

ACUMULACIÓN DE BIOMASA SECA EN DIFERENTES ÓRGANOS DE LA PLANTA DE ARROZ EN CONDICIONES DE DÉFICIT HÍDRICO

DRY MASS ACCUMULATION OF DIFFERENT ORGANS OF THE RICE PLANT UNDER WATER DEFICIT CONDITIONS

Aymara García*, Maydelín Dorado**, Isel Pérez**, Reinaldo Cun*, Teresa López* y Eugenio Montilla***

*Investigadores. Instituto de Investigaciones de Riego y Drenaje (IIRD). Camilo Cienfuegos y Calle 27. Arroyo Naranjo. Apdo. 6090. Ciudad de La Habana, Cuba. E-mail: aymara@iird.cu

**Investigadores. Instituto de Investigaciones Fundamentales en la Agricultura Tropical "Alejandro de Humboldt" (INIFAT). Calle 2 y 1. Santiago de las Vegas, Ciudad de La Habana, Cuba.

***Investigador. Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP). Universidad de Los Andes. Sector Santa Rosa. Mérida, Venezuela. Código postal: 5101. E-mail: eugmonti@ula.ve.

RESUMEN

El estudio evaluó el efecto del déficit hídrico inducido en la etapa de macollamiento sobre la acumulación de biomasa seca en diferentes órganos de la planta de arroz, *Oryza sativa* L., cv Jucarito 104, cultivada en dos épocas de siembra, seca y lluvia. La suspensión del riego en la etapa de máximo macollamiento en cada época, se reflejó en el contenido relativo de agua (CRA) de las hojas y en la humedad volumétrica en el suelo en relación al tratamiento de inundación. Desde los 10 días después de la antesis (10 DDA) a la madurez, las mayores reducciones en la duración de la biomasa (DB) se obtuvieron en la vaina de la hoja bandera (HB) y el macollo principal (MP) de las plantas con déficit hídrico. Esta etapa coincidió con el incremento de la DB de la panícula. Los resultados permiten concluir que en condiciones de déficit hídrico, el llenado de las panículas depende esencialmente de los fotoasimilados de reserva acumulados en la vaina de la HB y el MP. En la época lluvia, una mayor duración del área foliar (DÁF) del MP posibilita una mayor DB de la lámina y la vaina de la HB, pero la DB de la panícula fue menor que en la época seca. Esto sugiere que las condiciones climáticas influyen sobre la partición de los fotoasimilados de reserva para contribuir al rendimiento de las plantas en estas condiciones.

Palabras Clave: Arroz; biomasa seca; déficit hídrico; *Oryza sativa* L.

SUMMARY

The present study evaluated the effect of water deficit at tillering stage on dry biomass accumulation in different organs of rice plants, *Oryza sativa* L. cv. Jucarito-104, cultivated in two sowing dates, dry and wet seasons. Water deficit imposed at maximum tillering stage was reflected in the relative water content of the leaf and volumetric water content of the soil in comparison to the flooded treatment. From 10 days after anthesis to maturity, high reductions in the biomass duration were obtained in the flag leaf sheath and main stem in plants from water deficit treatment. This stage coincided with the increment of biomass duration of panicles. The results allowed to conclude that under conditions of water deficit, the panicle filling depends essentially from photoassimilate stored in main stem and flag leaf sheath. In the wet season, a high duration of leaf area allowed higher biomass duration of main stem and of the flag leaf sheath than in the dry season. This suggests that the climatic conditions has influence on the partition of photoassimilates to contribute to the yield of the plants under these conditions.

Key Words: Rice; dry biomass; water deficit; *Oryza sativa* L.

INTRODUCCIÓN

El déficit hídrico (DH) constituye el factor abiótico de mayor incidencia sobre el crecimiento y el desarrollo del arroz (Pirdashti *et al.*, 2004; Kato *et al.*, 2007). En Cuba, la inestabilidad en el suministro de agua de riego disminuye la disponibilidad de agua, y ésta es una de las principales causas que inciden negativamente sobre el rendimiento de este cultivo (Polón *et al.*, 2001; Alfonso *et al.*, 2001).

Por tal razón, la búsqueda de otras alternativas que permitan un uso más eficiente del agua disponible y el incremento del rendimiento ante el DH, es una opción importante para reducir los efectos de una deficiencia de agua en el suelo. En este sentido, el estudio de los factores fisiológicos que limitan el rendimiento, se considera un aspecto fundamental que contribuiría de forma significativa a incrementar la productividad principalmente en las áreas con problemas de disponibilidad de agua.

Los fotoasimilados de reserva se consideran como una forma temporal de acumular productos fotosintéticos que, posteriormente se translocan hacia los granos para la formación del rendimiento (Hirano *et al.*, 2005). La acumulación de fotoasimilados, ha sido determinado en varios órganos de la planta de arroz tales como en la hoja bandera, las vainas foliares, y el macollo principal, para conocer su distribución y contribución al rendimiento ante diferentes factores abióticos (Okawa *et al.*, 2003; He *et al.*, 2005; Yang y Zhang, 2006). Sin embargo, pocos estudios se han informado acerca de la influencia del DH inducido en la etapa de macollamiento sobre la distribución y partición de los fotoasimilados en estas plantas. Una mayor acumulación y partición de los fotoasimilados pudiera contribuir a incrementar el rendimiento de las plantas en condiciones de DH.

En Cuba, el arroz se siembra en condiciones de inundación en dos épocas de siembra fundamentalmente, frío o seca que comprende los meses entre diciembre y febrero, y primavera o lluvia desde abril a julio. En los últimos años aunque varios autores han demostrado las ventajas de la suspensión temporal del riego en la etapa de crecimiento vegetativo del arroz (Polón y Castro, 1999; IIA, 2001), aún no se cuenta con suficiente información acerca de la distribución, la partición y la contribución de los fotoasimilados de reserva ante estas condiciones.

Por lo que, el objetivo del trabajo consistió en, determinar el efecto del DH inducido en la etapa de

macollamiento sobre la distribución de la biomasa seca en diferentes órganos de la planta de arroz, y su posible contribución al llenado de las panículas en estas condiciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal: en este trabajo se estudió la variedad cubana de arroz "Jucarito 104", *Oryza sativa* L., que se caracteriza por un alto potencial de rendimiento en condiciones de inundación. Las semillas utilizadas se obtuvieron del Instituto de Investigaciones del Arroz (IIA) de Cuba.

Condiciones de cultivo: los experimentos se llevaron a cabo en áreas del Instituto de Investigaciones Fundamentales en la Agricultura Tropical en Santiago de las Vegas en la Ciudad de La Habana (INIFAT; latitud 22° 8'N y longitud 82° 4' W).

Las semillas utilizadas se esterilizaron con una solución de hipoclorito de sodio al 1% durante 20 min y, se colocaron en placas Petri con agua destilada sobre papel de filtro como soporte para su germinación hasta que emergieron la radícula y primera vaina foliar desde el coleóptilo (Counce *et al.*, 2000).

Tres semillas pre-germinadas se sembraron de forma directa en cada maceta (0,25 m de diámetro, 0,31 m de altura y 10 kg de capacidad), que contenía suelo Gley Vértico Crómico - Nodular Ferruginoso típico (MA, 1995) proveniente de las áreas del IIA. Las plantas crecieron en condiciones de macetas para un mejor control de la suspensión del riego y éstas se colocaron al aire libre.

El suelo se preparó por el método de fangueo (mezcla de suelo y agua). Las siembras se hicieron en febrero de 2002 (época seca) y abril de 2003 (época lluvia), fechas recomendadas para el cultivo del arroz en Cuba por IIA (2001). Cuando las plantas alcanzaron una edad foliar de tres hojas, se dejó una planta por maceta para un área vital de 0,07 m² por planta.

La dosis de fertilizantes aplicada fue de 200 kg ha⁻¹ de N en forma de urea, 80 kg ha⁻¹ de P₂O₅ y 160 kg ha⁻¹ de K₂O. El fertilizante nitrogenado se aplicó en tres fraccionamientos en el inicio del macollamiento, máximo macollamiento y en el cambio de primordio (IIA, 2001). En la variedad estudiada estas etapas ocurren a los 30, 60 y 85 días después de la siembra (DDS).

Durante las fases vegetativa, reproductiva y maduración, se registraron las variables climáticas: temperatura máxima y mínima (°C) 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 por el IIA (2001). El riego por inundación se estableció a los 15 DDS con un volumen inicial de agua de 9 l por maceta. Posteriormente, el riego se efectuó para mantener una lámina de agua de 50 mm por encima de la superficie del suelo. Se establecieron dos tratamientos de humedad en el suelo en cada época de siembra, control y DH.

En el tratamiento control las plantas de 50 macetas (repeticiones) se mantuvieron en condiciones de inundación durante todo ciclo de desarrollo del cultivo hasta 15 días antes de la cosecha. En el tratamiento de DH, éste fue provocado por la suspensión del riego por 15 d (IRRI, 2002) en 50 plantas (repeticiones) durante la etapa de máximo macollamiento. En la época seca (2002), el riego se suspendió a los 57 DDS y en la época de lluvia (2003) a los 50 DDS. La condición de DH se consideró cuando las plantas mostraron las hojas totalmente enrolladas (Polón y Castro, 1999) y cuando la lámina de agua disponible se redujo por debajo de 85% de la Capacidad de campo (Cc; Alfonso, 1998). Las macetas se distribuyeron según el diseño completamente aleatorizado.

Evaluación del contenido relativo de agua (CRA) y la humedad en el suelo: El CRA (%) se determinó en las hojas de 5 plantas de cada tratamiento. Para ello se evaluó la biomasa turgente, que se alcanzó colocando la parte aérea en una cámara húmeda con agua destilada a 8 °C en la oscuridad por 24 h. El CRA (%) se calculó mediante la fórmula 1 desarrollada por Sánchez-Díaz y Aguirreolea (2001):

$$\text{CRA} = \frac{(\text{Masa fresca} - \text{Biomasa seca})}{(\text{Masa turgente} - \text{Biomasa seca})} * 100 \quad \text{Fórmula 1}$$

El contenido de humedad en el suelo se monitoreó con una sonda electromagnética, cuyo principio de funcionamiento se basó en la relación entre la conductividad eléctrica y la humedad presente en el medio. Inicialmente, el equipo se calibró teniendo en cuenta las mediciones gravimétricas de la humedad a 10 cm de profundidad y las mediciones de las sondas (Tarjuelo, 1995 y Juan *et al.*, 1996). La humedad volumétrica se calculó

a partir de la humedad gravimétrica determinada por la sonda electromagnética y los valores de la densidad aparente señalados por Meneses (2000).

Distribución de la biomasa seca de diferentes órganos de la planta y el área foliar del macollo principal (MP): las evaluaciones se realizaron en cuatro plantas individuales de cada tratamiento, entre las que tenían una condición promedio. Las plantas se seleccionaron cuando en el MP estuviera emergiendo la panícula, período que se consideró como la antesis (Nagata *et al.* 2001). Los MP se marcaron y se usaron para realizar todas las evaluaciones.

En el momento de la antesis, 10 días después de la antesis (10 DDA) y en la madurez fisiológica (25-30 DDA; Counce *et al.* 2000), se estimó el área foliar del MP mediante la fórmula: largo x ancho x 0,76 (Dorado, 2004). El MP de las plantas seleccionadas se colocó en una estufa a 105 °C durante 1 h (para eliminar la actividad fisiológica de los tejidos). A continuación, la temperatura se redujo a 70 °C hasta que la masa fue constante en una balanza analítica Sartorius BA61 con precisión hasta el mg. Posteriormente el MP se seccionó para separar los órganos: panícula, lámina y vaina de la hoja bandera (HB).

Determinación de índices del crecimiento: los índices del crecimiento como la duración del área foliar (DÁF) y la duración de la biomasa (DB) se cuantificaron en las etapas entre la antesis-10 DDA y 10 DDA-madurez. Para ello se utilizaron los valores del área foliar del MP y de la biomasa seca del MP, la lámina y vaina de la HB. Estos índices se calcularon mediante las fórmulas 2 de Hunt (1990):

$$\text{DÁF} = \frac{(A_2 - A_1)}{(\ln A_2 - \ln A_1)} * (T_2 - T_1); \text{DB} = \frac{(W_2 - W_1)}{(\ln W_2 - \ln W_1)} * (T_2 - T_1) \quad \text{Fórmulas 2}$$

Donde: A_1 : Área foliar en la antesis ó 10 DDA;
 A_2 : Área foliar a los 10 DDA o madurez

W_1 : Biomasa seca parte aérea en la antesis ó 10 DDA;
 W_2 : Biomasa seca parte aérea a los 10 DDA o madurez
 $T_1 - T_2$: Tiempo transcurrido entre la antesis y 10 DDA y entre los 10 DDA y madurez.

Determinación del rendimiento y sus componentes: la evaluación del rendimiento de granos (14% de humedad; g planta⁻¹) y los componentes del mismo: número de panículas por planta, granos llenos por panícula y el peso de mil granos (g), se efectuó en 10 plantas seleccionadas de cada tratamiento por fecha de

siembra, cuando el 85% de las espiguillas tomó una coloración amarilla coincidiendo con la fase de maduración (Counce *et al.*, 2000).

Análisis estadísticos: los datos se procesaron mediante análisis de varianza bifactorial utilizando el programa STATGRAPHICS Plus sobre Windows versión 5,0 (1994-2000). Las diferencias significativas entre las medias de los diferentes tratamientos se verificaron por la prueba de Tukey HSD al 95%. La relación entre algunas variables se determinó mediante análisis de correlación y se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson con el Programa SPSS 12,0 (2003).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las condiciones climáticas fueron diferentes en cada época de siembra, según los valores promedio mensual de la temperatura máxima, mínima y de las precipitaciones en cada fase de desarrollo en el cultivo de la variedad de arroz "Jucarito104" (Cuadro 1). Durante la fase vegetativa, para la época de lluvia, la temperatura máxima y mínima fueron superiores en 1,6 y 2 °C y las precipitaciones en 2,7 mm, respecto a la época seca. En la fase reproductiva, el incremento de estas temperaturas fue de 1,5 y 1,1 °C, respectivamente; y la incidencia de las precipitaciones fue similar en ambas épocas de siembra. En la maduración, sólo la temperatura máxima fue superior en 1,9 °C y las precipitaciones en 3 mm para la época de lluvia en comparación a la época seca.

La humedad volumétrica del suelo decreció desde los 7 hasta 14 días después del déficit (DDD) en las 2 épocas de siembra (Figura 1). Esta variable osciló de 0,31 a 0,19 (cm³ cm⁻³) en la época seca y de 0,35 a 0,25 (cm³ cm⁻³) en la época de lluvia. La reducción de humedad correspondió al 63 y 76% de la capacidad de campo (Cc) en cada época, respectivamente. Por otra parte, el CRA de las plantas sometidas a DH se redujo similarmente (13%) en ambas épocas de siembra (Figura 2).

Durante todo el período de llenado de los granos (antesis-10DDA y 10 DDA- madurez), la DÁF del MP fue mayor en el tratamiento control que en el DH para las dos épocas de siembra evaluadas. En la época seca, entre las fases antesis-10 DDA y 10 DDA-madurez, la DÁF se redujo en 65% en las plantas del tratamiento de inundación; y disminuyó en 15% para las plantas expuestas al DH. En la época de lluvia, esta variable declinó en 13% en las plantas del tratamiento control y disminuyó en 27% en las plantas del tratamiento de DH.

De manera general, la acumulación de biomasa por el MP fue superior entre todos los órganos analizados. Los valores de la DB del MP fueron mayores en la época seca durante la etapa antesis-10DDA. En la fase 10DDA-madurez en las dos épocas de siembra, la DB del MP de las plantas sometidas a DH, presentó una mayor reducción en comparación a las plantas inundadas. Teniendo en cuenta el inicio de la antesis (antesis-10 DDA) y la fase posterior a esta (10 DDA-madurez), la DB del MP se redujo en 41 y 24% en el tratamiento control; y disminuyó en 65 y 49% en condiciones de DH impuesto en la etapa de macollamiento para las épocas seca y lluvia, respectivamente.

En la época seca, la DB de la lámina de la HB fue menor para las plantas sometidas al tratamiento de DH, desde la antesis hasta la madurez. Comparando las etapas, inicial de la antesis (antesis-10 DDA) y la siguiente (10DDA-madurez), la DB de la lámina de la HB disminuyó similarmente en ambos tratamientos. En la época de lluvia, la DB de este órgano fue similar entre los tratamientos en la fase Antesis-10 DDA, y menor en las plantas inundadas en la etapa 10 DDA-madurez. En esta época de siembra, la DB de la lámina de la HB, presentó una mayor reducción en las plantas del tratamiento control (53%) que en las plantas expuestas a DH en la etapa de macollamiento (31%).

CUADRO 1. Valores medios diarios de diferentes variables climáticas en cada fase de desarrollo.

Fase	Variable	Época de siembra	
		Seca	Lluvia
Vegetativa	T. Máx.	29,2	30,8
	T. Mín.	18,8	20,8
	T. Med.	23,4	25,3
	P	2,3	5,0
Reproductiva	T. Máx.	31,3	32,8
	T. Mín.	21,9	23,0
	T. Med.	25,9	26,7
	P	7,4	7,6
Maduración	T. Máx.	31,0	32,9
	T. Mín.	23,0	23,0
	T. Med.	26,3	26,7
	P	6,7	9,7

T: Temperatura; Máx.: Máxima; Mín.: Mínima; Med.: Media; P: Precipitaciones.

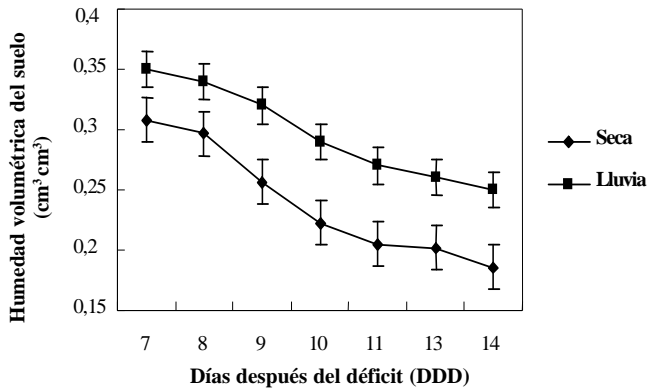


FIGURA 1. Dinámica de humedad en el suelo durante la suspensión del riego desde 7 hasta 14 DDD en dos épocas de siembra, seca y lluvia.

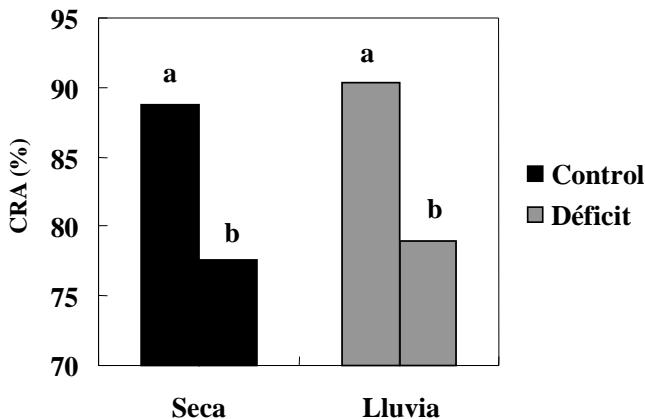


FIGURA 2. Contenido relativo de agua en hojas de plantas de arroz (var. Jucarito 104) a los 14 DDD inducido en la etapa de máximo macollamiento en dos épocas de siembra, seca y lluvia. Medias con letras iguales no difieren significativamente para $P < 0,05$ según Tukey HSD.

La acumulación de biomasa seca de la vaina de la HB alcanzó mayores niveles respecto a la lámina (Cuadro 2). En ambas épocas de siembra, la DB de la vaina de la HB no varió entre los tratamientos evaluados en la fase anthesis-10 DDA. Sin embargo, para las plantas del tratamiento DH, la DB de la vaina presentó una mayor disminución (46% en la época seca y 53% en la lluvia) comparada a las plantas del control (17% en la época seca y 12% en la lluvia), entre las fases anthesis-D DA y 10DDA- madurez.

Por otra parte, la DB de la panícula fue mayor durante la etapa 10 DDA-madurez, con valores significativamente superiores para las plantas sometidas a DH en la etapa de macollamiento. Asimismo, se observó un aumento de la DB de la panícula en la época seca respecto a la época de lluvia.

Durante el período de llenado de los granos, en ambas épocas de siembra y tratamientos estudiados, la DB de la panícula correlacionó negativa y significativamente con la DB del MP así como de la lámina y vaina de la HB (Cuadro 3). En las plantas sometidas a DH los mayores coeficientes de correlación de la DB de la panícula se obtuvieron con la DB de la vaina de la HB y el MP.

En las dos épocas de siembra, el rendimiento de granos y los componentes del rendimiento: número de panículas por planta y número de granos llenos por panícula, aumentaron en plantas expuestas al DH (Cuadro 4). La suspensión del riego no afectó el peso de mil granos. Las plantas de la variedad estudiada expresaron un mayor potencial productivo (rendimiento y número de panículas) en la época seca que en la lluvia.

Al valorar la relación del rendimiento con las variables algunas evaluadas (Cuadro 5), se encontró que para las dos épocas de siembra en condiciones de déficit, el rendimiento correlacionó positiva y significativamente con el número de panículas, número de granos llenos por panícula y la biomasa seca de la panícula del MP. El coeficiente de correlación entre el rendimiento y el peso de mil granos no fue significativo. En las plantas inundadas, el rendimiento correlacionó positiva y significativamente con el número de panículas en la época seca y con las restantes variables en ambas épocas de siembra. En las plantas con DH, el coeficiente de correlación fue mayor en el número de granos llenos por panícula y en la biomasa seca de la panícula.

En ambas épocas de siembra, seca y lluvia, el rendimiento fue mayor en las plantas sometidas a la suspensión del riego en la etapa de macollamiento y se debe a un aumento en el número de panículas y de granos llenos por panícula; componentes que tuvieron una relación significativa con el rendimiento. Un incremento en el número de panículas fértiles en plantas con déficit puede explicarse debido a que este factor pudo provocar la inhibición en la emisión de macollos improductivos en la fase final de macollamiento y reducir la competencia entre estos macollos y los productivos. Esta respuesta explica las diferencias en el número de panículas entre los tratamientos de inundación y déficit.

CUADRO 2. Duración del área foliar (DÁF) del macollo principal (MP) y duración de la biomasa (DB) del MP, la lámina y la vaina de la hoja bandera (HB) así como de la panícula para la variedad Jucarito 104 desde la antesis-10 DDA y 10 DDA-madurez en los tratamientos control (C) y déficit (D) en las épocas de seca y lluvia.

Época	Estadio	T	DAF (cm ² día ⁻¹)	MP	DB (mg día ⁻¹)		Panícula
					Lámina HB	Vaina HB	
Seca	Antesis-10DDA	Control	100 c	810 a	193 b	363 b	21 f
		Déficit	66 e	775 b	154 c	358 b	25 e
	10DDA-madurez	Control	65 e	478 f	123 d	300 c	53 b
		Déficit	56 c	273 h	94 e	193 d	67 a
Lluvia	Antesis-10DDA	Control	140 a	682 c	272 a	391 a	13 g
		Déficit	126 b	661 d	266 a	389 a	21 f
	10DDA-madurez	Control	122 b	517 e	129 d	347 b	32 d
		Déficit	92 d	335 g	184 b	184 d	47 c
		ESx	1,48***	3,93***	4,13***	3,85***	0,62***

Medias con letras iguales no difieren significativamente para $P < 0,05$ según Tukey HSD.

CUADRO 3. Coeficientes de correlación entre la duración de la biomasa (DB) de la panícula, DB de la lámina y la vaina de la hoja bandera (HB) así como del macollo principal (MP) en plantas de arroz (var. Jucarito 104) cultivadas en condiciones de inundación durante todo el ciclo (Control) y expuestas a déficit hídrico en las épocas seca y lluvia.

Época	Tratamiento	DB		MP
		Lámina HB	Vaina HB	
Seca	Control	-0,963**	-0,965**	-0,949**
	Déficit	-0,859**	-0,990**	-0,997**
Lluvia	Control	-0,973**	-0,958**	-0,941**
	Déficit	-0,876**	-0,994**	-0,990**

** Significativo $P < 0,01$.

En la etapa de máximo macollamiento, el número de panículas fértiles o macollos efectivos aumentan y producen un mayor número de granos llenos ante el DH. Una mayor acumulación de fotoasimilados (fuente), contribuye al incremento del número de granos llenos (sumidero) y del rendimiento respecto a las plantas que se mantienen inundadas.

Polón y Castro (1999), detectaron un aumento en el número de macollos y de panículas en plantas de la variedad Jucarito 104, cultivada en condiciones de déficit de humedad en el suelo durante 35 d en la etapa vegetativa. Sin embargo, estos autores no estudiaron los procesos fisiológicos vinculados al incremento del rendimiento en estas condiciones y este fue uno de los objetivos del trabajo. Una de las posibles causas de un incremento del rendimiento en la planta de arroz ante condiciones de estrés impuesto durante la etapa vegetativa, pudiera asociarse con una mayor acumulación de fotoasimilados en esta etapa y a un incremento en la translocación de los productos fotosintéticos durante la formación de los granos.

El estudio demostró, que existen diferencias en la distribución de los fotoasimilados en el MP, la lámina y la vaina de la HB así como de la panícula, durante el período de llenado de los granos (antesis-madurez). En la fase comprendida desde la antesis hasta los 10 DDA, la DB en la lámina de la HB y en el MP en la época seca y en el MP para la época de lluvia, se afectaron significativamente por la condición de DH impuesta. En tanto, a partir de los 10 DDA a la madurez, la DB en la vaina de la HB y en el MP, disminuyeron mayormente frente al DH. Por lo que, se deduce que las condiciones ambientales en las épocas de siembra inciden sobre la acumulación de los fotoasimilados de reserva en estos órganos.

CUADRO 4. Rendimiento y sus componentes en la madurez fisiológica en plantas de arroz (var. Jucarito 104) cultivadas en condiciones de inundación durante todo el ciclo (Control) y expuestas a déficit hídrico en las épocas seca y lluvia. Los valores se expresan para una planta promedio.

Épocas	Tratamiento	Rendimiento (g planta ⁻¹)	Número de panículas	Número de granos llenos / panícula	Peso de mil granos (g)
Seca	Control	35,0 c	20 b	59 b	28,5
	Déficit	45,4 a	24 a	69 a	28,1
Lluvia	Control	27,6 d	17 c	56 b	29,3
	Déficit	39,6 b	21 b	67 a	28,4
	ESx	0,92***	0,78***	2,88***	1,35 N.S.

Medias con letras iguales no difieren según la prueba de comparación múltiple de Tukey HSD para $P < 0,05$ en la columna de cada época de siembra, $n=10$, N.S.: No Significativo, ESx: error estándar de la media.

CUADRO 5. Coeficientes de correlación entre el rendimiento, sus componentes y la biomasa seca de la panícula en plantas de arroz (var. Jucarito 104) cultivadas en condiciones de inundación durante todo el ciclo (Control) y expuestas a déficit hídrico en las épocas seca y lluvia.

Épocas	Tratamiento	Número de panícula	Número de granos llenos / panícula	Peso de mil granos (g)	Biomasa seca de la panícula (g)
Seca	Control	0,86**	0,71*	0,63*	0,70*
	Déficit	0,79**	0,84**	0,57 N.S.	0,92**
Lluvia	Control	0,57 N.S.	0,66*	0,85**	0,64*
	Déficit	0,77**	0,85**	0,48 N.S.	0,94**

Significativo $P < 0,05$; ** Significativo $P < 0,01$; N.S.: No Significativo.

Los cambios en la acumulación y disminución de los productos fotosintéticos durante el proceso activo de llenado de las panículas (10 DDA-madurez), puede relacionarse con la movilización de los asimilados almacenados en esas estructuras hacia otros órganos receptores o sumideros. En este caso, se sugiere que en condiciones de DH, la vaina de la HB y el MP se consideran órganos de almacenamiento que pudieran funcionar como fuentes de fotoasimilados, y las panículas como órganos sumideros de estos asimilados. Esto se evidencia teniendo en cuenta los altos coeficientes de correlación obtenidos entre la biomasa de la panícula con la DB de la vaina de la HB y el MP.

En plantas de arroz cultivadas en condiciones favorables para el crecimiento, la fuente de fotoasimilados procede desde: (1) fotosintatos sintetizados antes de la emergencia de la panícula y acumulados en las vainas de las

hojas y los macollos; y (2) asimilados producidos de la fotosíntesis actual durante el llenado de las panículas (Nagata *et al.*, 2001; Laza *et al.* 2003; Lubis *et al.*, 2003).

En condiciones normales de inundación, Nagata *et al.* (2001); Okawa *et al.* (2003); He *et al.* (2005), demostraron en el arroz una acumulación temporal de los fotoasimilados en las vainas y los macollos antes de la antesis; y una reducción en la concentración de estos compuestos entre los 10 y 20 DDA. Por otra parte, Okawa *et al.* (2003), apoyados en el uso del isótopo ¹³Carbono, estudiaron la distribución de los fotoasimilados en las vainas foliares e macollos de plantas de arroz. Los propios autores, encontraron una menor proporción de ¹³C fotoasimilados acumulados en estos órganos de reserva desde los 10 hasta los 30 DDA y confirmó la translocación de los fotoasimilados hacia otras estructuras.

No obstante, estos autores no hicieron referencias sobre la distribución de los fotoasimilados en plantas expuestas a DH en la etapa de macollamiento. Este aspecto es de vital importancia teniendo en cuenta que la estimación de la acumulación de biomasa seca en los órganos de la planta frente al DH, resultaría ventajoso ya que según las investigaciones efectuadas en el trigo por Cruz y Pérez (2000), los fotoasimilados de reserva acumulados en los macollos son una fuente esencial para el llenado de los granos de los cereales particularmente en condiciones de estrés.

La incidencia de las altas temperaturas en las etapas reproductiva y maduración, aumentaron los índices DÁF y DB de cada órgano en la época de lluvia respecto a la época seca. El incremento de la temperatura pudo ser el factor que redujo la translocación de los fotosintatos dentro de los órganos de la planta, porque de acuerdo a lo señalado por Pham *et al.* (2004), las altas temperaturas aumentan la tasa de respiración después del inicio de la formación de la panícula. Por tanto si los fotosintatos participan en el proceso respiratorio, se crea una baja disponibilidad de asimilados al inicio del proceso de llenado del grano.

En este estudio en el tratamiento de inundación (control) los valores elevados de la DÁF del MP y la producción de biomasa seca en la época de lluvia, puede relacionarse con una mayor asimilación de carbono en esta época con relación a la época seca. Por tal motivo, es probable en la época de lluvia, que los fotoasimilados producidos por la fotosíntesis participan en gran medida en el llenado de las panículas y los requerimientos de los fotosintatos almacenados sean menores en comparación a la época seca, donde las plantas deben ser más dependientes de los fotosintatos de reserva acumulados en las vainas y los macollos.

Los altos valores de la DÁF en la fase anthesis-10 DDA para ambos tratamientos, control y déficit en cada época de siembra, indican que la fotosíntesis en ese momento satisface la división celular de los granos para la formación del embrión y el endospermo. Sin embargo, desde los 10 DDA-madurez, los requerimientos de los fotoasimilados de reserva son mayores en las plantas expuestas al DH en la etapa de macollamiento. Por tanto, se asume que en condiciones de DH, el llenado de los granos no se satisface con la fotosíntesis que tiene lugar durante este proceso sino, se requiere además de los fotoasimilados de reserva almacenados en los órganos como la vaina y el MP.

De la determinación de la biomasa seca de la panícula se concluyó, que el incremento de su crecimiento promueve la movilización de los fotoasimilados de reserva acumulados en la vaina de la HB y el MP. El crecimiento activo de las panículas comenzó a partir de los 10 DDA, y coincidió que desde ese momento y hasta la madurez, ocurrió mayor reducción en la biomasa seca de estos órganos.

Los resultados de este estudio evidencian que las variaciones de la biomasa seca de los diferentes órganos de la planta de arroz durante el proceso de llenado de las panículas, pueden ser utilizadas para estimar la contribución de las reservas de fotoasimilados almacenadas en diferentes órganos al llenado de los granos ante el DH. A partir de los coeficientes de correlación analizados entre el rendimiento y sus componentes, identificamos al número de granos llenos y a la biomasa seca de la panícula, como los caracteres con una relación más estrecha al rendimiento frente al DH; y además como factores que pudieran limitar el rendimiento de este cereal en estas condiciones. El rendimiento de las plantas sometidas a DH depende de la disponibilidad de fotoasimilados para contribuir a un mayor número de granos llenos.

CONCLUSIONES

- Las diferencias en la distribución de la biomasa seca entre los órganos de la planta evaluados contribuyen a conocer la disponibilidad de fotoasimilados producidos por estos órganos.
- Los altos valores de la DÁF del MP en la fase anthesis-10 DDA para ambos tratamientos y épocas de siembra, indican que la fotosíntesis satisface la división celular de los granos para la formación del embrión y el endospermo.
- En condiciones de DH la mayor reducción de la DB de la vaina de la HB y del MP, desde los 10 DDA hasta la madurez, evidencia una mayor participación de los fotoasimilados de reserva en el proceso de llenado de las panículas así como a un mayor incremento del rendimiento de estas plantas.
- La biomasa seca de la panícula y el número de granos llenos tienen una mayor relación con el rendimiento de las plantas en condiciones de DH.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos a Zoila Palacios por su asistencia técnica durante todo el transcurso de los experimentos.

BIBLIOGRAFÍA

- Alfonso, R. 1998. Determinación de parámetros genético-fisiológicos indicadores del estrés hídrico para el mejoramiento genético del arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis de Doctor en Ciencias Agrícolas. La Habana, Cuba. Instituto de Investigación del Arroz (IIA), 100 p.
- Alfonso, R., E. Ramírez y S. Rodríguez. 2001. Incidencia del estrés hídrico en la variación de la heredabilidad en sentido ancho en el cultivo del arroz. *Revista Cubana del Arroz* 3(2):46-54.
- Counce, P. A., T. C. Keisling and A. J. Mitchell. 2000. A uniform, objective and adaptative system for expressing rice development. *Crop Sci.* 40(2):436-443.
- Cruz, J. A. and I. Pérez. 2000. Translocación y partición de ¹⁴C fotoasimilados en trigo, variedad Cuba C-204. *Agronomía Trop.* 50(1):41-58.
- 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 de Maestría en Ciencias Biológicas. La Habana, Cuba. Universidad de la Habana, Facultad de Biología, 87 p.
- He H.Y., M. Koike, T. Ishimaru, R. Ohsugi and T. Yamagishi. 2005. Temporal and spatial variations of carbohydrate content in rice leaf sheath and their varietal difference. *Plant Production Science* 8(5):546-552.
- Hirano, T., Y. Saito, H. Ushimaru and H. Michiyama. 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 Production Science* 8(2):122-130.
- Hunt, R. 1990. Basic growth analysis. London UNWIN Boston Sydney Wellington, 112 p.
- Ministerio de la Agricultura (MA). Instituto de Suelos. 1995. Nueva Versión de Clasificación Genética de los suelos de Cuba.
- International Rice Research Institute (IRRI). 2002. Standard Evaluation System for Rice. IRRI. Los Baños, Filipina, 56 p.
- Juan, G. R., G. E. Dehogues y K. L. Tzenova. 1996. Relación agua-suelo. **In:** El riego. Editorial Pueblo y Educación, 31-91 p.
- Kato, Y., A. Kamoshita, J. Yamagishi, H., Himoto and J. Abe. 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 Production Science* 10(1):3-13.
- Laza, M. R., S. Peng, S. Akita and H. Saka. 2003. Contribution of biomass partitioning and translocation to grain yield under sub-optimum growing conditions in irrigated rice. *Plant Production Science* 6(1):28-35.
- Lubis, I., T. Shiraiwa, M. Ohnishi, T. Horie and N. Inoue. 2003. Contribution of sinks and sources to yield variations among rice cultivars. *Plant Production Science* 6(2):119-125.
- Meneses, J. 2000. Determinación de parámetros de diseño y operación del riego por gravedad en el cultivo de la caña de azúcar. Tesis de Maestría en Ciencias en Riego y Drenaje. La Habana, Cuba. Instituto de Investigación del Arroz. 51 p.
- Nagata, K., S. Yoshinaga, J. Takanashi and T. Terao. 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 Production Science* 4(3):173-183.
- Okawa, S., A. Makino and T. Mae. 2003. Effect of irradiance on the partitioning of assimilated carbon during the early phase of grain filling in rice. *Annals of Botany* 92(3):357-364.
- Pirdashti, Z. H., T. Sarvestani, G. H. Nematzadeh and A. Ismail. 2004. Study of water stress in different growth stages on yield and yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. **In:** Proceeding of the 4th International Crop Science Congress. Australia 26 Sep-1 Oct 2004. ISBN 1920842209. www.cropscience.au/iese2004/poster/1/3/3/1095_pirdashti.htm TopOfpage

- Pham, D., M. Hirano, S. Sagawa and E. Kuroda. 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 Production Science* 7(1):3-10.
- Polón, R. and R. Castro. 1999. Aplicación del estrés hídrico como alternativa para incrementar el rendimiento en el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.) *Cultivos Tropicales* 20(3):37-39.
- Polón, R. Y. Parra, R. I. Castro y R. Morejón. 2001. Diferentes momentos de establecimiento del inundación permanente en el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.) y su influencia sobre el rendimiento, sus componentes y el control de malezas. *Cultivos Tropicales* 22(1):53-55.
- Sánchez-Díaz, M. y J. Aguirreolea. 2001. Relaciones Hídricas. **In:** Fisiología y Bioquímica Vegetal. Ed. Mundi- España. 17-30 p.
- SPSS. 2003. Programa Estadístico, Versión SPSS 12.0 Inc, Chicago, Il, USA
- Statgraphics. 2000. STATGRAPHICS Plus sobre Windows versión 5.0. Copyright 1994-2000. Statistical Graphics Corporation.
- Tarjuelo, J. M. 1995. El agua en el suelo. **In:** El riego por aspersión y su tecnología. Eds. Mundi-Prensa, 17-37 p.
- Yang, J. and J. Zhang. 2006. Grain filling of cereals under soli drying. *New Phytologist*, 169:223-236.