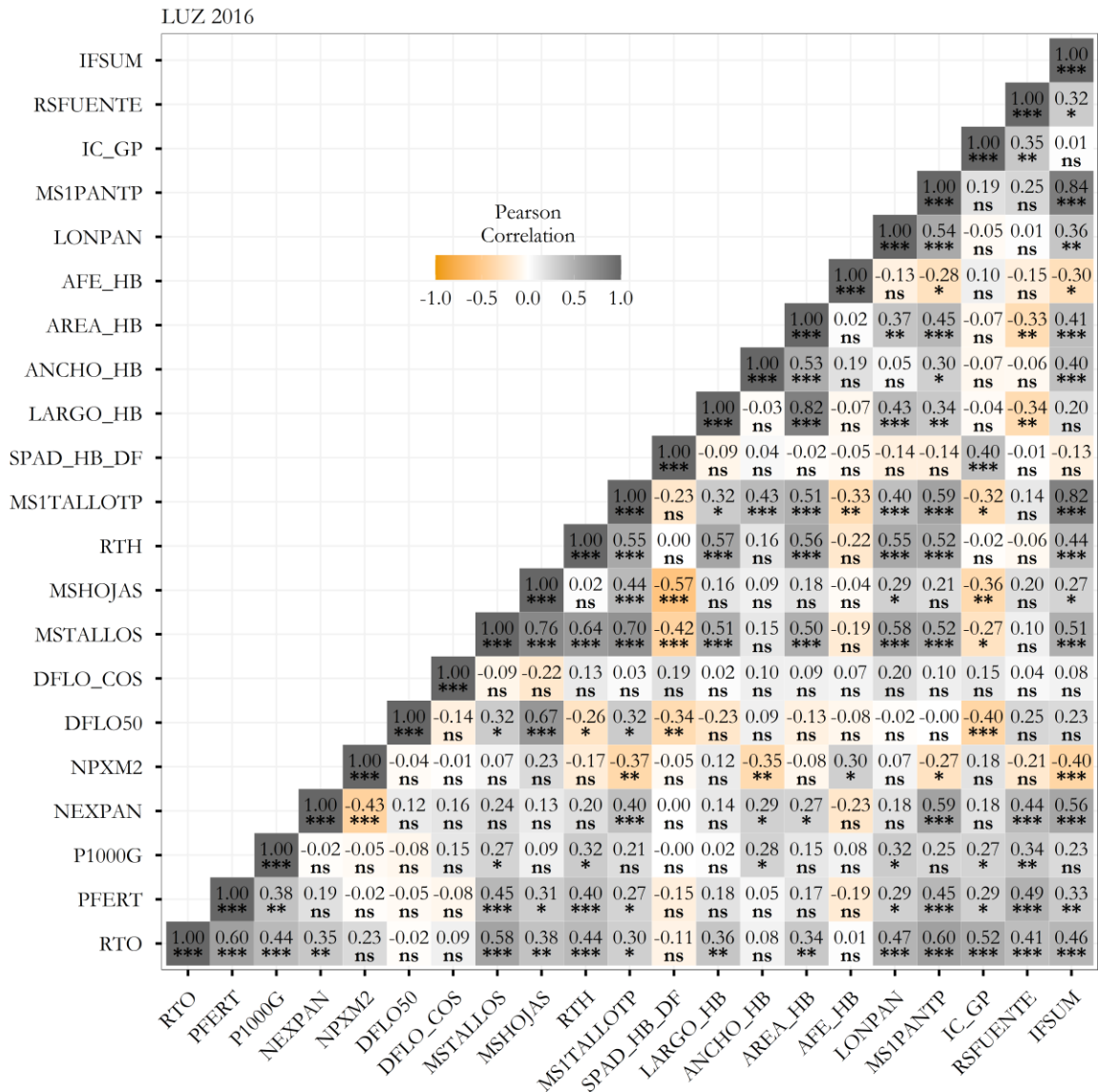
El gráfico Heatmap muestra en cada celda el coeficiente de correlación de Pearson y el nivel de significancia: "0.0: 0.001= '***'; 0.001: 0.01= '**'; 0.01: 0.05= '*'; > 0.05= 'ns', el color gris y naranja representa la relación positiva y negativa respectivamente, siendo la intensidad del color es proporcional a la fuerza del coeficiente de correlación entre dos características. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; NEXPAN= número de espiguillas por panícula; NPXM2= número de panículas por m²; DFLO50= días a floración al 50%; DFLO_COS= días entre floración al 50 % y cosecha; MSTALLOS= materia seca de tallos en maduración; MSHOJAS= materia seca de hojas en maduración; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; MSITALLOTP= materia seca del tallo principal en maduración; SPAD_HB_DF= SPAD de hoja bandera después floración; LARGO_HB= largo hoja bandera en maduración; ANCHO_HB= ancho hoja bandera en maduración; AREA_HB= área de hoja bandera en maduración; AFE_HB= área foliar específica en maduración; LONPAN= longitud de panícula en maduración; MS1PAN1P= materia seca de la panícula del tallo principal en maduración; IC_GP= índice de cosecha como relación grano paja; RSFUENTE= relación sumidero - fuente; IFSUM= índice de fuerza del sumidero.

Figura 3-3: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de sombra en 2015.



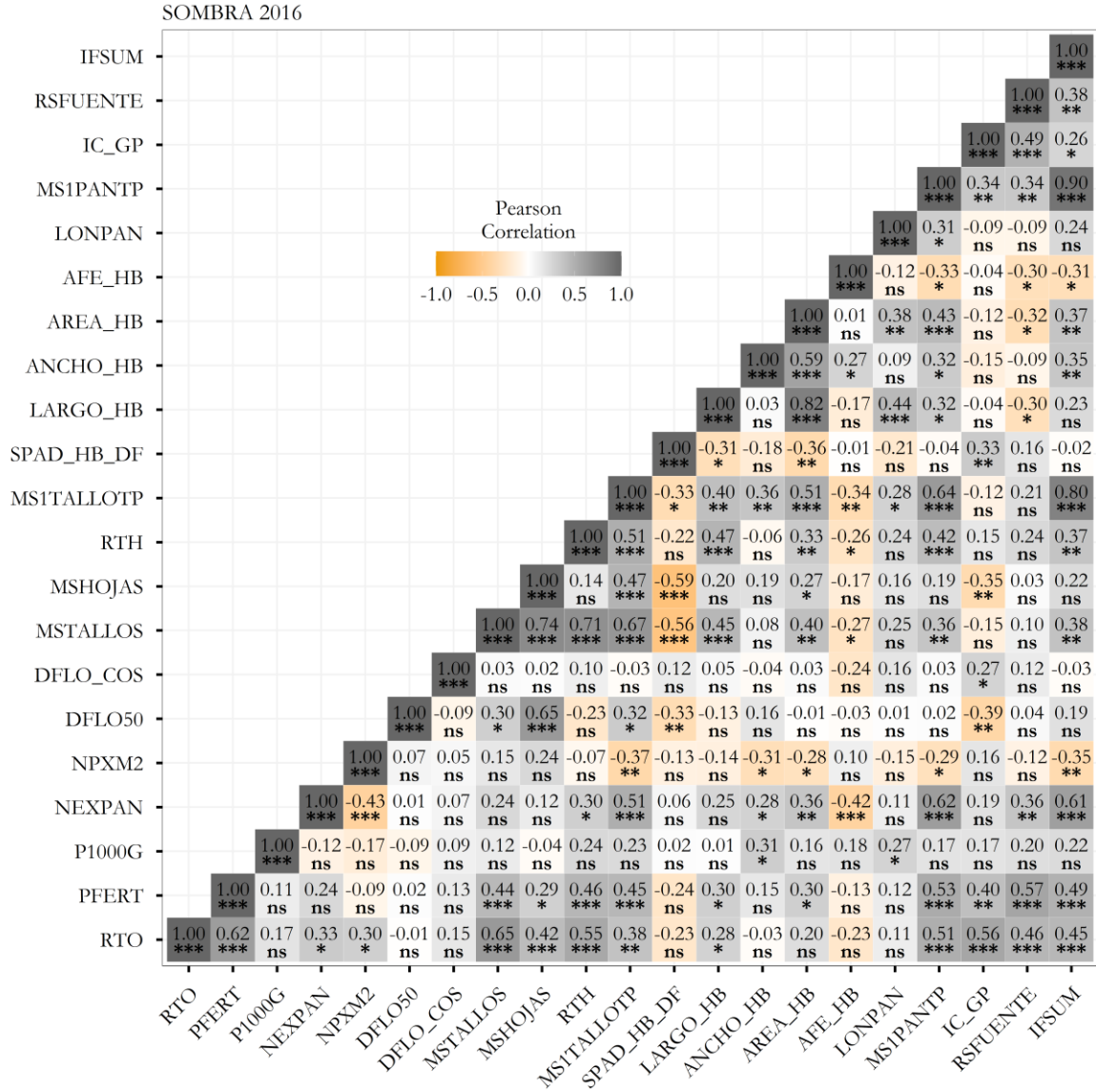
El gráfico Heatmap muestra en cada celda el coeficiente de correlación de Pearson y el nivel de significancia: "0.0: 0.001= ***; 0.001: 0.01= **; 0.01: 0.05= *; > 0.05= 'ns', el color gris y naranja representa la relación positiva y negativa respectivamente, siendo la intensidad del color es proporcional a la fuerza del coeficiente de correlación entre dos características. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; NEXPAN= número de espiguillas por panícula; NPXM2= número de panículas por m²; DFLO50= días a floración al 50%; DFLO_COS= días entre floración al 50 % y cosecha; MSTALLOS= materia seca de tallos en maduración; MSHOJAS= materia seca de hojas en maduración; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; MS1TALLOTP= materia seca del tallo principal en maduración; SPAD_HB_DF= SPAD de hoja bandera después floración; LARGO_HB= largo hoja bandera en maduración; ANCHO_HB= ancho hoja bandera en maduración; AREA_HB= área de hoja bandera en maduración; AFE_HB= área foliar específica en maduración; LONPAN= longitud de panícula en maduración; MS1PANTP= materia seca de la panícula del tallo principal en maduración; IC_GP= índice de cosecha como relación grano paja; RSFUENTE= relación sumidero - fuente; IFSUM= índice de fuerza del sumidero.

Figura 3-4: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de luz en 2016.



El gráfico Heatmap muestra en cada celda el coeficiente de correlación de Pearson y el nivel de significancia: "0.0: 0.001= '***'; 0.001: 0.01= '**'; 0.01: 0.05= '*'; > 0.05= 'ns', el color gris y naranja representa la relación positiva y negativa respectivamente, siendo la intensidad del color es proporcional a la fuerza del coeficiente de correlación entre dos características. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; NEXPAN= número de espiguillas por panícula; NPXM2= número de panículas por m²; DFLO50= días a floración al 50%; DFLO_COS= días entre floración al 50 % y cosecha; MSTALLOS= materia seca de tallos en maduración; MSHOJAS= materia seca de hojas en maduración; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; MSITALLOTP= materia seca del tallo principal en maduración; SPAD_HB_DF= SPAD de hoja bandera después floración; LARGO_HB= largo hoja bandera en maduración; ANCHO_HB= ancho hoja bandera en maduración; AREA_HB= área de hoja bandera en maduración; AFE_HB= área foliar específica en maduración; LONPAN= longitud de panícula en maduración; MS1PANTP= materia seca de la panícula del tallo principal en maduración; IC_GP= índice de cosecha como relación grano paja; RSFUENTE= relación sumidero - fuente; IFSUM= índice de fuerza del sumidero.

Figura 3-5: Coeficientes de correlación entre en rendimiento, componentes de rendimiento y características fenotípicas en el tratamiento de sombra en 2016.



El gráfico Heatmap muestra en cada celda el coeficiente de correlación de Pearson y el nivel de significancia: "0.0: 0.001= ***; 0.001: 0.01= **; 0.01: 0.05= *; > 0.05= 'ns', el color gris y naranja representa la relación positiva y negativa respectivamente, siendo la intensidad del color es proporcional a la fuerza del coeficiente de correlación entre dos características. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; NEXPAN= número de espiguillas por panícula; NPXM2= número de panículas por m²; DFLO50= días a floración al 50%; DFLO_COS= días entre floración al 50% y cosecha; MSTALLOS= materia seca de tallos en maduración; MSHOJAS= materia seca de hojas en maduración; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; MS1TALLOTP= materia seca del tallo principal en maduración; SPAD_HB_DF= SPAD de hoja bandera después floración; LARGO_HB= largo hoja bandera en maduración; ANCHO_HB= ancho hoja bandera en maduración; AREA_HB= área de hoja bandera en maduración; AFE_HB= área foliar específica en maduración; LONPAN= longitud de panícula en maduración; MS1PANTP= materia seca de la panícula del tallo principal en maduración; IC_GP= índice de cosecha como relación grano paja; RSFUENTE= relación sumidero - fuente; IFSUM= índice de fuerza del sumidero.

Entre las características relacionadas con sumidero, se observó relación positiva y significativa en 2015 (Figura 3-2, Figura 3-3) y 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5) para ambos tratamientos entre RSFUENTE con RTO (2015-Luz: $p < 0.01$; Sombra: $p < 0.05$) (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$) y PFERT (2015-Luz: ns; Sombra: $p < 0.05$) (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$). Estas relaciones sugieren que RSFUENTE es una característica importante que contribuye con RTO y PFERT en ambientes de menor radiación como lo observados en 2015-Sombra, 2016-Luz y 2016-Sombra. Por otro lado, en 2015 (Figura 3-2, Figura 3-3), el IFSUM presentó una correlación positiva y significativa con P1000G (2015-Luz: $p < 0.05$; Sombra: $p < 0.01$); por su parte, en 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5), IFSUM se correlacionó positiva y significativamente con RTO (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.001$) y PFERT (2016-Luz: $p < 0.01$; Sombra: $p < 0.001$). Esto sugiere que en condiciones de alta oferta ambiental (2015), independientemente del tratamiento de sombra, IFSUM contribuye con P1000G, mientras en condiciones de baja oferta ambiental (2016) contribuye con PFERT.

Adicionalmente, IFSUM mostró relación negativa y significativa con NPXM2 en ambos tratamientos en 2015 (Figura 3-2, Figura 3-3) y 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5), sugiriendo que para alcanzar mayor IFSUM los genotipos deben presentar menor macollamiento para lograr obtener MS1TALLOTP y MS1PANTP más pesadas; el efecto negativo del NPXM2 sobre ésta características, es observada en los cuatro ambientes (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5) con su relación negativa (2015-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.05$) (2016-Luz: $p < 0.001$; Sombra: $p < 0.01$). Por otra parte, la relación positiva y significativa observada en los 4 ambientes (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5) entre IFSUM, RSFUENTE y NEXPAN sugiere que genotipos un mayor tamaño del sumidero (NEXPAN) son más eficientes en el llenado de grano por menor unidad de área de hoja bandera (RSFUENTE) y logran alcanzar panículas más pesadas (IFSUM) independientemente si el ambiente es de alta o baja oferta ambiental. La relación significativa ($p < 0.05$) observada en los tratamientos de luz y sombra (excepto en 2015-Sombra) entre RSFUENTE e IFSUM en ambos años puede indicar que estas características pueden ser complementarias y que es posible encontrar genotipos con ambas características.

Finalmente, características relacionadas con la fuente y que han sido ampliamente reportadas en la literatura como la lectura de SPAD_HB_DF en hoja bandera y AFE_HB no presentaron relación significativa con RTO o sus componentes para ninguno de los tratamientos de luz y sombra en 2015 y 2016. Por lo tanto, estas características aunque si fueron afectadas significativamente por el tratamiento sombra (AFE_HB solo en 2016) (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5) no contribuyeron con el rendimiento o los componentes definidos en la fase de maduración.

3.4 Análisis de correlación y componentes principales basado en los índices de tolerancia para las características fenotípicas relacionadas con rendimiento y sus componentes

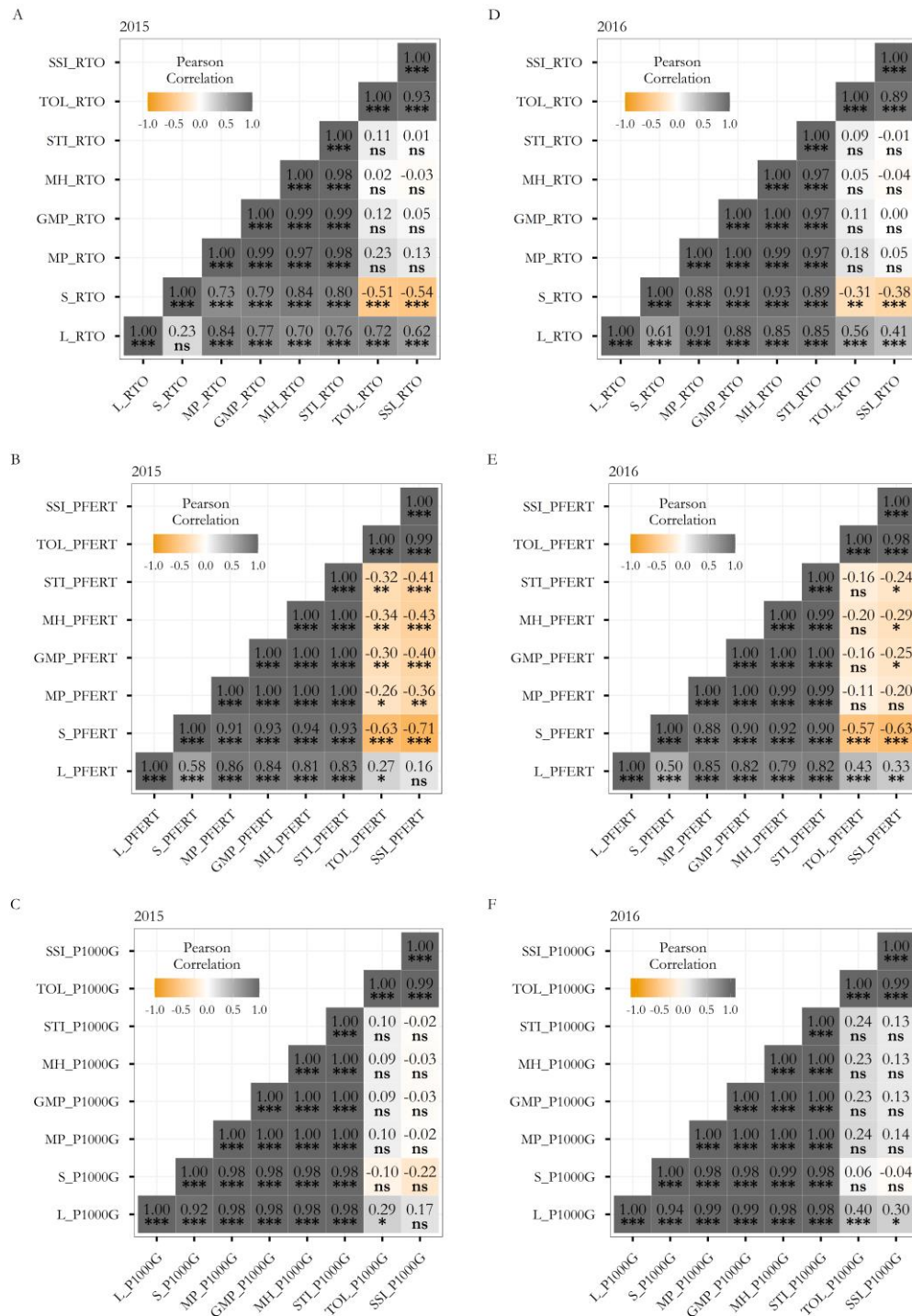
3.4.1 Análisis de correlación entre los índices de tolerancia en condiciones de baja radiación en 2015 - 2016

A partir de las correlaciones fenotípicas, se identificaron las características que explicaron la variabilidad del rendimiento y sus componentes definidos en fase de maduración dentro de cada tratamiento en 2015 y 2016. De esta manera, se seleccionaron las características RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM y se calcularon los índices de tolerancia para cada una de ellas. Para determinar los criterios de tolerancia más deseables, se determinó el coeficiente de correlación entre cada característica en condiciones de baja radiación y los índices de tolerancia para cada una las características seleccionadas.

Las relaciones positivas y significativas ($p < 0.001$) observadas entre el tratamiento de luz L_RTO, L_PFERT, L_P1000G (Figura 3-6), L_RTH, L_RSFUENTE e L_IFSUM (Anexo A) y su correspondiente características en el tratamiento de sombra S_RTO, S_PFERT (Figura 3-6), S_RTH, S_RSFUENTE e S_IFSUM (Anexo A) en ambos 2015 y 2016 (excepto para RTO en 2015) sugiere que estas características presentaron estabilidad ambiental independientemente si el ambiente es de alta o baja oferta ambiental, sugiriendo que los genotipos que presentaron alto PFERT y P1000G en condiciones de alta radiación, conservaron un alto PFERT y P1000G en condiciones de baja radiación. Sin embargo, la baja correlación observada para el RTO entre tratamientos en 2015 sugiere que la selección indirecta de genotipos para un ambiente de baja radiación basado en rendimiento en un ambiente de alta radiación no sería eficiente.

En ambos años y tratamientos se observó una correlación positiva y significativa ($p < 0.001$) entre L_RTO, L_PFERT, L_P1000G (Figura 3-6), L_RTH, L_RSFUENTE e L_IFSUM (Anexo A) con sus correspondientes índices de tolerancia MP_RTO, MP_PFERT, MP_P1000G (Figura 3-6), MP_RTH, MP_RSFUENTE e MP_IFSUM (Anexo A); GMP_RTO, GMP_PFERT, GMP_P1000G (Figura 3-6), GMP_RTH, GMP_RSFUENTE e GMP_IFSUM (Anexo A); así como también con MH_RTO, MH_PFERT, MH_P1000G (Figura 3-6), MH_RTH, MH_RSFUENTE e MH_IFSUM (Anexo A) y STI_RTO, STI_PFERT, STI_P1000G (Figura 3-6), STI_RTH, STI_RSFUENTE e STI_IFSUM (Anexo A). Esta misma tendencia fue observada para S_RTO, S_PFERT (Figura 3-6), S_RTH, S_RSFUENTE e S_IFSUM (Anexo A). Estos resultados sugieren que los índices de tolerancia MP, GMP, MH y STI, pueden ser adecuados para identificar genotipos con mejor potencial de estas características tanto en condiciones de luz y sombra en ambientes de alta y baja oferta ambiental.

Figura 3-6: Coeficientes de correlación entre en rendimiento (A - D), porcentaje de fertilidad (B - E), peso de 1000 granos (C - F) y sus respectivos índices de tolerancia en 2015 - 2016.



El gráfico Heatmap muestra en cada celda el coeficiente de correlación de Pearson y el nivel de significancia: "0.0: 0.001= '***'; 0.001: 0.01= '**'; 0.01: 0.05= '*'; > 0.05= 'ns', el color gris y naranja representa la relación positiva y negativa respectivamente, siendo la intensidad del color es proporcional a la fuerza del coeficiente de correlación entre dos características. L= característica en Luz; S= característica en Sombra; RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad; P1000G= peso de 1000 granos; MP= productividad media; GMP= productividad media geométrica; MH= media armónica; STL= índice de tolerancia al estrés; TOL= índice de tolerancia; SSI= índice de susceptibilidad al estrés.

Por otro lado, se identificaron relaciones positivas y significativas ($p < 0.001$) entre las características en el tratamiento de luz L_RTO, L_PFERT, L_P1000G (Figura 3-6), L_RTH, L_RSFUENTE e L_IFSUM (Anexo A) y sus correspondientes índices TOL_RTO, TOL_PFERT, TOL_P1000G (Figura 3-6), TOL_RTH, TOL_RSFUENTE e TOL_IFSUM (Anexo A) y SSI_RTO, SSI_PFERT, SSI_P1000G (Figura 3-6), SSI_RTH, SSI_RSFUENTE e SSI_IFSUM (Anexo A) (excepto L_PFERT: 2015; L_P1000G: 2015; L_IFSUM: 2016), lo que permite inferir que los genotipos con mayor potencial de estas características son más susceptibles a las condiciones de baja radiación.

Por su parte, S_RTO, S_PFERT (Figura 3-6), S_RTH, S_RSFUENTE e S_IFSUM (Anexo A) se correlacionaron negativa y significativamente ($p < 0.05$) con TOL_RTO, TOL_PFERT, TOL_P1000G (Figura 3-6), TOL_RTH, TOL_RSFUENTE e TOL_IFSUM (Anexo A) (excepto S_RTH: 2015, 2016; S_IFSUM: 2015, 2016) y SSI_RTO, SSI_PFERT, SSI_P1000G (Figura 3-6), SSI_RTH, SSI_RSFUENTE e SSI_IFSUM (Anexo A) (excepto S_IFSUM: 2015) en el tratamiento de sombra para ambos años, lo que puede indicar que genotipos que presenten bajos valores de estos índices son deseables para alcanzar mayores valores de estas características en condiciones de baja radiación. La correlación positiva y significativa ($p < 0.001$) entre TOL_RTO, TOL_PFERT, TOL_P1000G (Figura 3-6), TOL_RTH, TOL_RSFUENTE e TOL_IFSUM (Anexo A) y SSI_RTO, SSI_PFERT, SSI_P1000G (Figura 3-6), SSI_RTH, SSI_RSFUENTE e SSI_IFSUM (Anexo A) para todas las características en 2015 y 2016 sugiere que estos índices tienen la misma capacidad de discriminar genotipos tolerantes de susceptibles en baja radiación.

3.4.2 Análisis de componentes principales y biplot para los índices de tolerancia en condiciones de baja radiación en 2015 - 2016

El análisis de componentes principales (ACP) se realizó utilizando los índices de tolerancia para el RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM. Seguidamente, para las 78 líneas comunes se realizó un análisis biplot para comparar los genotipos y obtener las relaciones entre los índices de tolerancia. El ACP mostró que los primeros componentes explicaron para 2015 el 98.54%, 99.79%, 99.82%, 98.49%, 98.75% y 97.49% de la variación total de los índices de tolerancia para el RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM (Tabla 3-5) respectivamente; mientras que para 2016, la variación observada fue explicada en un 97.82%, 99.53%, 99.87%, 98.77%, 97.95% para los mismos índices (Tabla 3-6). El componente principal 1 (CP1) fue el que mayor porcentaje de variación explicó (con rango de 65.12% a 75.21%) para todas las características en ambos años, mostrando alta correlación positiva principalmente con los índices de tolerancia MP, GMP, MH y STI; así, este componente puede ser definido como de alto potencial; puesto que separa a los genotipos con altos valores de RTO, PFERT,

P1000G (Figura 3-7), RTH, RSFUENTE e IFSUM (Anexo B) en ambos tratamientos. Por su parte el componente principal 2 (CP2) fue el que menor variación explicó (con rango de 22.28% a 33.42%) en 2015 y 2016 para los índices evaluados; el CP2 presentó correlación positiva con los índices de TOL y SSI; de esta manera, este fue definido como el componente susceptible a baja radiación, ya que permite separar genotipos susceptibles de tolerantes con alto y bajo RTO, PFERT, P1000G (Figura 3-7), RTH, RSFUENTE e IFSUM (Anexo B) en condiciones de luz y sombra respectivamente.

Tabla 3-5: Valores propios, varianza acumulada y contribución de los componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para el rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero en 2015.

Índice	RTO		PFERT		P1000G		RTH		RSFUENTE		IFSUM	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
L	0.81	0.58	0.75	0.66	0.98	0.18	0.97	0.25	0.89	0.45	0.98	0.16
S	0.75	-0.65	0.97	-0.23	0.98	-0.21	0.79	-0.61	0.86	-0.50	0.93	-0.36
MP	1.00	0.04	0.98	0.19	1.00	-0.01	0.99	-0.11	1.00	0.00	1.00	-0.07
GMP	1.00	-0.06	0.99	0.15	1.00	-0.02	0.99	-0.15	1.00	-0.03	0.99	-0.10
MH	0.98	-0.15	0.99	0.11	1.00	-0.03	0.98	-0.18	0.99	-0.07	0.99	-0.14
STI	0.99	-0.08	0.99	0.14	1.00	-0.01	0.99	-0.11	0.98	-0.07	0.96	-0.14
TOL	0.18	0.97	-0.44	0.90	0.11	0.99	0.52	0.84	0.14	0.98	0.52	0.82
SSI	0.10	0.96	-0.53	0.85	-0.01	1.00	0.36	0.92	0.07	0.98	0.21	0.95
VP	5.21	2.67	5.89	2.10	5.93	2.06	5.87	2.06	5.50	2.40	6.02	1.78
V (%)	65.12	33.42	73.57	26.23	74.07	25.75	73.43	25.74	68.73	30.03	75.21	22.28
VA	65.12	98.54	73.57	99.79	74.07	99.82	73.43	99.16	68.73	98.75	75.21	97.49

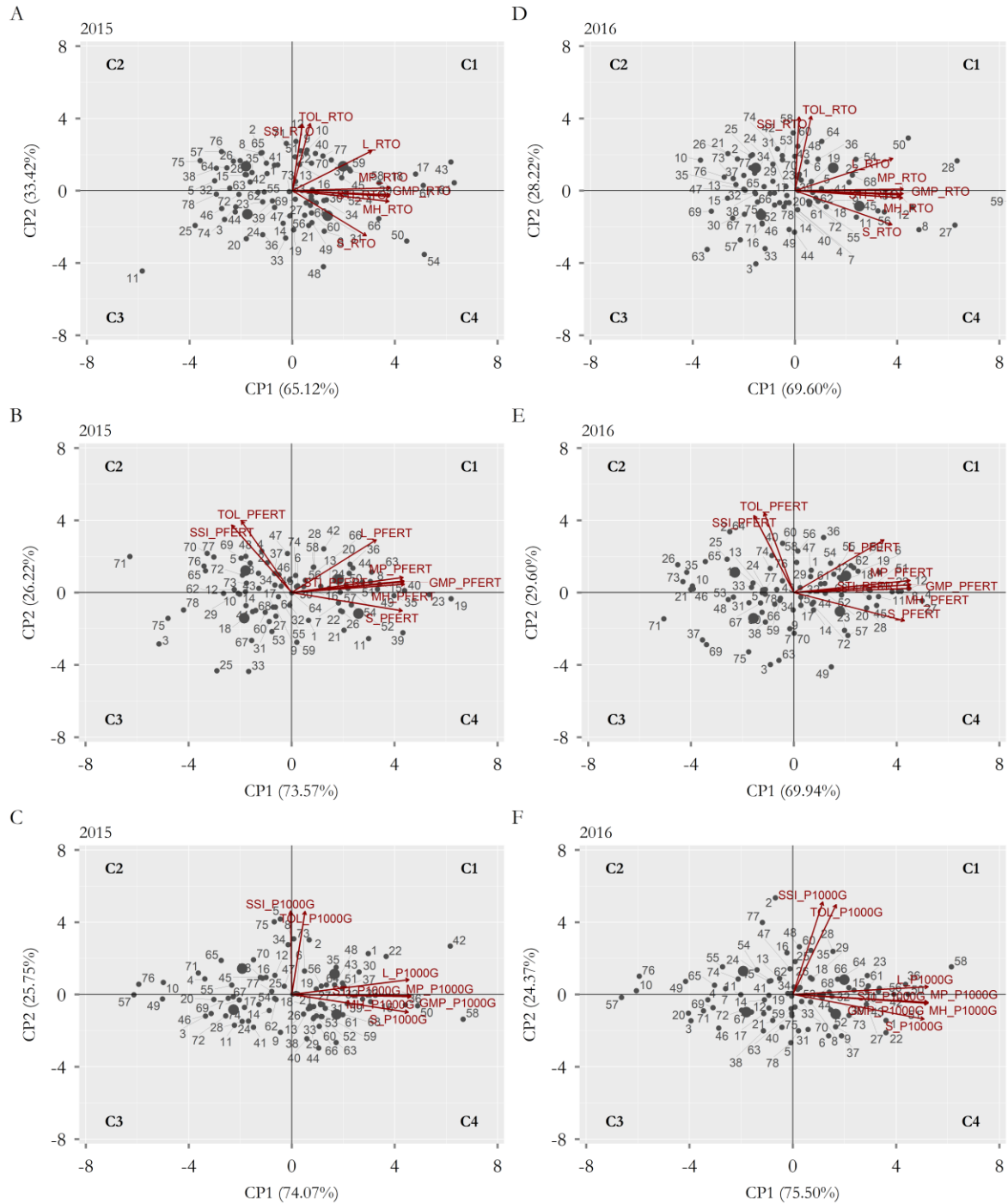
CP= componente principal; VP= valores propios; V (%)= Varianza; VA= varianza acumulada; RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; RSFUENTE = relación sumidero-fuente, IFSUM = índice de fuerza del sumidero; L= característica en Luz; S= característica en Sombra; MP= productividad media; GMP= productividad media geométrica; MH= media armónica; STI= índice de tolerancia al estrés; TOL= índice de tolerancia; SSI= índice de susceptibilidad al estrés.

Tabla 3-6: Valores propios, varianza acumulada y contribución de los componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para el rendimiento, porcentaje de fertilidad y peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero en 2016.

Índice	RTO		PFERT		P1000G		RTH		RSFUENTE		IFSUM	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
L	0.90	0.42	0.77	0.64	1.00	0.08	0.96	0.26	0.85	0.52	0.90	0.42
S	0.89	-0.44	0.94	-0.34	0.97	-0.26	0.84	-0.54	0.84	-0.54	0.95	-0.29
MP	1.00	0.02	0.99	0.15	1.00	-0.08	0.99	-0.09	1.00	0.02	0.99	0.09
GMP	1.00	-0.04	1.00	0.10	1.00	-0.09	0.99	-0.11	1.00	-0.04	1.00	0.00
MH	0.99	-0.09	1.00	0.05	1.00	-0.09	0.99	-0.13	0.99	-0.08	0.99	-0.07
STI	0.98	-0.06	0.99	0.10	0.99	-0.09	0.99	-0.11	0.99	-0.04	0.96	-0.01
TOL	0.15	0.97	-0.25	0.97	0.32	0.95	0.41	0.90	0.11	0.98	0.08	0.98
SSI	0.04	0.96	-0.34	0.93	0.22	0.97	0.30	0.93	0.05	0.96	-0.20	0.94
VP	5.57	2.26	5.60	2.37	6.04	1.95	5.82	2.07	5.38	2.46	5.66	2.11
V (%)	69.60	28.22	69.94	29.60	75.50	24.37	72.72	25.84	67.26	30.69	70.80	26.33
VA	69.60	97.82	69.94	99.53	75.50	99.87	72.72	98.56	67.26	97.95	70.80	97.13

CP= componente principal; VP= valores propios; V (%)= Varianza; VA= varianza acumulada; RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; RSFUENTE = relación sumidero-fuente, IFSUM = índice de fuerza del sumidero; L= característica en Luz; S= característica en Sombra; MP= productividad media; GMP= productividad media geométrica; MH= media armónica; STI= índice de tolerancia al estrés; TOL= índice de tolerancia; SSI= índice de susceptibilidad al estrés.

Figura 3-7: Biplot de los primeros dos componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para el rendimiento (A - D), porcentaje de fertilidad (B - E), y peso de 1000 granos (C - F) en 2015 - 2016.



Los vectores perpendiculares entre sí muestran independencia del componente; vectores en direcciones opuestas muestran correlación negativa, mientras que los vectores con un ángulo estrecho muestran una correlación positiva entre los índices de estrés de baja radiación y los genotipos que se encuentran cerca de cada vector tienen valores más altos para el vector correspondiente. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; L= característica en Luz; S= característica en Sombra; MP= productividad media; GMP= productividad media geométrica; MH= media armónica; STI= índice de tolerancia al estrés; TOL= índice de tolerancia; SSI= índice de susceptibilidad al estrés.

Según estos resultados, los genotipos que presentaron PC1 alto y PC2 bajo presentan baja reducción de RTO, PFERT, P1000G (Figura 3-7), RTH, RSFUENTE e IFSUM (Anexo B) por efecto del tratamiento de sombra. Teniendo en cuenta este criterio y basados en el biplot, los 78 genotipos fueron clasificados en cuatro cuadrantes (C1, C2, C3 y C4) según la metodología implementada por Dorostkar, Dadkhodaie, & Heidari (2015).

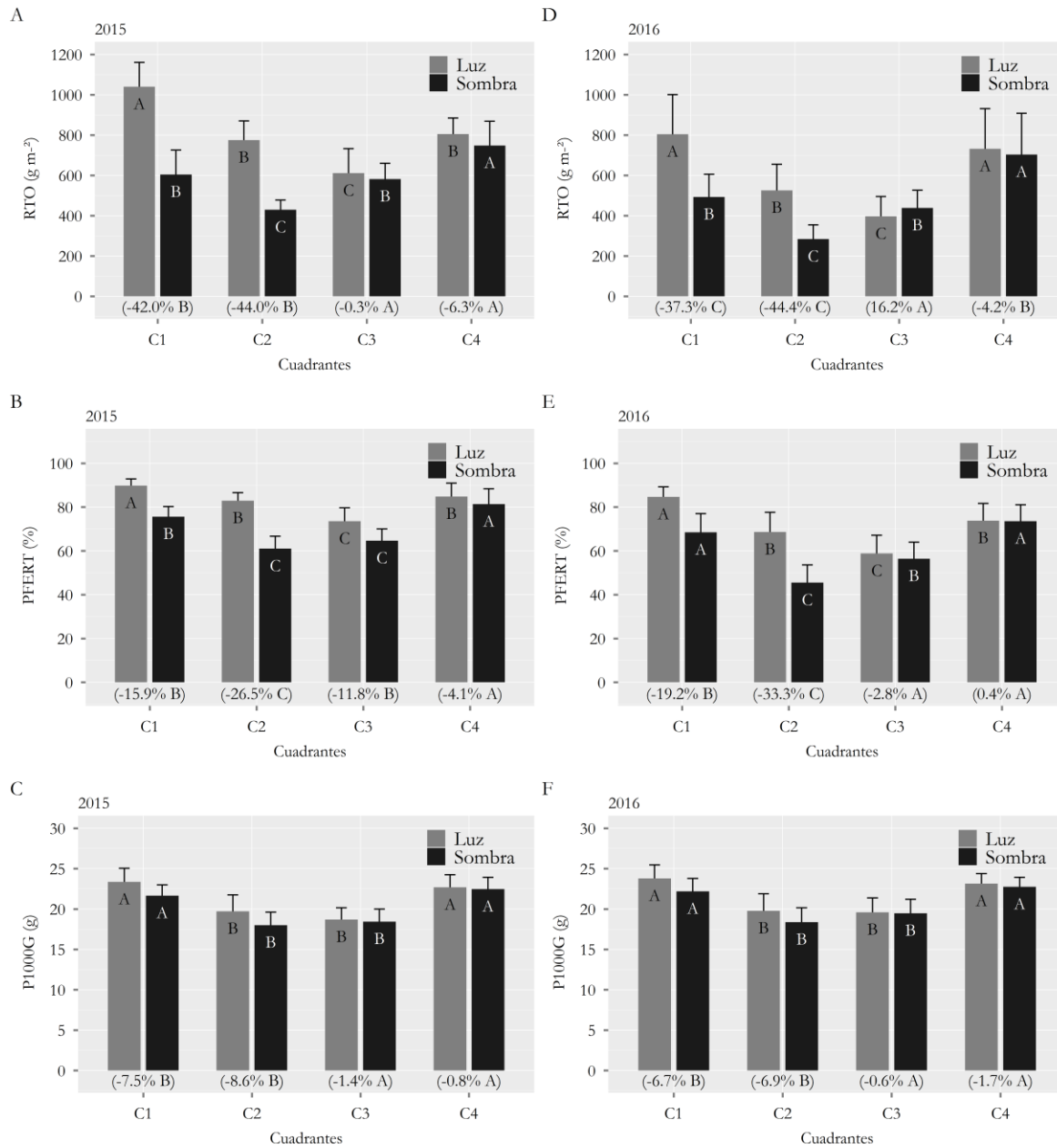
De esta manera, y tomando como referencia el RTO para 2015 y 2016, el C1 con alto CP1 y CP2 se caracterizó por presentar genotipos susceptibles a la baja radiación, ya que mostraron alto rendimiento en condiciones de luz, pero bajo rendimiento en el tratamiento de sombra. El C2 con bajo CP1 y alto CP2 presentó genotipos con rendimientos de intermedios a bajos en ambos ambientes y adicionalmente fueron susceptibles a la baja radiación. Los genotipos presentes en el cuadrante C3 con bajo CP1 y CP2 alcanzaron bajos rendimientos en ambos tratamientos, pero mostraron baja susceptibilidad a la baja radiación. Finalmente, en el C4 con alto CP1 y bajo CP2 se encontraron genotipos con baja susceptibilidad al igual que el C3, con la diferencia que estos presentaron altos rendimientos en el tratamiento de luz y sombra respectivamente (Figura 3-7, Anexo B). Este mismo criterio de selección fue aplicado para las características de PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM respectivamente.

3.4.3 Comparación media de los cuadrantes obtenidos a partir de los índices de tolerancia en 2015 - 2016

A partir de los genotipos ubicados en cada cuadrante, se realizó una prueba de comparación de medias para observar las diferencias para cada tratamiento en 2015 – 2016 y la reducción de RTO, PFERT, P1000G (Figura 3-8), RTH, RSFUENTE e IFSUM (Anexo C) entre cuadrantes. Los resultados evidencian que los genotipos ubicados en los cuadrantes C1 y C2 mostraron los mayores porcentajes de reducción de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM para 2015 y 2016; por su parte los cuadrantes C3 y C4 alcanzaron menores porcentaje de reducción para las mismas características evaluadas en ambos años (excepto para PFERT en los cuadrantes C1 y C3 en 2015). Sin embargo, los genotipos ubicados en el cuadrante C4 alcanzaron mayores valores de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE y IFSUM en el tratamiento de sombra en comparación al cuadrante C3. Estos resultados sugieren, que los genotipos ubicados en los cuadrantes C1 y C2 fueron los más susceptibles; mientras que los genotipos con baja reducción de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE y IFSUM presentes en los cuadrantes C3 y C4 fueron tolerantes a las condiciones de baja radiación en fase de maduración. Por lo tanto, se debe orientar la selección de genotipos tolerantes en el cuadrante C4 (ya que éste cuadrante presenta valores medios significativamente superiores al cuadrante C3 en el

tratamiento de sombra) que combinen baja reducción y altos valores de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE y IFSUM en el tratamiento de sombra.

Figura 3-8: Comparación media de los cuatro cuadrantes definidos a partir de los índices de tolerancia para el rendimiento (A - D), porcentaje de fertilidad (B - E) y peso de 1000 granos (C - F) en 2015 - 2016.



C1= cuadrante 1; C2= cuadrante 2; C3= cuadrante 3; C4= cuadrante 4; RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos. Las barras verticales representan la media más la desviación estándar. Valores entre paréntesis representan la reducción (-) o incremento (+) porcentual de la característica en las condiciones de baja Luz. Letras distintas para las barras dentro de cada cuadrante y tratamiento indican diferencias significativas para la prueba de comparaciones múltiples de Tukey ($p < 0.05$).

3.4.4 Clasificación de genotipos presentes en el cuadrante C4 a partir de los índices de tolerancia en 2015 - 2016

De los 78 genotipos comunes evaluados en los dos años, los índices de tolerancia permitieron discriminar genotipos tolerantes a baja radiación en fase de maduración ubicados en el cuadrante C4. En 2015 los genotipos quedaron distribuidos de la siguiente manera en dicho cuadrante: 20 genotipos para RTO, 13 genotipos para PFERT, 25 genotipos para P1000G, 20 genotipos para RTH, 19 genotipos para RSFUENTE y 12 genotipos para IFSUM. Por su parte, para 2016 los genotipos se distribuyeron así: 17, 16, 17, 23, 19 y 19 genotipos para RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM respectivamente (Figura 3-7, Anexo B). Por lo tanto, se debe orientar la selección de genotipos tolerantes en el cuadrante C4 (ya que éste cuadrante presenta valores medios significativamente superiores al cuadrante C3 en el tratamiento de sombra) que combinen baja reducción y altos valores de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE y IFSUM en el tratamiento de sombra.

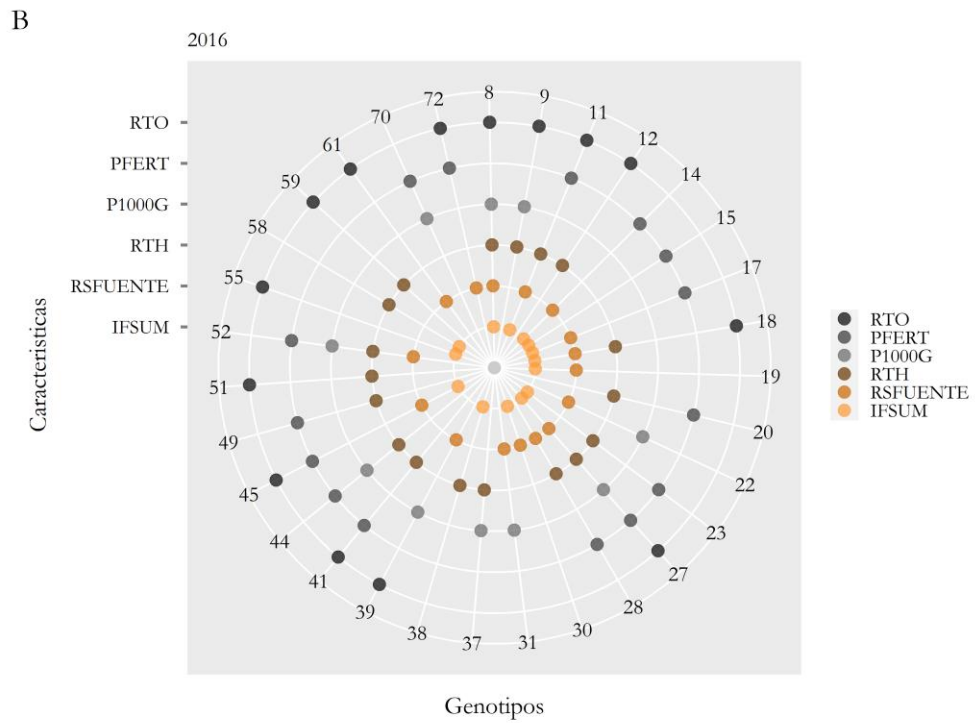
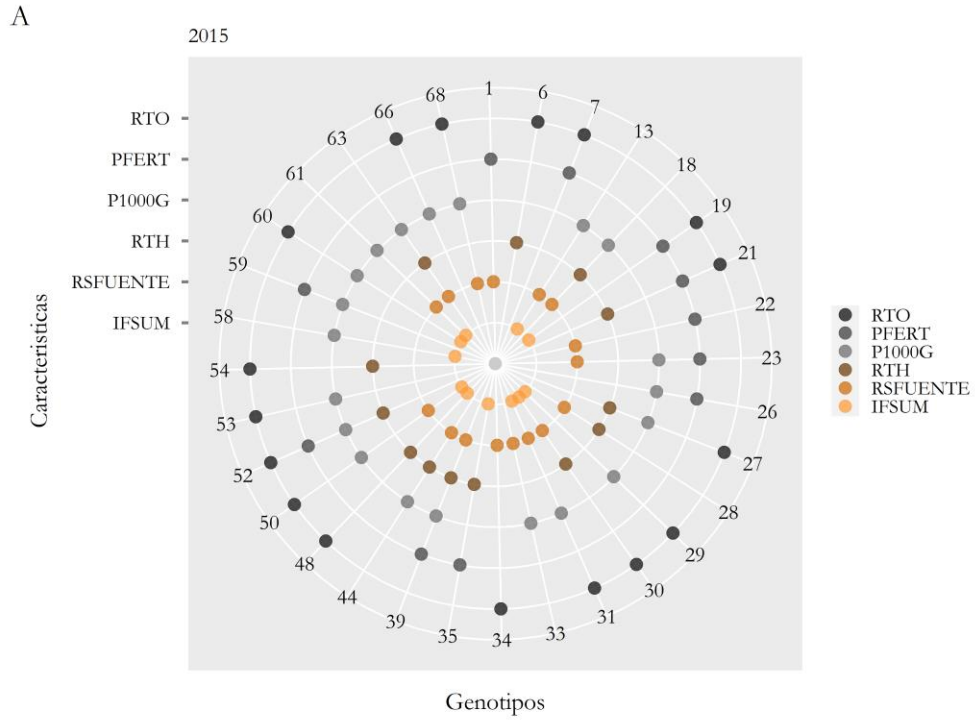
Figura 3-8, Anexo C).

Los resultados de los genotipos en el cuadrante C4 son presentados en el gráfico de radar para 2015 y 2016 (Figura 3-9) (se incluyen genotipos que presentaron al menos dos características comunes). En el gráfico de radar, cada eje concéntrico de 360 grados está representado por una característica (RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM) y cada punto indica la presencia del genotipo en el cuadrante C4 para dicha característica.

Para 2015 ninguno de los genotipos quedó ubicado en el cuadrante C4 para las 6 características evaluadas para los índices de tolerancia; mientras que para 2016 el genotipo 27 fue común en el cuadrante C4 para RTO, PFERT, P1000G, RSFUENTE y IFSUM, así mismo, este genotipo fue el único común para los dos años en el cuadrante C4. A partir de estos resultados, se seleccionaron los genotipos que lograron obtener menor reducción de RTO con PFERT y/o P1000G y que presentaron al menos alguna característica de RTH, RSFUENTE y IFSUM asociada al RTO, PFERT y P1000G.

Basado en este criterio y teniendo en cuenta el porcentaje de reducción y el mayor número de características comunes asociadas, para 2015 (Tabla 3-7) se identificaron y seleccionaron 9 genotipos: 31 (120983), 50 (121131), 52 (121142), 19 (120860), 21 (120882), 27 (120948), 29 (120977), 60 (121708) y 68 (121881). Por su parte, para 2016 (Tabla 3-8) fueron identificados y seleccionados 9 genotipos: 27 (120948), 8 (117598), 11 (117681), 18 (120859), 45 (121070), 9 (117622), 39 (121019), 41 (121028) y 72 (122112).

Figura 3-9: Grafico de radar para el rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación materia seca de tallo-hojas, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero y genotipos en los cuadrantes C3 y C4 en 2015 (A) - 2016 (B).



Cada anillo concéntrico en el gráfico de radar está representado por una característica y el punto indica la presencia del genotipo en el cuadrante C4 para dicha característica. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; RSFUENTE = relación sumidero-fuente, IFSUM = índice de fuerza del sumidero.

Tabla 3-7: Índice de reducción para características comunes de rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero de genotipos tolerantes en el cuadrante C4 en 2015.

Código	IRGC	Origen	RTO	PFERT	P1000G	RTH	RSFUENTE	IFSUM
50	121131	Sri Lanka	8.88	-	-2.37	-	-10.26	-17.78
19	120860	Egipto	8.67	-2.02	-	-	-	-7.84
21	120882	India	3.17	0.19	-	3.96	-	-
60	121708	India	-8.25	-	-0.52	-	-	-18.96
31	120983	Filipinas	-14.52	-	-2.44	-	-11.2	20.17
27	120948	Sri Lanka	-16.38	-	-2.57	-0.947	-	-
68	121881	India	-16.79	-	-1.82	-	-6.17	-
29	120977	Guatemala	-24.64	-	-0.25	-	-	-5.99
52	121142	Madagascar	-24.77	-7.34	-0.43	10.07	-	-

IRGC= Colección internacional de germoplasma de arroz (con sus siglas en inglés). RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; RSFUENTE = relación sumidero-fuente, IFSUM = índice de fuerza del sumidero. Valores positivos y negativos significa aumento o disminución de la característica con respecto al tratamiento de sombra.

Tabla 3-8: Índice de reducción para características comunes de rendimiento, porcentaje de fertilidad, peso de 1000 granos, relación tallo - hoja, relación sumidero-fuente e índice de fuerza del sumidero de genotipos tolerantes en el cuadrante C4 en 2016.

Código	IRGC	Origen	RTO	PFERT	P1000G	RTH	RSFUENTE	IFSUM
8	117598	India	15.29	-	-3.13	2.81	38.96	-26.26
27	120948	Sri Lanka	8.62	0.32	-3.52	-11.57	-12.52	-10.39
11	117681	China	7.51	-5.28	-	-0.8	21.86	66.99
45	121070	Sri Lanka	0.005	-0.55	-	-	14.4	-8.08
9	117622	Viet Nam	-0.763	-	0.12	-4.94	-	-
18	120859	Madagascar	-1.81	-	-	1.26	-1.14	-7.47
72	122112	Filipinas	-7.09	-6.93	-	-	46.08	-
41	121028	China	-16.67	-5.65	-	-3.73	-	-
39	121019	Tailandia	-18.74	-	-4.23	-	13.43	-

IRGC= Colección internacional de germoplasma de arroz (con sus siglas en inglés). RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; RSFUENTE = relación sumidero-fuente, IFSUM = índice de fuerza del sumidero. Valores positivos y negativos significa aumento o disminución de la característica con respecto al tratamiento de sombra.

4. Discusión

4.1 La baja radiación durante la fase de maduración redujo rendimiento en la época de alta y baja oferta ambiental

El rendimiento del arroz cultivado en campo depende en gran medida de la radiación solar durante todo el período de crecimiento, especialmente durante la fase de maduración (Nishiyama, 1985; Yoshida, 1981), siendo uno de los factores ambientales más importantes que determinan las características básicas del desarrollo del arroz; el clima continuamente nublado o continuas precipitaciones, especialmente durante la fase de maduración, inducen pérdida significativa de rendimiento (Liu, Wu, Chen, Ma, & Gao, 2014). En la presente investigación, se realizó la siembra de dos experimentos en épocas contrastantes de alta (2015) y baja oferta ambiental (2016); para evaluar la respuesta de una subpoblación de arroz indica a la reducción del 50% de la radiación en la fase de maduración.

En la época de baja oferta ambiental (2016) el RTO medio de los genotipos presentó una reducción significativa del 28.0% en comparación a la época de alta oferta ambiental (2015) (Tabla 3-2). Una de las principales diferencias a nivel climático entre los dos años fue la presencia de menores niveles de radiación durante la fase de maduración (-14.47%) en 2016 (Tabla 3-1), lo cual influyó significativamente en la reducción del componente de rendimiento PFERT (-13.07%) definido durante esta fase de desarrollo, lo que afectó finalmente al rendimiento. Una radiación solar de aproximadamente $25 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ durante la fase de maduración se consideran óptima para obtener altos rendimientos (Murty & Sahu, 1987; Yoshida & Parao, 1976). En este estudio, la radiación durante esta última fase de desarrollo fue mayor en 2015 (21.77 MJ m^{-2}) en comparación a 2016 (18.62 MJ m^{-2}); siendo este último año donde se presentaron menores rendimientos. Estos resultados demuestran que la radiación es un factor climático crítico que determina el rendimiento de grano y la brecha de rendimiento entre ambientes de alta y baja oferta ambiental (Laza et al., 2003; Sharma & Singh, 1999; Yang, Peng, Laza, et al., 2008) y uno de los principales factores climáticos que limitan el rendimiento en arroz especialmente en los trópicos (Barmudoi & Bharali, 2016).

El tratamiento de sombra durante la fase de maduración redujo significativamente el RTO en 26.89% y 20.76% y los componentes de rendimiento PFERT en 16.05% y 15.78% y el P1000G en 4.28% y 4.07% en 2015 y 2016 respectivamente. Los componentes de rendimiento NPXM2 y NEXPAN, los cuales fueron definidos durante la fase vegetativa y reproductiva respectivamente no fueron afectados significativamente por el tratamiento de sombra (Tabla 3-2), indicando que el estrés de baja radiación solo influyó en los componentes definidos en la fase maduración. Estos resultados demuestran que el llenado y el peso del grano fueron los factores clave que determinaron el rendimiento bajo el tratamiento de sombra en fase de maduración (Ishibashi et al., 2014; Liu et al., 2019).

De acuerdo a Deng et al (2009), la baja radiación durante la última fase de desarrollo del cultivo causa deterioro de la tasa fotosintética neta y una menor acumulación de materia seca, lo que reduce significativamente el número de espiguillas llenas y el peso de 1000 granos. Por su parte Yoshida (1981), señaló que la disminución del porcentaje de fertilidad de las espiguillas por efecto de la baja radiación, se debe a la insuficiencia de la fuente para producir suficientes carbohidratos para apoyar el llenado de todas las espiguillas; mientras que Murty & Murty (1982) concluyeron que el periodo de hasta 20 días después de la antesis es muy crítico e induce una alta esterilidad de las espiguillas. En este estudio, los componentes de rendimiento PFERT y P1000G fueron afectados de forma similar por el tratamiento de sombra durante toda la fase de maduración independientemente si el ambiente fue de alta o baja oferta ambiental, lo que causó finalmente reducción en el rendimiento.

La correlación observada entre el RTO y PFERT solo en 2016 en ambos tratamientos, indica la importancia y aporte de este componente al RTO bajo condiciones de radiación limitante como las de 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5). Diversos autores utilizando el sombreado artificial en fase de maduración con diferente duración e intensidad han reportado que la reducción de los componentes PFERT y P1000G por la escasez de fotoasimilados fueron la principal razón de la disminución en el rendimiento (Cheng-Gang et al., 2015; Deng et al., 2009; Emmanuel & Mary, 2014; Liu et al., 2009; Mo et al., 2015; Mu et al., 2010; Pan et al., 2016; Praba et al., 2004; Singh, 2005; Wang et al., 2015; Yoshida & Parao, 1976). Por lo tanto, se debe orientar la búsqueda de genotipos tolerantes que presenten baja reducción de PFERT y P1000G para aumentar RTO en condiciones baja radiación en fase de maduración.

La amplia y significativa diversidad genotípica observada para el RTO en 2015 y 2016, no se vio reflejada en la respuesta de los genotipos al tratamiento de baja radiación, puesto que no se observó interacción GxT; esto sugiere que si observamos únicamente la variable rendimiento no hay diversidad en la respuesta de los genotipos a las condiciones de baja radiación en fase de maduración. Los resultados coinciden con los obtenidos por otros investigadores, los cuales evaluando pocos genotipos en condiciones de baja radiación durante la fase de maduración no encontraron interacción GxT en sus

resultados (Chen, Li, Zeng, Deng, & Ren, 2019; Pan et al., 2016; Wang et al., 2015; Wei et al., 2018). Contrario al RTO, para PFERF se observó interacción GxT tanto en 2015 como en 2016, lo que indica que los genotipos del grupo de diversidad de arroz indica presentaron plasticidad de respuesta para este componente de rendimiento definido en la fase de maduración en condiciones de baja radiación y que puede ser clave para la identificación de fuente de tolerancia para este estrés ambiental. Al respecto Pan et al (2016) y Wang et al (2015) obtuvieron resultados similares en sus evaluaciones en condiciones de baja radiación en fase de maduración.

4.2 La acumulación y asignación de materia seca principalmente a tallos contribuyó al rendimiento en baja radiación para ambientes de alta y baja oferta ambiental

El rendimiento de grano es función de la acumulación de materia seca durante la fase de maduración y la translocación de reservas acumuladas antes de la floración a las espiguillas (Yang et al., 2008; Yoshida, 1972). Los resultados de este estudio mostraron que la acumulación de MSTALLOS y MSHOJAS a maduración no fueron afectadas por el tratamiento de sombra en 2015 y 2016 (Tabla 3-3) esto posiblemente asociado a que la mayor acumulación de materia seca se dio en fases previas a la floración, momento en el cual fue colocado el tratamiento de sombra; sin embargo, estas características se correlacionaron significativamente con RTO en ambos años (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5) y con PFERF solo en 2016; lo cual indica que un genotipo con valor alto en estas características obtendrá mayor rendimiento y fertilidad en todos los ambientes. Al respecto, Qu et al (2020) evaluando un panel diverso de arroz en varios ambientes, encontraron que una mayor acumulación de materia seca aérea estuvo relacionada significativamente con la tasa fotosintética de las hojas. Por lo tanto, es posible que los genotipos que presentaron mayor acumulación de materia seca en este estudio sean más eficientes en el uso de luz para la fotosíntesis, lo que finalmente puede contribuir con la fertilidad y el rendimiento.

Aunque en este estudio no se evaluó el cambio de materia seca de órganos de floración a maduración como indicador de translocación, la partición de asimilados desde los órganos fuentes (tallos y hojas) al sumidero fue estimado a partir del IC_GP; ésta característica aportó significativamente al RTO en 2015 (Figura 3-2, excepto en sombra) y principalmente en 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5) donde adicionalmente contribuyó significativamente con PFERF en ambos tratamientos. Estos resultados sugieren que los genotipos que acumularon mayor biomasa aérea durante su ciclo desde emergencia hasta maduración lograron llenar más gramos de grano por gramo de materia seca acumulada en tallos y hojas, lo que contribuyó finalmente al RTO.

Para Sharma & Singh (1999) las reservas de materia seca a floración son importante para prevenir la aparición de granos abortivos alrededor de 2-3 semanas después de la floración, lo que puede incrementar el porcentaje de fertilidad. Por su parte Tong et al (2008) indicaron que en condiciones de baja radiación, la alta proporción de materia seca en el rendimiento de grano se originó principalmente a partir de la fotosíntesis de las etapas de crecimiento temprana. Esta tendencia fue observada en principalmente en 2016, donde la mayor acumulación de MSTALLOS, MSHOJAS e IC_GP se relacionaron con mayor PFERT, lo que puede destacar la importancia de estas reservas y su removilización en épocas de baja oferta ambiental para obtener un mayor rendimiento. Por otra parte, la relación positiva y significativa entre DFLO50 y acumulación de MSTALLOS y MSHOJAS a maduración sugiere que los genotipos con mayor ciclo lograron acumular mayores reservas, lo que finalmente sería un aporte significativo para el rendimiento.

Adicionalmente a las relaciones observadas en este estudio con la acumulación de MSTALLOS y MSHOJAS al final de la fase de maduración, el tratamiento de sombra comparado con el tratamiento de luz redujo significativamente la RTH en ambos años (Tabla 3-3); esta característica indica una mayor asignación de reservas principalmente a tallos en lugar que a hojas durante el ciclo de desarrollo. Similar efecto en la reducción de la relación materia seca de tallo fue observada por Singh, Dey, & Murty (1988) en condiciones de alta y baja oferta ambiental con la disminución del 50% de la radiación. En este estudio, la menor RTH observada por efecto del tratamiento de sombra al final de la fase de maduración en ambos años, sugiere que hubo una pérdida de materia seca tanto en tallos como en hojas y que esta pérdida posiblemente fue removilizada para el llenado de las panículas.

Por otro lado, la relación positiva y significativa observada entre la RTH con RTO (excepto en el tratamiento de luz en 2015), PFERT y P1000G (excepto en el tratamiento de sombra en 2016) en ambos años (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5) puede indicar que una mayor asignación de materia seca a tallos que a hojas permitiría a los genotipos más eficientes acumular mayor reserva durante fases previas a la floración y removilizarlas a las panículas al inicio de la fase de maduración, lo que permitiría alcanzar una mayor PFERT y por consiguiente mayor RTO en condiciones de baja radiación. En su estudio, Singh, Dey, & Murty (1988), encontraron una correlación significativa y positiva entre el rendimiento con la relación materia seca de tallo y agregaron que ésta característica podría ayudar a identificar genotipos adaptados a ambientes de baja radiación. Por su parte Murty & Venkateswarlu (1978) concluyeron que es esencial seleccionar variedades capaces de acumular mayor cantidad de materia seca en el tallo antes de la etapa de floración para situaciones de baja radiación.

4.3 La fuerza del sumidero contribuyó a la tolerancia a baja radiación en fase de maduración

En la presente investigación se limitó la fuente para las plantas, al reducir el 50% de la radiación en fase de maduración en ambientes de alta (2015) y baja oferta ambiental (2016). El tratamiento de sombra redujo significativamente la RSFUENTE en ambos años (Tabla 3-4). Esta característica mostró correlación positiva y significativa con el RTO y el PFERT (Figura 3-2, Figura 3-4, Figura 3-4, Figura 3-5) en los tres ambientes de menor radiación como lo observados en 2015-Sombra, 2016-Luz y 2016-Sombra. Esta asociación positiva indica que los genotipos con mayor RSFUENTE pueden alcanzar mayor peso de grano por cada cm² de hoja bandera. Esta característica puede estar relacionada con una mayor tasa fotosintética debido a una mayor demanda de los sumideros; sin embargo, pese a que en los experimentos no se realizó la medición de la fotosíntesis, Lafitte & Travis (1984) al igual que Zhou et al (2008), indicaron que genotipos con una alta relación sumidero - fuente exhibieron mayores tasas de intercambio de carbono por unidad de área foliar y que un aumento en la relación sumidero a fuente dio lugar a mayores rendimientos.

Por su parte Ling & Yang (1986) destacaron que una alta relación sumidero - fuente se relaciona con mayor capacidad del sumidero y que ésta tiene la propiedad de regular y promover la producción fotosintética de la hoja, favoreciendo la translocación. Dado que el llenado de las espiguillas está determinado por el equilibrio entre el tamaño del sumidero y el suministro de la fuente (Okamura et al., 2018; Tsukaguchi, Murakami, & Michimoto, 2016), en ambientes de baja radiación la actividad de la fuente puede ser insuficiente para producir suficientes carbohidratos para el llenado de espiguillas (Yoshida, 1981), lo que da origen a espiguillas estériles o parcialmente llenas (Venkateswarlu & Visperas, 1987). Los resultados sugieren que genotipos con mayor RSFUENTE serían tolerantes y más eficientes fotosintéticamente en condiciones de baja luz para la partición de asimilados desde las hojas hasta las panículas durante la fase de maduración, lo cual se vería reflejado en un mayor porcentaje de fertilidad y por consiguiente mayor rendimiento. En consecuencia, la reducción de la materia seca en las panículas en la fase de maduración se cree que es causada principalmente por la disminución de la demanda a nivel de los sumideros, y una reducción en los asimilados fotosintéticos y la translocación de materia seca en condiciones de baja radiación (Zhu et al., 2008).

Al igual que la RSFUENTE, el IFSUM fue afectado negativa y significativamente en 2015 y 2016 por el tratamiento de sombra (Tabla 3-4). Esta característica sugiere que genotipos con tallos que acumulan mayor materia seca y son más vigorosos pueden llenar panículas con mayor peso; esto es respaldado por la relación positiva y significativa entre la MS1TALLOTP y la MS1PANTP en los cuatro ambientes en

los dos años. Según Lafarge, Bueno, Pasuquin, & Wiangsamut (2009) el IFSUM explica la eficiencia de la partición de materia seca integrando el vigor del tallo con el peso de la panícula: cuanto mayor es el IFSUM del tallo, más eficiente es éste en llevar una panícula más pesada. Por su parte Yang & Zhang (2010a) destacaron que la partición de las reservas pre-almacenadas de los tallos a las panículas podría ser un factor limitante para el llenado de las espiguillas, especialmente en condiciones ambientales estresantes. En este estudio, el IFSUM contribuyó positiva y significativamente con el RTO y P1000G en 2015 (excepto RTO para el tratamiento de luz) (Figura 3-2, Figura 3-4), mientras que para 2016 la contribución fue para el RTO y PFERT (Figura 3-4, Figura 3-5); esto demuestra que en alta y baja oferta ambiental esta característica tiene un aporte diferencial a cada componente de rendimiento definido en la fase de maduración lo que finalmente aporta al rendimiento. La relación positiva y significativa (excepto en 2015-Sombra) entre RSFUENTE e IFSUM sugiere que genotipos pueden combinar estas dos características para lograr mayor rendimiento en condiciones de baja radiación.

4.4 Los índices de tolerancia permitieron identificar genotipos tolerantes a la baja radiación en ambientes de alta y baja oferta ambiental

El rendimiento y las características asociadas al rendimiento son rasgos cuantitativos complejos controlados por múltiples genes y están muy influenciados por las condiciones ambientales (Jiaqin et al., 2009; Tiwari et al., 2016); en consecuencia, la selección de genotipos superiores basada solo en el rendimiento no es eficaz. Por tanto, la asociación de los caracteres de las plantas y los índices de tolerancia con el rendimiento adquiere especial importancia en la formulación de los criterios de selección para el rendimiento (Tiwari et al., 2016). Se han propuesto varios índices para seleccionar genotipos basados en su comportamiento en ambientes de estrés y sin estrés (Farshadfar & Javadinia, 2011; Fernandez, 1993; Fischer & Maurer, 1978; Jafari et al., 2009; Rosielle & Hamblin, 1981; Schneider et al., 1997). Es importante destacar que los índices de tolerancia tienen diferentes niveles de precisión, lo que dificulta las comparaciones entre genotipos (Teklay, Gurja, Taye, & Gemechu, 2020), por lo que todavía no existe un índice de tolerancia preciso que pueda recomendarse en los programas de mejoramiento para seleccionar genotipos para la adaptación al estrés abiótico y alto rendimiento en entornos de estrés y sin estrés (Fernandez, 1993; Thiry, Chavez Dulanto, Reynolds, & Davies, 2016). Sin embargo, se ha sugerido que una combinación de índices de tolerancia y susceptibilidad podría proporcionar un criterio más útil para mejorar la selección para la tolerancia al estrés por sequía (Ramirez-Vallejo & Kelly, 1998) y calor (Khodarahmpour, Choukan, Bihamta, & Majidi Hervan, 2011).

En este estudio, se evaluó la respuesta de 78 genotipos comunes derivados de una subpoblación de arroz indica en condiciones de baja radiación en fase de maduración en épocas de alta y baja oferta ambiental. Para evaluar dicha respuesta, se implementaron un conjunto de índices de tolerancia, los cuales incluyen MP, GMP, MH, STI, TOL, y SSI con respecto al RTO, los componentes de rendimiento PFERT, P1000G, los cuales fueron afectados por el tratamiento de sombra y las características relacionadas con la acumulación de materia seca, la fuente y el sumidero que contribuyeron al rendimiento en ambos años: RTH, RSFUENTE e IFSUM. Estos índices de tolerancia han sido utilizados para evaluar germoplasma de diversos cultivos bajo diferentes estreses abióticos (baja radiación, sequía, salinidad y altas temperaturas).

Según Fernández (1993), un índice adecuado es un índice que es capaz de identificar genotipos con una superioridad constante que tienen una alta correlación con el rendimiento tanto en ambientes de estrés como de no estrés. En nuestro estudio los índices MP, GMP, MH y STI, mostraron la correlación más alta y significativa con el RTO, PFERT, P1000G (Figura 3-6), RTH, RSFUENTE e IFSUM (Anexo A) en el tratamiento de luz y sombra en 2015 y 2016, lo que sugiere que estos índices son adecuados para seleccionar genotipos con altos valores de estas características en condiciones de alta y baja radiación. Diversos autores concluyeron que los índices MP, GMP y STI permitieron discriminar y seleccionar genotipos con mejor rendimiento en ambos tratamientos en condiciones de baja radiación (Mina et al., 2019), sequía (Dorostkar et al., 2015; Golabadi, Arzani, & Maibody, 2006; Ramirez-Vallejo & Kelly, 1998; Siahars, Ganjali, & Allahdoo, 2010; Teklay et al., 2020), estrés por calor (Kamrani, Hoseini, & Ebadollahi, 2018; Khan & Kabir, 2015; Khodarahmpour et al., 2011) y salinidad (Sardouie-Nasab, Mohammadi-Nejad, & Nakhoda, 2014; Sanjay Singh et al., 2015).

Por otra parte, la relación positiva y significativa observada entre los índices TOL y SSI con RTO, PFERT y RSFUENTE en el tratamiento de luz, negativa y significativa de estas mismas características en tratamiento de sombra en 2015 y 2016 (Figura 3-6, Anexo A) sugiere que los mayores valores de TOL y SSI representan mayor susceptibilidad a la baja radiación; por lo que se favorecen valores bajos para estos índices para una mayor tolerancia a baja radiación. De acuerdo a Fernández (1993) y Golabadi et al. (2006) la selección basada en los índices SSI y TOL favorece los genotipos con bajo rendimiento en condiciones sin estrés y alto rendimiento en condiciones de estrés; mientras que Mohammadi (2016) y Rizza et al. (2004) señalaron que los genotipos con valores bajos de SSI y TOL tenían menores diferencias de rendimiento entre ambientes sin estrés y con estrés.

En este sentido los índices MP, GMP, MH y STI permiten identificar genotipos con mayor potencial en condiciones de luz y sombra, mientras que los índices SSI y TOL permiten separar a los genotipos

susceptibles de los tolerantes; por lo tanto, la combinación de estos índices será clave para la identificación de genotipos tolerantes a la baja radiación en fase de maduración. Con base en esto, la selección de genotipos tolerantes se puede realizar con la combinación de valores altos de MP, GMP, MH y STI en ambas condiciones y valores bajos de SSI y TOL en condiciones de estrés (Dorostkar et al., 2015; Hosseini, Sarvestani, & Sarvestani, 2012; Nazari & Pakniyat, 2010; Teklay et al., 2020).

La selección basada en una combinación de índices puede proporcionar un criterio más útil para mejorar la tolerancia a baja radiación en fase de maduración; por lo tanto, se necesita un mejor enfoque que un análisis de correlación como el biplots del análisis de componentes principales (ACP) para identificar los genotipos superiores para entornos de estrés y sin estrés (Golabadi et al., 2006; Khayatnezhad, Zaeifzadeh, & Gholamin, 2010; Siahshar et al., 2010). En este estudio para 2015 y 2016 el ACP mostró que el CP1 explicó el mayor porcentaje de la variación total para RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM (Tabla 3-5, Tabla 3-6). Este componente se correlacionó positivamente con cada característica en condiciones de luz y sombra, y con los respectivos índices MP, GMP, HM y STI (Figura 3-7, Anexo A); por lo tanto, la primera dimensión se denominó como de potencial de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM.

Considerando el valor alto y positivo de este componente, los genotipos que tienen valores altos de estos índices serán de alto potencial en ambientes de estrés y sin estrés. Por su parte el CP2 explicó el menor porcentaje de la variación total para el RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM en los dos años y se correlacionó positivamente con los índices de TOL y SSI (Figura 3-7, Anexo B); en consecuencia, el segundo componente se denominó como de tolerancia al estrés de baja radiación, puesto que separa a los genotipos tolerantes de los susceptibles. La distribución de los genotipos en el biplot basados en los efectos del tratamiento de sombra en relación con el tratamiento de luz para RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM sugiere la presencia una amplia variabilidad genética de los genotipos evaluados; y que esta variabilidad puede estar relacionada por el origen y distribución de los genotipos a nivel mundial.

Tradicionalmente, los programas de fitomejoramiento se centran principalmente en la selección de genotipos que tienen un alto rendimiento, primero en condiciones de rendimiento potencial (sin estrés) y en segundo lugar, en condiciones de estrés (Thiry et al., 2016); y seleccionan las líneas que dan mejor rendimiento en las dos condiciones. Sin embargo, esto limita la selección de genotipos tolerantes a baja radiación, ya que se puede inferir al error seleccionando líneas que tienen alto rendimiento en sombra gracias a su alto potencial pero que han sufrido una alta reducción de rendimiento, por lo tanto, no son

tolerantes. Según Murty & Sahu (1987) para identificar genotipos adaptados a baja radiación, la selección solo debe hacerse en época de baja oferta ambiental. En este estudio, los genotipos que presentaron mayor adaptación a las condiciones de baja radiación en fase de maduración a partir de los índices de tolerancia fueron seleccionados a partir de su menor reducción por efecto del tratamiento de sombra en ambos años (Figura 3-7, Anexo B).

Por tanto, la selección de genotipos que poseen alto CP1 y bajo CP2 serán apropiados tanto para ambientes de estrés como sin estrés (Dorostkar et al., 2015; Golabadi et al., 2006; Kaya, Akçura, & Taner, 2006; Siahshar et al., 2010; Teklay et al., 2020). De esta manera, en este estudio los genotipos ubicados en el cuadrante C4 (Por lo tanto, se debe orientar la selección de genotipos tolerantes en el cuadrante C4 (ya que éste cuadrante presenta valores medios significativamente superiores al cuadrante C3 en el tratamiento de sombra) que combinen baja reducción y altos valores de RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE y IFSUM en el tratamiento de sombra.

Figura 3-8, Anexo B) serán tolerantes a la baja radiación en fase de maduración; así, para 2015 en condiciones de alta oferta ambiental los genotipos 31 (120983), 50 (121131), 52 (121142), 19 (120860), 21 (120882), 27 (120948), 29 (120977), 60 (121708) y 68 (121881) fueron identificados por presentar menor reducción de RTO, PFERT o P1000G y mostrar una o más características asociadas de RTH, RSFUENTE e IFSUM al cuadrante C4 (Tabla 3-7). Por su parte, para 2016 en condiciones de baja oferta ambiental los genotipos 27 (120948), 8 (117598), 11 (117681), 18 (120859), 45 (121070), 9 (117622), 39 (121019), 41 (121028) y 72 (122112) fueron identificados por su mejor comportamiento en condiciones de baja radiación (Tabla 3-8). Solo el genotipo 27 (120948) fue común en los dos años, ubicándose el 2016 en el cuadrante C4 para RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM, mientras que en 2015 fue clasificado en el mismo cuadrante para RTO, P1000G y RTH, por lo que fue el genotipo que mostró mayor tolerancia a las condiciones de baja radiación en fase de maduración tanto en ambientes de alta y baja oferta ambiental.

4.5 Tipo de planta y características relacionadas con la tolerancia a baja radiación en fase de maduración

La adaptabilidad al bajo nivel de radiación solar en baja oferta ambiental varía con el genotipo, por lo tanto el tipo de planta puede diferir de las condiciones de alta oferta ambiental y la información sobre el tipo de planta para la época de baja oferta ambiental es escasa (Laza, Peng, Akita, & Saka, 2004). Por lo tanto, un enfoque importante será encontrar un nuevo tipo de planta que posean una combinación de características deseables para las condiciones de baja radiación en fase de maduración.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que el tipo de planta adaptado a baja radiación deben tener las siguientes características por su contribución al rendimiento para ambientes de alta y baja oferta ambiental en 2015 y 2016: entre los componentes de rendimiento, la planta debe alcanzar altos valores de PFERT durante la fase de maduración. En este estudio, el PFERT contribuyó significativamente al RTO en un ambiente de baja oferta ambiental como lo fue 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5). De acuerdo a Murty & Sahu (1987), debido a que la esterilidad de las espiguillas es la principal limitación en situaciones de baja radiación, se debe dar énfasis a la selección de genotipos con baja esterilidad, y que adicionalmente logren un mejor llenado de grano bajo esas condiciones de estrés como lo plantearon Venkateswarlu & Visperas (1987). Así mismo, la planta debe tener alto NEXPAN y bajo NPXM2. Dada la interdependencia (estos componentes no pueden ser aumentados independientemente de los otros) entre NPXM2, NEXPAN y PFERT (Chaudhary et al., 2003), será deseable una planta con menor NPXM2 para lograr un balance entre un mayor NEXPAN y PFERT en condiciones de baja radiación. Esta interdependencia fue observada en este estudio entre NPXM2 y NEXPAN, ya que se observó una relación negativa y significativa entre estos componentes para ambos tratamientos en 2015 (Figura 3-2, Figura 3-3) y 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5) (excepto para el tratamiento de sombra en 2015). De acuerdo a Laza et al (2004) las plantas de arroz con menos macollas pueden tener mejor estructura del dosel para la intercepción de luz que aquellas que tiene más macollas, y que ésta es una característica importante para mantener una alta tasa fotosintética cuando la radiación es un factor limitante. Mientras que Venkateswarlu & Visperas (1987), destacaron que el macollamiento moderado es una característica que merece consideración para el tipo de planta adaptado a estas condiciones ambientales.

Entre las características relacionadas con la fenología y acumulación de materia seca, la planta debe mostrar para una mayor adaptación a la baja radiación alta acumulación de MSTALLOS y MSHOJAS que le permita utilizar estas reservas para llenado de las panículas. Los resultados de este estudio, evidenciaron que la MSTALLOS y MSHOJAS aportaron significativamente al RTO para los tratamiento de luz y sombra en ambos años (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5 y adicionalmente para PFERT en 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5). De acuerdo a estos resultados, Venkateswarlu & Visperas (1987) sugirieron que la alta acumulación de materia seca en fase reproductiva y capacidad de utilizar las reservas son algunas de las características deseables que merecen consideración en los nuevos tipos de plantas para el estrés de baja radiación. Por otro lado, un mayor DFLO50 será deseable para que la planta acumule mayor cantidad de materia seca principalmente en tallos y posteriormente ser removilizados hacia las panículas para un mayor rendimiento. Adicionalmente, la planta debe tener alta RTH al tener una mayor asignación de materia seca a tallos en lugar que a hojas. Esta característica se relacionó positiva y significativamente con PFERT y P1000G en ambos tratamientos en 2015 (Figura 3-2, Figura 3-3) y 2016 (Figura 3-4, Figura 3-5) (excepto para para P1000G en el tratamiento de sombra

en 2016). Esta mayor distribución de reservas a tallos ha sido sugerido como un carácter distintivo para la tolerancia a baja radiación según Singh, Dey, & Murty (1988).

Con relación a las características asociadas con la fuente y el sumidero, el tipo de planta debe alcanzar un alto contenido relativo de clorofila a nivel foliar en respuesta a la baja radiación; si bien en este estudio la lectura de SPAD_HB_DF no se correlacionó con RTO, PFERT y P1000G en ninguno de los tratamientos y años (Figura 3-2, Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5), a pesar de que es una característica importante que está relacionada con la recolección de la luz. Al respecto, Liu et al (1984) y Singh et al (1988) sugirieron que el aumento de la clorofila se debe a la tendencia del cultivo de arroz a enriquecer el sistema de asimilación para producir más fotoasimilados y recomendaron que la clorofila total alta podría usarse como parámetros de selección para seleccionar variedades más eficientes fotosintéticamente en condiciones de baja radiación. Sin embargo, si se quiere impactar en un aumento de rendimiento, el estudio de esta variable no dará resultados directos.

Por otro lado, la planta debe alcanzar al final de la fase de maduración altos valores de IC_GP e IFSUM, las cuales están relacionadas con la eficiencia en la removilización reservas a las panículas. El IC_GP mostró un aporte significativo con RTO y PFERT en 2016 en ambos tratamientos (Figura 3-4, Figura 3-5); mientras que el IFSUM contribuyó significativamente con RTO en los ambientes de menor radiación en 2015-Sombra, 2016-Luz y 2016-Sombra (Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5). Por otro lado, el tipo de planta adaptado a la baja radiación debe tener altos valores de RSFUENTE, la cual es una características que según Ling & Yang (1986) está asociada con una mayor capacidad del sumidero y producción fotosintética de la hoja.

La RSFUENTE tuvo un aporte significativo al RTO y PFERT en los ambientes limitados con menor radiación en 2015 y 2016 (Figura 3-3, Figura 3-4, Figura 3-5). Varios autores han indicado que la selección de genotipos tolerantes a baja radiación debe basarse en características deseables como la alta tasa fotosintética (Murty & Sahu, 1987; Singh et al., 1988; Venkateswarlu & Visperas, 1987). Sin embargo, en nuestro estudio se demuestra a través de una diversidad de genotipos que mantener una alta actividad y tamaño de los sumideros en baja radiación es más importante en arroz para poder lograr tolerancia a baja radiación. Esto fue observado por Shao et al (2020) estudiando la dinámica de partición de carbono y nitrógeno en una variedad de arroz sometida a baja radiación después de floración. Por lo tanto, las características RSFUENTE, IFSUM y PFERT son indicadores claves y de fácil medición que estarían relacionados a la tolerancia a baja radiación en fase de maduración.

A partir de las características: PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM que contribuyeron con RTO en condiciones de baja radiación en fase de maduración y que se consideraron como caracteres claves para la tolerancia a este estrés ambiental, se implementaron los índices de tolerancia para la identificación de genotipos superiores bajo las condiciones limitantes de radiación en alta y baja oferta ambiental. En 2015 se identificaron 9 genotipos promisorios para la tolerancia a baja radiación (Tabla 3-7), los cuales difirieron de los 9 identificados en 2016 (Tabla 3-8) en cuanto a su respuesta al tratamiento de sombra, excepto para el genotipo 27 (120948) el cual fue común para los dos años y mostró mejor adaptación. Estos resultados demuestran que las épocas de siembra en función del nivel de radiación, determinó el comportamiento diferencial de los genotipos y que la tolerancia a baja radiación es un carácter variable independientemente si la época es de alta o baja oferta ambiental.

De los 18 genotipos en total seleccionados en dos años en este estudio, tuvieron en común la baja reducción de RTO (Tabla 3-7, Tabla 3-8); no obstante, las características PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM, las cuales se correlacionaron con RTO, fueron variables para cada genotipo; lo que sugiere que éstos pueden diferir en los mecanismos de respuesta y adaptación para la baja radiación en fase de maduración. Estos resultados observados coinciden con lo reportado por Venkateswarlu & Visperas (1987), quienes concluyeron que las variedades difieren en la respuesta a la baja radiación; ya que algunas son mejores para la acumulación de materia seca, algunas para el macollamiento, mientras que otras lo son para el llenado de grano. Por lo tanto, identificar donantes que posean las características deseables para el estrés de baja radiación es el primer paso para desarrollar variedades tolerantes, de modo que se pueda lograr una mejora adecuada mediante la combinación de estas características. Los resultados de esta investigación brindan herramientas para los fitomejoradores sobre las características en las cuales se debe centrar la atención para seleccionar genotipos que puedan adaptarse a diversas regiones en donde la baja radiación es un factor limitante en fase de maduración.

De esta manera, los 9 genotipos promisorios identificados tanto en 2015 como en 2016 y en caso particular el genotipo 27 (120948) pueden ser recomendados para seguir siendo evaluados para ser seleccionados como candidatos para el desarrollo de variedades con mayor adaptabilidad y productividad en condiciones de baja radiación en fase de maduración. Se necesitan realizar nuevas evaluaciones de estos genotipos en ensayos de campo y realizar una caracterización más detallada que permita: validar la respuesta inicial de los genotipos en los experimentos de 2015 y 2016, realizar mediciones más detalladas relacionadas con la fotosíntesis, curvas de luz, densidad estomática, contenido de nitrógeno, carbohidratos no estructurales y curvas de llenado de grano, que permitan comprender mejor la respuesta de estos genotipos a las condiciones de baja radiación en fase de maduración.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1 Conclusiones

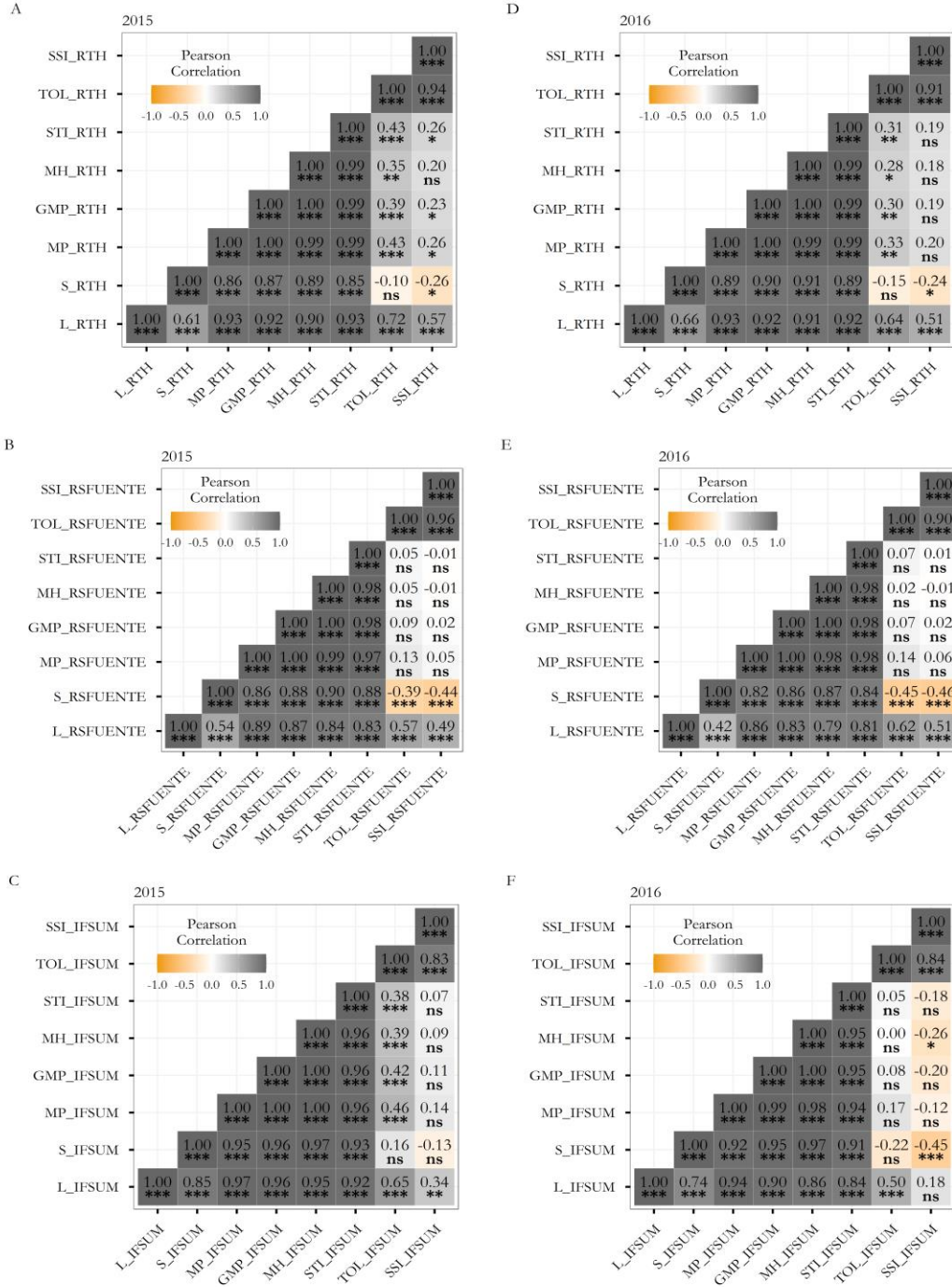
- El RTO fue significativamente menor en la época de baja oferta ambiental (2016) en comparación a la época de alta oferta ambiental (2015), por la reducción en los componentes de rendimiento NEXPAN y PFERT y fue atribuido principalmente a los menores niveles de radiación durante las fases reproductiva y maduración respectivamente.
- El tratamiento de sombra en fase de maduración redujo significativamente el RTO independientemente si la época fue de baja o alta oferta ambiental; esta pérdida de RTO fue atribuida a la reducción de los componentes de rendimiento PFERT y P1000G, mientras que el NPXM2 y NEXPAN no fueron afectados por la baja radiación en ninguno de los dos años.
- Las características RTH, RSFUENTE e IFSUM por su contribución significativa diferencial al RTO, PFERT y P1000G en ambientes de alta y baja oferta ambiental, pueden ser considerados como caracteres claves para la adaptabilidad a ambientes de baja radiación en fase de maduración y por lo tanto, pueden ser utilizados como criterios de selección para la obtención de genotipos tolerantes.
- Las correlaciones entre los índices de tolerancia y el análisis de componentes principales mostraron que genotipos con altos valores de MP, GMP, MH, STI y bajos valores de TOL y SSI presentan tolerancia baja radiación en fase de maduración y que estos genotipos se caracterizaron por presentar altos valores de CP1 y bajos valores de CP2 en el biplot para RTO, PFERT, P1000G, RTH, RSFUENTE e IFSUM.
- Basados en el biplot a partir de los índices de tolerancia y teniendo en cuenta el porcentaje de reducción y el mayor número de características comunes asociadas, en 2015 se identificaron 9 genotipos tolerantes (31 (120983), 50 (121131), 52 (121142), 19 (120860), 21 (120882), 27 (120948),

29 (120977), 60 (121708) y 68 (121881)) a baja radiación; mientras que para 2016 se identificaron 9 genotipos (27 (120948), 8 (117598), 11 (117681), 18 (120859), 45 (121070), 9 (117622), 39 (121019), 41 (121028) y 72 (122112)). De estos genotipos solo 27 (120948) fue común para los dos años. De esta manera, estos genotipos pueden ser considerados como parentales promisorios en programas de mejoramiento para el desarrollo de nuevas variedades tolerantes a baja radiación en fase de maduración.

5.2 Recomendaciones

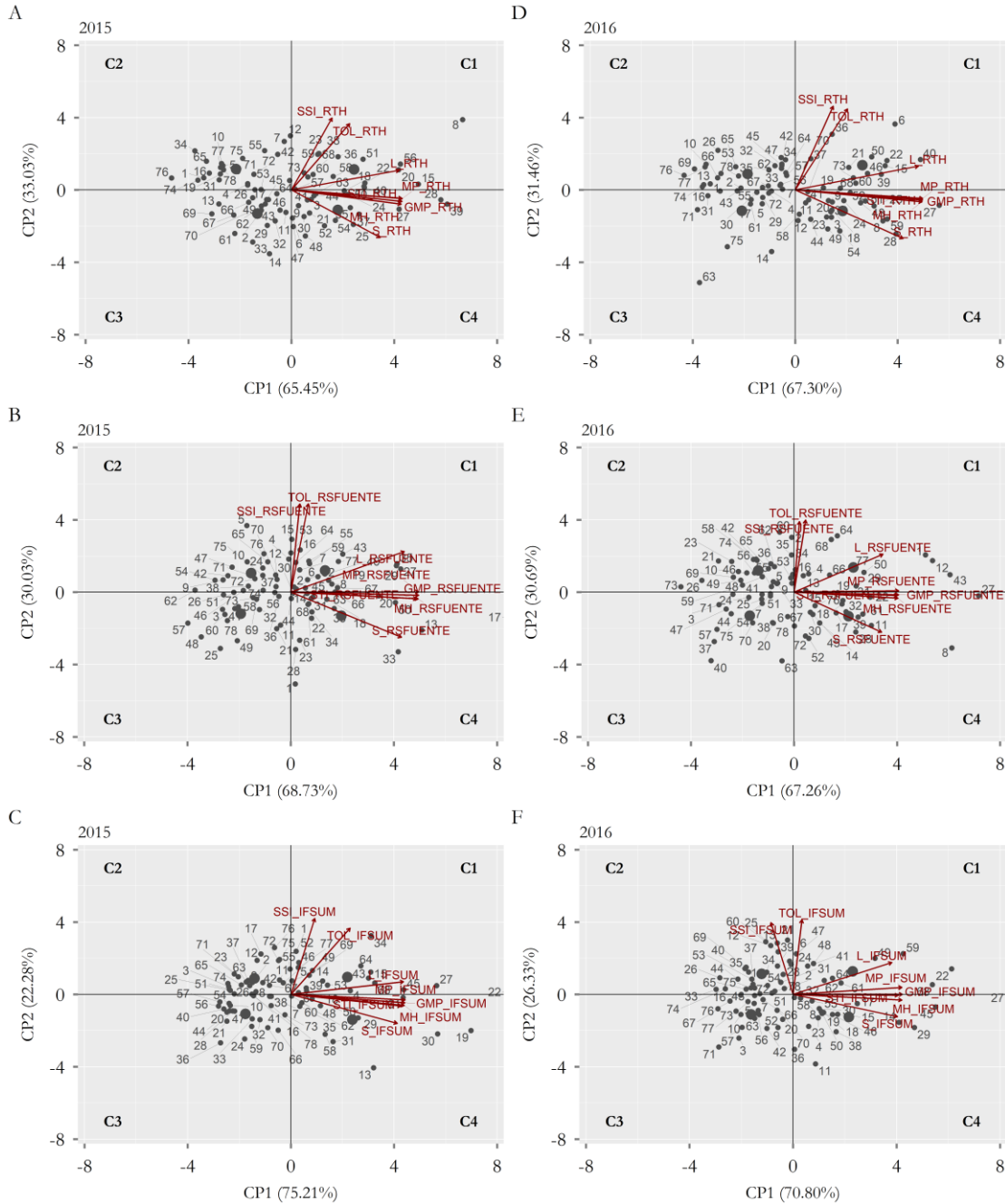
- Realizar la selección de genotipos contrastantes en cuanto a la tolerancia y susceptibilidad a la baja radiación en fase de maduración en los dos años evaluados y someterlos nuevamente a este estrés en experimentos de campo para validar la respuesta de los genotipos obtenidas en 2015 -2016.
- Realizar mediciones detalladas a los genotipos seleccionados relacionadas con fotosíntesis, densidad estomática, contenido de nitrógeno, carbohidratos no estructurales y curvas de llenado de grano que permitan comprender mejor la respuesta de los genotipos a la reducción de rendimiento, porcentaje de fertilidad y peso de 1000 granos por efecto de la baja radiación en fase de maduración.
- Estandarizar el protocolo para fenotipado en campo para una mejor sincronización de los genotipos en la floración y caracterizar todos los genotipos del grupo de diversidad de arroz indica para la identificación de genes relacionados con la tolerancia al estrés por baja radiación en fase de maduración a través del mapeo por asociación.

Anexo A: Coeficientes de correlación entre relación materia seca de tallos y hojas en maduración (A - D), relación sumidero-fuente (B - E), e índice de fuerza del sumidero (C - F) y sus respectivos índices de tolerancia en 2015 - 2016.



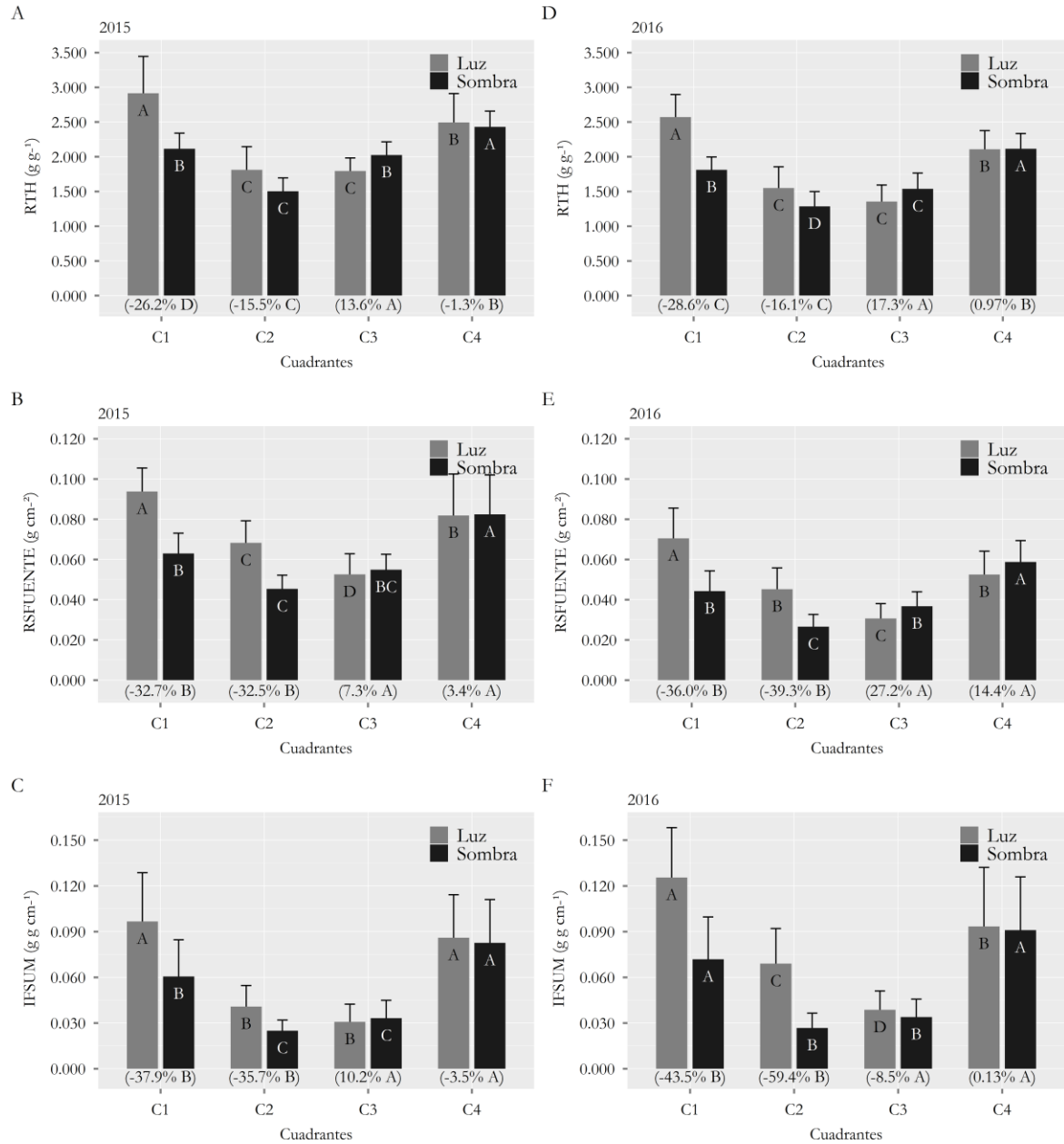
El gráfico Heatmap muestra en cada celda el coeficiente de correlación de Pearson y el nivel de significancia: "0.0: 0.001= '***'; 0.001: 0.01= '**'; 0.01: 0.05= '*'; > 0.05= 'ns', el color gris y naranja representa la relación positiva y negativa respectivamente, siendo la intensidad del color es proporcional a la fuerza del coeficiente de correlación entre dos características. L= característica en Luz; S= característica en Sombra; RTO= rendimiento de grano por m²; PFERIT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; MP= productividad media; GMP= productividad media geométrica; MH= media armónica; STI= índice de tolerancia al estrés; TOL= índice de tolerancia; SSI= índice de susceptibilidad al estrés.

Anexo B: Biplot de los primeros dos componentes principales basados en los índices de tolerancia a baja radiación para relación materia seca de tallos y hojas en maduración (A - D), relación sumidero-fuente (B - E) e índice de fuerza del sumidero (C - F) en 2015 - 2016.



Los vectores perpendiculares entre sí muestran independencia del componente; vectores en direcciones opuestas muestran correlación negativa, mientras que los vectores con un ángulo estrecho muestran una correlación positiva entre los índices de estrés de baja radiación y los genotipos que se encuentran cerca de cada vector tienen valores más altos para el vector correspondiente. RTO= rendimiento de grano por m²; PFERT= porcentaje de fertilidad, P1000G= peso de 1000 granos; L= característica en Luz; S= característica en Sombra; MP= productividad media; GMP= productividad media geométrica; MH= media armónica; STI= índice de tolerancia al estrés; TOL= índice de tolerancia; SSI= índice de susceptibilidad al estrés.

Anexo C: Comparación media de los 4 cuadrantes definidos a partir de los índices de tolerancia a baja radiación para relación materia seca de tallos y hojas en maduración (A - D), relación sumidero-fuente (B - E) e índice de fuerza del sumidero (C - F) en 2015 - 2016.



C1= cuadrante 1; C2= cuadrante 2; C3= cuadrante 3; C4= cuadrante 4; RTH= relación materia seca de tallos y hojas en maduración; RSFUENTE = relación sumidero-fuente, IFSUM = índice de fuerza del sumidero. Las barras verticales representan la media más la desviación estándar. Valores entre paréntesis representan la reducción (-) o incremento (+) porcentual de la característica en las condiciones de baja Luz. Letras distintas para las barras dentro de cada cuadrante y tratamiento indican diferencias significativas para la prueba de comparaciones múltiples de Tukey ($p < 0.05$).

Bibliografía

- Abe, A., Kosugi, S., Yoshida, K., Natsume, S., Takagi, H., Kanzaki, H., ... Terauchi, R. (2012). Genome sequencing reveals agronomically important loci in rice using MutMap. *Nature Biotechnology*, *30*(2), 174–178. <https://doi.org/10.1038/nbt.2095>
- Acevedo, M., & Castrillo, W. (2006). Origen, evolución y diversidad del arroz. *Agronomía Trop.*, *56*(2), 151–170.
- Barmudoi, B., & Bharali, B. (2016). Effects of Light Intensity and Quality on Physiological Changes in Winter Rice (*Oryza Sativa* L.). *International Journal of Environmental & Agriculture Research (IJOEAR) ISSN*, *2*(3), 65–76.
- Beneragama, C. K., & Goto, K. (2010). Chlorophyll a: b Ratio Increases Under Low-light in “Shade-tolerant” *Euglena gracilis*. *Tropical Agricultural Research*, *22*(1), 12–25.
- Cai, Z. Q. (2011). Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and yield of Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) plants. *Industrial Crops and Products*, *34*(1), 1235–1237. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.03.021>
- Cao, S., Zhai, H., Yang, T., Zhang, R., & Kuang, T. (2001). *Studies on photosynthetic rate and function duration of rice germplasm resources*. *15*(1), 29–34.
- Castilla, L., Pineda, D., Ospina, J., Echeverry, J., Perafan, R., Garcés, G., ... Díaz, A. (2010). Cambio climático y producción de arroz. *Revista Arroz*, *58*, 4–11.
- Chaudhary, R., Nanda, J., & Tran, D. (2003). *Guía para identificar las limitaciones de campo en la producción de arroz* (FAO, Ed.). Roma.
- Chen, H., Li, Q. P., Zeng, Y. L., Deng, F., & Ren, W. J. (2019). Effect of different shading materials on grain yield and quality of rice. *Scientific Reports*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46437-9>
- Cheng-Gang, L., Jia, L., Yan, W., Dan, X., Chun-Bang, D., & Tian, L. (2015). Low Light During Grain Filling Stage Deteriorates Rice Cooking Quality, but not Nutritional Value. *Rice Science*, *22*(4), 197–206. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2015.04.003>
- CIAT. (1986). *Componentes del rendimiento en arroz* (No. 001). Retrieved from http://ciat-library.ciar.org/ciat_digital/CIAT/books/historical/143.pdf
- Counce, P. a., Keisling, T. C., & Mitchell, A. J. (2000). A Uniform, Objective, and Adaptive System for Expressing Rice Development. *Crop Sci*, *40*(2), 436–443. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.402436x>
- Cruz, R. (2010). *Exigências climáticas para a cultura do arroz irrigado* (No. 11). Retrieved from

- http://www3.irga.rs.gov.br/uploads/anexos/1290184066Exigencias_Climaticas.pdf
- Dai, Y., Shen, Z., Liu, Y., Wang, L., Hannaway, D., & Lu, H. (2009). Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetragymna hemsleyana* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, 65(2–3), 177–182. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.12.008>
- Delerce, S., Dorado, H., Grillon, A., Rebolledo, M. C., Prager, S. D., Patiño, V. H., ... Jiménez, D. (2016). Assessing weather-yield relationships in rice at local scale using data mining approaches. *PLoS ONE*, 11(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161620>
- Deng, F., Wang, L., Yao, X., Wang, J., Ren, W., & Yang, W. (2009). Effects of different-growing-stage shading on rice grain-filling and yield. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 27(3), 265–269.
- Diago, M., & Barrero, B. (2003). Rendimiento del arroz en el Espinal y el Guamo durante 2002. *Revista Arroz*, 51, 15–18.
- Ding, S., Zhu, B., Wu, D., & Zhang, L. (2004). Effect of temperature and light on senescence of flag leaf and grain-filling after rice heading. *J South China Norm Univ: Nat Sci*, 46(1).
- Dobermann, A., & Fairhurst, T. (2000). *Arroz: Desórdenes Nutricionales y Manejo de Nutrientes*. 214.
- Dorostkar, S., Dadkhodaie, A., & Heidari, B. (2015). Evaluation of grain yield indices in hexaploid wheat genotypes in response to drought stress. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 61(3), 397–413. <https://doi.org/10.1080/03650340.2014.936855>
- Dutta, S. S., Tyagi, W., & Rai, M. (2017). Physiological and molecular response to low light intensity in rice: A review. *Agricultural Reviews*, 38(03), 209–215. <https://doi.org/10.18805/ag.v38i03.8980>
- Emmanuel, G. A., & Mary, D. M. (2014). *Effect of Light Intensity on Growth and Yield of a Nigerian Local Rice Variety-Ofada*. 4(4), 89–94. <https://doi.org/10.5923/j.plant.20140404.01>
- Fageria, N. K. (2007). Yield Physiology of Rice. In *Journal of Plant Nutrition* (Vol. 30). <https://doi.org/10.1080/15226510701374831>
- FAO. (2017). Seguimiento del mercado del arroz de la FAO. In *Seguimiento del mercado del arroz de la FAO* (Vol. 20). Retrieved from <http://www.fao.org/3/I8317ES/i8317es.pdf>
- Farshadfar, E., & Javadinia, J. (2011). Evaluation of chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes for drought tolerance. *Seed and Plant Improvement Journal*, 27(4), 517–537.
- FEDEARROZ. (2020). Area, Producción y Rendimientos. Retrieved July 15, 2017, from http://www.fedearroz.com.co/new/apr_public.php
- Fernandez, G. . (1993). Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In *Adaptation of food crops to temperature and water stress: proceedings of an international symposium* (p. 270).
- Fischer, R. A., & Maurer, R. (1978). Drought Resistance in Spring Wheat Cultivars. I Grain Yield Responses. *Aust. J. Agric. Res*, 29, 897–912.
- Garcés, G., Garcés, P., & Diago, M. (2005). Resultados de monitoreo de cosecha 2004 Sur del Cesar. In A. F. N. del A. Federación Nacional Arroz (Ed.), *Compendio resultados de investigación 2003-2005* (pp. 23–26). Bogota.
- Gendua, P. A., Yamamoto, Y., Miyazaki, A., Yoshida, T., & Wang, Y. (2009). Responses of Yielding

- Ability, Sink Size and Percentage of Filled Grains to the Cultivation Practices in a Chinese Large-Panicle-Type Rice Cultivar, Yangdao 4. *Plant Production Science*, 12(April 2008), 243–256. <https://doi.org/10.1626/pps.12.243>
- Gilmore, E. C., & Rogers, J. S. (1958). Heat units as a method of measuring maturity in corn. *Agronomy Journal*, 50(10), 611. <https://doi.org/10.2134/agronj1958.00021962005000100014x>
- Golabadi, M., Arzani, A., & Maibody, S. A. M. M. (2006). Assessment of Drought Tolerance in Segregating Populations in Durum Wheat. *African Journal of Agricultural Research*, 1(5), 162–171. Retrieved from <http://www.academicjournals.org/AJAR>
- Gommers, C. M. M., Visser, E. J. W., Onge, K. R. S., Voesenek, L. A. C. J., & Pierik, R. (2013). Shade tolerance: When growing tall is not an option. *Trends in Plant Science*, 18(2), 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008>
- Gregoriou, K., Pontikis, K., & Vemmos, S. (2007). Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica*, 45(2), 172–181. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0029-x>
- Hosseini, S. J., Sarvestani, Z. T., & Sarvestani, Z. T. (2012). Analysis of Tolerance Indices in Some Rice (*Oryza sativa* L.) Genotypes at Salt Stress Condition. *Undefined*.
- Infeld, J. A., Silva, J. D., & Assis, F. D. (1998). Temperatura-base e graus-dia durante o período vegetativo de três grupos de cultivares de arroz irrigado. *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, 6(2), 187–191.
- IRRI. (2011). GRiSP Global Rice Phenotyping Network. Retrieved June 18, 2017, from <http://ricephenonetwork.irri.org/>
- Ishibashi, Y., Okamura, K., Miyazaki, M., Phan, T., Yuasa, T., & Iwaya-Inoue, M. (2014). Expression of rice sucrose transporter gene OsSUT1 in sink and source organs shaded during grain filling may affect grain yield and quality. *Environmental and Experimental Botany*, 97, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.08.005>
- Ito, O., Subbarao, G., & Berry, W. (2005). Crop Radiation Use Efficiency and Photosynthate Formation Avenues for Genetic Improvement. In M. Pessaraki (Ed.), *Handbook of Photosynthesis* (Second Ed., pp. 546–572). Tucson, Arizona: CRC Press.
- Jafari, A., Paknejad, F., & Al-Ahmadi, M. J. (2009). Evaluation of selection indices for drought tolerance of corn (*Zea mays* L.) hybrids. In *International Journal of Plant Production* (Vol. 3). Retrieved from Online website: www.ijpp.info
- Jiao, D. M., & Li, X. (2001). Cultivar differences in photosynthetic tolerance to photooxidation and shading in rice (*Oryza sativa* L.). *Photosynthetica*, Vol. 39, pp. 167–175.
- Jiaqin, S., Ruiyuan, L., Dan, Q., Congcong, J., Yan, L., Morgan, C., ... Jinling, M. (2009). Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci mapping in *Brassica napus*. *Genetics*, 182(3), 851–861. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.101642>
- Kamrani, M., Hoseini, Y., & Ebadollahi, A. (2018). Evaluation for heat stress tolerance in durum wheat genotypes using stress tolerance indices. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(1), 38–45. <https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1326104>
- Kaya, Y., Akçura, M., & Taner, S. (2006). GGE-Biplot Analysis of Multi-Environment Yield Trials in

- Bread Wheat. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 30, 325–337.
- Khan, A. A., & Kabir, M. R. (2015). Evaluation of Spring Wheat Genotypes (*Triticum Aestivum* L.) for Heat Stress Tolerance Using Different Stress Tolerance Indices. *Cercetari Agronomice in Moldova*, 47(4), 49–63. <https://doi.org/10.1515/cerce-2015-0004>
- Khayatnezhad, M., Zaeifzadeh, M., & Gholamin, R. (2010). Investigation and Selection Index for Drought Stress. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 4(10), 4815–4822.
- Khodarahmpour, Z., Choukan, R., Bihamta, M. R., & Majidi Hervan, E. (2011). Determination of the Best Heat Stress Tolerance Indices in Maize (*Zea mays* L.) Inbred Lines and Hybrids under Khuzestan Province Conditions. *J. Agr. Sci. Tech*, 13(1), 111–121. Retrieved from <http://jast.modares.ac.ir/article-23-6969-en.html>
- Khush, G. (2001). Green revolution the way forward. *Nature Reviews Genetics*, 2(10), 815–822. Retrieved from <http://repository.ias.ac.in/36773/1/36773.pdf>
- Kobata, T., Sugawara, M., & Takatu, S. (2000). Shading during the early grain filling period does not affect potential grain dry matter increase in rice. *Agronomy Journal*, 92(3), 411–417. <https://doi.org/10.2134/agronj2000.923411x>
- Lafarge, T., Bueno, C., Pasuquin, E., & Wiangsamut, B. (2009). Biomass accumulation and sink regulation in hybrid rice: consequences for breeding programs and crop management. In H. B. Xie F (Ed.), *Accelerating Hybrid Rice Development* (Internatio, pp. 453–474). Los Baños, Laguna, Philippines.
- Lafitte, H. R., & Travis, R. L. (1984). Photosynthesis assimilate partitioning in closely related lines of rice exhibiting different sink: Source relationships. *Crop Science*, 24(3), 447–452.
- Laza, M. R., Peng, S., Akita, S., & Saka, H. (2003). Contribution of Biomass Partitioning and Translocation to Grain Yield under Sub-Optimum Growing Conditions in Irrigated Rice. *Plant Production Science*, 6(1), 28–35. <https://doi.org/10.1626/pps.6.28>
- Laza, R., Peng, S., Akita, S., & Saka, H. (2004). Effect of Panicle Size on Grain Yield of IRRI-Released Indica Rice Cultivars in the Wet Season. *Plant Production Science*, 7(3), 271–276. <https://doi.org/10.1626/pps.7.271>
- Li, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T., & Cao, W. (2010). Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat. *European Journal of Agronomy*, 33(4), 267–275. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.07.002>
- Li, J. Y., Wang, J., & Zeigler, R. S. (2014). The 3,000 rice genomes project: new opportunities and challenges for future rice research. *GigaScience*, 3(1), 8. <https://doi.org/10.1186/2047-217X-3-8>
- Li, T., Ohsugi, R., Yamagishi, T., & Sasaki, H. (2006). Effects of weak light on rice starch accumulation and starch synthesis enzyme activities at grain filling stage. *Chinese Journal of Rice Science*, 19(6), 545–550.
- Liakat Ali, M., McClung, A. M., Jia, M. H., Kimball, J. A., McCouch, S. R., & Eizenga, G. C. (2011). A rice diversity panel evaluated for genetic and agro-morphological diversity between subpopulations and its geographic distribution. *Crop Science*, 51(5), 2021–2035. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.11.0641>
- Ling, Q., & Yang, J. (1986). Studies on “grain-leaf ratio” of population and cultural approaches of high

- yield in rice plants. *Scientia Agricultura Sinica*, 20(0), 1–8.
- Liu, K., Yang, R., Lu, J., Wang, X., Lu, B., Tian, X., & Zhang, Y. (2019). Radiation use efficiency and source-sink changes of super hybrid rice under shade stress during grain-filling stage. *Agronomy Journal*, Vol. 111, pp. 1788–1798. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.10.0662>
- Liu, L., Wang, L., Deng, F., Huang, Y., Liu, D.-Y., Ren, W.-Y., & Yang, W.-Y. (2012). Osmotic regulation substance content and activities of protective enzymes in leaves of different hybrid rice combinations as affected by shading. *Chinese Journal of Rice Science*, 26(5), 569–575.
- Liu, Q., Li, T., Cai, J., & Zhang, J. (2006). Effects of shading at different growth stages on amylose and protein contents in rice grain. *Chin Agric Sci Bull*, 22(8), 234–237.
- Liu, Q., Wu, X., Chen, B., Ma, J., & Gao, J. (2014). Effects of Low Light on Agronomic and Physiological Characteristics of Rice Including Grain Yield and Quality. *Rice Science*, 21(5), 243–251. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S1672-6308\(13\)60192-4](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S1672-6308(13)60192-4)
- Liu, Q., Zhou, X., Yang, L., Li, T., & Zhang, J. (2009). Effects of early growth stage shading on rice flag leaf physiological characters and grain growth at grain-filling stage. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao = The Journal of Applied Ecology*, 20(9), 2135–2141.
- Liu, Z., Liu, Z., Ma, D., & Zeng, F. (1984). A study on the relation between chlorophyll content and photosynthetic rate of rice. *Acta Agronomica Sinica*, 10(01), 57–62.
- Lu, B. R., Cai, X., & Jin, X. (2009). Efficient indica and japonica rice identification based on the InDel molecular method: Its implication in rice breeding and evolutionary research. *Progress in Natural Science*, 19(10), 1241–1252. <https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2009.01.011>
- Mina, U., Singh, S. D., Singh, B., Tiwari, S., Singh, D., & Kumar, P. (2019). Assessment of Low Intensity Solar Radiation Susceptibility in 20 Wheat Varieties under Field Conditions Grown in Indo-Gangetic Plains of India. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 22(3), 193–203. <https://doi.org/10.1007/s12892-018-0134-0>
- Mo, Z., Li, W., Pan, S., Fitzgerald, T. L., Xiao, F., Tang, Y., ... Tang, X. (2015). Shading during the grain filling period increases 2-acetyl-1-pyrroline content in fragrant rice. *Rice*, 8(1), 9. <https://doi.org/10.1186/s12284-015-0040-y>
- Mohammadi, R. (2016). Efficiency of yield-based drought tolerance indices to identify tolerant genotypes in durum wheat. *Euphytica*, 211(1), 71–89. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1727-x>
- Moldenhauer, K., & Gibbons, J. (2003). Rice Morphology and Development. In W. Smith & R. Dilday (Eds.), *Rice: Origin, History, Technology, and Production* (pp. 103–125). New Jersey.
- Moldenhauer, K., Wilson, C., Counce, P., & Hardke, J. (2013). Rice Growth and Development. In J. Hardke (Ed.), *Arkansas Rice Production Handbook* (pp. 9–20). Retrieved from <https://www.uaex.edu/publications/pdf/mp192/mp192.pdf>
- Morita, S., & Nakano, H. (2011). Nonstructural carbohydrate content in the stem at full heading contributes to high performance of ripening in heat-tolerant rice cultivar Nikomaru. *Crop Science*, 51(2), 818–828. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.06.0373>
- Mu, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T., Jing, Q., & Cao, W. (2010). Long-term Low Radiation Decreases Leaf Photosynthesis, Photochemical Efficiency and Grain Yield in Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196(1), 38–47. <https://doi.org/10.1111/j.1439->

037X.2009.00394.x

- Murata, Y., & Matsushima, S. (1978). Rice. In L. Evans (Ed.), *Crop Physiology* (Cambridge, pp. 73–99). Cambridge.
- Murchie, E. H., & Horton, P. (1998). Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment*, 21(2), 139–148. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00262.x>
- Murty, K. (1977). Physiological aspects of production in rice. In B. Padhi (Ed.), *Frontiers of plant sciences* (Utkal Univ, pp. 79–86). Bhubaneswar, India.
- Murty, K., & Sahu, G. (1987). Impact of low-light stress on growth and yield of rice. In *Weather and Rice: Proceedings of the International Workshop on the Impact of Weather Parameters on Growth and Yield of Rice* (pp. 93–101). Manila, Philippines: International Rice Research Institute.
- Murty, K., & Venkateswarlu, B. (1978). Physiological constraints on growth and development in rice during Kharif season. In *Proc Natl Symp Increasing rice yield in Kharif* (Cent Rice, pp. 45–65). Cuttack, India.
- Murty, P., & Murty, K. (1981a). Free proline content in high and low sterile rice cultures under normal and reduced light conditions. *Plant Biochem. J.*, (8), 61–65.
- Murty, P., & Murty, K. (1981b). Variation in the concentration of growth regulators in high and low sterile rice cultures. *Indian J. Exp. Biol.*, (19), 591–592.
- Murty, P., & Murty, K. (1982). Effect of reduced light at different growth stages on the spikelet sterility in rice. *Madras Agric. J.*, 69, 121–123.
- Nakano, H. (2000). Effect of early-stage shading of direct seeded rice on growth and yield components. *Japanese Journal of Crop Science*, 69(2), 182–188. <https://doi.org/10.1248/cpb.37.3229>
- Nayak, S., & Murty, K. (1980). Effect of varying light intensities on yield and growth parameters in rice. *Indian Journal of Plant Physiology*, 23(3), 309–316.
- Nayak, S., Murty, P., & Murty, K. (1979). Photosynthesis and translocation in rice during ripening as influenced by different light intensities. *J. Nuclear Agric. Biol*, 8, 23–25.
- Nazari, L., & Pakniyat, H. (2010). Assessment of drought tolerance in barley genotypes. *Journal of Applied Sciences*, 10(2), 151–156. <https://doi.org/10.3923/jas.2010.151.156>
- Nishiyama, I. (1985). Relation between rice yield and photosynthetically active solar radiation during seed ripening stage in selected prefectures in Japan. *Japanese Journal of Crop Science*, 54(1), 8–14. <https://doi.org/10.1626/jcs.54.8>
- Okamura, M., Arai-Sanoh, Y., Yoshida, H., Mukouyama, T., Adachi, S., Yabe, S., ... Kondo, M. (2018). Characterization of high-yielding rice cultivars with different grain-filling properties to clarify limiting factors for improving grain yield. *Field Crops Research*, 219, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.01.035>
- Okawa, S., Makino, A., & Mae, T. (2003). Effect of irradiance on the partitioning of assimilated carbon during the early phase of grain filling in rice. *Annals of Botany*, 92(3), 357–364. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg147>

- Pan, S., Liu, H., Mo, Z., Patterson, B., Duan, M., Tian, H., ... Tang, X. (2016). Effects of Nitrogen and Shading on Root Morphologies, Nutrient Accumulation, and Photosynthetic Parameters in Different Rice Genotypes. *Scientific Reports*, 6(August), 32148. <https://doi.org/10.1038/srep32148>
- Peng, S. (2000). Single-leaf and canopy photosynthesis of rice. In *Studies in Plant Science* (Vol. 7). [https://doi.org/10.1016/S0928-3420\(00\)80017-8](https://doi.org/10.1016/S0928-3420(00)80017-8)
- Peng, Shaobing, Laza, R. C., Visperas, R. M., Khush, G. S., Virk, P., & Zhu, D. (2004). Rice: Progress in Breaking the Yield Ceiling. *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress*, (Chandler 1982), 1–11. Retrieved from [http://www.cropscience.org.au/icsc2004/pdf/982_pengs.pdf](http://www.cropsscience.org.au/icsc2004/pdf/982_pengs.pdf)
- Pingali, P. (2012). Green Revolution:Impacts, Limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Science*, 109(31), 12302–12308. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912953109>
- Praba, M. L., Vanangamudi, M., & Thandapani, V. (2004). Effect of low light on yield and physiological attributes of rice. *International Rice Research Notes*, 29(2), 71–73. Retrieved from <http://dspace.irri.org:8080/dspace/handle/123456789/1048>
- Qu, M., Zheng, G., Hamdani, S., Essemine, J., Song, Q., Wang, H., ... Zhu, X.-G. (2020). *Leaf Photosynthetic Parameters Related to Biomass Accumulation in a Global Rice Diversity Survey 1[OPEN]*. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00332>
- Ramirez-Vallejo, P., & Kelly, J. D. (1998). Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica*, 99(2), 127–136. <https://doi.org/10.1023/A:1018353200015>
- Rebolledo, M. C. (2012). *Rice (Oryza sativa. L) genetic diversity for early vigor and drought tolerance at the vegetative stage: Identification of morphogenetic, metabolic and hydraulic traits towards genetic studies* (Montpellier SupAgro, Biologie intégrative des plantes). Retrieved from https://agritrop.cirad.fr/573947/1/document_573947.pdf
- Ren, W., Yang, W., Fan, G., Zhu, X., Ma, Z., & Xu, J. (2003). Effect of low light on dry matter accumulation and yield of rice. *J Sichuan Agric Univ*, 29(4), 292–296.
- Ren, W., Yang, W., Xu, J., Fan, G., Wang, L., & Guan, H. (2002). Impact of low-light stress on leaves characteristics of rice after heading. *J Sichuan Agric Univ*, 20(3), 205–208.
- Restrepo, H., & Garcés, G. (2013). *Evaluation of low light intensity at three phenological stages in the agronomic and physiological responses of two rice (Oryza sativa L.) cultivars Evaluación de la baja intensidad lumínica en tres etapas fenológicas sobre la respuesta agronómica y fisi.* 31(2), 195–200.
- Rizza, F., Badeck, F. W., Cattivelli, L., Lidestri, O., Di Fonzo, N., & Stanca, A. M. (2004). Use of a Water Stress Index to Identify Barley Genotypes Adapted to Rainfed and Irrigated Conditions. *Crop Science*, 44(6), 2127–2137. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.2127>
- Rosielle, A. A., & Hamblin, J. (1981). Theoretical Aspects of Selection for Yield in Stress and Non-Stress Environment 1. *Crop Science*, 21(6), 943–946. <https://doi.org/10.2135/cropsci1981.0011183x002100060033x>
- Sage, R., & Percy, R. (2000). The physiological ecology of C4 photosynthesis. In R. Leegood, T. Sharkey, & S. von Caemmerer (Eds.), *Photosynthesis: physiology and metabolism* (pp. 497–532). Dordrecht (Netherlands): Kluwer Academic Publishers.
- Sahu, G., & Murty, K. (1976). Seasonal influence on dry matter production, nitrogen uptake and yield in rice varieties. *Indian Agric*, 20, 43–50.

- Sardouie-Nasab, S., Mohammadi-Nejad, G., & Nakhoda, B. (2014). Field Screening of Salinity Tolerance in Iranian Bread Wheat Lines. *Crop Science*, 54(4), 1489–1496. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.06.0359>
- Schneider, K. A., Rosales-Serna, R., Ibarra-Perez, F., Cazares-Enriquez, B., Acosta-Gallegos, J. A., Ramirez-Vallejo, P., ... Kelly, J. D. (1997). Improving Common Bean Performance under Drought Stress. *Crop Science*, 37(1), 43–50. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700010007x>
- Shao, L., Liu, Z., Li, H., Zhang, Y., Dong, M., Guo, X., ... Yin, X. (2020). The impact of global dimming on crop yields is determined by the source-sink imbalance of carbon during grain filling. *Global Change Biology*, gcb.15453. <https://doi.org/10.1111/gcb.15453>
- Sharma, A., & Singh, D. (1999). Rice. In D. Smith & C. Hamel (Eds.), *Crop Yield* (pp. 109–168). Berlin Heidelberg: Springer.
- Siahsar, B. A., Ganjali, S., & Allahdoo, M. (2010). Evaluation of Drought Tolerance Indices and Their Relationship with Grain Yield of Lentil Lines in Drought-stressed and Irrigated Environments. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 4(9), 4336–4346.
- Sinclair, T. R., & Muchow, R. C. (1999). Radiation Use Efficiency. In Donald Sparks (Ed.), *Advances in Agronomy* (Vol. 65, pp. 1–51). San Diego: Academic Press.
- Singh, S. (2005). Effect of low-light stress at various growth phases on yield and yield components of two rice cultivars. *International Rice Research Notes*, 30(2), 36–37.
- Singh, Sanjay, Sengar, R. S., Kulshreshtha, N., Datta, D., Tomar, R. S., Rao, V. P., ... Ojha, A. (2015). Assessment of Multiple Tolerance Indices for Salinity Stress in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agricultural Science*, 7(3), p49. <https://doi.org/10.5539/jas.v7n3p49>
- Singh, V., Dey, S., & Murty, K. (1988). Effect of low light stress on growth and yield of rice. *Indian Journal of Plant Physiology*, 31(1), 84–91.
- SOSBAI. (2018). ARROZ IRRIGADO: Recomendações Técnicas da Pesquisa para o Sul do Brasil. *SOSBAI - Sociedade Sul-Brasileira de Arroz Irrigado - XXXII REUNIÃO TÉCNICA DA CULTURA DO ARROZ IRRIGADO*, 209. Cachoeirinha.
- Špundová, M., Slouková, K., Hunková, M., & Nauš, J. (2005). Plant shading increases lipid peroxidation and intensifies senescence-induced changes in photosynthesis and activities of ascorbate peroxidase and glutathione reductase in wheat. *Photosynthetica*, 43(3), 403–409. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0064-4>
- Sun, J., Ye, M., Peng, S., & Li, Y. (2016). Nitrogen can improve the rapid response of photosynthesis to changing irradiance in rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Scientific Reports*, 6(1), 31305. <https://doi.org/10.1038/srep31305>
- Sun, Y., Sun, Y., Chen, L., Xu, H., & Ma, J. (2012). Effects of different sowing dates and low-light stress at heading stage on the physiological characteristics and grain yield of hybrid rice. *Chin J Appl Ecol*, 20(10), 2737–2744.
- Teklay, A., Gurja, B., Taye, T., & Gemechu, K. (2020). Selection efficiency of yield based drought tolerance indices to identify superior sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] near isogenic lines (NILs) under two-contrasting environments. *African Journal of Agricultural Research*, 15(3), 379–392. <https://doi.org/10.5897/ajar2020.14699>

- Thiry, A. A., Chavez Dulanto, P. N., Reynolds, M. P., & Davies, W. J. (2016). How can we improve crop genotypes to increase stress resilience and productivity in a future climate? A new crop screening method based on productivity and resistance to abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 67(19), 5593–5603. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw330>
- Tiwari, S., Kumar, V., Singh, B., Rao, A., Mithra, A. S., Rai, V., ... Singh, N. K. (2016). Mapping QTLs for Salt Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.) by Bulk Segregant Analysis of Recombinant Inbred Lines Using 50K SNP Chip. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153610>
- Tong, P., Yang, S., Ma, J., Wu, H., Fu, T., Li, M., & Wang, M. (2008). Photosynthetic characteristics and dry matter accumulation of hybrid rice varieties under different light conditions. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao= The Journal of Applied Ecology*, 19(3), 505–511.
- Tsukaguchi, T., Murakami, K., & Michimoto, T. (2016). A quantitative measure for assimilate partitioning efficiency in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, 198, 122–130. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.033>
- Tuong, T. P., Singh, A. K., Siopongco, J. D., & Wade, L. J. (2000). Constraints to High Yield of Dry-Seeded Rice in the Rainy Season of a Humid Tropic Environment. *Plant Production Science*, 3(November), 164–172. <https://doi.org/10.1626/pp.3.164>
- Vaughan, D. A., Lu, B. R., & Tomooka, N. (2008). The evolving story of rice evolution. *Plant Science*, 174(4), 394–408. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.01.016>
- Venkateswarlu, B. (1976). Source-sink inter-relationships in lowland rice. *Plant Soil*, 44(3), 575–586.
- Venkateswarlu, B., & Visperas, R. (1987). Solar radiation and rice productivity. *IRRI Research Paper Series*, 129, 23.
- Wang, L., Deng, F., Lu, T., Zhao, M., Pu, S., Li, S., & Ren, W. (2016). The relationships between carbon isotope discrimination and photosynthesis and rice yield under shading. *International Journal of Plant Production*, 10(4), 551–564.
- Wang, Li, Deng, F., & Ren, W.-J. (2015). Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period. *Field Crops Research*, 180, 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.05.010>
- Wang, Li, Deng, F., Ren, W.-J., & Yang, W.-Y. (2013). Effects of Shading on Starch Pasting Characteristics of Indica Hybrid Rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS ONE*, 8(7), e68220. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068220>
- Wang, Z. (2011). *Plant Physiology* (C. A. Press, Ed.). Beijing.
- Wei, H. yan, Zhu, Y., Qiu, S., Han, C., Hu, L., Xu, D., ... Zhang, H. cheng. (2018). Combined effect of shading time and nitrogen level on grain filling and grain quality in japonica super rice. *Journal of Integrative Agriculture*, 17(11), 2405–2417. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62025-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62025-8)
- Wu, W., Nie, L., Liao, Y., Shah, F., Cui, K., Wang, Q., ... Huang, J. (2013). Toward yield improvement of early-season rice: Other options under double rice-cropping system in central China. *European Journal of Agronomy*, 45, 75–86. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.10.009>
- Xiong, Z., Zhang, S., Ford-Lloyd, B., Jin, X., Wu, Y., Yan, H., ... Lu, B. R. (2011). Latitudinal distribution and differentiation of rice germplasm: Its implications in breeding. *Crop Science*, 51(3), 1050–1058. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.07.0431>

- Yamamoto, Y., Kurokawa, H., Nitta, Y., & Yoshida, T. (1995). Varietal differences of tillering response to shading and nitrogen levels in rice plants. *Japanese Journal of Crop Science*, *64*(2), 227–234.
- Yamazaki, J. Y., Kamimura, Y., Okada, M., & Sugimura, Y. (1999). Changes in photosynthetic characteristics and photosystem stoichiometries in the lower leaves in rice seedlings. *Plant Science*, *148*(2), 155–163. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00132-6](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00132-6)
- Yamori, W., Shikanai, T., & Makino, A. (2015). Photosystem I cyclic electron flow via chloroplast NADH dehydrogenase-like complex performs a physiological role for photosynthesis at low light. *Scientific Reports*, *5*(August), 13908. <https://doi.org/10.1038/srep13908>
- Yang, J., & Zhang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, *169*(2), 223–236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01597.x>
- Yang, J., & Zhang, J. (2010a). Crop management techniques to enhance harvest index in rice. *Journal of Experimental Botany*, *61*(12), 3177–3189. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq112>
- Yang, J., & Zhang, J. (2010b). Grain-filling problem in “super” rice. *Journal of Experimental Botany*, *61*(1), 1–5. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp348>
- Yang, W., Peng, S., Laza, R. C., Visperas, R. M., & Dionisio-Sese, M. L. (2008). Yield gap analysis between dry and wet season rice crop grown under high-yielding management conditions. *Agronomy Journal*, *100*(5), 1390–1395. <https://doi.org/10.2134/agronj2007.0356>
- Ye, Z. P. (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, *45*(4), 637–640. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0110-5>
- Yoshida, S. (1972). PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF GRAIN YIELD. *Ann. Rev. Plant Physiol*, *23*, 437–464. Retrieved from www.annualreviews.org
- Yoshida, S. (1981). *Fundamentals of rice crop science* (T. I. R. R. Institute, Ed.). Manila, Philipines: International Rice Research Institute.
- Yoshida, S., & Parao, F. (1976). Symposium on Climate and Rice. In *Proceedings of the symposium on Climate and Rice* (pp. 471–494).
- Yu, H., Qiu, Z., Xu, Q., Wang, Z., Zeng, D., Hu, J., ... Ren, D. (2017). Fine mapping of LOW TILLER 1, a gene controlling tillering and panicle branching in rice. *Plant Growth Regulation*, *83*(1), 93–104. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0286-z>
- Zhang, J., Chen, L. L., Xing, F., Kudrna, D. A., Yao, W., Copetti, D., ... Zhang, Q. (2016). Extensive sequence divergence between the reference genomes of two elite indica rice varieties Zhenshan 97 and Minghui 63. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(35), E5163–E5171. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611012113>
- Zheng, Y., Mai, B., Wu, R., Feng, Y., Sofu, A., Ni, Y., ... Xu, J. (2011). Acclimation of winter wheat (*Triticum aestivum*, cv. Yangmai 13) to low levels of solar irradiance. *Photosynthetica*, *49*(3), 426–434. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0055-6>
- Zhou, J. M., Yu, H. B., Zhou, H. P., Yu, P. P., Wang, X. D., & Zhang, X. F. (2008). Effects of different nutrient levels in different fertility soils on super rice yields and nutrient use efficiency. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, *23*, 267–273.
- Zhu, P., Yang, S., Ma, J., Li, S., & Chen, Y. (2008). Effect of shading on the photosynthetic characteristics and yield at later growth stage of hybrid rice combination. *Acta Agronomica Sinica*, *34*(11), 2003–2009.