

COMPORTAMIENTO DE LA MASA SECA DE LA LÁMINA DE LA HOJA BANDERA DE PLANTAS DE ARROZ (*ORYZA SATIVA* L. VAR. J-104) DURANTE EL LLENADO DE LOS GRANOS

Maydelin Dorado Bermúdez¹, Aymara García López², Isel P. Pérez Cabeza¹, Zoila Palacio Odio¹, Maité Torres Leblanch¹ y Yaimé Escandón Hernández¹
e-mail: mdorado@inifat.co.cu

¹ Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical “Alejandro de Humboldt”

² Instituto de Investigaciones de Riego y Drenaje

RESUMEN

Los modelos de simulación del crecimiento de las plantas de arroz, han predicho que es posible incrementar el rendimiento potencial si se modifican algunas características morfológicas y fisiológicas de las plantas, entre ellas las relacionadas con las hojas. En consecuencia, conocer el comportamiento de las hojas durante la ontogenia de la planta, pudiera contribuir a identificar caracteres relacionados con el rendimiento. Por estas razones, el propósito de este trabajo fue estudiar cómo varían la masa seca y la concentración de nitrógeno de la hoja bandera durante el llenado de los granos, teniendo en cuenta que esta hoja es la fuente fundamental de fotoasimilados en este período. Para el experimento se utilizó la variedad de arroz J-104, la cual se sembró en dos épocas de siembra, en macetas de barro vidriado. Se determinó la masa seca y el contenido de nitrógeno de la lámina en la antesis, a los diez días siguientes y en la madurez fisiológica. Durante los primeros diez días después de la antesis, la masa seca de la lámina se redujo en marzo de 2000; mientras que en enero de 2001 se incrementó. Sin embargo, hacia la madurez fisiológica se redujo en ambas fechas de siembra. La concentración de nitrógeno foliar solo mostró diferencias significativas en la madurez, cuando los valores de enero de 2001 fueron menores. Los resultados revelaron que la masa seca y la concentración de nitrógeno de la lámina de la hoja bandera variaron durante el proceso de llenado de los granos y estos cambios estuvieron influidos por la época de siembra.

Palabras clave: arroz, hoja bandera, nitrógeno, masa seca.

CHANGES IN THE DRY MASS OF FLAG LEAF BLADES IN RICE PLANTS (*ORYZA SATIVA* L. VAR. J-104) DURING GRAIN FILLING

ABSTRACT

Simulation models of rice growth have predicted that the yield potential could be increased if some morphological and physiological characteristics of the rice plants are modified, such as those related to leaves. As a consequence, knowing the behavior of leaves during the ontogenesis of the plant could contribute to identify some important characters for improving yield. Since the flag leaf is considered the main source of photoassimilates for grain filling after anthesis, the objective of this paper was to study the variations of dry mass and nitrogen concentration in the lamina of the flag leaf during grain filling. The experiment was carried out in two different seeding dates. Rice plants (*Oryza sativa* L.) cv. J-104 were sown in glassed clay pots. The dry mass and the nitrogen content of the lamina were determined at anthesis, ten days after anthesis and at physiological maturity. During the first ten days after anthesis, the dry mass of the lamina was reduced in March 2000, while the values were increased in January 2001. However, the dry mass was reduced in both seeding dates at physiological

maturity. The nitrogen concentration of the lamina were only significantly different at physiological maturity, when the values of January 2001 were lower. The results showed that the dry mass and the nitrogen content of the lamina changed as the grain filling progressed and these changes were strongly influenced by the seeding date.

Key words: rice, flag leaf, nitrogen, dry mass.

INTRODUCCIÓN

La producción de materia seca durante el desarrollo de la planta de arroz, es uno de los factores más estudiados para tratar de incrementar el rendimiento potencial y para identificar las causas que separan los rendimientos reales de los valores potenciales (Peng *et al.*, 1999). La acumulación y movilización de materia seca se ha asociado con las deficiencias en el llenado de los granos de arroz; sin embargo, la relación causa-efecto entre ambos factores aún no se ha establecido (Peng *et al.*, 1999).

Los modelos matemáticos de simulación han predicho que es posible incrementar el rendimiento potencial en un 25 %, si se modifican algunas características morfológicas y fisiológicas de las plantas (Dingkuhn *et al.*, 1991), entre ellas las relacionadas con las hojas. En consecuencia, conocer el comportamiento de las hojas durante la ontogenia de la planta, pudiera contribuir a identificar caracteres que permitan mejorar rendimiento.

Los fotoasimilados producidos por la lámina de las hojas se distribuyen hacia los diferentes sumideros de la planta, como resultado de la interacción entre los órganos y la resistencia al flujo a través de las vías de transporte (Minchin *et al.*, 1996). Después de la antesis, la hoja bandera es la fuente fundamental de fotoasimilados para satisfacer la demanda de los granos y garantizar el rendimiento (Mohapatra *et al.*, 2004). Por estas razones, el propósito de este trabajo fue estudiar cómo varían la masa seca y el contenido de nitrógeno de la lámina de la hoja bandera, durante el llenado de los granos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones de cultivo

El experimento se llevó a cabo en el INIFAT, en Santiago de las Vegas, Ciudad de La Habana. Se utilizaron plantas de arroz de la variedad cubana J-104. Las semillas se desinfectaron en una solución de hipoclorito de sodio al 1% durante 30 minutos y posteriormente para su germinación, se colocaron sobre papel de filtro con agua destilada en placas Petri a temperatura ambiente. Cuando las plántulas emitieron una hoja cilíndrica y la radícula (Counce *et al.*, 2000), se sembraron en un suelo Gley Vértico-Crómico Nodular Ferruginoso típico (Hernández *et al.*, 1994), proveniente del Instituto de Investigaciones del Arroz en la localidad de Bauta, La Habana. El suelo se preparó por el método de fangueo y el transplante se llevó a cabo en marzo de 2000 y enero de 2001, fechas incluidas dentro de los meses recomendados para el cultivo del arroz en Cuba (IIA, 2001). Se colocaron 4 plántulas en macetas de barro vidriado, de 25 cm de diámetro, 31 cm de altura y 10 Kg de capacidad de suelo. A la edad foliar de 3 hojas, el número se redujo a una planta por maceta, las cuales se seleccionaron por su uniformidad.

La frecuencia de aplicación de los fertilizantes se siguió según los Instructivos Técnicos del Arroz (IIA, 2001) y las dosis se calcularon en función de la cantidad de suelo contenido en la maceta (López Bellido, 1991). En todos los casos los fertilizantes se aplicaron en solución. En el transplante se aplicaron 7g de nitrógeno en forma de urea, 0.4g de P_2O_5 como KH_2PO_4 y 0.8g de K_2O como KH_2PO_4 y KCl. Además, a los 7, 30, 60 y 85 días después se aplicó 1g de nitrógeno por maceta en forma de urea. Las plantas se regaron diariamente, de manera que se mantuvieran con una lámina de agua de 5 cm.

Estudio de la materia seca

Para llevar a cabo este estudio, los tallos principales de las plantas se seleccionaron al azar en la antesis, a los diez días siguientes y en la madurez fisiológica. El tallo se cortó a ras de suelo, las muestras se colocaron inmediatamente en la estufa a 105 °C durante una hora y a continuación se redujo la temperatura a 70 °C, hasta que la masa fue constante. Se determinó la masa seca de la lámina de la hoja bandera y de la panícula en una muestra compuesta por 4 plantas, con una balanza analítica Sartorius BA61. Además, la concentración de nitrógeno de la lámina se determinó por el método de Kjeldahl (Faust, 1987) en una muestra de 5 plantas.

Análisis estadístico

La masa seca y la concentración de nitrógeno de la lámina foliar se compararon mediante un Análisis de Varianza Factorial y las diferencias entre las medias se establecieron mediante la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan. Los datos de la concentración de nitrógeno se transformaron a raíz cuadrada para garantizar la homogeneidad de varianzas y la distribución normal. Por otra parte, la masa seca de la panícula en la madurez fisiológica se comparó mediante la prueba t de Student.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El estudio de la materia seca de la hoja bandera reveló que se producen variaciones durante el llenado de los granos. En marzo de 2000, la masa seca de la lámina a los diez días fue menor que el valor alcanzado en la antesis; mientras que en enero de 2001 fue mayor ($p < 0.05$) (fig. 1).

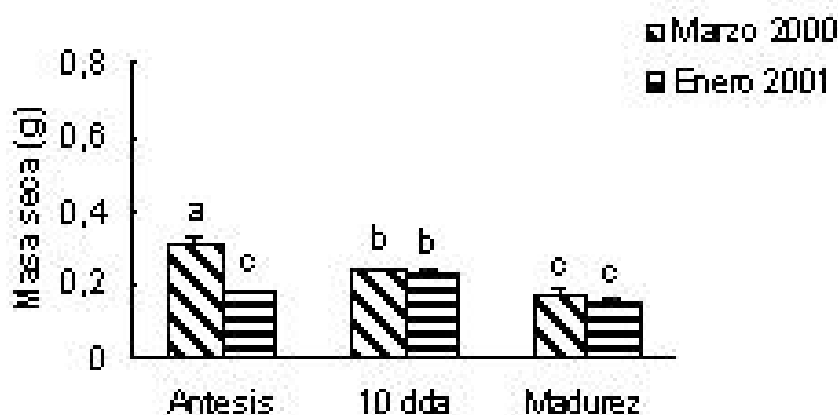


Fig. 1. Masa seca de la lámina de la hoja bandera de plantas de arroz var. J-104, en tres momentos del llenado de los granos y en dos fechas de siembra. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ ($S_x = 0.014$, $n=4$).

La reducción de la masa seca de la lámina detectada en marzo de 2000, pudiera atribuirse a un incremento de la movilización de fotoasimilados hacia los sumideros de la planta. El período comprendido durante los primeros diez días posteriores a la antesis se identifica como la fase de establecimiento de los granos, en la cual se produce la división celular para formar el embrión y el endospermo (Nagata *et al.*, 2001). No obstante, estudios anteriores han mostrado que en esta etapa temprana de la formación de los granos, los entrenudos del tallo y las vainas de las hojas se comportan como el sumidero dominante (Tsukaguchi *et al.*, 1996; Okawa *et al.*, 2002). En esta fecha de siembra pudo haber ocurrido que los entrenudos del

tallo hayan continuado su crecimiento en longitud y la acumulación de carbohidratos en los tejidos de reserva, de modo que la demanda de fotoasimilados provenientes de la hoja bandera haya sido mayor.

En el caso de enero de 2001, la masa seca de la lámina en la antesis fue significativamente menor ($p < 0.05$), que el valor alcanzado en marzo de 2000. Al parecer estas diferencias no se deben al contenido de compuestos nitrogenados, pues la concentración de nitrógeno en la antesis fue similar ($p < 0.05$) en las dos fechas de siembra (fig. 2). Al respecto, todo parece indicar que las diferencias se corresponden con los niveles de carbohidratos almacenados durante el período vegetativo.

A los diez días, la masa seca de la lámina en enero de 2001 se incrementó con relación al valor observado en la antesis (fig. 1). Este comportamiento pudiera deberse a que la actividad de los sumideros de la planta, por ejemplo los entrenudos del tallo, se haya reducido. O sea, puede haber cesado el crecimiento de los entrenudos o haberse reducido la acumulación de carbohidratos. Bajo estas condiciones, los fotoasimilados remanentes, que no fueron utilizados por otros sumideros de la planta, pudieran acumularse en las hojas y generar un incremento en la masa seca de la lámina.

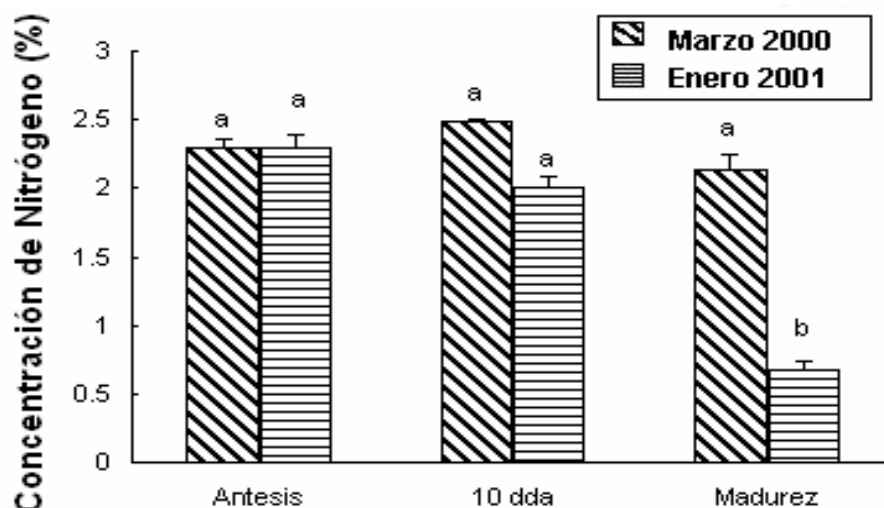


Fig. 2. Concentración de nitrógeno en la lámina de la hoja bandera de plantas de arroz var. J-104, en dos fechas de siembra y en tres momentos del llenado de los granos. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ ($S_x=0.082$, $n=5$).

Otra explicación pudiera encontrarse en la fotosíntesis de las hojas. La actividad fotosintética de la hoja bandera pudo haber sido elevada en este período, de modo que la disponibilidad de fotoasimilados fuera suficiente para satisfacer la demanda de los sumideros de la planta y la acumulación en los tejidos de la lámina foliar. Sin embargo, esta explicación no coincide con el hecho de que la masa seca en enero de 2001 fue menor ($p < 0.05$) que en marzo de 2000 (fig. 1). Además, la concentración de nitrógeno de la lámina en la antesis y a los diez días siguientes fue similar ($p < 0.05$) en las dos fechas de siembra (fig. 2), lo que pudiera significar que no se produjeron diferencias significativas en la fotosíntesis.

Aunque la fotosíntesis de las hojas depende de varios factores, entre ellos el uso eficiente de la radiación solar (Hasegawa y Horie, 1996), se ha encontrado una relación estrecha entre la tasa fotosintética y la concentración de nitrógeno foliar en el arroz y en otros cultivos (Hasegawa, 1999). De hecho, Keulen y Seligman (1987), citado por Hasegawa (1999), afirman que esta relación constituye la base de muchos modelos de crecimiento.

En el arroz se ha encontrado, que a medida que se incrementa la concentración de nitrógeno en las hojas aumenta la tasa fotosintética y el uso eficiente de la radiación solar (Hasegawa y Horie, 1996). Teniendo en cuenta estas evidencias, es posible que el incremento de la masa seca de la lámina durante los primeros diez días posteriores a la antesis, en enero de 2001, se deba a una reducción de la actividad de los sumideros y no a un incremento de la actividad de la fuente.

Por otra parte, la masa seca de la lámina se redujo ($p < 0.05$) desde los diez días que siguen a la antesis hasta la madurez fisiológica, en las dos fechas de siembra (fig. 1). Esta disminución pudiera estar relacionada con la movilización de fotoasimilados hacia los granos. A partir de los diez días posteriores a la antesis se produce una transición en la actividad de las estructuras del tallo, las cuales reducen su actividad como sumidero de fotoasimilados (Okawa *et al.*, 2002). En este momento se inicia el llenado activo de los granos (Nagata *et al.*, 2001; Okawa *et al.*, 2002) y la panícula se convierte en el sumidero más importante (Okawa *et al.*, 2002). La demanda de fotoasimilados es alta en esta etapa, pues a partir de los diez días después de la antesis se inicia la fase de grano lechoso, en la cual la incorporación de azúcares solubles a polisacáridos insolubles, fundamentalmente almidón, es máxima (Su, 2000).

No obstante, es interesante notar que la masa seca de la panícula en la madurez fisiológica, fue significativamente diferente ($p < 0.05$) entre fechas de siembra (fig. 3). En este estudio, la masa seca de la panícula en marzo de 2000 superó los valores alcanzados en enero de 2001 (fig. 3). Este resultado pudiera atribuirse a diferencias entre fechas de siembra en cuanto a la disponibilidad de fotoasimilados para satisfacer el proceso de llenado. El análisis de la concentración de nitrógeno reveló que en marzo de 2000 los niveles se mantuvieron constantes; aunque en enero de 2001 se redujeron hacia la madurez fisiológica ($p < 0.05$) (fig. 2).

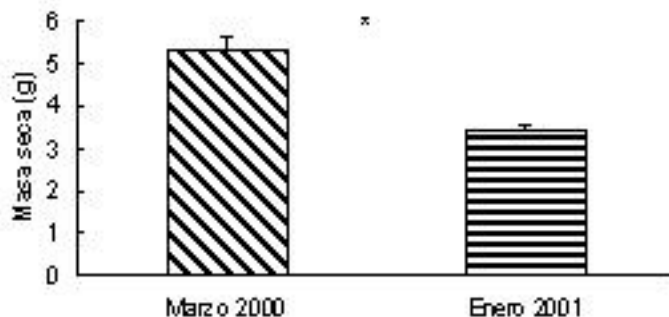


Fig. 3. Masa seca de la panícula de plantas de arroz var. J-104 en la madurez fisiológica, en dos fechas de siembra ($t = 5.68^*$, $n = 4$, $p < 0.05$).

La disminución de la concentración de nitrógeno en enero de 2001, sugiere que en la lámina se había iniciado el proceso de senescencia, el cual incluye eventos como la ruptura de compuestos nitrogenados, la disminución de los niveles de RuBisCO y la ruptura de complejos de proteínas que contienen clorofila (Kura-Hota *et al.*, 1987 citado por Murchie *et al.*, 1999). Además, se ha estimado que el uso eficiente de la radiación solar disminuye gradualmente desde la mitad del período reproductivo hacia la madurez fisiológica (Hasegawa y Horie, 1996). En este caso podría esperarse que este proceso fuera más acentuado ante la reducción de los niveles de nitrógeno, como sucedió en enero de 2001 (fig. 2).

Estas condiciones afectan negativamente el proceso fotosintético, de manera que la disponibilidad de fotoasimilados pudo haber sido menor en esta fecha de siembra, y se afectara de este modo la masa seca de la panícula. Además, las diferencias en la masa seca de la panícula sugieren que la movilización de las reservas del tallo no fue suficiente para satisfacer el llenado de los granos en enero de 2001.

Esta explicación involucra solo los eventos ocurridos en la fuente; pero otros elementos pudieran encontrarse en la actividad de la panícula como sumidero de carbono. La habilidad de la panícula para utilizar los fotoasimilados disponibles, determinada por ejemplo por la expresión de enzimas claves en el proceso de incorporación de azúcares solubles a polisacáridos insolubles, puede haberse afectado en enero de 2001, de modo que la masa seca fuera menor. Experimentos posteriores pudieran contribuir a aclarar si la limitación se encuentra en la fuente, el sumidero o en ambos.

CONCLUSIONES

La masa seca de la lámina y el contenido de nitrógeno de la hoja bandera variaron de acuerdo con la fase de desarrollo de los granos, lo que pudiera estar relacionado con los cambios en la actividad de los órganos como fuente o sumidero de carbono. Este proceso está influido por la época de siembra, por lo que su estudio pudiera contribuir a la selección de genotipos apropiados para cada fecha de siembra.

REFERENCIAS

- Counce PA., Keisling TC., Mitchell AJ. (2000).** A uniform, objective and adaptative system for expressing rice development. *Crop Sci.* 40 (2): 436-443.
- Dingkuhn M., Penning de Vries F.W.T., De Datta S.K., van Laar H.H. (1991).** Concepts for a new plant type for direct seeded flooded tropical rice. P. 17-38. In: *Direct seeded flooded rice in the tropics.* International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines.
- Faust H., Sebastianelli J.A. Axmann H. (1987).** Manual de laboratorio. Métodos para análisis de ¹⁵N. Curso Internacional de Entrenamiento sobre el Uso de ¹⁵N en Ciencias de Suelos, Nutrición Vegetal y Biotecnología Agrícola FAO/ OIEA. Academia de Ciencias RDA Leipzig ed. pp. 30-34.
- Hasegawa T. (1999).** Changes in vertical distribution of leaf nitrogen with the growth stage and the influence on dry matter production in rice. *Plant Prod. Sci.* 2 (1): 37-46.
- Hasegawa T. y Horie T. (1996).** Leaf nitrogen, plant age and crop dry matter production in rice. *Field Crop Res.* 47 (2): 107-116.
- Hernández A., Pérez JMJ., Boch D., Rivero L. (1994).** Nueva versión de clasificación genética de los suelos de Cuba. Instituto de Suelos, MINAG. 66p.
- IIA (2001).** Instructivos Técnicos para el Cultivo del Arroz.
- López-Bellido L. (1991).** Cultivos herbáceos. Cereales. Vol.1. Ediciones Mundi-prensa. Madrid.
- Minchin P.E.H., Thorpe M.R. (1996).** What determines carbon partitioning between competing sinks. *Journal Exp. Bot.* 47. Special Issue. 1293-1296.
- Mohapatra P.K., Masamoto Y., Morita S., Takanashi J., Kato T., Itani T., Adu-Gyamfi J.J., Shunmugasundaram M., Nguyen N. T., Saneoka H., Fujita K. (2004).** Partitioning of ¹³C-labelled photosynthate varies with growth stage and panicle size in high-yielding rice. *Functional Plant Biol.* 31: 131-139.

- Murchie E.H., Chen Y., Hubbart S., Peng S., Horton P. (1999).** Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. *Plant Physiol.* 119: 553-563.
- Nagata K, Yoshinaga S, Takanashi J. and Terao T. (2001)** Effects of dry matter production of nonstructural carbohydrates and nitrogen application on grain filling in rice cultivar Takanari, a cultivar bearing a large number of spikelets. *Plant Prod. Sci.* 4(3): 173-183.
- Okawa S., Makino A., Mae T. (2002).** Shift of the major sink from the culm to the panicle at the early stage of grain filling in rice (*Oryza sativa* L cv. Sasanishiki). *Soil Sci. Plant Nutrition.* 48: 237-242.
- Peng S., Cassman KG., Virmani SS., Sheehy J., Khush GS. (1999).** Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential. *Crop Sci.* 39 (6): 1552-1559.
- Su J Ch. (2000).** Starch synthesis and grain filling in rice. *Carbohydrate Reserves in Plants. Development in Crop Science.* Vol. 26. Synthesis and Regulation. A. Kumar, N. Kaur (eds.). Elsevier, p. 107.
- Tsukaguchi T., Horie T., Ohnishi M. (1996).** Filling percentage of rice spikelets as affected by availability of non-structural carbohydrates at the initial phases of grain filling. *Japan. J. Crop Sci.* 65: 445-452.