

ACUMULACIÓN Y MOVILIZACIÓN DE MATERIA SECA EN LOS ENTRENUDOS DEL TALLO PRINCIPAL DE PLANTAS DE ARROZ (*Oryza sativa* L. var. J-104)

Maydelin Dorado-Bermúdez¹, Aymara García López² e Isel P. Pérez Cabeza¹

¹*Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical (INIFAT). Calle 2 esq. 1, Santiago de las Vegas, La Habana, Cuba. mdorado@inifat.co.cu*

²*Instituto de Ingeniería Agrícola*

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue estudiar la acumulación y movilización de materia seca en los tres entrenudos superiores del tallo principal de plantas de arroz, durante el llenado de los granos. El experimento se llevó a cabo en cuatro fechas de siembra, en macetas de barro vidriado con un suelo Hidromórfico Gley Nodular Ferruginoso, típico para la siembra del arroz. Se determinó la longitud, la masa seca y la concentración de carbohidratos de los tres entrenudos superiores de la variedad J-104. La acumulación de carbohidratos en los entrenudos se incrementó desde la antesis hasta los diez días siguientes y a partir de este momento disminuyó hasta la madurez fisiológica, al igual que la masa seca. En general, la tasa de movilización de las reservas del tallo desde los diez días posteriores a la antesis hasta la madurez fisiológica, fue similar para los tres entrenudos en las cuatro fechas de siembra estudiadas. Esta movilización coincidió con la disminución del área foliar del tallo principal. La correlación encontrada en este experimento entre la masa seca de los entrenudos y la concentración de carbohidratos, sugiere que la masa seca de los entrenudos pudiera emplearse como criterio para la selección de variedades con una alta capacidad de movilización de las reservas.

Palabras clave: arroz, *Oryza sativa*, carbohidratos, reservas del tallo.

ABSTRACT

The aim of this paper was to study the dry mass accumulation and mobilization from the three internodes of the main stem during rice grain filling. The experiment was carried out in four planting dates on a Hydromorphic Gley Nodular Ferruginous soil, contained in glassed-clay pots. The length, the dry mass and the carbohydrate content of the three main internodes of the rice cultivar J-104 were determined. The carbohydrate accumulation increased during the first ten days after anthesis and decreased afterwards until the physiological maturity. The dry mass of the internodes showed a similar trend. In general, the stem reserve mobilization rate was similar among the three internodes at the four planting dates. This mobilization coincided with the reduction in the leaf area of the main stem. The correlation found in this experiment between the internodes dry mass and its carbohydrate concentration suggests that the dry mass of the internodes could be used to identified cultivars with a high capacity of carbon reserve mobilization.

Key words: rice, *Oryza sativa*, carbohydrates, stem reserves.

INTRODUCCIÓN

El estancamiento de la producción arroceras en la última década, unido a la escasez de reservas en los almacenes mundiales y el precio de los alimentos, indica que la producción de este cereal debe incrementarse significativamente en los próximos años para lograr satisfacer las demandas alimentarias de la población (FAO, 2009). Por otra parte, el incremento de la temperatura en 1-3 °C, como resultado del cambio climático, se espera que provoque una reducción en el rendimiento de este cultivo (Jaggard *et al.*, 2010).

En este contexto, la selección de nuevas variedades de arroz con mayor rendimiento potencial, adaptadas a condiciones adversas del ambiente, se perfila como la estrategia fundamental para

aumentar la productividad en los próximos años. Aunque en Cuba los rendimientos arroceros están por debajo del valor potencial, la selección de variedades con una mayor eficiencia fisiológica, unido a prácticas agronómicas que favorezcan la expresión de la productividad en condiciones de bajos insumos de agua y fertilizantes, son eslabones esenciales en la estrategia para incrementar el rendimiento (Suárez *et al.*, 2011).

El aumento de la asimilación del carbono en las hojas se ha identificado como un elemento clave para lograr incrementos sostenibles del rendimiento del arroz, ya sea mediante el mejoramiento de caracteres morfológicos o de la eficiencia fotosintética (Zhu *et al.*, 2010). Una de las estrategias más radicales puesta en práctica para alcanzar este resultado, es el incremento de la fotosíntesis mediante la generación de plantas de arroz con metabolismo C4 (Hibberd y Covshoff, 2011). Sin embargo, cualquier incremento de la producción de carbohidratos en las hojas debe estar asociado a una distribución eficiente de los fotoasimilados hacia la panícula, y al uso del carbono en los granos para sostener el proceso de llenado. En este análisis es necesario tener en cuenta la acumulación de carbohidratos de reserva en el tallo y su posterior movilización hacia los granos.

En el arroz, los entrenudos del tallo forman una vía para el transporte de la nutrición mineral desde las raíces y los fotoasimilados desde las hojas. Además, funcionan como órganos de reserva que acumulan carbohidratos, los cuales se movilizan durante el llenado de los granos cuando las plantas están expuestas a condiciones de estrés biótico y abiótico (Hattori *et al.*, 2008). Por estas razones, el objetivo de este trabajo fue estudiar la acumulación y movilización de materia seca en los tres entrenudos superiores del tallo principal de plantas de arroz, durante el llenado de los granos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones de cultivo

El experimento se llevó a cabo en áreas del Laboratorio de Técnicas Nucleares del Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical (INIFAT), en Santiago de las Vegas, La Habana. Para el estudio se seleccionó la variedad cubana de arroz (*Oryza sativa* L.) Jucarito-104 (J-104), la cual se encuentra entre las principales variedades comerciales de Cuba. La duración del ciclo en la época de invierno es de 150 días y 133 días en la de primavera (IIA, 2005).

Las semillas se esterilizaron en una solución de NaHClO_3 al 1% durante 30 minutos y se colocaron para su germinación sobre papel de filtro con H_2O destilada, en placas Petri a temperatura ambiente. Cuando emergieron la radícula y la primera vaina foliar del coleoptilo (Counce *et al.*, 2000), se sembraron de forma directa 4 semillas pre-germinadas sobre un suelo Hidromórfico Gley Nodular Ferruginoso típico (Instituto de Suelos, 1999), contenido en macetas de barro vidriado (0.25m de diámetro, 0.31m de altura y 10 kg de capacidad). El suelo se preparó por el método de fangueo (mezcla de agua y fango) y la siembra se llevó a cabo en marzo de 2000, enero de 2001, febrero de 2002 y marzo de 2003, fechas incluidas dentro de los meses recomendados para el cultivo del arroz en Cuba (IIA, 2005). Cuando las plantas tuvieron 3 hojas en el tallo principal, el número se redujo a una planta por maceta, seleccionadas por su uniformidad.

Los fertilizantes se aplicaron en solución, según la frecuencia recomendada en los Instructivos Técnicos del Arroz (IIA, 2005) y las dosis se calcularon en función de la cantidad de suelo contenido en la maceta. En la siembra se aplicaron 0.4 g de P_2O_5 y 0.8 g de K_2O como KH_2PO_4 y KCl. El fertilizante nitrogenado se aplicó en forma de urea en tres momentos: cuando las plantas tenían cuatro hojas, en la fase de macollamiento y al inicio de la paniculación (IIA, 2005). Las plantas se regaron diariamente, de manera que se mantuvieran con una lámina de agua de 5cm.

Estudio de la distribución de materia seca

El experimento se llevó a cabo según un diseño completamente aleatorizado, en el cual la posición de cada planta se realejó cada 7 días. Se seleccionaron al azar 4 plantas en la antesis, a los diez días siguientes y en la madurez fisiológica. La antesis se consideró como el momento en que abrieron las flores en el 90% de la panícula y la madurez fisiológica como el momento en la panícula alcanzó la coloración amarilla característica (IRRI, 2011). El tallo principal de cada planta se identificó en la antesis, de manera que pudiera conocerse la cantidad de días transcurridos a partir de este momento. 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 longitud y la masa seca de los tres entrenudos superiores y la masa seca de la panícula. La masa seca de los órganos se determinó con balanza analítica Sartorius BA61. Además se determinó la concentración de carbohidratos en los tres entrenudos superiores del tallo principal por el método de la antrona (McCready, 1950) y el área foliar mediante la fórmula largo x ancho x 0.76. El coeficiente se determinó mediante la relación entre la suma de las áreas de 48 hojas de cada posición, calculadas por el método gravimétrico y la suma del área de estas mismas hojas, calculada como la longitud por el ancho. Se calculó la ecuación y el coeficiente de determinación entre estas dos variables, para cada posición foliar. Mediante el Análisis de Covarianza (GraphPad Prism 4.0 para Window 1997) se comprobó que las ecuaciones de regresión no diferían significativamente, por lo que se utilizó el valor de 0.76 como coeficiente común para cada posición.

La tasa de movilización de las reservas (*TMR*) almacenadas en los entrenudos se calculó mediante la fórmula [1] (Yang *et al.*, 2002):

$$TMR = \frac{A - B}{A} \cdot 100 \quad [1]$$

donde:

A: concentración de carbohidratos a los diez días posteriores a la antesis.

B: concentración de carbohidratos en la madurez fisiológica.

Análisis estadístico

Los datos de los experimentos se compararon mediante un Análisis de Varianza Factorial y las diferencias entre las medias se establecieron mediante la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan, con el paquete estadístico Statistica 7. En el caso de la masa seca del tercer entrenudo, se aplicó a los datos la transformación recíproca para garantizar la homogeneidad de varianzas y la distribución normal. Los datos relativos a la *TMR* se transformaron a raíz cuadrada por la misma razón.

RESULTADOS

Las fechas de siembra seleccionadas para este estudio se corresponden con la época de invierno (enero y febrero) y de primavera temprana (marzo) (IIA, 2005). En lo sucesivo nos referiremos a las fechas de siembra con esta denominación.

El estudio del crecimiento y la acumulación de materia seca en los entrenudos del tallo principal, evidenció que la longitud y la masa seca están influidas significativamente ($p < 0.05$) por la fecha de siembra (Fig. 1 y 2).

En general, los entrenudos ya habían alcanzado la longitud definitiva en la antesis; excepto el pedúnculo en la siembra de primavera de 2000 e invierno de 2001 y el tercer entrenudo en la primavera de 2003, cuya longitud definitiva se observó a los diez días posteriores a la antesis.

Solo el segundo entrenudo continuó su crecimiento hasta la madurez fisiológica en la primavera de 2003 (Fig. 1).

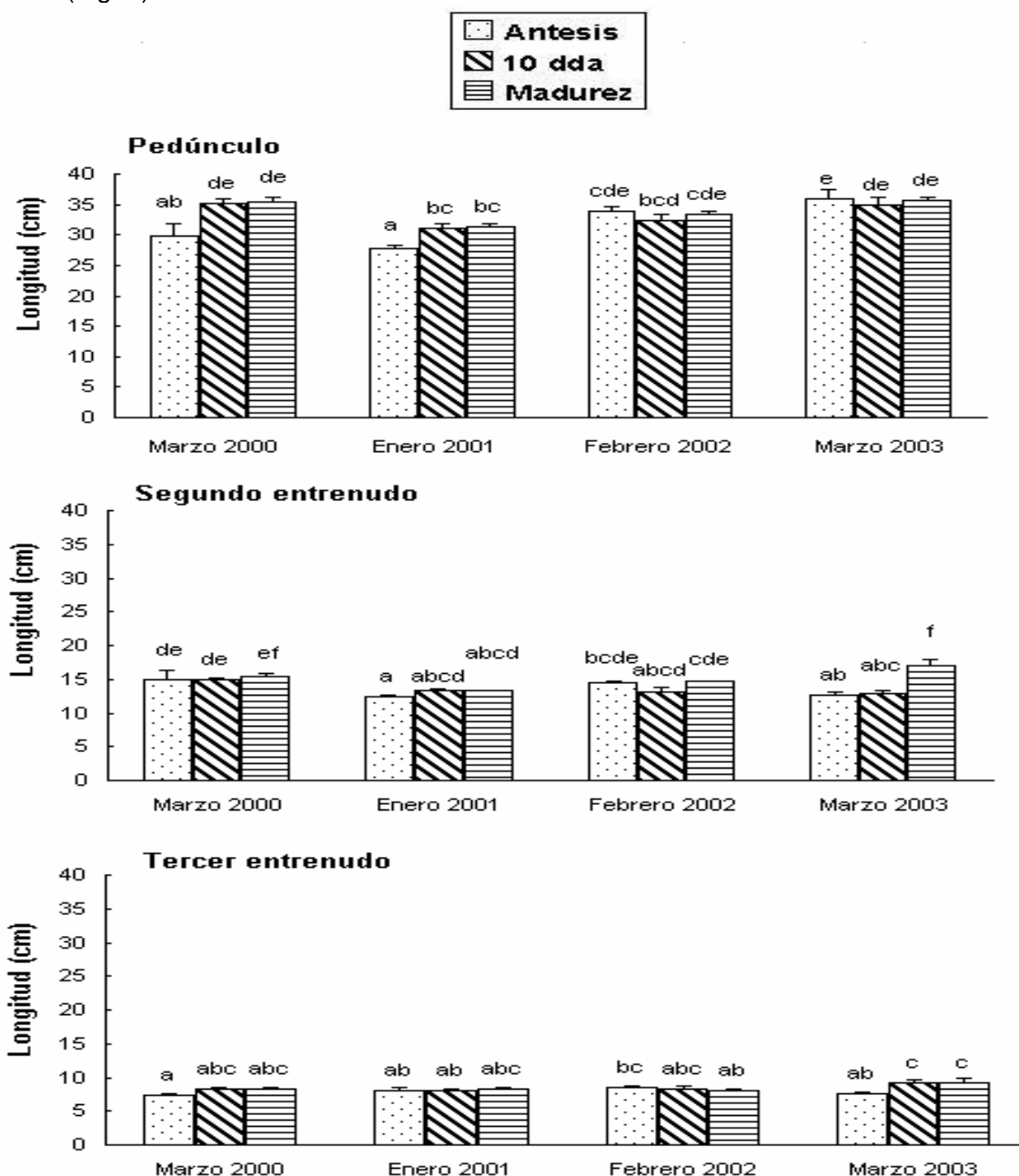


Fig. 1. Longitud de los tres entrenudos superiores del tallo principal de plantas de arroz var. J-104, en tres momentos del llenado de los granos y cuatro fechas de siembra. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ (Pedúnculo $ES_x = 0.986$, Segundo entrenudo $ES_x = 0.604$, Tercer entrenudo $ES_x = 0.346$, $n = 4$).

Asimismo, las variaciones de la masa seca de los entrenudos del tallo principal durante el llenado de los granos también estuvo influida significativamente ($p < 0.05$) por la fecha de siembra (Fig. 2). De modo general, la masa seca no mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la antesis y los diez días siguientes y se redujo hacia la madurez fisiológica ($p < 0.05$). Sin embargo, en las siembras de primavera de 2000 e invierno de 2001, la masa seca del

pedúnculo y el segundo entrenudo aumentó significativamente ($p < 0.05$) desde la antesis hasta los diez días siguientes. En el caso de la primavera de 2003, la masa seca se redujo gradualmente desde la antesis hasta la madurez fisiológica.

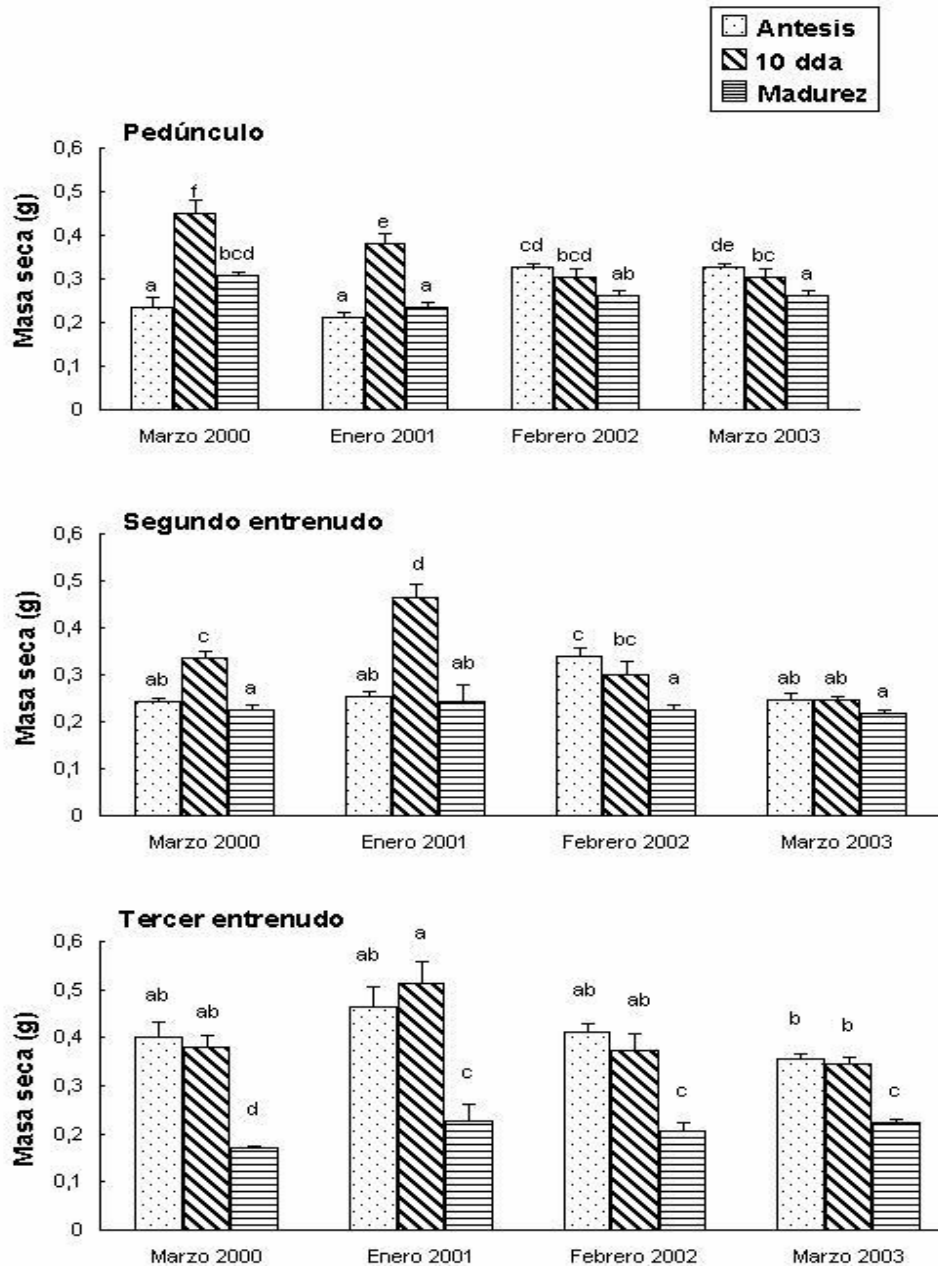


Fig. 2. Masa seca de los tres entrenudos superiores del tallo principal de plantas de arroz var. J-104, en tres momentos del llenado de los granos y cuatro fechas de siembra. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ (Pedúnculo $ES_x = 0.017$, Segundo entrenudo $ES_x = 0.018$, Tercer entrenudo $ES_x = 0.249$, $n = 4$).

Otra variable estudiada fue la concentración de carbohidratos en cada uno de estos entrenudos. Este estudio se llevó a cabo en las plantas sembradas en marzo de 2000, enero de 2001 y febrero de 2002 (Fig. 3). Los resultados muestran que la concentración de carbohidratos en los tres entrenudos superiores del tallo principal, se incrementó significativamente ($p < 0.05$) desde la antesis hasta los diez días siguientes y posteriormente se redujo en la madurez fisiológica.

Este comportamiento sólo fue diferente en el segundo entrenudo de las plantas sembradas en febrero de 2002 (Fig. 3). La concentración de carbohidratos totales de este entrenudo se mantuvo constante durante los primeros diez días posteriores a la antesis y a continuación se redujo en la madurez fisiológica.

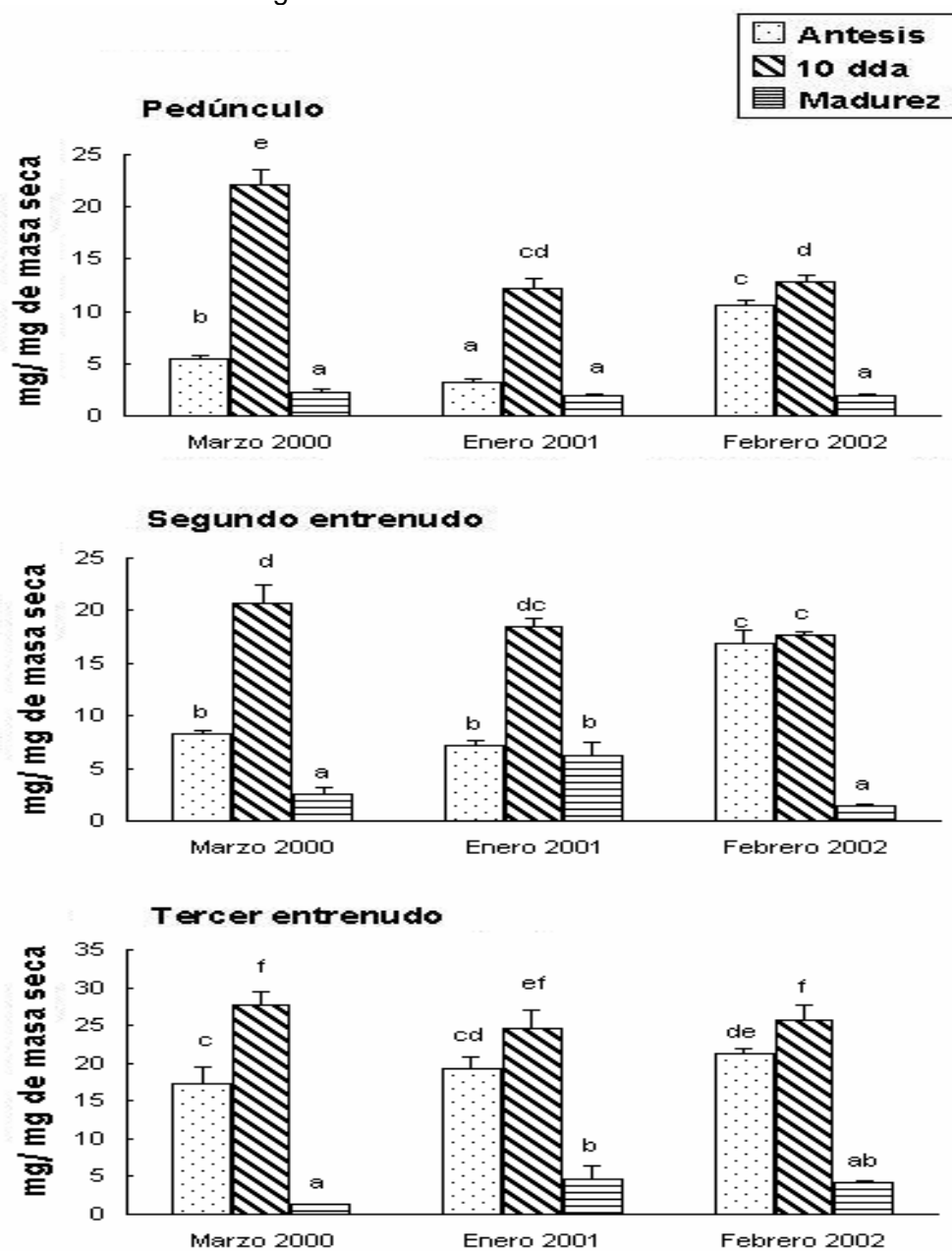


Fig. 3. Concentración de carbohidratos en los tres entrenudos superiores del tallo principal de plantas de arroz var. J-104, en tres momentos del llenado de los granos y tres fechas de siembra. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ (Pedúnculo $ES_x = 0.667$, Segundo entrenudo $ES_x = 0.893$, Tercer entrenudo $ES_x = 1.05$, $n = 4$).

Para conocer si la concentración de carbohidratos totales estaba relacionada con la longitud y la masa seca de los entrenudos del tallo, se calcularon los coeficientes de correlación lineal entre estas variables (Tabla I). Los resultados muestran que la concentración de carbohidratos se relaciona significativamente ($p < 0.05$) con la masa seca de los entrenudos en los tres momentos estudiados, excepto en el tercer entrenudo en la antesis. Sin embargo, la relación con la longitud sólo fue significativa en el pedúnculo ($p < 0.01$) y el tercer entrenudo ($p < 0.05$) en la antesis; mientras que en el segundo entrenudo la relación fue significativa ($p < 0.05$) a los diez días siguientes y en la madurez fisiológica (Tabla I).

Tabla I. Coeficientes de correlación lineal de la concentración de carbohidratos totales con la masa seca y la longitud de los tres entrenudos superiores del tallo principal de plantas de arroz, var. J-104, en tres momentos después de la antesis (* significativo para $p < 0.05$; **significativo para $p < 0.01$; *significativo para $p < 0.005$ n=16).**

Fases	PEDÚNCULO		SEGUNDO ENTRENUDO		TERCER ENTRENUDO	
	Longitud	Masa seca	Longitud	Masa seca	Longitud	Masa seca
Antesis	0.739**	0.791**	0.168	0.756**	0.657*	0.247
10 dda	0.204	0.594**	0.479*	0.696**	-0.334	0.503*
Madurez	-0.228	0.697**	-0.501*	0.907***	-0.187	0.878***

Considerando que las concentraciones de carbohidratos de los entrenudos del tallo se redujeron desde los diez días posteriores a la antesis hasta la madurez fisiológica (Fig. 3), se calculó el porcentaje de carbohidratos movilizados por cada entrenudo, con respecto a la cantidad almacenada a los diez días posteriores a la antesis (Fig. 4). En general, la movilización de materia seca de los tres entrenudos es similar en todas las fechas de siembra, excepto el segundo entrenudo en la siembra de invierno de 2001 y el pedúnculo en la primavera de 2003, los cuales mostraron valores menores de movilización de las reservas (Fig. 4).

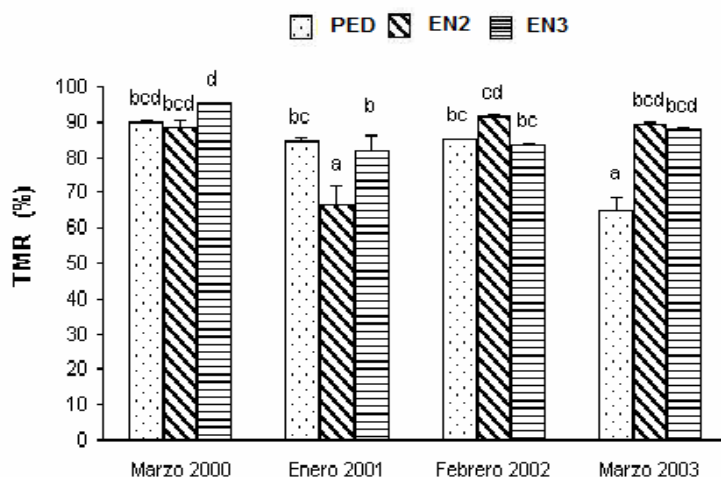


Fig. 4. Tasa de movilización de las reservas del tallo de plantas de arroz var. J-104 desde los diez días posteriores a la antesis hasta la madurez fisiológica. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ ($ESx = 0.145$, $n = 4$).

Por otra parte, los datos referidos al área foliar del tallo principal evidencian que la superficie fotosintética se redujo gradualmente desde la antesis hasta la madurez fisiológica (Fig. 2). En la antesis los mayores valores se observaron en las siembras de primavera (Fig. 5).

La masa de la panícula en la madurez fisiológica también difirió significativamente ($p < 0.05$) entre fechas de siembra (Fig. 6). En este estudio, las medias correspondientes a las plantas

sembradas en la época de primavera fueron similares y superiores a la época de invierno, las cuales también fueron similares entre sí ($p < 0.05$).

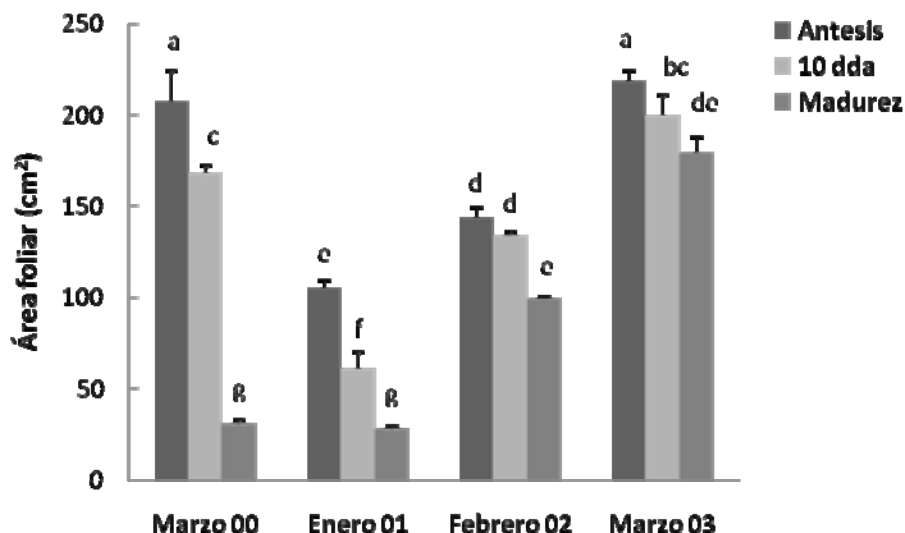


Fig. 5. Área foliar del tallo principal de plantas de arroz var. J-104 en tres momentos del desarrollo de los granos, en cuatro fechas de siembra. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ ($ESx = 0.313$, $n = 4$).

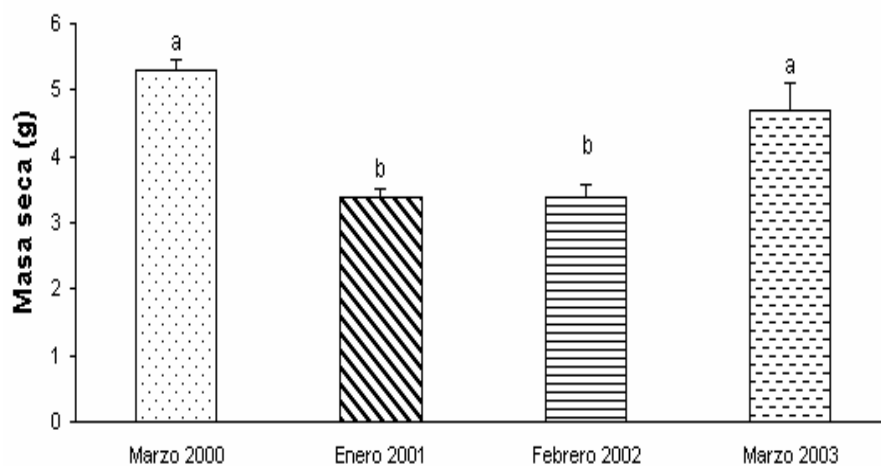


Fig. 6. Masa seca de la panícula de plantas de arroz var. J-104 en la madurez fisiológica. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ ($ESx = 0.286$, $n = 4$).

DISCUSIÓN

El estudio de la materia seca en tres momentos del llenado de los granos de la variedad J-104 reveló que el crecimiento de las estructuras vegetativas de la planta de arroz puede prolongarse después de la antesis y que este proceso está influido por la fecha de siembra. Durante los primeros diez días después de la antesis continuó el crecimiento en longitud de los entrenudos, particularmente el pedúnculo (Fig. 1) y se acumularon carbohidratos de reserva (Fig. 2). Estos cambios postantesis son particularmente notables en las siembras de primavera de 2000 e invierno de 2001, en las cuales el área foliar se redujo en un 18% y un 42% respectivamente (Fig. 5).

Este resultado coincide con otros experimentos en condiciones controladas, en los cuales se ha encontrado que los fotoasimilados producidos en las hojas se destinan fundamentalmente al tallo hasta los diez días posteriores a la antesis; pero a partir de este momento son los granos el sumidero más importante de los fotoasimilados disponibles (Okawa, Makino y Mae, 2003). Estos intervalos tienen un significado fisiológico diferente en cuanto al desarrollo de los granos. Durante los primeros diez días después de la antesis ocurre la división celular para formar el embrión y el endospermo; esta etapa determina el tamaño potencial del sumidero de cada grano y se conoce como fase de establecimiento (Xin y Zhang, 2010). En el período siguiente se inicia el llenado de los granos, los carbohidratos se acumulan en forma de almidón en las células del endospermo y los granos se expanden rápidamente (Xin y Zhang, 2010).

Los hallazgos de este experimento indican que en la variedad J-104 la fotosíntesis de la planta desde la antesis hasta los diez días siguientes puede sostener la división celular en los granos para formar el embrión y el endospermo, a la vez que se acumulan carbohidratos en las estructuras de reserva del tallo. En general, los valores del área foliar del tallo principal fueron elevados durante los primeros diez días después de la antesis, particularmente en las siembras de primavera (Fig. 2). Es conocido que la hoja bandera es la fuente fundamental de fotoasimilados para el llenado de los granos después de la antesis (Mohapatra *et al.*, 2004).

Estudios anteriores en esta misma variedad muestran que el contenido de nitrógeno de la lámina de la hoja bandera puede mantenerse a niveles elevados en la siembra de primavera, incluso hasta la madurez fisiológica (Dorado-Bermúdez *et al.* 2006). Aunque la fotosíntesis de las hojas depende de varios factores, entre ellos el uso eficiente de la radiación solar, en el arroz se ha encontrado una relación estrecha entre la tasa fotosintética y la concentración de nitrógeno foliar (Taylaran *et al.*, 2011). Además, se han encontrado evidencias de que la vaina de la hoja bandera de la variedad J-104 moviliza carbohidratos durante los primeros diez días después de la antesis, lo cual puede contribuir a sostener la división celular y a potenciar el crecimiento de otras estructuras de reserva, como los entrenudos del tallo (Dorado-Bermúdez *et al.*, 2006).

Las reservas almacenadas en los entrenudos se movilizaron desde los diez días posteriores a la antesis hasta la madurez fisiológica, como indica la reducción de la concentración de carbohidratos en este período (Fig. 3). Los entrenudos movilizaron entre el 80% y 95% de los carbohidratos almacenados en el tallo y de manera general la movilización fue similar entre fechas de siembra (Fig. 4). Este resultado sugiere que el llenado de los granos en esta variedad no puede sostenerse sólo con la fotosíntesis que se realiza en este período, sino que requiere además de los fotoasimilados almacenados en los tejidos de reserva. Aún más, la reducción de la concentración de carbohidratos de los entrenudos a valores inferiores a los de la antesis (Fig. 3), indica que las reservas almacenadas antes de la emergencia de la panícula también son necesarias para satisfacer la demanda de los granos.

La contribución de las reservas del tallo al llenado de los granos encontrada en este estudio, coincide también con la movilización observada en variedades híbridas, las cuales constituyen la base del llamado “super arroz” en China (Cheng *et al.*, 2007). El impacto de la heterosis en la productividad se ha atribuido al aumento de la eficiencia fotosintética, el metabolismo de los carbohidratos, la producción de biomasa y el índice de cosecha, como resultado de la distribución eficiente de los productos de la fotosíntesis (Song *et al.*, 2010).

Estos resultados refuerzan la importancia de la acumulación de carbohidratos en el tallo para garantizar el rendimiento del arroz y su distribución eficiente hacia los granos. De hecho, se ha encontrado una correlación positiva entre la cantidad de carbohidratos no estructurales disponible por grano durante los primeros diez días después de la antesis, y la tasa de crecimiento relativa de los granos durante el proceso de llenado (Tsukaguchi *et al.*, 1996). No obstante, las reservas de carbono del tallo también pudieran sostener otros procesos fisiológicos en este período, como la respiración. En el arroz se ha determinado que la actividad

respiratoria durante el llenado activo de los granos es intensa y consume gran cantidad de sustrato, derivado fundamentalmente del tallo (Saitoh *et al.*, 2000).

La relación encontrada en este experimento entre la masa seca de los entrenudos y la concentración de carbohidratos (Tabla II), sugiere que la masa seca de los entrenudos en la antesis pudiera emplearse como criterio para la selección de variedades con una alta capacidad de acumulación de carbono.

Por otra parte, a pesar de que la movilización de las reservas del tallo fue elevada (80-95%) (Fig. 4); la masa seca de la panícula en la madurez fisiológica no alcanzó los valores observados en primavera (Fig. 6).

En las siembras de invierno correspondientes a enero de 2001 y febrero de 2002, los resultados sugieren que el llenado de los granos pudo estar limitado por la fuente, o sea, por la disponibilidad de fotoasimilados para sostener el llenado de los granos. En estas fechas los menores valores de la masa seca de la panícula, coincidieron con los menores valores del área foliar total del tallo principal (Fig. 5). Hernández *et al.* (2011) han señalado que la combinación de bajas temperaturas y vientos en las siembras de invierno, reducen el crecimiento de la planta y provocan la senescencia de las hojas durante la fase vegetativa. Además, estas condiciones ambientales pueden afectar negativamente la fertilización durante la fase reproductiva, de manera que la disminución de la masa seca de la panícula pudiera deberse a un menor porcentaje de granos llenos.

Sin embargo, en primavera el proceso de llenado pudiera estar limitado por el sumidero, como sugieren los niveles de nitrógeno de la lámina de la hoja bandera en marzo de 2000, los cuales se mantuvieron constantes desde la antesis hasta la madurez fisiológica (Dorado-Bermúdez *et al.*, 2006). Otro elemento que apoya esta idea son los elevados valores de área foliar observados en la madurez fisiológica, en la siembra de primavera de 2003.

Aunque en numerosos estudios se ha establecido una descripción cuantitativa de las interacciones fuente/sumidero en las plantas, la relación causa-efecto entre tales interacciones aún no ha sido comprendida (Gauci *et al.*, 2009). Otros aspectos como la modulación que sobre la tasa fotosintética ejerce el tamaño del sumidero, la partición del carbono recién asimilado (Gauci *et al.*, 2009) y la contribución de la fotosíntesis en otras partes de la planta como la panícula (Aranjuelo *et al.*, 2011), pudieran arrojar más luz sobre la causa de las deficiencias en el llenado de los granos y la disponibilidad de fotoasimilados para satisfacer el tamaño del sumidero.

Nuestros resultados indican que la acumulación de reservas de carbono en los entrenudos del tallo principal está afectada por las condiciones ambientales y que puede variar para una misma variedad, en diferentes épocas de siembra. En consecuencia, el ajuste de la tecnología agrícola para diferentes épocas de siembra, teniendo en cuenta la relación fuente –sumidero, permitirá una mayor expresión del rendimiento potencial al garantizar una dinámica de la materia seca que garantice el suministro adecuado de fotoasimilados y la utilización eficiente de estos en los granos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aranjuelo I., Cabrera-Bosquet LI., Morcuende R., Avice J.C., Nogués S., Araus J.L., Martínez-Carrasco R. y Pérez P. (2011). Does ear C sink strength contribute to overcoming photosynthetic acclimation of wheat plants exposed to elevated CO₂? *Journal of Experimental Botany* 62 (11): 3957-3969.

Cheng S, Zhuang J., Fan Y., Du Y., y Cao L. (2007). Progress in research and development on hybrid rice: a super-domesticated in China. *Annals of Botany* 100: 959-966.

- Counce PA., Keisling TC., Mitchell AJ. (2000). A uniform, objective and adaptive system for expressing rice development. *Crop Sci.* 40 (2): 436-443.
- Dorado-Bermúdez, M., García, A., Pérez, I., Palacio, O., Torres, M. y Escandón, Y. (2006). 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. *Agrotecnia de Cuba* 30 (2): 2006.
- FAO.2009.
http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues_papers/HLEF2050_Global_Agri_culture.pdf. Fecha de consulta: 24 de septiembre de 2011.
- Gauci R., Otrysko B., Catford J.G. y Lapointe L. (2009). Carbon allocation during fruiting in *Rubus chamaemorus*. *Annals of Botany* 104: 703-713.
- Hattori, Y., Nagai, K., Mori, H., Kitano, H., Matsuoka, M. y Ashikari, M. (2008). Mapping of three QTLs that regulate internode elongation in deepwater rice. *Breeding Science* 58: 39-46.
- Hernández J.L., Gómez P.J., Galano R., Hernández A.A., Cruz F., Suárez E., Rodríguez S., Alfonso R., Puldón V. (2011). Resultados de la evaluación de germoplasma y su manejo agronómico para las siembras de arroz en los meses de noviembre y diciembre. Memorias del 5to Encuentro Internacional del Arroz, La Habana, Cuba.
- Hibberd, J.M. & Covshoff, S. (2010) The regulation of gene expression required for C₄ photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 61: 181-207.
- II Arroz (2005). Instructivos Técnicos para el Cultivo del Arroz. Instituto de Investigaciones del Arroz. Bauta. Cuba. 113p.
- Instituto de Suelos (1999). Nueva Versión de Clasificación Genética de los Suelos de Cuba. Ministerio de la Agricultura. La Habana, Cuba. 64 pp.
- IRRI. (2011). Rice Standard Evaluation System. <http://www.knowledgebank.irri.org>. Fecha de consulta: 24 de septiembre de 2011.
- Jagard K. W., Aiming Q. y Ober E. (2010). Possible changes to arable crop yields by 2050. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 2835-2851.
- Mc Cready R.M., Guggolz J., Silveira V., Owens H.S. (1950). Determination of starch and amylose in vegetables. *Analytical Chemistry* 22 (9): 1156-1158.
- Mohapatra, P.K., Masamoto Y., Morita S., Takanashi J., Kato T., Itani T., Adu-Gyamfi J., Shunmugasundaram M., Kato T., Nguyen N. T., Saneoka H. y Fujita K. (2004). Partitioning of ¹³C-labelled photosynthate varies with growth stage and panicle size in high-yielding rice. *Functional Plant Biology* 31: 131-139.
- Okawa S., Makino A. y Mae T. (2003). Effect of irradiance on partitioning of assimilated carbon during the early phase of grain filling in rice. *Annals of Botany* 92: 357-364.
- Saitoh K., Doi T., Kuroda T. (2000). Effects of nitrogen fertilization on dark-respiration and growth efficiency of field-grown rice plants. *Plant Prod. Sci.* 3 (3): 238-242.

- Song G., Zhai H., Peng Y., Zhang L., Wei G., Chen X., Feng X., Gong W., Liu Y., Yin Z., Wang F., Liu G., Xu H., Wei X., Zhao X., Ouwerkerk B.F., Hankemeier T., Reijmers T., Heijden R., Lu C., Wang M., Greef J. y Zhu Z. (2010). Comparative transcriptional profiling and preliminary study on heterosis mechanism of super-hybrid rice. *Molecular Plant* 3 (6): 1012-1025.
- Suárez E., Puldón V., Alfonso R., Hernández J.L., Pérez R., Ávila J. (2011). Resultados del programa de mejoramiento genético del arroz en Cuba. *Memorias del 5to Encuentro Internacional del Arroz, La Habana, Cuba.*
- Taylaran, R., Adachi, S., Ookawa, T., Usuda, H. and Hirasawa, T. (2011). Hydraulic conductance as well as nitrogen accumulation plays a role in the higher rate of leaf photosynthesis of the most productive variety of rice in Japan. *J. Exp. Bot.* 62 (11): 4067-4077.
- Tsukaguchi T, Horie T, Ohnishi M. (1996) Filling percentage of spikelets as affected by availability of non-structural carbohydrates at the inicial phase of grain filling. *Jpn. J. Crop Sci.* 65 (3): 445-452.
- Xin, Y. y Zhang, Q. (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. *Ann. Rev. Plant Biol.* 61: 421-442.
- Zhu, X.G., Long, S.P, Ort, D.R., Eizenga, G., McClung, A., Kovach, M., Tyagi, W. Ali, M.L., Tung, C.W., Reynolds, A. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Ann. Rev. Plant Biol* 61: 235-261.