

Universidad Nacional de La Plata.

Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales.



Trabajo Final de Grado de la Carrera de Ingeniería Agronómica.

Título: Evaluación de metodologías para la estimación de la capacidad fotosintética de la hoja bandera en arroz.

Alumno: Gustavo Daniel Sartore.

Legajo N° 23.554/9

DNI: 25817434

Correo electrónico: sartoregustavo@yahoo.com.ar

Teléfonos: 0221 155623632 / 0221 4742381

Director: Ing. Agr. Rodolfo Bezus.

Codirector: Dr. Ing. Agr. Santiago Maiale.

Cátedra: Programa Arroz.

Fecha de Entrega: 22/03/2016.

Evaluadores:

Ing. Agr. Daniel Giménez: Docente de la cátedra de Fisiología Vegetal.

Ing. Agr. Alfonso Vidal: Docente de la cátedra de Cerealicultura.

Índice:

	Página
Resumen	3
Introducción	4
Hipótesis	7
Materiales y Métodos	8
Lugar	8
Material vegetal	8
Conducción de ensayos	8
Determinaciones	9
Resultados	12
Análisis de resultados	12
Figura 1	15
Figura 2 y 3	16
Figura 4	17
Figura 5	18
Figura 6	19
Figura 7 y 8	23
Figura 9 y 10	24
Figura 11	25
Figura 12 y 13	26
Figura 14, 15 y 16	27
Figura 17, 18 y 19	28
Figura 20, 21 y 22	29
Discusión	30
Conclusiones	34
Bibliografía	35

RESUMEN:

En la Estación Experimental Julio Hirschhorn (EEJH) de la UNLP situada en la localidad de Los Hornos partido de La Plata se realizó un ensayo comparativo de rendimiento, a campo y en macetas dentro de piletas de lona, con 12 genotipos de Arroz con idiotipos contrastantes con el objetivo de evaluar métodos alternativos en la medición de capacidad fotosintética. Se realizaron mediciones no destructivas al momento de panojamiento y se evaluó el rendimiento y sus componentes. Los resultados indican, que el rendimiento y sus componentes no estuvieron influidos por el idiotipo de planta. El rendimiento estuvo determinado por el número de granos por unidad de área y este componente se relacionó con el número de granos por panoja. Por otro lado la eficiencia de los fotosistemas correlacionó con el rendimiento y parte de esa eficiencia es debido al tamaño de la antena del fotosistema II.

No se observó correlación entre mediciones fisiológicas alternativas y fijación de carbono mediante análisis de intercambio de gases con un medidor infrarrojo.

Se concluye que la hipótesis planteada en este trabajo final se rechaza.

Por otro lado se observó que el tamaño de panoja, es un rasgo importante en clima templado para aumentar el potencial de rendimiento y que la fluorescencia se presenta como promisorio como asistencia al mejoramiento en arroz.

INTRODUCCION

El arroz (*Oryza sativa* L.) es uno de los cereales de mayor importancia económica debido a que provee alimento a más de la mitad de la población mundial (Sasaki, 2005). Actualmente la producción mundial de arroz ronda los 700 millones de toneladas por año (base cáscara) y se espera que siga creciendo en el futuro impulsado por una demanda creciente (FAO 2013, Dawe, 2007). En el área de la investigación, actualmente es considerada una planta modelo para las gramíneas dado que su genoma es relativamente pequeño y ha sido completamente secuenciado (Livore, 2006). Hay más de 20 especies de arroz (género *Oryza*) pero sólo dos especies son cultivadas: *Oryza sativa* que es originaria de los trópicos húmedos del Sur y Sudeste de Asia y *Oryza glaberrima* de la cuenca de Nigeria en África. *O. sativa* es cultivada a nivel mundial debido a su mejor rendimiento y adaptabilidad a las condiciones locales de crecimiento, mientras que el cultivo de *O. glaberrima* se limita a algunas zonas de África Oeste. En *O. sativa* se identifican actualmente 5 subespecies denominadas Indica, Aus, Japónica tropical, Japónica templada y Aromático (Sasaki, 2005).

Las subespecies principales son indica, japónica tropical y japónica templada. Estas variedades se diferencian por su lugar de cultivo y presentan divergencias en cuanto a características morfológicas, serológicas, fertilidad intervarietal, forma del grano y de producción en general (Jackson, 1997).

En Argentina el cultivo de arroz se remonta a principios del siglo XX utilizándose en esa época variedades de tipo japónica, cuyo destino principal era satisfacer el mercado interno. Posteriormente durante la década del 90', con la apertura del mercado brasileño, se introdujeron variedades del tipo indica, que presentan plantas más eficientes en la captación de energía y por lo tanto de mayor rendimiento, con un excelente vigor de plántula y rápida emergencia en condiciones de temperatura mayores a los 20 °C (Livore, 2006).

Las provincias que tienen como cultivo tradicional al arroz son Entre Ríos y Corrientes, donde se genera el mayor porcentaje de producción nacional, mientras que en menor superficie se cultiva en las provincias de Santa Fé, Chaco, Formosa y Misiones (Villanova y Albornoz, 2006).

A pesar de la imperiosa demanda de aumento de la producción, en los últimos años se ha producido un estancamiento en la productividad potencial de los cultivares liberados en los distintos países (Flin et al., 1982).

En el pasado, se logró un aumento notable del potencial de rendimiento a través del cambio en el idiotipo de las plantas, en lo que se conoció como la revolución verde.

Se pasó de una planta alta con pocos macollos a una planta enanizada y de profuso macollaje. Este idiotipo tuvo éxito en la modalidad de arroz de trasplante, pero el mismo alcanzó la obsolescencia con el cambio en las técnicas de cultivo, ya que en condición de siembra directa de la semilla este idiotipo presentaba limitaciones por el abundante macollaje. Los esfuerzos para quebrar el techo de rendimiento derivó en un nuevo tipo de planta denominado columnar o NPT (New plant type, por sus siglas en inglés). Este nuevo tipo de planta deriva de los arroces japónicos tropicales y se caracteriza por tener mayor altura, panojas más grandes, menos macollos y cañas más fuertes (Janoria, 1989; Cassman 1994).

No obstante, el arroz al ser una C3 se encuentra limitada en el aumento del potencial de rendimiento en comparación con otros cultivos como el maíz. Es por ello que solo aumentando el potencial de la fotosíntesis de la planta de arroz es posible que se produzca un punto de ruptura en la productividad que actualmente se estima en 13tn/ha (Quinteros, 2009).

Los aumentos de rendimiento en el pasado estuvieron focalizados a aumentar el Índice de Cosecha (IC) y la arquitectura de la planta para permitir una mayor captación y uso de la radiación.

Las tasas de fotosíntesis de las variedades antiguas no presentan diferencias con las tasas de las variedades modernas (Evans et al., 1984) y aunque no se encontró una relación directa entre tasa fotosintética y rendimiento en los cultivares actuales, hay un consenso generalizado que un aumento de la fotosíntesis es la base para un futuro aumento de los rendimientos (Evans 2013).

La estimación de la asimilación neta de CO₂ se realiza mediante su cuantificación con un analizador de gases por radiación infrarroja denominados IRGA (por sus siglas en inglés). Estos equipos son costosos, de reducida capacidad de uso y complicado manipuleo.

También se han estudiado las relaciones existentes entre la conductividad estomática y la fotosíntesis en arroz de riego, en donde se establecieron correlaciones positivas entre la temperatura foliar, la conductividad estomática y la tasa fotosintética (Takai et al., 2010). Este fenómeno es consecuencia que en el sistema de arroz por inundación no existen limitaciones hídricas para el cultivo. Estos autores estiman que por medio de fotografías termográficas es posible evaluar la capacidad fotosintética en forma rápida y este sería una metodología adecuada para los programas de mejoramiento.

Por otro lado, se han establecido correlaciones positivas entre el espesor de la hoja de arroz y la asimilación neta de CO₂ (Murata, 1961).

No obstante, la medición del espesor de la hoja con la precisión necesaria para clasificar variedades en un programa de mejora es todavía tema de debate.

Las plantas a través de su periodo de crecimiento se enfrentan a numerosos estreses, siendo particularmente constante el de foto inhibición provocado por exceso de luz PAR y radiación UV (Murata et al., 2007). Por lo tanto midiendo la funcionalidad del fotosistema II podría estimarse diferencias entre genotipos, que si no mediaran otras limitantes, podrían reflejarse en la capacidad fotosintética o en el rendimiento de las plantas.

Una manera de evaluar la funcionalidad del fotosistema II es a través del estudio de la curva de fluorescencia transientes mediante el análisis OJIP (Stirbet & Govindjee,

2011). Este tipo de análisis presentan como ventajas que no son destructivos y se pueden realizar en forma sencilla y rápida.

Esto permite determinar numerosos parámetros, como la máxima eficiencia cuántica del Fotosistema II (F_v/F_m), el tamaño aparente de la antena (ABS/RC), el número de centros de reacción activos por unidad de sección excitada (RC/CS), el índice de funcionamiento ($Plabs$) y la energía media necesaria para cerrar los centros de reacción (S_m) entre otros (Stirbet & Govindjee, 2011).

Por otro lado, en el caso de las plantas tipo C3 y tomando en cuenta solo la energía comprendida en el espectro fotosintéticamente activo, tienen un aprovechamiento máximo del 9,4%, asumiendo condiciones térmicas de 30°C (Zu et al., 2010).

En base a lo expuesto precedentemente se postula la siguiente **hipótesis**: *“métodos alternativos a la estimación de intercambio gaseoso son adecuados para estimar la capacidad fotosintética de la hoja bandera de arroz para uso en mejoramiento”*.

Objetivo;

Evaluar metodologías alternativas al intercambio gaseoso para la estimación de la capacidad fotosintética de la hoja bandera de arroz para su uso en mejoramiento.

MATERIALES Y METODOS

Los experimentos fueron conducidos en la Estación Experimental Julio Hirschhorn (EEJH) situada en la Localidad de Los Hornos, partido de La Plata (latitud 34° 54')

Se realizaron dos experimentos, uno en condiciones de campo utilizando el Ensayo Comparativo de Rendimiento del Programa Arroz y otro en macetas. Se utilizaron 12 germoplasmas entre cultivares y líneas experimentales, ellas son, Camba, Don Ignacio, H426-1-1-1, H458-21-1, H294 x d/96-7-1-2-1, Gurí, H420-361-2-2, Yerua, R/03-5 x d/04-43, H426-25-1-1-1-1, Puita y Don Justo, cabe destacar que si bien son toda líneas de elite, ya sean variedades comerciales o aun en periodo de ensayo, son

altamente contrastantes en cuanto a sus características morfológicas, la siembra se realizó el día 9 de octubre del año 2013.

En el siguiente cuadro se resumen las características de las líneas y cultivares utilizados:

GENOTIPO	ANGULO DE LAS TRES ÚLTIMAS HOJAS	POSICIÓN DE LA PANOJA	ANGULO DELAS HOJAS EN MACOLLAJE
Cambá	Erectas	Superada por las hojas	Erectas
Don Ignacio FCAYF	Erectas	Superan a las hojas	Erectas
H426-1-1-1	Erectas	Superan a las hojas	Decumbentes 50 %
H458-21-1-1	Semierectas (pequeñas)	Superan a las hojas	Decumbentes
Yerua PA	Semierectas (largas, decumbentes)	Superan a las hojas	Decumbentes 30 %
Gurí CL	Erectas	Superada por las hojas	Erectas
H426-25-1-1-1	Semierectas decumbentes	Superan a las hojas	Erectas
R/03-5xd/04-37-1-1	Erectas (grandes)	Superada por las hojas	Decumbentes 30 %
Don Justo FCAYF	Erecta	Superada por las hojas	Decumbentes 30 %
Puitá	Erecta (pequeña)	Superada por las hojas	Decumbentes 30 %
H294xdes/96-7-1-2-1	Erecta (grande)	Superada por las hojas	Decumbentes 50 %
H420-36-1-2-2-1-1	Semierectas decumbentes (grande)	Superan a las hojas	Erectas

Las parcelas se sembraron en forma mecánica con 20 cm en el espacio entre hileras y densidad de 300 semillas/m², mientras que en el caso del experimento en macetas, se sembraron 3 semillas por maceta y se raleo a partir de la tercera hoja para asegurar una planta. Se utilizaron 60 macetas de 10L de capacidad y las mismas fueron colocadas en dos piletas de lona, para proceder a la inundación a partir del inicio de macollaje.

Las mediciones a campo se realizaron con 3 repeticiones en cada una de las variedades en los bloques elegidos para tal fin. En las macetas fueron distribuidas las doce variedades con 5 repeticiones cada una, por lo tanto, las mediciones se realizaron en la totalidad de las plantas de las macetas.

Las plantas tanto de campo como de macetas fueron manejadas de acuerdo a los protocolos que normalmente se implementan en el Programa Arroz.

Se registraron las fechas de emergencia, inicio de macollaje, panojamiento y madurez en los dos experimentos. También se tomaron los datos climáticos a través de la estación meteorológica de la EEJH.

En el estadio de panojamiento se midieron las variables fisiológicas en la hoja bandera, como intercambio gaseoso, temperatura foliar, espesor de la hoja, radiación interceptada, área foliar, Índice SPAD y análisis OJIP para determinar funcionalidad del PSII.

Los parámetros fotosintéticos se midieron con un equipo portátil de medición de gases por infrarrojo TPS-2 (PPsystems, USA), del cual se obtuvieron los datos de Fotosíntesis neta (P_n), Transpiración, Conductividad estomática (G_s) y $[CO_2]$ en la cámara subestomática. Los datos se grabaron en el equipo y se utilizó el software Transfer (PPsystems, USA) para procesarlos. Con los datos de P_n y G_s se calculó la eficiencia de uso del agua instantánea (WUE_i).

La temperatura foliar del canopeo en los ensayos de campo y las hojas en los ensayos de macetas se midió en forma indirecta por medio de una cámara termográfica E-30 (FLIR Systems, USA), las mismas fueron grabadas en una tarjeta de memoria y analizadas utilizando el software ThermaCam Research Pro 2.10 (FLIR Systems, USA).

El espesor de la hoja bandera y el índice SPAD se midió en forma indirecta utilizando un espectrofotómetro portátil Clorofilio (Cavadevices, AR).

El área foliar de la hoja bandera se midió de acuerdo a Yoshida (Yoshida, 1981) y la radiación interceptada se midió utilizando un ceptómetro BAR-RAD 2011 (Cavadevices, AR).

Para la evaluación de la funcionalidad del Fotosistema II se realizó un análisis O-J-I-P (Stirbet & Govindjee, 2011), para el cual se realizaran mediciones con el fluorómetro PocketPEA (Hansatech Instruments, UK), los datos fueron procesados en un software PEAPlus (Hansatech Instruments, UK) y luego se trasladaron a un archivo Excel para su procesado. A continuación se detalla los parámetros medidos.

F_t = fluorescencia a tiempo t

F_o = fluorescencia mínima (medida a $20\mu s$), todos los RC están abiertos.

$F_j \equiv F_{2ms}$, fluorescencia en la etapa J de la curva OJIP

$F_i \equiv F_{30ms}$, fluorescencia en la etapa I de la curva OJIP

$F_p (=F_m)$ fluorescencia máxima de la curva OJIP

$F_v \equiv F_m - F_o$, fluorescencia variable máxima

t_{F_m} = tiempo al que se alcanza F_m

Área = área complementaria sobre la curva OJIP

$M_o = 4ms \cdot (F_{270\mu s} - F_o) / (F_m - F_o)$ pendiente inicial de la curva OJIP

$S_m = \text{Área} / (F_m - F_o)$ área complementaria normalizada (refleja múltiples eventos cíclicos de reducción de QA), es un indicativo de la energía necesaria para cerrar los centros de reacción.

$V_j = (F_j - F_o) / (F_m - F_o)$ fluorescencia variable al tiempo de la etapa J

$\phi_{po} = TR_o / Abs = 1 - F_o / F_m = F_v / F_m$ máximo rendimiento cuántico de la fotoquímica primaria del PSII

$Abs / RC = M_o \cdot (1 / V_j) \cdot (1 / \phi_{po})$ flujo absorbido por RC

$\Psi_{eo} = E_{to} / TR_o = (1 - V_j)$ probabilidad que un excitón atrapado mueva un electrón en la cadena transportadora de electrones más allá de QA).

$RC / CS = \phi_{po} \cdot (V_j / M_o) \cdot F_o$ RC que reducen QA por sección excitada

$Pl_{abs} = \gamma_{rc} / (1 - \gamma_{rc}) \cdot \phi_{po} / (1 - \phi_{po}) \cdot \Psi_{eo} / (1 - \Psi_{eo})$ índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB.

Al momento de la cosecha se midió: número de panojas, número de espiguillas por panoja, porcentaje de esterilidad de las espiguillas, número de granos por panoja, peso de los granos y rendimiento en los cultivares y líneas tanto del experimento de campo como el de macetas.

Se utilizó el programa Excel para el procesado de datos y el software Prism 5 (GraphPad software, USA) para el análisis de los datos.

RESULTADOS:

Resultados de ensayos a campo

Al momento del paojamiento se comenzó con la medición de los mencionados parámetros para caracterizar los diferentes ideotipos y evaluar los parámetros para someter a prueba la hipótesis de este trabajo.

Intercambio gaseoso.

En la Figura 1 se muestra el comportamiento de los 12 genotipos observándose contraste entre las líneas y cultivares evaluados, destacándose H426-25 por su baja tasa de fijación, conductancia estomática y transpiración. De los cuatro parámetros medidos, la eficiencia de uso del agua (recuadro D) presento la menor diferencia entre los genotipos con una sola línea (H420) destacándose del resto. Los coeficientes de variación para los parámetros fueron de 20,57%, 25,48%, 30,10% y 28,33% para Pn, Evap, Gs y WUEi respectivamente.

Temperatura Foliar.

No se registraron diferencias significativas en temperatura de canopeo entre las variedades evaluadas mediante las fotografías con cámara termográfica, utilizando el análisis estadístico aquí presentado (Figura 2).

Espesor de Hoja.

En la Figura 3 se observa el comportamiento de los 12 genotipos para los parámetros de espesor de hoja medido como la absorción de luz a 940 nm e Índice de contenido de clorofila medido como índice SPAD. En esa figura se observa contraste entre las líneas y cultivares, destacándose H294 y Don Justo demostrando una diferencia significativa sobre las demás variedades. Este resultado nos indica en forma indirecta

que estas dos variedades poseen mayor espesor de hojas que las otras variedades especialmente con Camba, Guri y H420. En el recuadro B de la figura 3, los valores SPAD muestran que la variedad H420 presenta una diferencia significativa (valor menor) con respecto a las demás variedades con excepción de Guri. Estos valores SPAD se basan en el principio que parte de la luz que llega a la hoja es absorbida por la clorofila (660nm) y el resto que no se absorbe es registrada por el detector del instrumento. La cantidad de luz captada por la celda del instrumento es inversamente proporcional a la cantidad de luz utilizada por la clorofila.

En la Figura 4 se observa el comportamiento de los 12 genotipos para los parámetros de evaluación de la funcionalidad de los fotosistemas, donde se observa un comportamiento contrastante entre las líneas y cultivares, destacándose H458 por su alto índice de performance (Plabs) del fotosistema II (recuadro B). El Plabs expresa el índice de conservación de los fotones absorbidos por el Fotosistema II hasta la reducción de Q_B .

Además la línea experimental H458 posee un menor tamaño aparente de antena (recuadro D), lo que explicaría el alto valor de Plabs.

Área Foliar.

El primer paso del proceso fotosintético tiene lugar cuando un fotón excita a un electrón (ley de Stark-Einstein). Consecuentemente, un medidor del número de Fotones de la radiación incidente predice la actividad fotosintética, es por eso que para tal fin se utilizó como instrumento de medición el ceptometro. En la figura 5 se observan los valores de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (recuadro A), en donde la variedad Camba presenta diferencias significativas positivas y en forma contraria la variedad R-03 presenta los menores valores

Por otro lado se midieron en forma manual con la metodología descrita en Yoshida (1976) el área foliar de la hoja bandera, la anteúltima (-1) y la antepenúltima (-2) y luego se calculó el índice de área foliar (IAF). Los resultados de IAF en hoja bandera 1 y 2 a la variedad H426-1-1-1 con el mayor valor y diferencia significativa sobre las variedades Don Ignacio, Don Justo, Puita, H458 y H294. La variedad Puita presentó el menor valor de todas las variedades evaluadas.

En cuanto a los resultados de IAF de hoja bandera (recuadro C) las variedades H426-1-1-1 y Camba, presentaron los mayores valores con diferencias significativas sobre las variedades Don Ignacio, R03 y Puita, siendo nuevamente la variedad Puita la que presentó menor valor.

Los resultados de porcentaje de IAF de hoja bandera sobre el área foliar total de la planta (recuadro D), arrojaron valores en los que se detecta a la variedad H458 con el más alto porcentaje y con diferencia significativa las variedades R03 y Puita y en contraposición la variedad R-03 presentó el menor valor de este parámetro.

Componentes de Rendimiento.

Las variedades con el mayor rendimiento en Kg/Ha fueron H458 y Guri (Figura 6, recuadro A) sin diferencia significativa entre ambas y con diferencias significativas sobre la variedad Puita. Este cultivar fue el que presentó el menor rendimiento y con diferencia significativa con H458 y Guri. En los resultados del número de granos por metro cuadrado (recuadro B) el mayor valor se obtuvo en la variedad Guri con diferencia significativa para la comparación con Yerua, H420, R03 y Puita. El cultivar Yerua presentó el menor valor de los germoplasmas evaluados. En cuanto al número de panojas por metro cuadrado (recuadro C), la variedad Guri se destacó sobre las demás con diferencia significativa en la comparación con Yerua, R03 y Puita. La variedad R-03 fue la que menor número de panojas por metro cuadrado presentó de las variedades evaluadas. En peso de mil granos (recuadro D) las variedades R-03, Yerua y H426-25 fueron las que mayores valores arrojaron respectivamente sin

diferencias significativas entre ambas y si con las demás variedades. El menor valor de PMG fue medido en la variedad Puita con diferencia significativa con respecto a las demás variedades. En número de granos por panoja (recuadro E) H294 presentó el mayor valor y H426-25 el menor observándose valores intermedios para las otras variedades. En el peso de la panoja (recuadro F) calculado del peso de los granos y el número de panojas, las variedades R-03 y H294 presentaron los mayores valores con diferencias significativas sobre H420 y H426-25, siendo la variedad H420 la que presentó el menor valor del peso de la panoja

Tablas de ensayos a campo

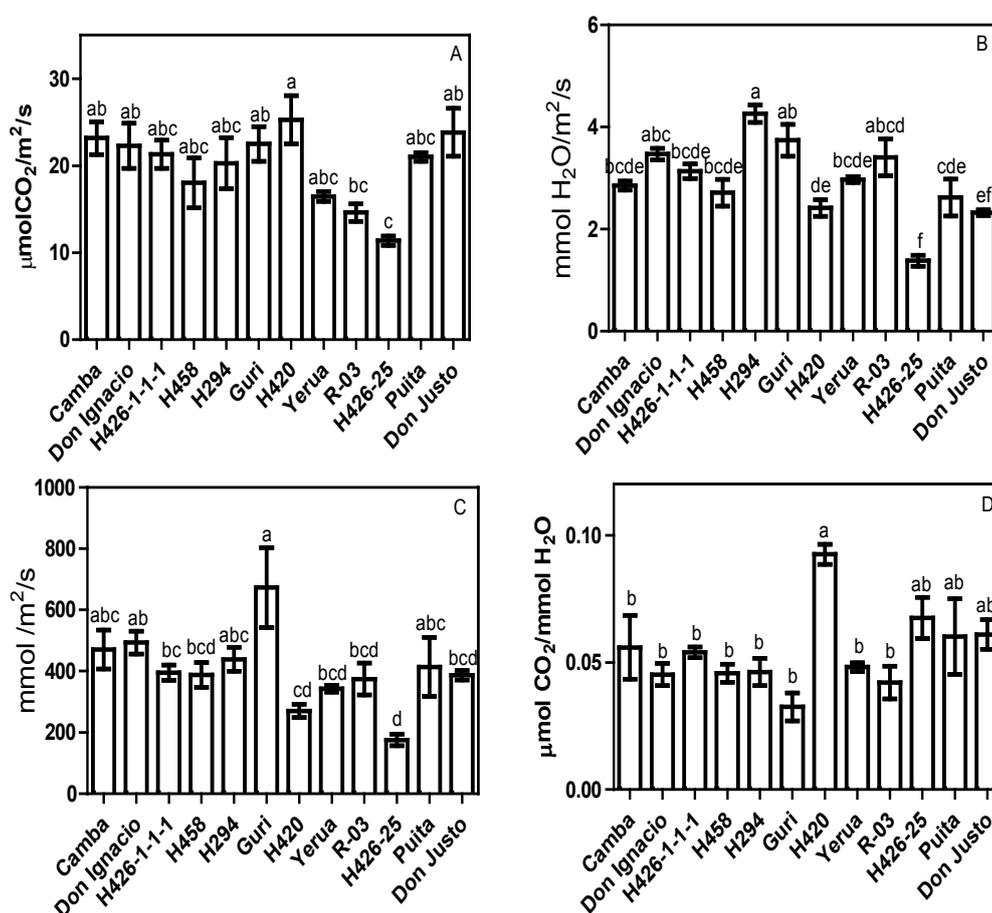


Figura 1: Parámetros de intercambio gaseoso: A) Fotosíntesis neta, B) transpiración, C) Conductancia estomáticas, D) Eficiencia instantánea de uso del agua.

Las medidas fueron realizadas en hoja bandera al momento del panojamiento con un medidor de gases portátil por infrarrojo. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

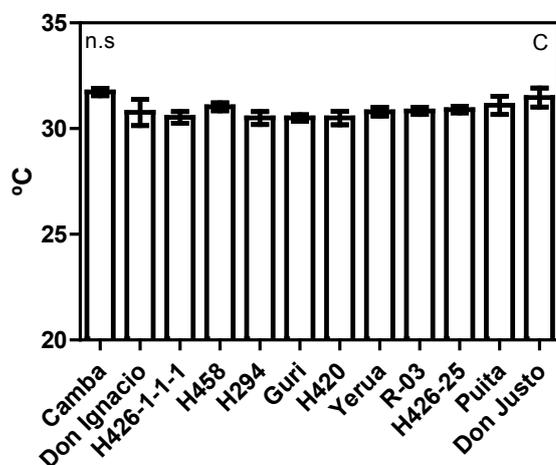


Figura 2: Temperatura del canopeo de las distintas variedades.

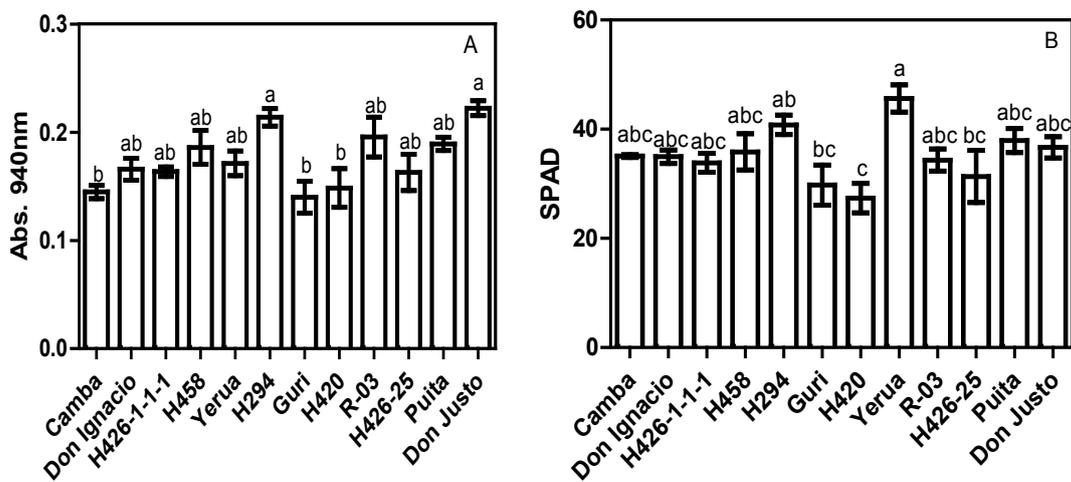


Figura 3: A) espesor de la hoja medido como absorción de luz a longitud de onda de 940 nm, B) valores SPAD. Las medidas fueron realizadas en hoja bandera al momento del panojamiento utilizando un espectrofotómetro portátil. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

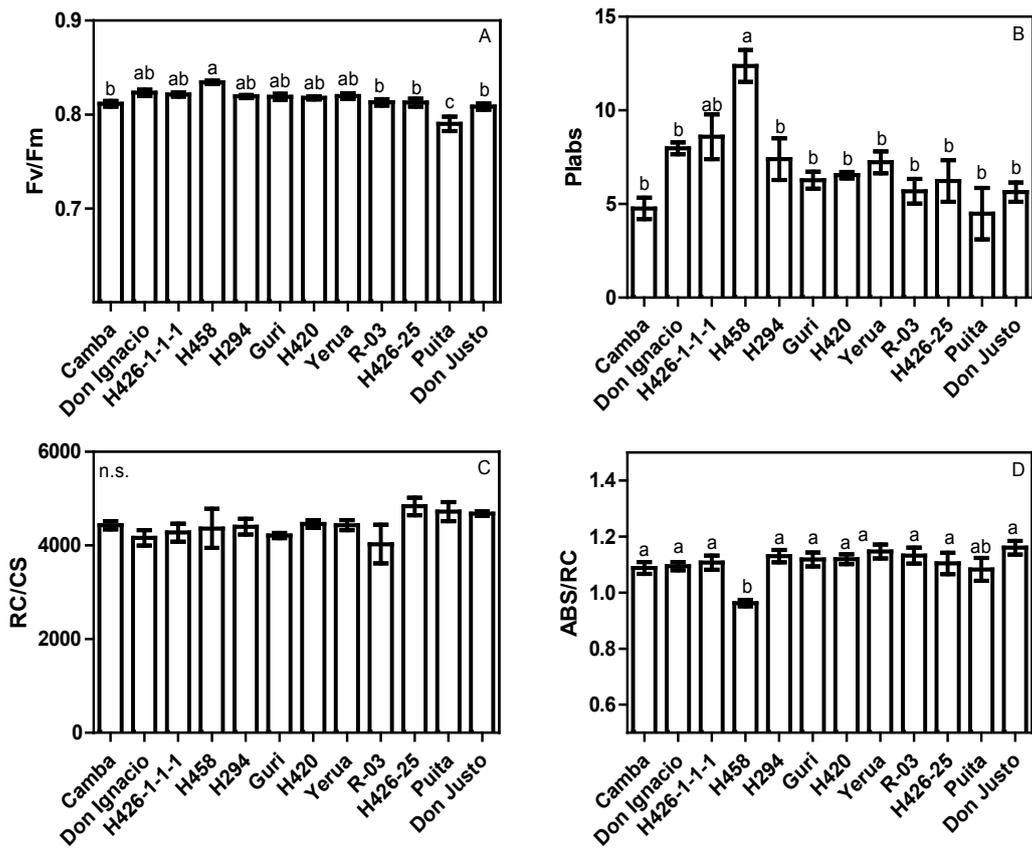


Figura 4: Parámetros de la evaluación de la funcionalidad del Fotosistema II. A) Eficiencia cuántica máxima del FSII. B) Índice de Performance. C) Densidad de centros de reacción. D) Tamaño relativo de la antena. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

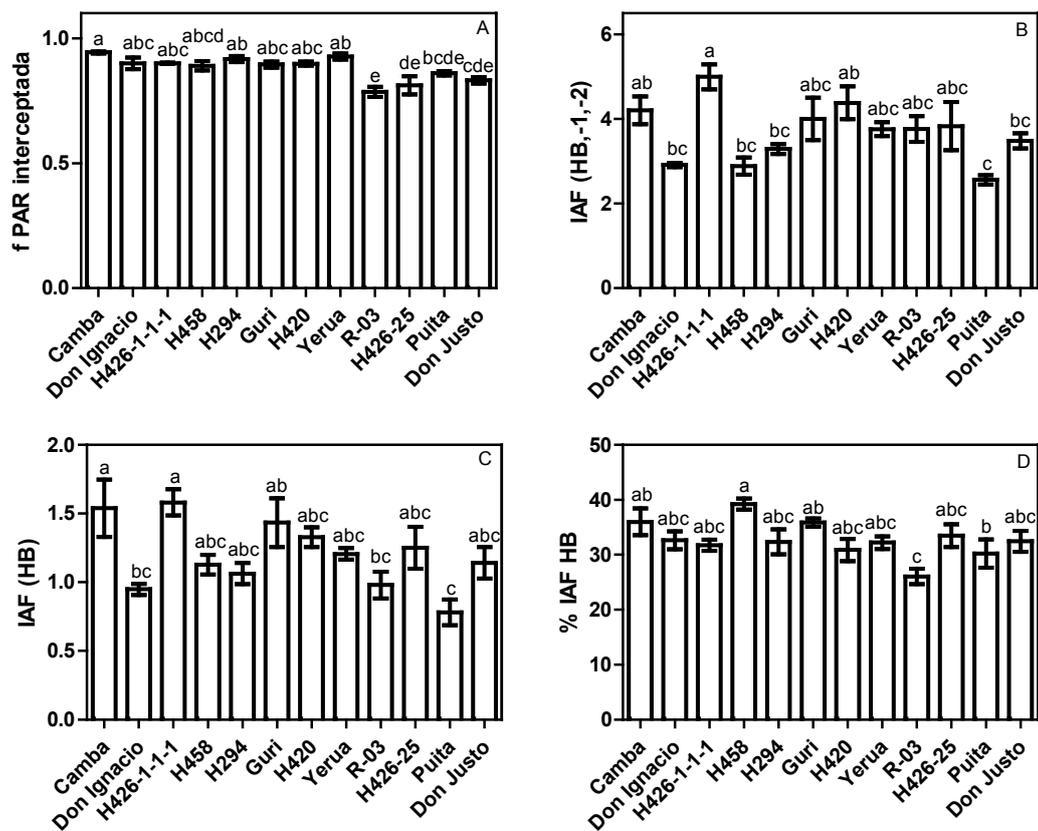


Figura 5: A) fracción de radiación interceptada por el cultivo al momento del panojamiento B) Índice de área foliar de la hoja bandera, la penúltima y la antepenúltima. C) Índice de área foliar de la hoja bandera. D) Porcentaje de área foliar de hoja bandera. Las mediciones fueron realizadas en las respectivas hojas bandera al momento del panojamiento. Se realizó un ANOVA con posttest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

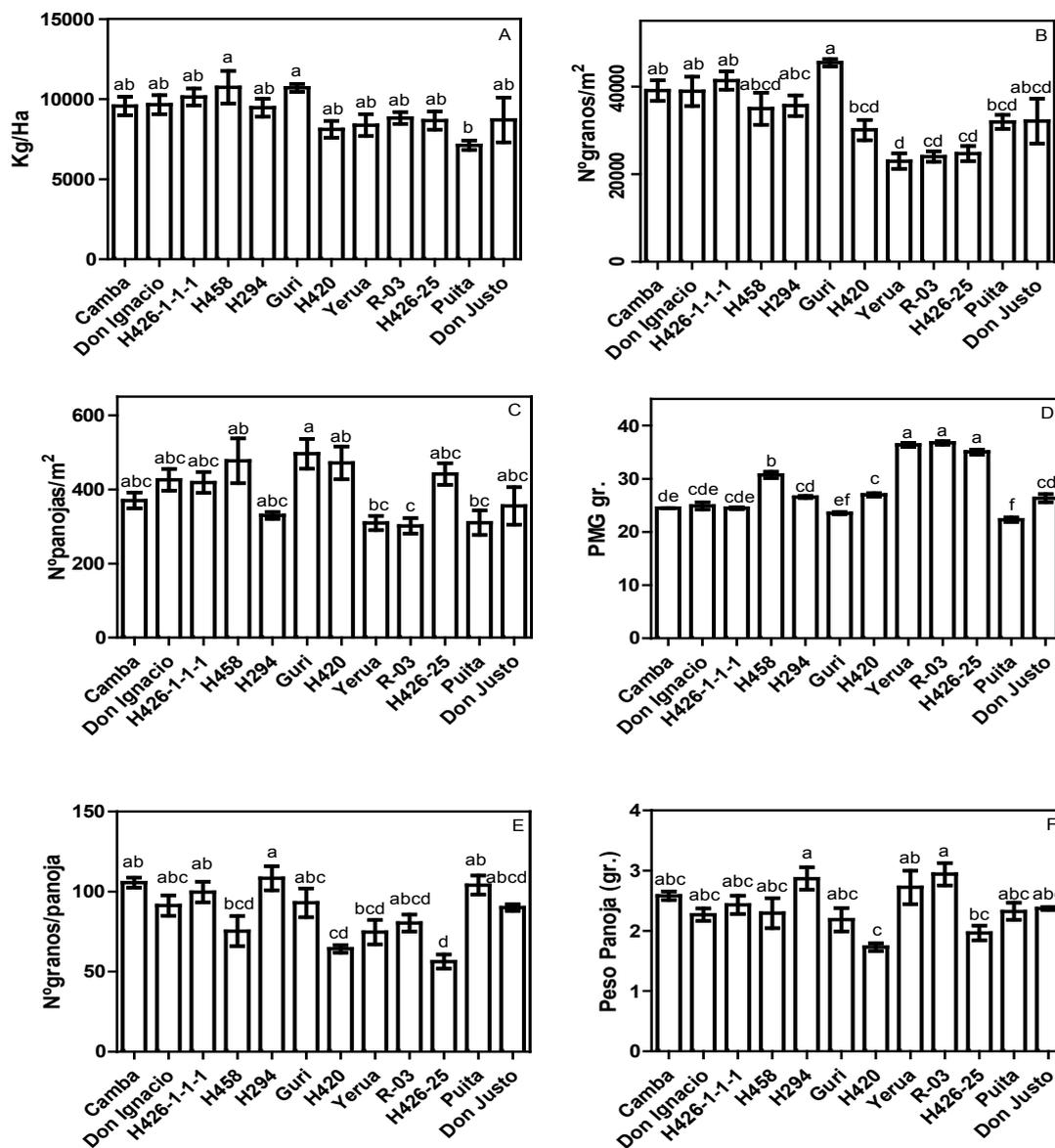


Figura 6: Valores de los componentes del rendimiento, A) Rendimiento en kilos por hectárea, B) Número de granos por metro cuadrado, C) Número de panojas, D) Peso de mil granos, E) Numero de granos por panoja, F) Peso de la panoja. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Resultados de ensayos en macetas dentro de piletas.

De similar forma que en el ensayo a campo, en el momento del panojamiento de las plantas se comenzó con la medición de los parámetros mencionados para caracterizar los diferentes ideotipos y evaluar los diferentes parámetros para someter a prueba la hipótesis de este trabajo

Intercambio gaseoso.

En la Figura 7 se muestra el comportamiento de los 12 genotipos observándose contraste entre las líneas y cultivares evaluados, destacándose R-03 por su baja tasa de fijación y conductancia estomática y Gurí por su baja transpiración (recuadro A, B y C). De los cuatro parámetros medidos, la eficiencia de uso del agua (recuadro D) presento una sola línea (Camba) destacándose del resto. Los coeficientes de variación para los parámetros fueron de 26,60%, 22,43%, 25,51% y 31,78% para Pn, Evap, Gs y WUEi respectivamente.

Temperatura Foliar.

Se registraron diferencias significativas en temperatura de canopeo entre las variedades Don Ignacio y Don Justo con respecto a las demás, evaluadas mediante las fotografías con cámara termográfica (Figura 8).

Espesor de Hoja.

En la Figura 9 se observa el comportamiento de los 12 genotipos para los parámetros de espesor de hoja medido como la absorción de luz a 940 nm e Índice de contenido de clorofila medido como índice SPAD. En esa figura se observa contraste entre las líneas y cultivares, destacándose H426-25 con diferencia significativa sobre otras variedades. Este resultado nos indica en forma indirecta que esta variedad posee mayor espesor de hojas que las otras variedades especialmente con H426-1-1-1, Yerua y H294. En el recuadro B de la figura 3, los valores SPAD muestran que la variedad Don Ignacio presenta una diferencia significativa (valor menor) con respecto a otras variedades con excepción de Camba, H426-1, Guri y Yerua. Por lo tanto la

variedad Don Ignacio muestra un menor contenido de clorofila medido a través del índice SPAD.

En la Figura 10 se observa el comportamiento de los 12 genotipos para los parámetros de evaluación de la funcionalidad de los fotosistemas, donde se observa un comportamiento contrastante entre las líneas y cultivares, destacándose H458 por su alto índice de performance (Plabs) del fotosistema II (recuadro B). El Plabs expresa el índice de conservación de los fotones absorbidos por el Fotosistema II hasta la reducción de Q_B .

Además la línea experimental H458 posee un menor tamaño aparente de antena (recuadro D), lo que permitiría sugerir su influencia sobre el alto valor de Plabs. También, este cultivar presenta un elevado número de centros de reacción activos por sección excitada (RC/CS).

Área Foliar.

Se midieron en forma manual con la metodología descrita en Yoshida (1976) el área foliar de la hoja bandera, la anteúltima (-1) y la antepenúltima (-2) y luego se calculó el índice de área foliar (IAF).

Los resultados de IAF en hoja bandera, -1 y -2 (Figura 11, recuadro A) muestran a la variedad R-03 con el mayor valor y diferencia significativa sobre las variedades H426-25, Don Ignacio, Puita, Gurí y H426-1-1-1. La variedad H426-25 presentó el menor valor de todas las variedades evaluadas.

En cuanto a los resultados de IAF de hoja bandera (recuadro B) las variedades Yerua, R-03 y Camba, presentaron los mayores valores con diferencias significativas sobre las variedades Don Ignacio, H426-25 y H426-1-1-1, siendo la variedad H426-25 la que presentó menor valor.

Los resultados de porcentaje de IAF de hoja bandera sobre el área foliar total de la planta (recuadro C), arrojaron valores en los que se detecta a la variedad Camba con el más alto porcentaje y sin diferencia significativa sobre las demás variedades, la variedad H426-25 presentó el menor valor de este parámetro.

Componentes de Rendimiento.

Las variedades con el mayor peso de granos cosechados fueron Yerua y Camba (Figura 12, recuadro A) sin diferencia significativa entre ambas y con diferencias significativas sobre las variedades Puita, H420, H426-25, H426-1-1-1. En cuanto al número de panojas por planta (recuadro C), las variedades Don Ignacio y Camba se destacaron sobre las demás con diferencia significativa en la comparación con R-03 y H294. En peso de mil granos (recuadro B) las variedades R-03, Yerua y H426-25 fueron las que mayores valores arrojaron respectivamente sin diferencias significativas entre ambas y si con las demás variedades. El menor valor de PMG fue medido en la variedad Puita con diferencia significativa con la mayoría de las demás variedades. En número de granos por panoja (recuadro D) H294 presentó el mayor valor y H426-25 el menor, observándose valores intermedios para las otras variedades.

Tablas de ensayos en piletas.

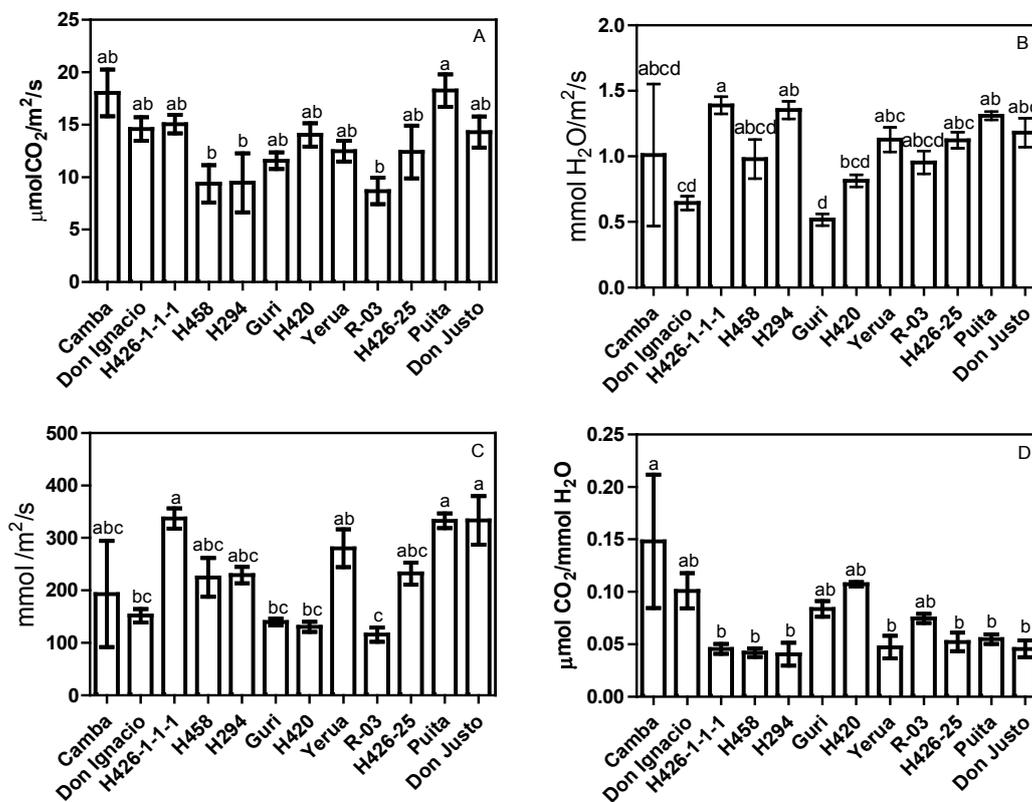


Figura 7: Parámetros de intercambio gaseoso: A) Fotosíntesis neta, B) Transpiración, C) Conductancia estomáticas, D) Eficiencia instantánea de uso del agua.

Las medidas fueron realizadas en hoja bandera al momento del panojamiento con un medidor de gases portátil por infrarrojo. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

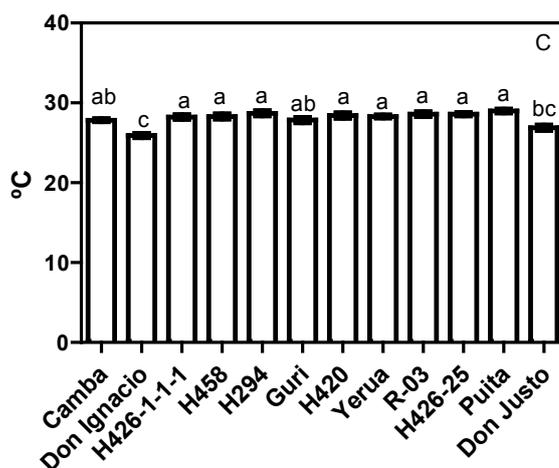


Figura 8: Temperatura foliar de las distintas variedades. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

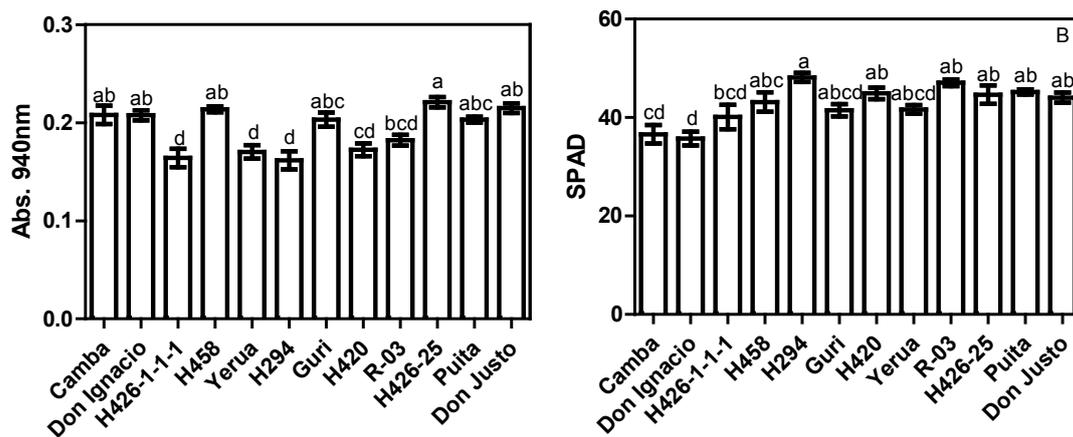


Figura 9: A) espesor de la hoja medido como absorción de luz a longitud de onda de 940 nm, B) Valores SPAD. Las medidas fueron realizadas en hoja bandera al momento del panojamiento en forma indirecta, utilizando un espectrofotómetro portátil. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

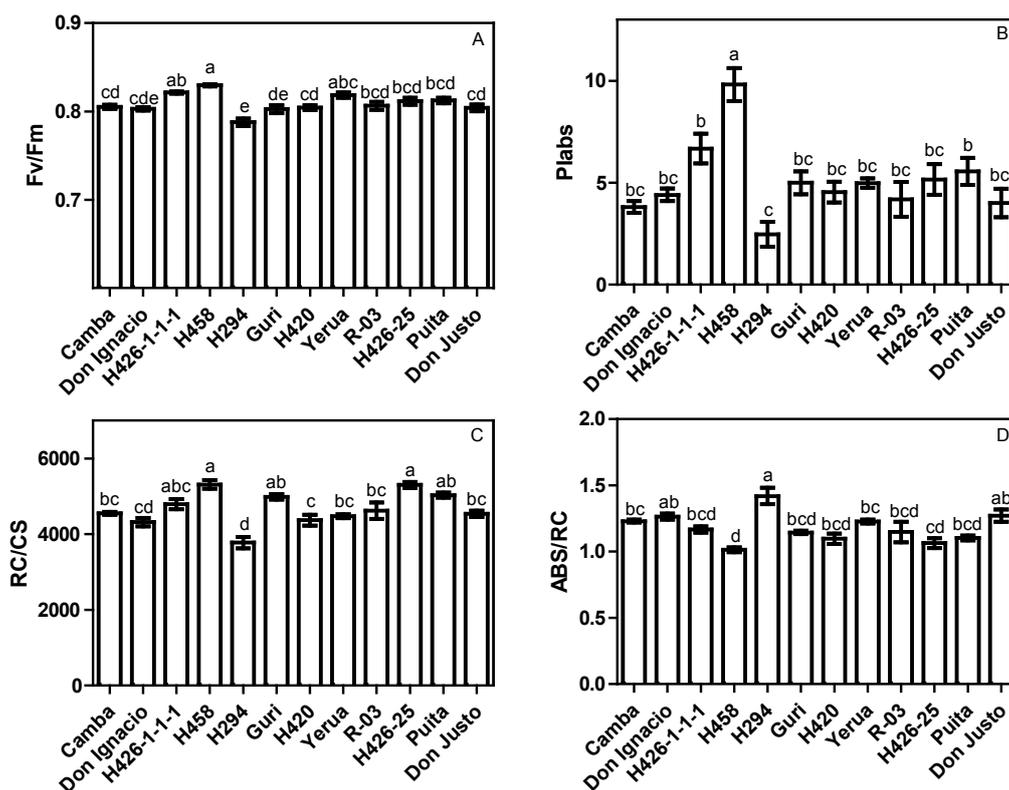


Figura 10: Parámetros de la evaluación de la funcionalidad del Fotosistema II. A) Eficiencia cuántica máxima del FSII. B) Índice de Performance. C) Densidad de centros de reacción. D) Tamaño relativo de la antena. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

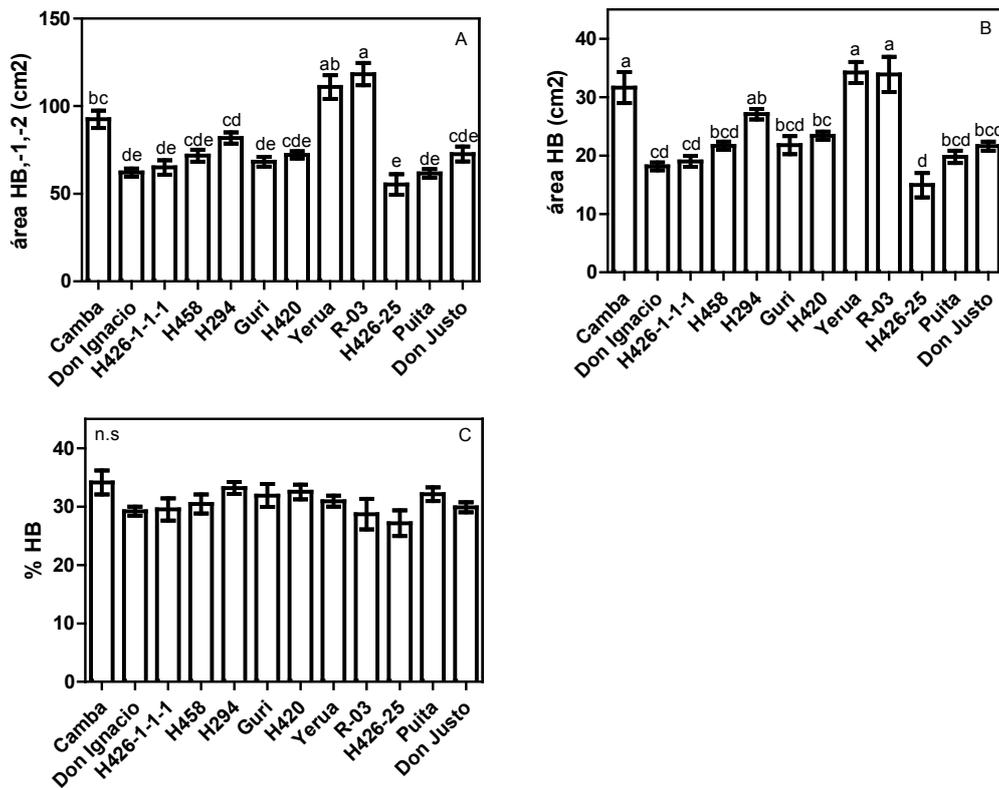


Figura 11: A) Índice de área foliar de la hoja bandera, la anteúltima y la antepenúltima, B) área de la hoja bandera. C) Porcentaje de área foliar de la hoja bandera. Las mediciones fueron realizadas en las respectivas hojas bandera al momento del panojamiento. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

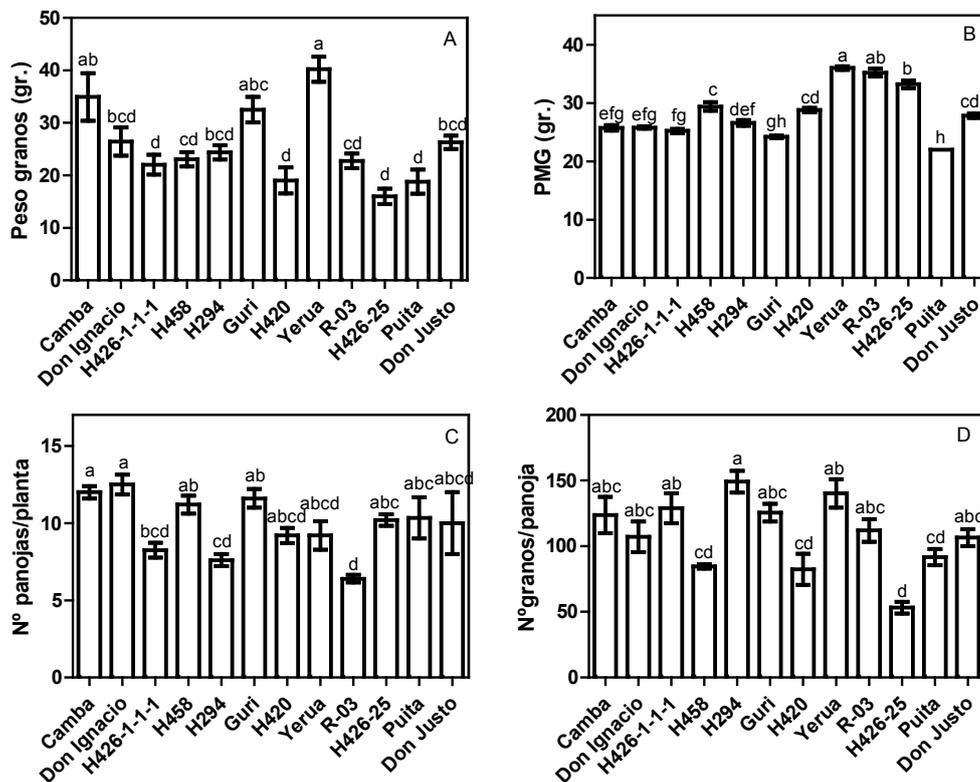


Figura 12: Valores de los componentes del rendimiento, A) Rendimiento en peso de los granos por planta, B) Peso de mil granos, C) Número de panojas/planta, D) Numero de granos por panoja. Se realizó un ANOVA con postest de Tuckey, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

	oct	Nov	dic	ene	feb	mar	abr
Rad. (w.m²) media mensual	4262	4775	6052	5383	3614	3955	2753
Tº media	16.1	18.9	24.2	23.6	21	18.7	16.6
Tº media normal	16.5	19.3	22.3	23.8	22.7	20.8	16.1
Días con mínimas menores a 15 ºC	27	23	8	7	7	19	16

Figura 13: Datos climáticos de la campaña 2013/2014 en el periodo de cultivo de las plantas a campo y en macetas.

CORRELACIONES

Datos a campo

Rendimiento (Kg/Ha)	r Pearson	p valor	R²
Nº granos/m ²	0,6749	0,0161*	0,45540
PMG	- 0,1481	0,6459ns	0,02194

Figura 14: Correlación de rendimiento en Kg/Ha con respecto a número de granos y peso de mil granos. Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Nº granos/m²	r Pearson	p valor	R²
Nº panojas/m ²	0,4804	0,1139ns	0,23080
Nº granos/panoja	0,6313	0,0277*	0,39850

Figura 15: Correlación número de granos por metro cuadrado con respecto a número de panojas por metro cuadrado y número de granos por panoja. Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Nº granos/panoja	r Pearson	p valor	R²
Rad. Intercep. Diferenciación	- 0,1875	0,5596ns	0,0351
Rad. Intercep. Panojamiento	0,3976	0,2006ns	0,1581
Pn	0,5034	0,0952ns	0,2534
SPAD	0,3148	0,3190ns	0,0990
Plabs	-0,2130	0,5063ns	0,0453

Figura 16: Correlación de número de granos por panoja con respecto a la radiación interceptada en diferenciación y panojamiento. También se correlaciono con respecto a los valores de Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB), de Pn (fotosíntesis neta) y de SPAD (índice de contenido de clorofila).

Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Pn	r Pearson	p valor	R²
abs940nm	0,02968	0,9270ns	0,0008811
T° canopeo	0,08265	0,7984ns	0,006832
Fv/Fm	-0,06987	0,8292ns	0,004882
Plabs	-0,129	0,6895ns	0,01664
SPAD	-0,2191	0,4939ns	0,04799

Figura 17: Correlación de Pn (fotosíntesis neta) con respecto a absorción de luz a 940 nm, temperatura de canopeo, Fv/Fm (eficiencia del fotosistema II), valores Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB) y de SPAD (índice de contenido de clorofila). Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Rendimiento (Kg/Ha)	r Pearson	p valor	R²
Plabs	0,6199	0,0315*	0,38430
SPAD	- 0,1930	0,5478 ns	0,03727

Figura 18: Correlación de Rendimiento en kilos por hectárea con respecto a valores Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB), y de SPAD (índice de contenido de clorofila). Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Plabs	r Pearson	p valor	R²
Fv/Fm	0,8425	0,0006***	0,7098
RC/CS	- 0,2931	0,3552 ns	0,08592
ABS/RC	- 0,6771	0,0156*	0,4585

Figura 19: Correlación de valores Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB) con respecto a Fv/Fm (eficiencia del fotosistema II), RC/CS (densidad de centros de reacción) y ABS/RC (Tamaño relativo de antena). Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Datos de macetas.

Peso granos/maceta	r Pearson	p valor	R²
PMG	0,1195	0,7115ns	0,01427
Nº granos/panoja	0,6838	0,01420*	0,4675

Figura 20: Correlación de peso de granos por maceta con respecto a peso de mil granos y número de granos por panoja. Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Nºgranos/panoja	r Pearson	p valor	R²
Pn	-0,08589	0,7907ns	0,007377
SPAD	-0,1527	0,6357ns	0,02331
Plabs	-0,3836	0,2183ns	0,1472

Figura 21: Correlación de número de granos por maceta con respecto a Pn (fotosíntesis neta), valores de Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB), y de SPAD (índice de contenido de clorofila). Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Pn	r Pearson	p valor	R²
abs940nm	0,2941	0,3535ns	0,08650
Tº canopeo	-0,2018	0,5293ns	0,04073
Fv/Fm	0,04792	0,8824ns	0,00229
Plabs	-0,1194	0,7118ns	0,01425
SPAD	-0,5197	0,0833ns	0,2701

Figura 22: Correlación de Pn (fotosíntesis neta) con respecto a absorción de luz a 940 nm, temperatura de canopeo, Fv/Fm (eficiencia del fotosistema II) Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB), valores de Plabs (índice de la conservación de la energía desde fotones absorbidos por el PSII hasta la reducción de QB), y de SPAD (índice de contenido de clorofila). Se realizó la evaluación mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Discusión.

En este trabajo final se realizaron dos experimentos utilizando 12 variedades de arroz que poseen tipos de planta contrastantes, uno a campo aprovechando los ensayos comparativos de rendimientos que se llevan a cabo en el Programa Arroz y otro en macetas.

Utilizar macetas además de los ensayos a campo, tiene como objetivo, evaluar los genotipos en un segundo ambiente.

En los ensayos a campo se pudo determinar el rendimiento del cultivo como sus componentes, mientras que en los ensayos en maceta se pudo estudiar los componentes a nivel de planta individual y aislada.

Durante este trabajo se midió el intercambio gaseoso en las variedades y se observó diferencias significativas entre las mismas. En los ensayos a campo la variedad H420 presento los mayores niveles de fijación de carbono y se diferenció significativamente de las variedades R03 y H426-25. También se destacó la variedad R03 que en el ensayo de maceta volvió a presentar menor tasa de fijación de carbono. Se observaron diferencias entre las variedades para Evaporación, Conductancia estomática y para eficiencia del agua instantánea. En los ensayos en macetas también se observaron diferencias significativas aunque de distinta magnitud. En maceta se observan diferencias entre los otros parámetros medidos de intercambio gaseoso, aunque con cambios en el orden de las variedades y las magnitudes de esos cambios. Estas diferencias permiten afirmar que se encuentra variabilidad entre los cultivares en cuanto a los parámetros de intercambio gaseoso. No obstante Evans et al (1984) observó que no existen diferencias entre las tasas fotosintéticas de los cultivares antiguos y modernos de arroz.

Si se analiza características como Pn, Gs y contenido de clorofila en variedades de arroz liberadas por el IRRI desde 1966 no se observa un comportamiento claro de estos parámetros (Hubbart et al 2007). Sin embargo, si se separan los cultivares de

este experimento en dos series temporales, se observa una significativa disminución en estos parámetros desde 1966 hasta 1980 y luego los cultivares liberados posteriormente no presentan diferencias entre sí, como es reportado por Peng et al., (2000).

Los resultados mostrados en este trabajo, permiten concluir que existe variabilidad en los parámetros fotosintéticos en el germoplasma del Programa Arroz. Pero es de destacar que los contrastes se dan entre líneas experimentales o entre cultivares y líneas experimentales, pero en cuanto a los cultivares liberados al mercado argentino analizados en este trabajo no se observaron diferencias significativas. Esto último estaría en coincidencia con la escasa variabilidad observada en los cultivares del IRRI liberados después de 1980.

Por otro lado las mediciones de temperatura foliar en forma indirecta utilizando una cámara de infrarrojos no arrojó diferencias significativas entre las variedades en condiciones de campo, pero si en condiciones de maceta. Es de destacar que en este trabajo se presenta el análisis realizado mediante un ANOVA con posttest de Tuckey y en el caso de los datos de campo si hay diferencias significativas cuando se realiza un análisis con menor restrictividad como el Duncan.

En el arroz existe una asociación directa entre la apertura de los estomas, la transpiración y la fijación de carbono (Takai et al 2010), encontrándose que la medición de la temperatura de canopy mediante técnicas indirectas como la emisión de radiación infrarroja de longitud entre 7 y 14 μm tendría relación directa con la tasa fotosintética (Takai et al 2010).

En este trabajo no se pudo validar esas observaciones, en parte por el poco entrenamiento en el uso de esa tecnología y por la distancia espacial entre las parcelas, ya que en el trabajo del grupo de Takai las cultivares solo incluían una única línea que permitía evaluar varios cultivares en una sola fotografía térmica, facilitando el análisis y eliminando variaciones como la distancia y el ángulo de incidencia.

Dentro de las técnicas de fenotipado utilizadas en este trabajo se encuentra la fluorescencia directa o transitoria de la clorofila que mediante el análisis OJIP permite estimar parámetros como F_v/F_m , Plabs, RC/CS y ABS/RC (Stirbet & Govindjee 2011).

En el caso del rendimiento cuántico máximo de los fotosistemas, se observaron diferencias significativas entre las variedades con algunas diferencias entre los tratamientos a campo y en macetas, pero, los valores medidos estuvieron por encima de 0,75 e incluso 0,8 y si bien existen diferencias significativas entre variedades no puede considerarse que exista suficiente variabilidad en este parámetro ya todos se encuentran dentro del rango considerado óptimo (Bolhar-nordenkampf et al., 1989).

En contraste, el parámetro Plabs que está compuesto de 3 subparámetros y que hace referencia a la conservación de la energía de los fotones absorbidos por el PSII mostró variaciones entre los cultivares y muy poca diferencia entre los tratamientos de campo y maceta, aunque los valores fueron mayores en el primer ambiente.

Este parámetro fue utilizado para determinar la caída de la actividad de los fotosistemas a través del tiempo de envejecimiento de la hoja bandera de arroz y mostró ser un parámetro útil por la gran sensibilidad a pequeños cambios en la conservación de la energía en las hojas (Zhang et al 2015). Este parámetro se ve muy influido por el tamaño de la antena que se expresa como ABS/RC, que es el tamaño aparente de la antena ya que el análisis OJIP solo puede medir RC activos.

En este trabajo se observó una alta correlación entre el rendimiento en grano y el Plabs y entre este y el F_v/F_m , además la disminución del tamaño aparente de la antena (ABS/RC) y el aumento de Plabs en los ensayos a campo.

Entonces, en las variedades analizadas se observó suficiente variabilidad para poder utilizar esta información para futuros trabajos de mejoramiento de la eficiencia de los fotosistemas en arroz.

En este trabajo final también se midió la interceptación de la radiación con un ceptometro en el momento de diferenciación y panojamiento, que por razones

operativas solo se realizó en el ensayo a campo. Se midieron valores altos de interceptación a pesar de algunas diferencias entre las variedades.

Por otro lado se midió manualmente el área de la hoja bandera y los dos inmediatamente inferiores (-1 y -2) y luego se calculó el porcentaje del área cubierta por la HB.

En el nuevo ideotipo de planta cobra vital importancia el desarrollo de las tres primeras hojas (Khush, 2013) inmediatamente inferiores a la panoja. Se observó una participación de alrededor del 30% a 40% del área de la HB en la superficie foliar formada por las 3 hojas superiores en el ensayo a campo y valores similares en el ensayo en macetas.

Los ideotipos utilizados en este trabajo difieren en características tales como posición de la panoja, carácter erectofilo o planofilo y tamaño de grano.

El carácter de N° de granos /panoja es un carácter central en el desarrollo de nuevos cultivares en el mejoramiento de arroz (Peng et al 2008, Khush 2013). En este trabajo se observó una alta correlación entre el rendimiento y el N° de granos/m² en el ensayo campo y luego entre este parámetro y el N° de granos/panoja. También en el ensayo en maceta donde se repitió la correlación entre N° de granos/panoja y el rendimiento de la planta. Por otro lado el PMG no mostró correlación con el rendimiento. Estos resultados coinciden con los propuestos para el ideotipo de NPT promovido por el IRRI (Khush 2013). Es de destacar que el PMG es un carácter varietal y que este sufre pequeños cambios bajo distintas condiciones de cultivo y también que en este trabajo fueron utilizadas variedades con PMG contrastantes.

Por otro lado no se observó correlación entre Pn, SPAD y Plabs y el N° de granos /panoja tanto en el ensayo a campo como en maceta y tampoco con la radiación interceptada tanto en diferenciación como en panojamiento en el ensayo a campo.

En cuanto a la Pn, si bien se observó algunas diferencias entre las variedades, no se pudo establecer correlación entre esta y la absorbancia a 940 (medida indirecta del espesor de la hoja), la temperatura del canopeo, el contenido de clorofila medido

indirectamente con clorofilómetro (SPAD) y los parámetros principales del análisis OJIP Fv/Fm y Plabs.

Otros autores observaron que el espesor de la hoja está asociado a mayor Pn (Murata 1961) y de la misma manera la disminución de la temperatura del canopeo es una medida indirecta de la conductancia estomática y está relacionada directamente a la Pn (Takai et al 2010).

Entonces en este trabajo no se pudo establecer una medida indirecta que prediga la Pn en las variedades aquí utilizadas y por lo tanto la hipótesis de este trabajo final se rechaza.

No obstante este resultado negativo, pudo establecerse una interesante relación entre el Plabs y el rendimiento que abre la posibilidad de profundizar la investigación en la temática ya que podría ser de utilidad para la selección en mejoramiento.

Conclusiones

La hipótesis de este trabajo final se rechaza ya que no se pudo correlacionar otras mediciones fisiológicas con Pn en hoja bandera y por lo tanto se concluye que la única medición confiable es el intercambio gaseoso por medio de un analizador infrarrojo de gases.

La alta correlación entre el parámetro Plabs obtenido del análisis OJIP mediante fluorescencia de la clorofila y el rendimiento podría ser de utilidad como asistencia al mejoramiento, aunque nuevas investigaciones deberían realizarse para su validación y aplicación.

Bibliografía

- Bolhar-nordenkampf H, Long S, Baker N, Öquist G, Schreiber U, Lechner R, (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3: 497–514.
- Cassman, KG (ed.) (1994). *Breaking the yield barrier: Proceedings of a Workshop on rice yield potential in favourable environments*, IRRI, 29 November - 4 December 1993. IRRI, P.O. Box 933, Manila 1099, Philippines.
- Dawe D (2007). *Agricultural research, poverty alleviation and key Trends in Asia's rice economy*. In *Charting New Pathways to C4 Rice*. Edited by Sheehy JE and Mitchell PL and Hardy B pp.37–53. International Rice Research Institute, Manila, the Philippines.
- Evans L T, Visperas R M, Vergara B S (1984). Morphological and physiological changes among rice varieties used in the Philippines over the last seventy years. *Field Crops Research*. 8: 105-124.
- Evans JR (2013). Improving Photosynthesis. *Plant Physiology*; 162: 1780–1793.
- FAO (2013). *Rice market monitor*; 16; 1.
- Flinn J C, De Datta S K, Labadan E (1982). An analysis of long-term rice yields in a wetland soil. *Field Crops Research*. 5:201-216.
- Hubbart S, Peng S, Horton P, Chen Y, Murchie E (2007). Trends in leaf photosynthesis in historical rice varieties developed in the Philippines since 1966. *Journal of Experimental Botany*, 58 (12): 3429-3438.
- Jackson M (1997). Conservation of rice genetic resources: role of the International Rice Genebank at IRRI. *Plant Molecular Biology*, 35: 61-67.
- Janoria MP (1989). A basic plant ideotype for rice. *International Rice Research Newsletters*. 14(3): 12-13.
- Khush G (2013). Strategies for increasing the yield potential of cereals: case of rice as an example. *Plant Breeding*, 132: 433-436.

- Livore AB. (2006) La genética del arroz. En: El arroz su cultivo y sustentabilidad en Entre Ríos. Editor: Benavidez RA. Editorial UNL-UNER. Concepción del Uruguay, Argentina.
- Murata Y (1961). Studies on the photosynthesis of rice plants and its culture significance. Bulletin National Institution Agricultural Science D 9: 1-169.
- Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S (2007). Photo inhibition of photo systems II under environmental stress. Biochimica et Biophysica Acta 1767: 414-421.
- Peng S, Laza R, Visperas R, Sanico A, Cassman K, Khush G. (2000). Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. Crop Science 40,307–314.
- Peng S, Khush G, Virk P, Tang Q, Zou Y (2008). Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. Field Crops Research 108: 32–38.
- Quintero CE (2009). Factores limitantes para el crecimiento y productividad del arroz en Entre Ríos, Argentina: tesis doctoral. 1ª ed. Paraná: Fundagro-Fundación para el Desarrollo Agropecuario. 180 p. TESIS DOCTORAL
- Sasaki T (2005) the map-based sequence of the rice genome. Nature 436: 793-800.
- Stirbet A, Govindjee (2011). On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. Journal Photochemistry Photobiology B; 104:236–257
- Takai T, Masahiro Y, Yamamoto T (2010). Canopy temperature on clear and cloudy days can be used to estimate varietal differences in stomatal conductance in rice. Field Crops Research; 115:165-170.
- Villanova G, Albornoz E (2006). La economía del cultivo de arroz En: El arroz su cultivo y sustentabilidad en Entre Ríos. Editor: Benavidez RA. Editorial UNL-UNER. Concepción del Uruguay, Argentina.
- Yoshida S (1981). Fundamentals of rice crop science. IRRI Los Baños, Laguna, Philippine.

- Zhang M, Shan Y, Kochian L, Strasser R, Chen G (2015). Photochemical properties in flag leaves of a super-high-yielding hybrid rice and a traditional hybrid rice (*Oryza sativa* L.) probed by chlorophyll a fluorescence transient. *Photosynthesis Research*, 126 (2-3): 275-284.
- Zu X, Long S, Ort D (2010). Improving Photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual Review of Plant Biology* 61:235-261.