

PARTICIPACIÓN DE LOS CARBOHIDRATOS ALMACENADOS EN ENTRENUDOS DEL TALLO EN EL LLENADO DE LOS GRANOS DE PLANTAS DE ARROZ EXPUESTAS A DÉFICIT HÍDRICO

Aymara García¹, Maydelín Dorado², Zoila Palacio², Isel Pérez² y Mayté Torres²

¹ *Instituto de Investigaciones de Riego y Drenaje (IIRD), Cuba*

² *Instituto de Investigaciones Fundamentales en la Agricultura Tropical, "Alejandro de Humboldt" (INIFAT), Cuba*

Introducción

En cereales, el almacenamiento de carbohidratos se considera como una forma temporal de acumular productos fotosintéticos que, posteriormente pueden transportarse hacia los granos (Guedira y Paulsen, 2002). Ha sido determinado en varios órganos de la planta de arroz como hoja bandera, vainas foliares, granos y tallos para conocer su distribución y contribución al rendimiento ante diferentes factores abióticos (Yang *et al.*, 2002; Okawa *et al.*, 2003; He *et al.*, 2005). Sin embargo, pocos estudios se han realizado específicamente en los entrenudos del tallo principal, bajo de déficit de agua en el suelo que, como una fuente importante para los sumideros esenciales de las plantas cultivadas en estas condiciones. Aunque se han demostrado las ventajas de la suspensión temporal del riego en la fase de crecimiento vegetativo del arroz (Polón y Castro, 1999; IIA, 2001), aún no se cuenta con suficiente información de como ocurre la movilización de las reservas de carbohidratos en nuestras condiciones. Por lo que, el objetivo del presente trabajo consistió en, conocer la participación de los carbohidratos almacenados en entrenudos del tallo principal de plantas de arroz expuestas al déficit hídrico en la fase de ahijamiento, y su posible contribución al rendimiento en grano.

Materiales y Métodos

Los experimentos se realizaron en áreas del INIFAT. Se utilizaron semillas de arroz (var. Jucarito –104) que fueron esterilizadas con una solución de hipoclorito de sodio al 1% durante 30 minutos. Se sembraron tres semillas pre-germinadas en cada maceta que contenía suelo Gley Vértico-Crómico Nodular Ferruginoso típico (Hernández *et al.*, 1999), distribuidas sobre un diseño completamente aleatorizado. La siembra se realizó en dos épocas en frío (febrero, 2002) y primavera (Abril, 2003) y las aplicaciones de fertilizantes NPK se efectuaron según lo descrito por IIA (2001). Se emplearon dos tratamientos de humedad en el suelo, uno consistió en mantener las plantas con una lámina de aniego de 5cm hasta el 50% de la paniculación (control) y otro, en dejar de regar las plantas a los 57 días después de la siembra (estrés) en cada época por 15 días en la fase de ahijamiento. El porcentaje de humedad en el suelo se evaluó en base a masa húmeda. En el momento de la antesis, 10 días posteriores y en la madurez fisiológica se seleccionaron 4 plantas al azar por tratamiento, y se les determinó la concentración de los carbohidratos solubles, almidón y totales en los tres entrenudos superiores del tallo principal: pedúnculo (Ped), segundo (Ent2) y tercer (Ent3) utilizando el método de la antrona. Se calcularon las tasas de movilización de las reservas de los carbohidratos totales entre los 10 días posteriores a la antesis y la madurez fisiológica (Yang *et al.*, 2002). En la cosecha se cuantificó el rendimiento y sus componentes. Se determinó el error estándar y las diferencias entre los tratamientos.

Resultados y Discusión

La tabla 1 indica que en la época de primavera las plantas se caracterizaron por una mayor capacidad de crecimiento en: altura, área foliar del tallo principal y producción de materia seca, pero en ambas épocas el déficit afectó significativamente el crecimiento y del contenido relativo de agua (CRA) de estas plantas, pero incrementó significativamente la concentración de nitrógeno en las hojas.

Tabla 1 Comportamiento de las variables fisiológicas en las plantas que se le suspendió el riego por 14 días (estrés) y las de aniego (control) en las épocas de frío y en la primavera

Época	Tratamiento	CRA (%)	Altura (cm)	Área Foliar TP (cm ²)	Número Tallos	Masa seca aérea (g)	Masa seca TP (g)	Nitrógeno foliar (%)
Frío	Control	85.9 a	74.7 a	141.9 a	18.6 a	18.6 a	1.4	3.27 b
	Estrés	68.3 b	66.0 b	115.5 b	16.6 b	14.9 b	1.1	4.62 a
	ES(±)	1.27***	1.74***	6.06***	0.46**	0.67***	0.08 ns	0.34**
Primavera	Control	88.9 a	92.1	174.9 a	14.8 a	60.5 a	2.8	3.92 b
	Estrés	69.9 b	88.3	151.9 b	13.2 b	47.9 b	2.3	4.44 a
	ES(±)	1.92***	5.48 ns	5.65**	0.37***	3.01***	0.24 ns	0.13**

TP: Tallo Principal

Letras iguales no difieren según Tukey HSD, ***Significativo para $P \leq 0.001$, **Significativo para $P \leq 0.01$, ns: No Significativo, n=5

Los contenidos de carbohidratos solubles, almidón y totales, en los tres entrenudos superiores del tallo principal, presentaron variaciones significativas. Se aprecia que la concentración de carbohidratos solubles se modificó en función de la época de siembra (Fig. 1 A y B) y, se alcanzaron los mayores niveles en frío. Sin embargo, en esta época cuando comenzó la antesis el déficit hídrico disminuyó su contenido en el pedúnculo y segundo entrenudos, pero lo incrementó en el tercero. Se evidenció elevadas concentraciones a los 10 días posteriores siendo significativo para el segundo entrenudo. En la primavera, no hubo diferencias entre los tratamientos aplicados ni entre los momentos de la antesis y los 10 días posteriores, pero contrario a lo observado en frío, a los 10 días los valores fueron menores que en la antesis.

Las máximas concentraciones de almidón (Fig. 1 C y D) y carbohidratos totales (Fig. 1 E y F) se producen alrededor de los 10 días de iniciada la antesis principalmente en la época de frío y, en la primavera se reducen. El tercer entrenudo se caracterizó por altas concentraciones seguido del segundo y el pedúnculo respectivamente. Sin embargo, desde los 10 días hasta la madurez fisiológica los contenidos de carbohidratos totales, solubles y de almidón disminuyen drásticamente en los entrenudos y tratamientos estudiados.

Los resultados demuestran que el proceso de llenado de los granos, fundamentalmente de síntesis de almidón (Yang *et al.*, 2003) comienza a partir de los 10 días de la antesis en la época de frío (Okawa *et al.*, 2002); mientras que en primavera en la antesis. Lo anterior indica que la época de siembra modificó la habilidad de acumulación y movilización de carbohidratos en los entrenudos. Desde los 10 días hasta la madurez fisiológica la acumulación de carbohidratos totales, solubles y de almidón en los entrenudos disminuyen probablemente porque ocurrió una activa movilización de las reservas de carbohidratos almacenadas en los entrenudos hacia otros órganos receptores o sumideros. Este resultado sugiere que los entrenudos actúan como sumideros temporales de fotoasimilados antes de la antesis y como órganos fuentes 10 días después de iniciado este proceso lo que contribuye al llenado de los granos.

La movilización de las reservas de carbohidratos totales, que se habían acumulado hasta los 10 días de la antesis en los entrenudos superiores del tallo principal, se intensificó desde los 10 días posteriores hasta la madurez, periodo que se caracterizó por una activa movilización (Fig. 2). La tasa siempre se favoreció en aquellas plantas que se les suspendió el suministro de agua. Por otra parte, existen diferencia en la capacidad de los entrenudos para movilizar sus reservas que a su vez varió en las épocas en que se efectuaron las siembras tal es el caso del tercer entrenudo que fue superior al resto en frío.

La figura 3 muestra que la masa seca de panícula se incrementó significativamente desde los 10 días posteriores a la antesis hasta la madurez, siendo mayor en la época de frío y en las plantas expuestas al déficit de agua. Este resultado demostró que los fotoasimilados acumulados antes de la antesis se incorporan hacia las panículas para la formación del grano. Por lo anterior, las panículas durante este periodo constituyen el principal sumidero de los carbohidratos almacenados (Okawa *et al.*, 2002).

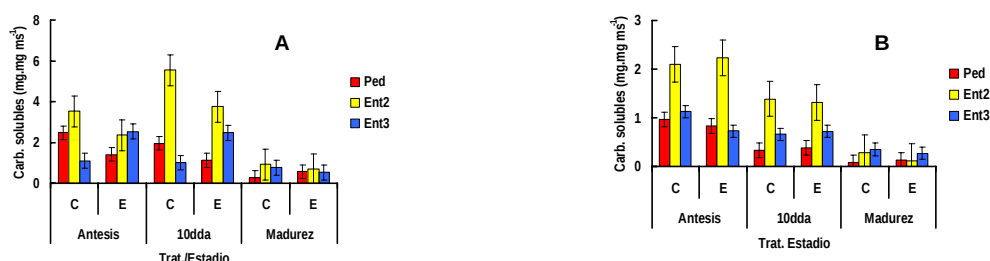


Figura 1 Contenidos de carbohidratos solubles (A y B), almidón (C y D) y carbohidratos totales (E y F) en los diferentes entrenudos del tallo principal pedúnculo (Ped), segundo (Ent2) y tercero (Ent3) evaluados en la antesis, 10 días posteriores y en la madurez fisiológica en plantas de los tratamientos control (C) y estrés (E) sembradas en las épocas de frío (A, C y E) y en la primavera (B, D y F). Líneas verticales indican el error estándar para $p<0.05$, $n=4$

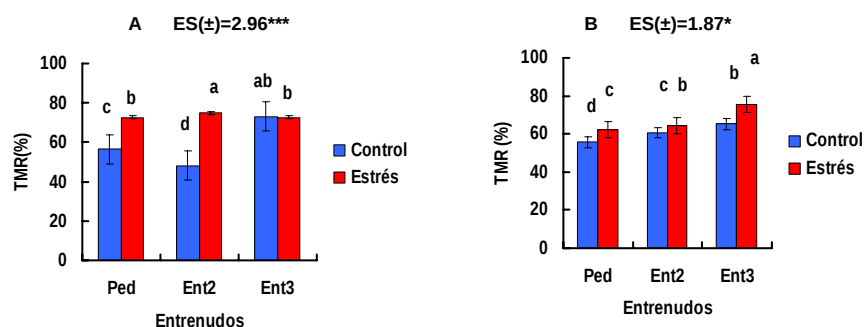


Figura 2 Tasa de movilización de las reservas de carbohidratos totales desde los 10 días posteriores a la antesis hasta la madurez fisiológica en los tres entrenudos superiores del tallo principal pedúnculo (Ped), segundo (Ent2) y tercero (Ent3) en plantas de los tratamientos control y estrés sembradas en las épocas de frío (A) y en la primavera (B). Líneas verticales indican el error estándar para $p<0.05$, $n=4$

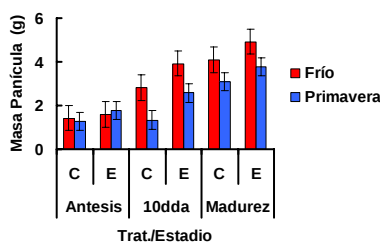


Figura 3 Comportamiento de la masa seca de la panícula del tallo principal en la antesis, 10 días posteriores y en la madurez fisiológica en plantas de los tratamientos control y estrés en las épocas de frío y en la primavera. Líneas verticales indican el error estándar para $p<0.05$, $n=4$

Los valores de los coeficientes confirmaron que hubo correlaciones altamente significativas pero negativas entre la masa seca de la panícula del tallo principal con las concentraciones de carbohidratos totales, solubles y de almidón y la correlación tiende a ser más estrecha en las plantas que fueron expuestas al déficit (Tabla 2). Este resultado sugirió que en la medida que aumentó la masa seca de la panícula disminuyeron las concentraciones de los carbohidratos; por lo que el llenado de las panículas de las plantas tuvo una fuerte dependencia de los fotoasimilados acumulados hasta ese momento (Okawa et al., 2003).

Tabla 2 Valores de los coeficientes de correlación y ecuaciones de regresión entre la masa seca de la panícula con los contenidos de carbohidratos totales y solubles y el almidón en la madurez fisiológica

	Frío		Primavera	
	Control	Estrés	Control	Estrés
Carbohidratos Totales	$r=-0.69^{**}$ $y=-15.4x+75.8$	$r=-0.92^{***}$ $y=-16.3x+69.2$	$r=-0.73^{***}$ $y=-3.8x+30$	$r=-0.81^{***}$ $y=-6.96x+39.9$
Carbohidratos Solubles	$r=-0.60^{**}$ $y=-1.65x+9.49$	$r=-0.92^{***}$ $y=-2.64x+11.1$	$r=-0.72^{***}$ $y=-0.68x+4.35$	$r=-0.87^{***}$ $y=-0.89x+5.38$
Almidón	$r=-0.71^{**}$ $y=-13.9x+66.6$	$r=-0.91^{***}$ $y=-13.8x+58.4$	$r=-0.69^{**}$ $y=-3.1x+25.1$	$r=-0.81^{***}$ $y=-6.26x+35.5$

** Significativo $P \leq 0.01$, *** Significativo $P \leq 0.001$

El rendimiento, el número de panículas por planta y de granos llenos por panícula se modificaron significativamente en cada época de siembra por efecto de los tratamientos aplicados, y todos estos caracteres fueron superiores significativamente en las plantas expuestas al estrés respecto a las anegadas. Por otra parte, existió una tendencia a que los valores del rendimiento y del número de panículas fueron mayores en la época de frío; mientras que el número de granos llenos se mantuvo casi constante tanto en el frío como en la primavera. Por el contrario, el peso de mil granos no sufrió variaciones significativas ni entre épocas ni entre tratamientos (Tabla 3. Similares resultados informan Polón y Castro (1999) también en el arroz en plantas de la variedad J-104 sujetas a estrés hídrico durante 35 días en la fase vegetativa, donde el número de granos llenos por panícula fue el componente que tuvo una influencia significativa.

Tabla 3. Rendimiento y sus componentes de las plantas cultivadas en las épocas de frío y primavera en los tratamientos control y estrés

Época	Tratamiento	Rendimiento (g. planta ⁻¹)	Número de panículas/ planta	Número de granos llenos/ panícula	Peso Mil granos (g)
Frío	Control	35.0 b	20 b	59 b	28.5
	Estrés	45.4 a	24 a	69 a	28.1
	ES (±)	1.13*	0.89*	3.13*	1.29ns
Primavera	Control	27.6 b	17 b	56 b	29.3
	Estrés	39.6 a	21 a	67 a	28.4
	ES (±)	0.85*	0.87*	2.32*	1.29ns

Letras iguales no difieren para $p < 0.05$ (n=8)

En la tabla 4 se observa que, el rendimiento correlacionó positiva y significativamente con el número de panículas por planta en los dos tratamientos de la época de frío y en la primavera en el tratamiento control; pero con el peso de mil granos solamente en el tratamiento control de ambas épocas de siembra. En cambio, el rendimiento tuvo una correlación positiva y significativa para ambas épocas de siembra y tratamientos en el número de granos llenos por panícula, la masa seca de la panícula y la concentración de carbohidratos totales en los entrenudos. Este resultado indicó que en estas condiciones el número de panículas por planta, de granos llenos por panícula, la masa seca de la panícula y la concentración de carbohidratos totales fueron los caracteres de mayor contribución al incremento del rendimiento de las plantas estresadas y también se consideró que en estas plantas hubo un mayor movilización de las reservas de los carbohidratos acumulados en los diferentes de los entrenudos.

Tabla 4. Coeficientes de correlación y ecuaciones de regresión entre el rendimiento, sus componentes, la masa seca de la panícula y la concentración de carbohidratos totales

Época	Tratamiento	Número de panículas/ planta	Número granos llenos/ panícula	Peso Mil granos (g)	Masa seca panícula (g)	Carbohidratos Totales (mg/mgms)
Frío	Control	$r=0.86^{***}$ $y=1.87x-2.7$	$r=0.71^{**}$ $y=0.3x+17.5$	$r=0.63^*$ $y=0.37x+23.9$	$r=0.66^*$ $y=3.72x+18.0$	$r=0.79^{**}$ $y=7.95x+7.3$
	Estrés	$r=0.79^{**}$ $y=0.69x-28.9$	$r=0.74^{**}$ $y=0.22x+30.9$	$r=0.57^{ns}$ $y=0.43x+33.5$	$r=0.66^*$ $y=4.4x+23.9$	$r=0.91^{***}$ $y=5.66x+23.8$
	ES (±)					
Primavera	Control	$r=0.57^{ns}$ $y=0.95x+11.3$	$r=0.66^*$ $y=0.30x+10.6$	$r=0.85^{***}$ $y=0.58x+10.6$	$r=0.84^{***}$ $y=9.33x-2.76$	$r=0.86^{***}$ $y=9.27x-2.6$
	Estrés	$r=0.77^{**}$ $y=0.51x+28.9$	$r=0.75^{**}$ $y=0.15x+29.7$	$r=0.48^{ns}$ $y=0.23x+32.9$	$r=0.64^*$ $y=1.8x+33.0$	$r=0.92^{***}$ $y=2.76x+29.9$
	ES (±)					

* Significativo $P \leq 0.05$, ** Significativo $P \leq 0.01$, *** Significativo $P \leq 0.001$, ns: No Significativo

Referencias

1. Guedira M, Paulsen M. Accumulation of starch in wheat grain under different shoot/root temperature during maturation. *Functional Plant Biology* 29(4): 495-503, 2002.
2. He HY, Koike M, Ishimaru T, Ohsugi R, Yamagishi T. Temporal and spatial variations of carbohydrate content in rice leaf sheath and their varietal differences. *Plant Production Science* 8(5): 546-562, 2005.
3. IIA (Instituto de Investigaciones del Arroz). Instructivo técnico del arroz, 2001.
4. Hernández A, Pérez JM, Bosh D, Rivera L. Nueva versión de Clasificación genética de los suelos de Cuba. Editorial Agrinfor, MINAG, La Habana, Cuba 102p, 1999.
5. Mc Cready, Guggolz J, Vernon S, Owens HS. Determination of starch and amyloso in vegetables. *Analytical Chemistry*, 22(9): 1156-1158, 1950.
6. Okawa S, Makino A, Mae T. 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, 2003.
7. Okawa S, Makino A, Mae T. Shifts of the major sink from the culm to the panicle at the early stage of grain filling in rice (*Oryza sativa* L.). *Soil Science and Plant Nutrition* 48: 237-242, 2002.
8. Polón R, Castro R. Aplicación del estrés hídrico como alternativa para incrementar el rendimiento en el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.). *Cultivos Tropicales* 20(3): 37-39, 1999.
9. Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q. Carbon remobilization and grain filling in Japonica/Indica hybrid rice subjected to postanthesis water deficit. *Agronomy Journal* 9(1): 102-109, 2002.
10. Yang J, Zhang J, Wang W, Liu L, Zhu Q. Postanthesis water deficits enhance grain filling in two-line hybrid rice. *Crop Science* 43: 2099- 2108, 2003.