

EFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE FOTOASIMILADOS EN PLANTAS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.)

Aymara García, Maydelín Dorado, Isel Pérez y Eugenio Montilla

RESUMEN

Los fotoasimilados almacenados en las hojas y los tallos pueden ser fuente de carbohidratos en el llenado de los granos, pero existe poca información sobre la distribución y movilización de estos asimilados ante el déficit hídrico aplicado en la fase vegetativa. Se estudió el efecto del déficit hídrico inducido en la fase de macollamiento, comparado con un tratamiento control en condiciones de inundación durante todo el ciclo, sobre la distribución de ^{14}C -fotoasimilados e incorporación de ^{14}C a la síntesis de almidón en órganos del tallo principal de arroz (*Oryza sativa* L. cv. Jucarito 104). En el inicio de la antesis, en el déficit hídrico la proporción de los ^{14}C -fotoasimilados se incrementó en los entrenudos y la vaina de la hoja bandera

y después de los 10 DDA (días después de la antesis) hasta los 25 DDA ocurrió una reducción mayor en el porcentaje de los fotoasimilados. Los granos fueron el principal sitio de destino de los asimilados translocados desde las estructuras vegetativas. En condiciones de déficit hídrico, las plantas pudieran depender principalmente de los ^{14}C -fotoasimilados almacenados en los entrenudos del tallo y la vaina de la hoja bandera (HB). Los fotoasimilados acumulados en el tercer entrenudo de la parte superior del tallo principal (TP) se movilizan en mayor proporción y pueden contribuir al llenado de los granos de arroz ante el déficit hídrico inducido en la fase de macollamiento.

Introducción

El déficit hídrico es el estrés abiótico de mayor incidencia en el crecimiento de las plantas (Volaire, 2003; Jithesh *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2007) y, específicamente, uno de los factores limitantes de la productividad del arroz (Kato *et al.*, 2007; Sarvestani *et al.*, 2008), cereal que representa el alimento principal para más de la mitad de la población mundial (Lafitte *et al.*, 2004; Acevedo *et al.*, 2006).

La aplicación de períodos de déficit hídrico a través de la suspensión temporal del riego en las plantas durante la fase de crecimiento vegetativo, ha sido una alternativa para reducir el consumo de agua, propiciar el desarrollo y

crecimiento de las macollas e incrementar el rendimiento en granos (IIArroz, 2005; Alfonso, 2006). Sin embargo, no se han estudiado los mecanismos fisiológicos de respuesta de las plantas que puedan explicar una productividad mayor en esas condiciones.

Uno de los mecanismos que se puede aprovechar para incrementar la supervivencia y el rendimiento de las plantas ante el estrés, es favoreciendo la acumulación y partición de los fotoasimilados en órganos fuentes y sumideros. Existen evidencias que demuestran el efecto del déficit hídrico en la relación que se establece entre los órganos fuente y sumidero. Estos cambios en la partición de fotoasimilados pudieran tener una influencia positiva en el llenado de

los granos y el rendimiento agrícola.

Los fotoasimilados son considerados una forma temporal de acumular productos fotosintéticos que, posteriormente, se translocan hacia los granos para incidir en el rendimiento (Hirano *et al.*, 2005). La distribución de los fotoasimilados en varios órganos de la planta de arroz, tales como la hoja bandera, las vainas foliares y el tallo, como fuente de carbohidratos para el llenado de los granos, ha posibilitado conocer la contribución de estos asimilados al rendimiento en grano en diferentes condiciones de cultivo (Okawa *et al.*, 2003; He *et al.*, 2005; Hirano *et al.*, 2005).

Yang y Zhang (2006) demostraron mediante la alimentación de la hoja bandera con

$^{14}\text{CO}_2$, que la inducción de déficit hídrico controlado en la fase de llenado de granos de arroz y trigo, favorece la movilización y transferencia de los carbohidratos no estructurales previamente almacenados desde las estructuras vegetativas hacia los granos. Ehdai *et al.* (2006) informaron sobre el efecto del déficit hídrico en la acumulación de biomasa y el contenido de carbohidratos solubles durante el llenado de los granos para diferentes entrenudos del tallo de plantas de trigo; el déficit hídrico redujo el contenido de carbohidratos solubles en los entrenudos excepto en el pedúnculo. Los entrenudos inferiores proveen el 51% de los carbohidratos solubles movilizados desde el tallo y el déficit hídrico

PALABRAS CLAVE / Arroz / Biomasa / Carbono / Déficit Hídrico / Entrenudos / Fotoasimilados / Sequía /

Recibido: 11/07/2009. Modificado: 16/11/2009. Aceptado: 17/11/2009.

Aymara García-López. Ingeniera Agrónoma, Universidad Agraria de la Habana (UNAH), Cuba. Maestra en Ciencias Biológicas y Estudiante de Doctorado, Universidad de la Habana (UH), Cuba. Investigadora, Instituto de Investigaciones de Riego y Drenaje (IIRD), Cuba. Dirección: IIRD. Camilo

Cienfuegos y Calle 27. Arroyo Naranjo. Apdo. 6090. Ciudad de La Habana, Cuba. e-mail: aymara@iird.cu.

Maydelín Dorado-Bermudez. Licenciada en Biología y Maestra en Ciencias Biológicas, UH, Cuba. Investigadora, Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical

"Alejandro de Humboldt" (INIFAT), Cuba. e-mail: mdorado@inifat.co.cu.

Isel Pérez. Licenciada en Biología, UH, Cuba. Investigadora, INIFAT, Cuba.

Eugenio Montilla. Ingeniero Forestal, Universidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Maestro en Ciencias, Instituto Nacional

de Ciencias Agrícolas (INCA), Cuba. Investigador, Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP), ULA, Venezuela. e-mail: eugmonti@ula.ve

EFFECT OF WATER DEFICIT ON THE DISTRIBUTION OF PHOTOASSIMILATES IN RICE PLANTS (*Oryza sativa* L.)

Aymara García, Maydelín Dorado, Isel Pérez and Eugenio Montilla

SUMMARY

*Photoassimilates in the leaf sheath and stems can be a source of carbohydrates in the filling of rice grains; but little information is available on the distribution and mobilization of these assimilates under water stress applied during the vegetative phase. The effect of water stress-induced at tillering, compared to control treatment with flooding conditions during the whole cycle, on the distribution of ¹⁴C-photoassimilates as well as in the incorporation of ¹⁴C to the synthesis of starch was studied in different organs of rice plants (*Oryza sativa* L. cv. Jucarito 104). At the beginning of anthesis, water stress increases the proportion of the ¹⁴C-photoassimilates in the internodes of the main*

stem and the flag leaf sheath; and from 10 to 25 days after anthesis a higher reduction of these assimilates was observed. The grains were the major sinks of translocated assimilates from the vegetative structures. Under water stress conditions, the plants could depend mainly on the ¹⁴C-photoassimilates stored in the internodes of the main stem and the sheath of the flag leaf. Photoassimilates accumulated in the third internode of the upper part of the main stems, as well as in the flag leaf sheath, are mobilized in a higher proportion and can contribute to grain filling in rice plants subjected to water stress in the tillering phase.

EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM PLANTAS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.)

Aymara García, Maydelín Dorado, Isel Pérez e Eugenio Montilla

RESUMO

*Os fotoassimilados armazenados nas folhas e as hastes podem ser fonte de carboidratos no enchimento dos grãos, mas existe pouca informação sobre a distribuição e mobilização destes assimilados diante do déficit hídrico aplicado na fase vegetativa. Estudou-se o efeito do déficit hídrico induzido na fase de perfilhamento, comparado com um tratamento controle em condições de inundação durante todo o ciclo, sobre a distribuição de ¹⁴C-fotoassimilados e incorporação de ¹⁴C à síntese de amido em órgãos da haste principal de arroz (*Oryza sativa* L. cv. Jucarito 104). No início da antese, no déficit hídrico a proporção dos ¹⁴C-fotoassimilados incrementou nos internódios*

e a vagem da folha bandeira e depois dos 10 DDA (dias depois da antese) até os 25 DDA ocorreu uma redução maior na porcentagem dos fotoassimilados. Os grãos foram o principal local de destino dos assimilados translocados desde as estruturas vegetativas. Em condições de déficit hídrico, as plantas poderiam depender principalmente dos ¹⁴C-fotoassimilados armazenados nos internódios de haste e a vagem da folha bandeira (FB). Os fotoassimilados acumulados no terceiro internódio da parte superior da haste principal (CP) se mobilizam em maior proporção e podem contribuir ao enchimento dos grãos de arroz diante do déficit hídrico induzido na fase de perfilhamento.

provocó incremento en la eficiencia de la movilización de fotoasimilados en el pedúnculo, penúltimo y entrenudos inferiores en 33, 17 y 11%, respectivamente.

Sin embargo, aun no se cuenta con suficiente información acerca de la distribución de los fotoasimilados en los tallos de arroz y específicamente en los diferentes entrenudos. El presente trabajo tuvo como objetivo determinar el efecto del déficit hídrico inducido en la fase de macollamiento sobre la distribución de ¹⁴C-fotoasimilados, así como la incorporación de ¹⁴C a la síntesis de almidón en diferentes órganos de plantas de arroz y su posible contribución al crecimiento de los granos.

Materiales y Métodos

Condiciones de cultivo

El experimento fue realizado en el Instituto de Investigaciones Fundamentales en la Agricultura Tropical (INIFAT), La Habana, Cuba. Se estudió la variedad cubana de arroz Jucarito 104 (J-104), que tiene una duración del ciclo de 150 días en la época seca y 133 días en la de lluvia; se encuentra entre las principales variedades comerciales de Cuba (IIArroz, 2005) y ha sido estudiada en condiciones de diferentes manejo del agua, como lo es la interrupción del riego en la fase de macollamiento (Polón y Castro, 1999).

Las semillas de J-104 fueron esterilizadas con una so-

lución de hipoclorito de sodio 1% durante 30min y luego colocadas sobre papel de filtro con agua destilada, en placas Petri a temperatura ambiente, para su germinación hasta que emergieron la radícula y la primera vaina foliar desde el coleóptilo (Counce *et al.*, 2000). En un total de 100 macetas (0,25m de diámetro, 0,31m de altura y 10kg de capacidad) que contenían suelo Hidromófico Gley Nodular Ferruginoso típico (Instituto de Suelos, 1999) proveniente del Instituto de Investigaciones del Arroz, se sembraron de forma directa tres semillas pre-germinadas por maceta. Las macetas se mantuvieron al aire libre y se reasectoriza- ron cada siete días dentro del área experimental.

El suelo fue preparado de acuerdo a la técnica de fangueo (mezcla de suelo con agua) y las siembras se hicieron en febrero 2002 (época seca) y abril 2003 (época de lluvia), fechas recomendadas para el cultivo del arroz en Cuba (IIArroz, 2005). Cuando las plantas tuvieron tres hojas en el tallo principal (TP) se aclaró una planta por maceta, seleccionadas por su uniformidad. La dosis de fertilizantes fue de 200kg·ha⁻¹ de N en forma de urea, 80kg·ha⁻¹ de P₂O₅ y 160kg·ha⁻¹ de K₂O. Los fertilizantes se aplicaron en solución, en función de la cantidad de suelo que contenía cada maceta. El fertilizante nitrogenado se aplicó en tres momentos: cuando las plantas tenían cuatro hojas,

en macollamiento y el inicio de la paniculación (IIArroz, 2005), coincidiendo con 25, 45 y 80 días después de la siembra (DDS) en la época seca, y con 20, 35, 75 DDS en la época de lluvia. Se registraron las variables climáticas de temperatura máxima y mínima ($^{\circ}\text{C}$), humedad relativa (%) y las precipitaciones (mm); tomadas de la Estación Meteorológica del INIFAT.

Tratamientos de humedad en el suelo y diseño experimental

El riego para la germinación y el crecimiento inicial de las plantas se realizó según lo descrito en IIArroz (2005). El aniego se estableció a los 15 DDS con un volumen inicial de agua de 9 l por maceta. Posteriormente, el riego se efectuó con la finalidad de mantener una lámina de agua de 50mm por encima de la superficie del suelo. En la fase de macollamiento se aplicaron dos tratamientos de manejo de agua; el primero consistió en mantener 50 plantas en condiciones de aniego con una lámina de agua de 50mm (control) hasta 15 días antes de la cosecha; el segundo fue la interrupción del riego por 14 días (déficit) en 50 plantas a los 57 DDS en el 2002, y en otras 50 plantas a los 50 DDS en el 2003 (IRRI, 2002; IIArroz, 2005). Posteriormente, en las plantas sometidas a déficit hídrico se reestableció el riego de la misma forma que en el tratamiento control. Durante la interrupción del riego las macetas se protegieron de la lluvia con nylon de polietileno. Las macetas se distribuyeron según un diseño completamente aleatorizado.

Evaluación de la humedad en el suelo

El contenido de humedad en el suelo, a 10cm de profundidad en la maceta, fue monitoreado de forma gravimétrica desde los 7 hasta 14 días después del déficit (DDD) según metodología descrita por Tarjuelo (2005).

La humedad volumétrica se calculó a partir de la humedad gravimétrica y los valores de densidad aparente reportados por Meneses (2000).

Evaluación de caracteres fisiológicos

A los 15 DDD, se seleccionaron cinco plantas por tratamiento (control y déficit) en cada período de siembra. Se evaluó la altura de las plantas (cm), el área foliar del tallo principal (TP, cm^2), la masa seca del TP y de la parte área (g), y el número de hijos por planta. La altura se evaluó desde la base del tallo hasta el ápice de la hoja más larga, proyectando la misma en la dirección del tallo (IRRI, 2002). El área foliar se estimó alométricamente en el tallo principal, como la suma del área foliar de cada hoja individual calculada como $\text{largo} \times \text{ancho} \times 0,76$ (Dorado, 2004). El secado de las muestras se efectuó en estufa a 80°C durante 72h. El contenido relativo de agua (CRA) expresado en porcentaje se calculó en la parte aérea según Barrs and Weatherley (1962); para ello la masa turgente se determinó colocando las muestras foliares en una cámara húmeda con agua destilada a 8°C en oscuridad por 24h.

Distribución de los ^{14}C -fotoasimilados

El análisis de la distribución de ^{14}C -fotoasimilados se realizó a los siguientes órganos del tallo principal (TP): lámina y vaina de la hoja bandera (HB), tres entrenudos superiores (pedúnculo, segundo y tercer entrenudo) y en los granos. Se seleccionaron cinco plantas individuales al azar de cada tratamiento (control y déficit) cuando en el TP estuviera emergiendo la panícula, período que se consideró como la antesis (Nagata *et al.*, 2001).

La alimentación de la lámina de la HB del TP con ^{14}C se realizó según la metodología diseñada por Cruz-Aguado y Pérez (2000) para el trigo. La lámina de la HB del TP fue expuesta *in vivo* durante 15min a una atmósfera con $^{14}\text{CO}_2$ generada a partir de 20 μl de solución de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_2$ (18,5MBq. ml^{-1}) y 0,5ml de HClO_4 10%, en una cámara sellada para garantizar que todo el $^{14}\text{CO}_2$ liberado sea fijado por la lámina de la HB.

Las plantas fueron marcadas con $^{14}\text{CO}_2$ en la antesis, 10 días y 25 días después de la antesis (DDA) por 24h, momento en el que fueron cosechadas. Los 10 DDA coinciden con el inicio del llenado de los granos, y los 25 DDA con el comienzo de la madurez fisiológica. Cuando las plantas se cosecharon, fueron colocadas en la estufa a 105°C durante 1h, para detener los procesos fisiológicos y posteriormente se colocaron a 70°C hasta que la masa fuese constante. Los órganos se dividieron en fragmentos de 1-2mm y se tomaron 50mg de muestra para los análisis. Se realizaron tres extracciones por muestra con 5ml de etanol 80% a 80°C durante 15min. Los extractos solubles en etanol se enrasaron con agua destilada. Se tomó 1ml que se mezcló con 5ml de cóctel de centelleo compuesto por tritón X-100, PPO y POPOP. La radiactividad

se midió en un contador de centelleo líquido Wallac 1409. Los residuos insolubles en etanol fueron tratados con 3ml de HClO_4 (30%) durante 48h. Los extractos de ácido perclórico se unieron y enrasaron, tomándose 1ml que se disolvió en 5ml de cóctel de centelleo para posterior medición de la radiactividad.

La distribución en la planta del $^{14}\text{CO}_2$ fijado por la lámina de la HB se determinó al calcular el porcentaje de ^{14}C destinado a cada órgano como la relación entre la radiactividad medida en cada órgano y la radiactividad total de la planta (Yang *et al.*, 2002). La proporción de ^{14}C incorporado a la síntesis de almidón en cada órgano se calculó como la razón entre la radiactividad en la fracción perclórica y la radiactividad total (fracción etanólica + fracción perclórica; Cruz-Aguado *et al.*, 1999). Los datos expresados en porcentaje se transformaron a raíz cuadrada para garantizar la homogeneidad de varianzas. Las medias de cada tratamiento se compararon mediante análisis de varianza factorial utilizando el programa STATGRAPHICS Plus sobre Windows ver. 5.0 (1994-2000). Las diferencias entre las medias se establecieron mediante la prueba de rangos múltiples de Tukey HSD al 95%.

Resultados y Discusión

La humedad volumétrica en el suelo decreció desde los 7 hasta los 14 días después del déficit (DDD) en las dos épocas de siembra (Figura 1), y varió de 0,31 a 0,19 cm^3/cm^3 en la época seca y de 0,35 a 0,25 cm^3/cm^3 en la época de lluvia. La reducción de la humedad correspondió a 63% del límite superior de agua disponible (LSAD) para la época seca y a 76% del LSAD en la época de lluvia, y aún cuando este valor fue el mayor, continuó siendo infe-

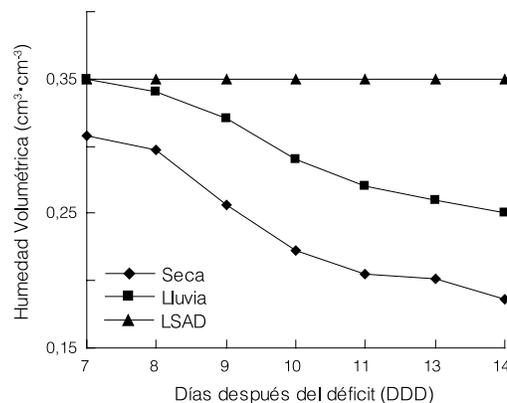


Figura 1. Dinámica de la humedad volumétrica en el suelo respecto al límite superior de agua disponible (LSAD) desde los 7 hasta los 14 DDD en condiciones de déficit hídrico inducido en la fase de macollamiento a los 57 y 50 DDS en plantas de arroz (Var. J-104) cultivadas en las épocas de siembra seca y lluvia.

TABLA I
EFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE VARIABLES DE CRECIMIENTO
A LOS 14 DDD EN PLANTAS DE ARROZ (VAR. J-104) QUE SE MANTUVIERON
ANEGADAS DURANTE TODO EL CICLO (CONTROL) Y EN PLANTAS EXPUESTAS
A LA SUSPENSIÓN DEL RIEGO (DÉFICIT) EN LA FASE DE MACOLLAMIENTO
A LOS 57 Y 50 DDS EN LAS ÉPOCAS DE SIEMBRA SECA Y LLUVIA

Época de siembra	Tratamiento	Altura (cm)	Área foliar TP (cm ²)	Número tallos	Masa seca aérea (g)	Masa seca TP (mg)	CRA parte aérea (%)
Seca	Control	74,7 b	142 b	19 a	24,7 c	1394 c	88,2 a
	Déficit	66,0 b	116 c	16 b	14,9 d	1260 d	77,9 b
Lluvia	Control	97,3 a	175 a	15 b	60,5 a	2838 a	90,9 a
	Déficit	88,3 a	152 b	13 c	47,9 b	2260 b	77,9 b
ESx		2,48***	4,71***	0,36***	2,02***	181,9 ns	0,78***
CV		0,162	0,166	0,143	0,516	0,412	0,074

Medias con letras iguales no difieren según la prueba de comparación múltiple de Tukey HSD. ESx: error estándar de la media. ***: p<0,001. ns: no significativo.

rior al límite productivo para el arroz que es de 84% del LSAD de acuerdo a lo informado por Alfonso (1998).

Las diferencias en el contenido de humedad en el suelo

entre los períodos de siembra durante la interrupción del riego se asociaron a una incidencia mayor de las precipitaciones y a los valores de la humedad relativa en la

época de lluvia, con un total de 17,3mm y 83%, respecto a la época seca (2,8mm y 71%). Un incremento en la humedad relativa ocasiona una evaporación menor del

agua y ante esta condición se mantiene un contenido mayor de humedad en el suelo (Volaire, 2003).

El crecimiento de las plantas en la época de lluvia fue mayor que en la época seca (Tabla I). En ambas épocas de siembra, el área foliar del TP, número de tallos por planta, la masa seca de la parte aérea y del tallo principal (TP), así como el contenido relativo de agua (CRA) en la parte aérea, se redujeron en las plantas sometidas a déficit hídrico en la fase de macollamiento respecto a las que se mantuvieron en aniego durante todo el ciclo de cultivo.

El número de tallos por planta fue mayor en la época seca (Tabla I), y se asoció a una duración mayor de la fase vegetativa en comparación a la siembra en la época de lluvia, según informaron Alfonso *et al.* (2002). En otras variedades de arroz, Siopongco *et al.* (2006) y Sarvestani *et al.* (2008) detectaron un número menor de tallos en plantas de arroz sometidas a déficit hídrico en la fase vegetativa. Durante el crecimiento de los tallos, el déficit hídrico pudiera provocar la interrupción en el flujo de agua, afectar el transporte de asimilados desde las hojas hacia los tallos y reducir la emisión de nuevos hijos (Cui *et al.*, 2004; Sarvestani *et al.*, 2008). Esto pudiera explicar un número menor de hijos en las plantas de la variedad J-104 en este experimento (Tabla I).

Por otra parte, la suspensión del riego durante el macollamiento no afectó significativamente la altura de las plantas en ninguno de los períodos de siembra, aunque se observó que esta variable del crecimiento fue significativamente mayor en la época de lluvia (Tabla I). Este resultado difirió de lo señalado por Alfonso *et al.* (2002), quienes detectaron menor altura en plantas de arroz sometidas a sequía, como consecuencia de una reducción en el alargamiento de las células, algo también indicado por Tardieu (2005).

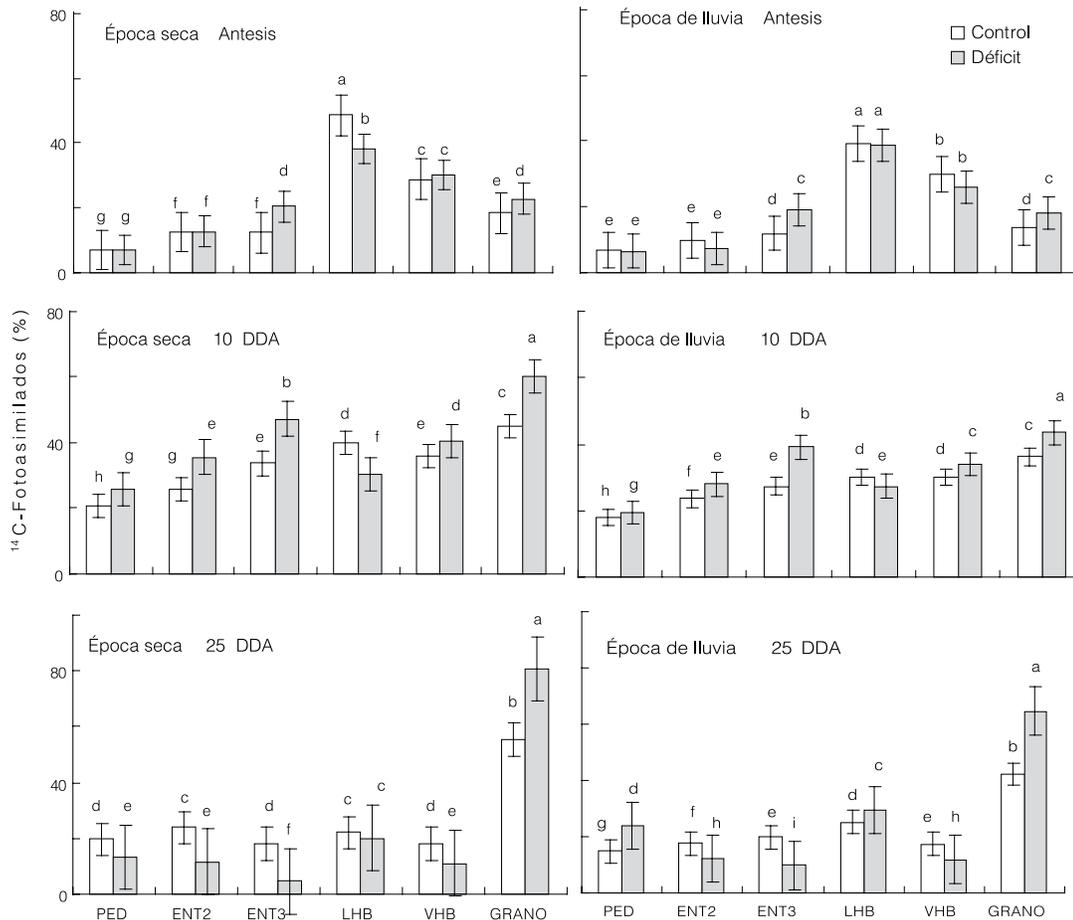


Figura 2. Distribución de ¹⁴C-fotoasimilados en la antesis 10 y 25 DDA para diferentes órganos del tallo principal (TP): lámina de la hoja bandera (LHB), vaina de la hoja bandera (VHB), pedúnculo (Ped), segundo entrenudo (Ent2), tercer entrenudo (Ent3) y en los granos. Los resultados corresponden a plantas de arroz (var. J-104) desarrolladas en condiciones de aniego durante todo el ciclo (□) y expuestas a déficit hídrico (■) en la fase de macollamiento a los 57 y 50 DDS para las épocas de siembra seca y lluvia, respectivamente. Medias con letras iguales no difieren según la prueba de comparación múltiple de Tukey HSD. Las líneas verticales en las barras indican el error estándar de la media (n=5).

La reducción del CRA en la parte aérea fue semejante para cada tratamiento de déficit hídrico al comparar las épocas de siembra (Tabla I). De igual manera, Volaire (2003) señaló que el CRA de las plantas fue afectado al disminuir el contenido de humedad en el suelo, como respuesta de las plantas ante la deficiencia hídrica. En este sentido la autora enfatizó que la reducción del CRA depende de la severidad del estrés; y que este indicador puede llegar a valores por debajo de 50% cuando el déficit hídrico es severo.

En condiciones de déficit hídrico inducido en la fase de macollamiento, las mayores reducciones en el área foliar y masa seca aérea se detectaron en la época seca (18 y 40%, respectivamente; Tabla I) y ello se relacionó a una menor disponibilidad de agua en el suelo respecto a la época de lluvia (Figura 1). Del mismo modo, estudiando otras variedades de arroz, Siopongco *et al.* (2006) encontraron menor crecimiento foliar en plantas sometidas a sequía en la fase vegetativa, debido a una reducción en la tasa de expansión de la parte aérea y el desarrollo del área foliar provocado por una disminución en la presión de turgencia de las hojas.

El efecto del déficit hídrico sobre el crecimiento de los cultivos, y específicamente en el arroz, ha sido evaluado por diferentes autores (Sato y Maruyama, 2005; Kato *et al.*, 2007). La reducción del crecimiento de los órganos vegetales es uno de los primeros efectos de una deficiencia hídrica en el suelo (Voltaire, 2003; Chaves *et al.*, 2003; Tardieu, 2005). El estudio del área foliar y la producción de masa seca, entre otras variables, pudiera contribuir a identificar los mecanismos fisiológicos asociados a la adaptación de las plantas frente al déficit hídrico. El tipo de variedad, fase del cultivo y la intensidad del déficit hídrico determinan la sensibilidad de las variables evaluadas ante esta condición.

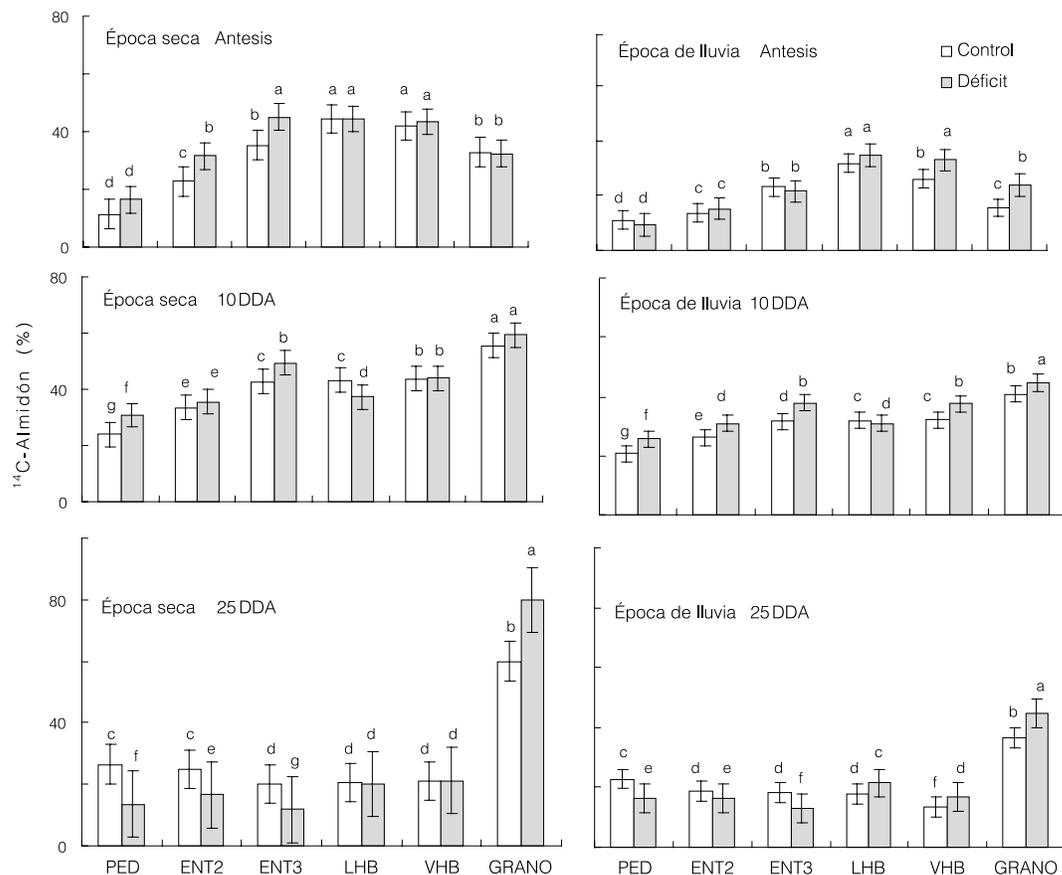


Figura 3. Incorporación de ¹⁴C al almidón en la antesis 10 y 25 DDA para diferentes órganos del tallo principal (TP): lámina de la hoja bandera (LHB), vaina de la hoja bandera (VHB), pedúnculo (Ped), segundo entrenudo (Ent2), tercer entrenudo (Ent3) y en los granos. Los resultados corresponden a plantas de arroz (var. J-104) desarrolladas en condiciones de aniego durante todo el ciclo (□) y expuestas a déficit hídrico (■) en la fase de macollamiento a los 57 y 50 DDS para las épocas de siembra seca y lluvia, respectivamente. Medias con letras iguales no difieren según la prueba de comparación múltiple de Tukey HSD. Las líneas verticales en las barras indican el error estándar de la media (n=5).

Las plantas han desarrollado mecanismos tales como el cierre estomático, enrollamiento foliar, incremento en la profundidad de las raíces, ajuste osmótico y estabilidad de las membranas celulares, entre otros, para sobrevivir ante condiciones adversas (Chaves *et al.*, 2003; Tardieu, 2005; Ghneim *et al.*, 2006; Kato *et al.*, 2007). La distribución y partición de fotoasimilados entre órganos fuente y sumideros pudiera contribuir a dilucidar los mecanismos de respuesta en el metabolismo del carbono, lo cual juega un papel importante en la adaptación a la sequía. Sin embargo, tales estudios no se han descrito en plantas de arroz expuestas a déficit hídrico en la fase de macollamiento.

En este estudio la distribución de la marca isotópica en

la planta se determinó en la antesis, 10 y 25 DDA, momentos que enmarcan una etapa importante del llenado de los granos (Nagata *et al.*, 2001; Okawa *et al.*, 2003). En las épocas de siembra analizadas, la distribución de ¹⁴C-fotoasimilados e incorporación de ¹⁴C al almidón (Figuras 2 y 3), difirió para la lámina y vaina de la HB, los tres entrenudos superiores y los granos, desde la antesis hasta los 25 DDA.

Las variaciones en la distribución de los fotoasimilados parecen ser consecuencia de las diferencias en la cantidad de asimilados disponibles en estos órganos del TP (Cruz-Aguado *et al.*, 1999; Edhaie *et al.*, 2006). No obstante, en las dos épocas de siembra, al comparar los entrenudos del TP el porcentaje mayor de ¹⁴C-fotoasimilados e incor-

poración de ¹⁴C al almidón desde la antesis hasta los 10 DDA se encontró en el tercero (Figuras 2 y 3), lo cual haría suponer que los niveles mayores de carbohidratos se localizan en este entrenudo. En arroz, estudios efectuados por He *et al.* (2005) demostraron concentraciones diferentes de carbohidratos en segmentos de vainas foliares, siendo estos niveles menores en el segmento apical y mayores hacia el basal, vinculado a una actividad mayor de enzimas que participan en el metabolismo del almidón.

En la antesis, la mayor proporción de ¹⁴C-fotoasimilados se encontró en la lámina de la HB (Figura 2), órgano que constituye la principal fuente suministradora de carbohidratos durante el llenado de los granos en trigo (Cruz-Aguado y Pérez, 2000) y arroz (Mo-

hapatra *et al.*, 2004). Sin embargo el déficit hídrico provocó reducción en el porcentaje de ^{14}C -fotoasimilados en la época seca; mientras que éste aumentó en el tercer entrenudo y los granos en las dos épocas de siembra. La incorporación de ^{14}C al almidón fue mayor en el tercer entrenudo, la lámina y vaina de la HB (Figura 3). En plantas expuestas a déficit hídrico en la fase de macollamiento, el porcentaje de ^{14}C en la síntesis del almidón aumentó en el segundo y tercer entrenudo en la época seca, y en la vaina de la HB y los granos en la época de lluvia.

A los 10 DDA, el porcentaje de ^{14}C -fotoasimilados fue máximo en los tres entrenudos del TP y la vaina de la HB (Figura 2), lo cual supone que desde la antesis hasta los 10 DDA, pudieran ocurrir movilización de los asimilados probablemente acumulados en la lámina de la HB hacia estas estructuras, teniendo en cuenta que la proporción de ^{14}C -fotoasimilados se redujo en la lámina de la HB. En este momento de la antesis, los entrenudos y la vaina de la HB probablemente funcionan como órganos sumideros de asimilados y se convierten en los principales sitios de acumulación de estos compuestos (Cruz-Aguado *et al.*, 1999; Hirose *et al.*, 1999). Los valores del porcentaje de ^{14}C en el almidón a los 10 DDA (Figura 3), tienden a ser mayores en los tres entrenudos superiores del TP y similares en la lámina y vaina de la HB, comparados a los obtenidos en la antesis.

A los 25 DDA, la proporción de ^{14}C -fotoasimilados e incorporación de ^{14}C al almidón (Figuras 2 y 3) fueron menores en los tres entrenudos del TP, la lámina y vaina de la HB, con una reducción mayor en el tercer entrenudo. La mayor proporción de ^{14}C -fotoasimilados y la incorporación de ^{14}C a la síntesis del almidón se destinaron hacia los granos, donde alcanzó el valor máximo. Nagata *et al.* (2001), Okawa *et al.* (2003)

y Yang *et al.* (2003) demostraron en el período posterior a los 10 DDA, identificado como grano lechoso, y hasta la madurez fisiológica, que la acumulación de almidón en los granos es intensa. Esto explica el porcentaje mayor de ^{14}C -fotoasimilados hacia los granos y una proporción menor a las estructuras vegetativas.

Durante el período de la antesis analizado, los cambios en las proporciones de ^{14}C -fotoasimilados y la incorporación de ^{14}C al almidón en la lámina y vaina de la HB, los tres entrenudos del TP y granos, pudieran indicar variaciones en la relación que se establece entre los órganos fuente y sumidero, la cual determina el movimiento de estos fotoasimilados según se ha indicado en trigo por Cruz-Aguado *et al.* (1999) y Cruz-Aguado y Pérez (2000). Los cambios en las proporciones de ^{14}C -fotoasimilados en la vaina de la HB y los entrenudos del TP pudieran asociarse con el proceso de la transición de estos órganos de fuente a sumideros, lo cual fue señalado por Hirose *et al.* (1999), quienes detectaron cambios a nivel molecular vinculados con el incremento en la expresión de enzimas que participan en la hidrólisis del almidón, la resíntesis de sacarosa y el sostenimiento del flujo asimilatorio desde los sitios de reserva a los sumideros, en este caso los granos.

En el tratamiento control, un área foliar mayor (Tabla I) evidencia en estas plantas que los fotoasimilados producidos mediante la fotosíntesis que tiene lugar en ese período, pudieran sostener el llenado de los granos; de manera tal que la movilización de las reservas acumuladas en las vainas foliares y los entrenudos del TP sean menores. Según señalaron Cruz-Aguado *et al.* (1999) en condiciones

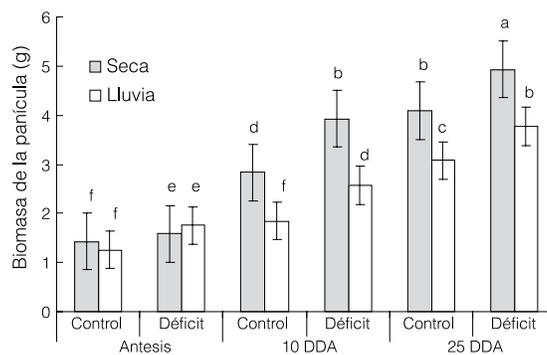


Figura 4. Biomasa de la panícula (g) del tallo principal (TP) en la antesis, 10 y 25 días después de la antesis (DDA). Los datos se obtuvieron en plantas de arroz (Var. J-104) cultivadas en condiciones de aniego durante todo el ciclo (Control) y expuestas a déficit hídrico (Déficit) en la fase de macollamiento a los 57 y 50 DDS en las épocas de siembra seca (■) y lluvia (□), respectivamente. Las líneas verticales en las barras indican el error estándar (n=5).

no limitantes de agua, la fotosíntesis satisface la demanda de fotoasimilados de los órganos en crecimiento en plantas de trigo. Sin embargo, en este experimento el déficit hídrico generó cambios en la proporción de carbono retenido en los órganos estudiados (Figuras 2 y 3), con disminución en el porcentaje de ^{14}C -fotoasimilados y la incorporación de ^{14}C al almidón a los 25 DDA, siendo mayor la reducción en los asimilados destinados hacia el tercer entrenudo.

La contribución de los fotoasimilados de reserva almacenados en las vainas y los tallos ha sido abordado con profundidad durante el proceso de llenado de los granos en arroz (Okawa *et al.*, 2003; Yang *et al.*, 2003; He *et al.*, 2005). La distribución y partición de los ^{14}C -fotoasimilados en los tres entrenudos superiores del TP en el llenado de los granos en condiciones de déficit hídrico constituye un aspecto que no se ha informado en el arroz. La identificación del fragmento de tallo para estimar el destino de ^{14}C -fotoasimilados y de ^{14}C al almidón resultaría ventajosa, porque los resultados demostraron que la disponibilidad de los fotoasimilados difirió de acuerdo a la posición que ocupan los entrenudos en el TP (Figuras 2 y 3). Los fotoasimilados acu-

mulados en el TP en los entrenudos y particularmente en el tercero, pudieran ser una fuente alternativa importante de carbohidratos para el llenado de los granos de arroz en condiciones de déficit hídrico.

La disminución en la proporción de ^{14}C -fotoasimilados e incorporación de ^{14}C al almidón en los diferentes órganos del TP entre 10 y 25 DDA pudiera indicar la movilización de los asimilados almacenados en

esas estructuras hacia otros órganos receptores o sumideros, como los granos donde se observó un aumento significativo en la acumulación de los fotoasimilados. De acuerdo a los estudios de Liang *et al.* (2001), Hirano *et al.* (2005) y Chen y Wang (2008), un aumento en la actividad de las enzimas α amilasa y de ramificación del almidón, reguladoras de la síntesis del almidón en el endospermo, pudiera explicar una movilización mayor de los fotoasimilados a partir de los 10 DDA hasta la madurez. Sin embargo, aún no se ha informado sobre mecanismo que explica un incremento en la actividad de estas enzimas ante condiciones de déficit hídrico.

Una aproximación a los factores relacionados con la movilización de estos compuestos desde las hojas y los tallos hacia otras estructuras receptoras o sumideros pudiera obtenerse a través de la evaluación de las variaciones en la biomasa de la panícula durante la fase de llenado de los granos, que evidencian como las reservas de los fotoasimilados sostienen el crecimiento de los granos cuando disminuye la fotosíntesis (Sato y Maruyama, 2005).

La biomasa de la panícula se incrementó significativamente desde la antesis hasta los 25 DDA (Figura 4). En ambos períodos de siembra,

las plantas con déficit hídrico presentaron mayor biomasa de la panícula en el TP que las controles. En la época seca se observaron los valores mayores de biomasa comparado a la época de lluvia.

El incremento en el tamaño del sumidero expresado por la biomasa de la panícula pudiera provocar una movilización mayor de los ¹⁴C-fotoasimilados acumulados en los entrenudos del TP y la vaina de la HB. El crecimiento activo de las panículas comenzó a partir de los 10 DDA (Figura 4), y coincidió que desde ese momento y hasta los 25 DDA disminuyó significativamente la proporción de ¹⁴C-fotoasimilados y la incorporación del carbono a la síntesis de almidón en estos órganos; mientras los fotoasimilados se incrementaron en los granos (Figuras 2 y 3). Esto sugiere que en este caso el llenado de los granos estuvo afectado por la disponibilidad de fotoasimilados, y fue necesaria la movilización de las reservas almacenadas en los tallos (Cruz-Aguado *et al.*, 1999).

Varios autores han demostrado que la actividad del sumidero determina la descarga de los carbohidratos en el floema y la entrada del carbono al metabolismo celular; por tanto pudiera influir en la movilización de las reservas de carbohidratos acumuladas en las vainas y los tallos. La actividad del sumidero se incrementa alrededor de los 10 DDA y provoca un aumento en la masa seca de la panícula, la cual contribuye al desarrollo de los tejidos del endospermo, debido a la mayor deposición de la materia seca en los granos (Nagata *et al.*, 2001; Okawa *et al.*, 2003; Yang y Zhang, 2006).

En la época seca se encontró una biomasa mayor de la panícula (Figura 4), y pudiera asociarse al efecto de las condiciones ambientales sobre la actividad del sumidero. En la fase reproductiva, las temperaturas máximas y mínimas aumentaron en 1,5 y 1,1°C, respectivamente; mien-

tras que en la maduración, la temperatura máxima fue 1,9°C mayor, en comparación a la época de lluvia. En este sentido, Cruz-Aguado y Pérez (2000) demostraron que el incremento de la temperatura influyó negativamente en la actividad del sumidero, provocando una translocación menor de ¹⁴C-fotoasimilados y un crecimiento menor de los granos en trigo.

El incremento de la temperatura disminuye la actividad de la enzima de ramificación del almidón y afecta la formación de enlaces α-1,6 glucosídico durante la biosíntesis de la amilopectina; lo que trae como consecuencia una menor disponibilidad de fotosintatos hacia los granos (Hirano *et al.*, 2005; Jin *et al.*, 2005). Las altas temperaturas incrementan la tasa de respiración después del inicio de la paniculación, y si los fotosintatos participan en el proceso respiratorio esto crea una disponibilidad baja de asimilados al inicio del proceso de llenado (Pham *et al.*, 2004).

Los resultados anteriores explican las ventajas, desde el punto de vista fisiológico, de la interrupción del riego en la fase de macollamiento para incrementar la distribución de ¹⁴C-fotoasimilados e incorporación del ¹⁴C al almidón en la variedad J-104. Las evidencias de una mayor disminución de ¹⁴C-fotoasimilados y del ¹⁴C en la síntesis del almidón en los tres entrenudos del TP y la vaina de la HB, así como un incremento en la proporción de estos asimilados hacia los granos indican la movilización de los carbohidratos desde estas estructuras vegetativas. Los carbohidratos de reserva del tallo pudieran contribuir al crecimiento de la panícula en condiciones de déficit hídrico. La identificación de variedades con una elevada capacidad para acumular y movilizar fotoasimilados puede ser una estrategia para una adaptación mayor de variedades de arroz a déficit hídrico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Zoila Palacios por su asistencia técnica en los experimentos.

REFERENCIAS

- Acevedo MA, Castrillo WA, Belmonte UC (2006) Origen, evolución y diversidad del arroz. *Agron. Trop.* 56: 151-170.
- Alfonso R (1998) *Determinación de Parámetros Genético-Fisiológicos Indicadores del Estrés Hídrico para el Mejoramiento Genético del Arroz (Oryza sativa L.)*. Tesis. Instituto de Investigaciones del Arroz. La Habana, Cuba. 100 pp.
- Alfonso R (2006) *Mejoramiento para la Resistencia a la Sequía en el Cultivo del Arroz*. I Curso de capacitación en mejoramiento genético en arroz. Sancti Spiritus, Cuba. 25 pp.
- Alfonso R, Ramírez E, Rodríguez S, Franco I, Moses A (2002) Determinación de indicadores del estrés hídrico para la selección de variedades en el cultivo del arroz. *Rev. Cub. Arroz* 4: 46-57.
- Barrs HD, Weatherley PE (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water stress in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 413-428.
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Review of Understanding plant response to drought from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30: 239-264.
- Chen HJ, Wang SJ (2008) Molecular regulation of sink-source transition in rice leaf sheaths during heading period. *Acta Physiol. Planta.* 30: 639-649.
- Counce PA, Keisling TC, Mitchell AJ (2000) A uniform, objective and adaptive system for expressing rice development. *Crop Sci.* 40: 436-443.
- Cruz-Aguado JA, Pérez I (2000) Translocación y partición de ¹⁴C-fotoasimilados en trigo, variedad Cuba C-204. *Agron. Trop.* 50: 41-58.
- Cruz-Aguado JA, Reyes F, Rodés R, Pérez I, Dorado M (1999) Effect of source to sink ratio on partitioning of dry matter and ¹⁴C-photoassimilates in wheat during grain filling. *Ann. Bot.* 83: 655-665.
- Cui KH, Peng SB, Xing YZ, Yu SB, Xu CG (2004) Molecular dissection of the relationships among tiller number, plant height and heading date in rice. *Plant Prod. Sci.* 7: 309-318.

Dorado M (2004) *Influencia del Número de Espiguillas sobre la Producción de Biomasa y la Movilización de las Reservas del Tallo en Plantas de Arroz (Oryza sativa L.)*. Tesis. Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical. La Habana, Cuba. 87 pp.

Edhaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG (2006) Genotypic variations for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.* 46: 2093-2103.

Gao JP, Chao DY, Lin HX (2007) Understanding abiotic stress tolerance mechanisms: recent studies on stress response in rice. *J. Integr. Plant Biol.* 49: 742-750.

Ghneim-Herrera T, Rosales A, Aguilar M, Pieters AJ, Pérez I, Torrealba G (2006) *Agron. Trop.* 56: 677-687.

He HY, Koike M, Ishimaru T, Ohsugi R, Yamagishi T (2005) Temporal and spatial variations of carbohydrate content in rice leaf sheath and their varietal difference. *Plant Prod. Sci.* 8: 546-552.

Hirano T, Daito Y, Ushimaru H, Michiyama H (2005) The effect of the amount of nitrogen fertilizer on starch metabolism in leaf sheath of japonica and indica rice varieties during heading period. *Plant Prod. Sci.* 8: 122-130.

Hirose T, Endler A, Ohsugi R (1999) Gene expression of enzymes for starch and sucrose metabolism and transport in leaf sheaths of rice (*Oryza sativa* L.) during heading period in relation to the sink to sucrose transition. *Plant Prod. Sci.* 2: 178-183.

IIArroz (2005) *Instructivos Técnicos para el Cultivo del Arroz*. Instituto de Investigaciones del Arroz. Bauta, Cuba. 113 pp.

Instituto de Suelos (1999) *Nueva Versión de Clasificación Genética de los Suelos de Cuba*. Ministerio de la Agricultura. La Habana, Cuba. 64 pp.

IRRI (2002) *Standard Evaluation System for Rice*. Genetic Resource Center. International Rice Research Institute. Manila, Philippines. 56 pp.

Jin ZX, Qian CR, Yang J, Liu HY, Jin XY (2005) Effect of temperature at grain filling stage on activities of key enzymes related to starch synthesis and grain quality of rice. *Rice Sci.* 12: 261-266.

Jithesh MN, Prashanth SR, Sivaprakash KR, Parida AK (2006) Antioxidative response

- mechanisms in halophyte: their role in stress defense. *J. Genet.* 85: 237-254.
- Kato Y, Kamoshita A, Yamagishi J, Himoto H, Abe J (2007) Growth of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under upland condition with different level of water supply 3. Root system development, soil moisture change and plant water status. *Plant Prod. Sci.* 10: 3-13.
- Lafitte HR, Ismail A, Bennet J (2004) Abiotic stress tolerance in rice for Asia: Progress and the future. Proc. 4th Int. Crop Sciences Congress. 26/09-1/10. Brisbane, Australia. Available online at: www.cropscience.org.au/icsc2004.
- Liang J, Zhang J, Cao X (2001) Grain sink strength may be related to the poor grain filling of *indica-japonica* rice (*Oryza sativa* L.) hybrids. *Physiol. Plant.* 112: 470-477.
- Meneses J (2000) *Determinación de Parámetros de Diseño y Operación del Riego por Gravedad en el Cultivo de la Caña de Azúcar*. Tesis. Instituto de Investigaciones del Arroz. Habana, Cuba, 51 pp.
- Mohapatra PK, Masamoto Y, Morita S, Takanashi J, Kato T, Itani T, Adu-Gyamfi JJ, Shunmugasundaram M, Nguyen NT, Saneoka H, Fujita K (2004) Partitioning of ¹³C-labelled photosynthate varies with growth stage and panicle size in high-yielding rice. *Funct. Plant Biol.* 31: 131-139.
- Nagata K, Yoshinaga S, Takanashi J, Terao T (2001) Effects of dry matter production of non structural carbohydrates and nitrogen application on grain filling in rice cultivar Takanari, a cultivar bearing a large number of spikelets. *Plant Prod. Sci.* 4: 173-183.
- 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. *Ann. Bot.* 92: 357-364.
- Pham D, Hirano M, Sagawa S, Kuroda E (2004) Varietal differences in tillering and yield response of rice plants to nitrogen free basal dressing accompanied with sparse planting density in the Tohoku region of Japan. *Plant Prod. Sci.* 7: 3-10.
- Polón R, Castro R (1999) Aplicación del estrés hídrico como alternativa para incrementar el rendimiento en el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.) *Cult. Trop.* 20: 37-39.
- Sarvestani ZT, Pirdashti H, Sanavy SAM, Balouchi H (2008) Study of water stress effect in different growth stages on yield and yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Pak. J. Biol. Sci.* 11: 1303-1309.
- Sato T, Maruyama S (2005) Seedling growth and dry matter production under drained conditions in rice directly sown into puddled and leveled soil. *Plant Prod. Sci.* 8: 209-215.
- Siopongco J, Yamauchi A, Salekdeh H, Bennett, Wade LJ (2006) Growth and water use response of doubled-haploid rice lines to drought and rewatering during vegetative stage. *Plant Prod. Sci.* 9: 141-151.
- Tardieu F (2005) Plant tolerance to water deficit: Physical limits and possibilities for progress. *Comp. Rend. Geoscience* 337: 57-67.
- Tarjuelo JM (2005) El agua en el suelo. In *El Riego por Aspersión y su Tecnología*. Mundi-Prensa. Madrid, Spain. pp. 19-54.
- Voltaire F (2003) Seedling survival under drought differs between an annual (*Hordeum vulgare*) and a perennial grass (*Dactylis glomerata*). *New Phytol.* 160: 501-510.
- Yang J, Zhang J (2006) Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol.* 169: 223-236.
- Yang J, Peng S, Zhang Z, Wang Z, Visperas RM, Zhu Q (2002) Grain dry matter yields and partitioning of assimilates in Japonica/Indica hybrid rice. *Crop Sci.* 42: 766-772.
- Yang J, Zhang J, Wang Z, Lui L, Zhu Q (2003) Postanthesis water deficit enhance grain filling in two-line hybrid rice. *Crop Sci.* 43: 2099-2108.