

Capítulo 14. Morfología y estados de crecimiento y desarrollo de la planta de arroz

Mario Paredes C., Viviana Becerra V., Gabriel Donoso Ñ., Sofía Olmos, Roberto Rodríguez R.

I. MORFOLOGÍA DE LA PLANTA DE ARROZ

El conocimiento de las características morfológicas de la planta tiene una utilidad práctica, ya que permite caracterizarla fenotípicamente, identificar sus diferentes estados de crecimiento y desarrollo, identificar el momento apropiado para realizar una práctica agronómica determinada (aplicación de nitrógeno, herbicida, manejo del agua, otros) y describir una variedad con fines científicos, técnicos y comerciales.

En climas templados y subtropicales, el arroz cultivado se considera una planta anual, semi-acuática, aunque en condiciones tropicales puede sobrevivir como planta perenne, al rebrotar luego de realizada la cosecha, lo cual podría generar una segunda cosecha o forraje para el pastoreo de animales.

Morfología de la raíz

El desarrollo de las raíces está controlado por factores genéticos y ambientales (Yang y Hwa, 2008; Meng et al., 2019; Zhao et al., 2019). Las raíces tienen diversas funciones, al servir como soporte y fijación de la planta, absorción de agua y nutrientes, y constante monitorización de las condiciones del suelo (contenido de agua, nivel de nutrientes y presencia de elementos tóxicos). Es por ello que están constantemente adaptándose a su ambiente (Gu et al., 2017).

La planta de arroz desarrolla tres tipos de raíces: radícula (raíz primaria), raíces del mesocótilo (parte del tallo entre el coleóptilo y la primera hoja) y raíces adventicias (o nodales) (Foto 1). Estos tres tipos de raíces se forman a partir de diferentes tejidos: embrión, mesocótilo y nudos del tallo, respectivamente (Yoshida, 1981; Moldenhauer y Gibbons, 2003).

La radícula emerge del eje basal-dorsal del embrión, lo cual está regulado genéticamente (Yang y Hwa, 2008). Esta raíz es única y puede alcanzar unos 15 cm. Su función principal es la absorción de nutrientes y agua desde la emergencia, el estado de plántula hasta el estado de la séptima hoja visible (Yoshida, 1981; Moldenhauer y Gibbons, 2003).

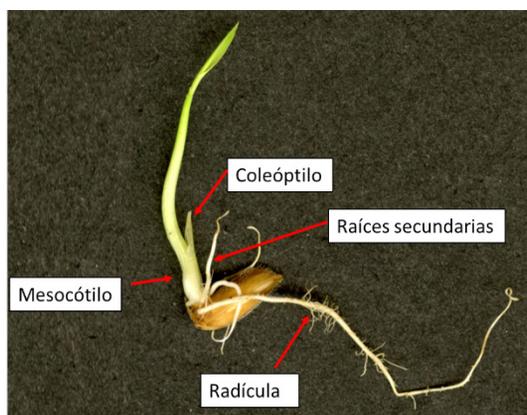


Foto 1. Radícula seminal, coleóptilo e hipocótilo de plántula de arroz.

La raíz del mesocótilo se puede formar en condiciones especiales de manejo, por ejemplo, una siembra profunda o tratamiento de la semilla con productos químicos. Estas raíces son delgadas, no ramificadas, y se desarrollan desde la parte inferior a la superior del mesocótilo y crecen horizontalmente (Yoshida, 1981; Moldenhauer y Gibbons, 2003).

Las raíces adventicias componen el sistema radicular del arroz y se desarrollan en los nudos del tallo (Foto 2). Las raíces que se forman en los nudos del tallo se llaman primarias. El número de raíces que emerge de cada tallo y su largo aumentan hasta la emergencia de la panoja. Las raíces adventicias primarias dan origen a raíces secundarias, las que a su vez originan raíces terciarias y así sucesivamente. A medida que se van ramificando, van disminuyendo su diámetro (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

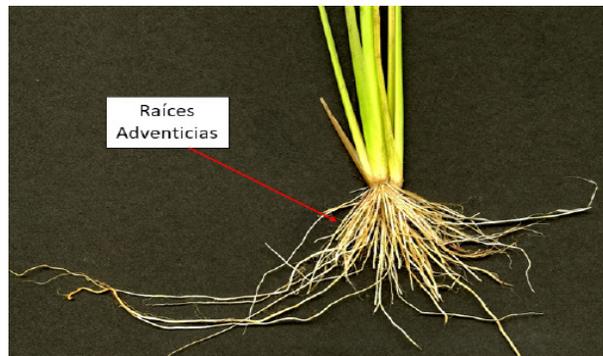


Foto 2. Raíces adventicias de planta de arroz adulta.

En los sistemas inundados, la planta de arroz posee estrategias para enfrentar la inundación y favorecer su crecimiento. Para ello genera: 1) la emisión de raíces adventicias que nacen a partir del sub-nudo ubicado entre la unión del mesocótilo con el coleótilo; 2) la formación del aerénquima que evita la asfixia radicular (Vriezen et al., 2003); 3) el incremento de la elongación del tallo ante el aumento de la profundidad de la lámina de agua, permitiendo a las hojas alcanzar el espacio aéreo para realizar su metabolismo aeróbico y fijar CO_2 (Vriezen et al., 2003; Sarkar et al., 2006); 4) la absorción más eficiente del nitrógeno en forma de amonio en condiciones de inundación (Yoshida, 1981); y 5) una mayor acumulación de carbohidratos en condiciones de inundación (Das et al., 2005; Kawano et al., 2009).

En este sentido, la raíz del arroz ha desarrollado grandes espacios de aire denominados aerénquimas, similares a tubos que se conectan con otros espacios de aire similares, ubicados en el tallo y las hojas (Yoshida, 1981). En la planta de arroz el aerénquima se forma con o sin inundación, pero bajo inundación los espacios de aire son más numerosos y más grandes, lo que brinda un mecanismo de adaptación (Yoshida, 1981). Esta estructura forma un conducto de difusión del aire desde la atmósfera hacia la raíz, y es utilizado en la respiración. El aire que llega desde la atmósfera hasta la raíz, sale de ellas y se difunde en el suelo, creando en la rizósfera una interfase de óxido-reducción (Drew et al., 2000; Steffens et al., 2011). Bajo inundación continua, la rizósfera del arroz mantiene una gran capacidad de oxidación hasta el inicio de la etapa reproductiva. Desde el momento de la diferenciación del primordio de la panoja hasta el de floración, la rizósfera se vuelve reductiva, lo que se relaciona a la ocurrencia de los procesos de óxido-reducción del suelo más que a la etapa fenológica. Es así como, al inicio de la etapa reproductiva, la planta es muy susceptible a la toxicidad de los compuestos reducidos que se forman y, según el manejo del suelo, el potencial redox del suelo puede ser tan bajo que se desarrollan en la interfase suelo-agua otro tipo de raíces, en forma de mata, que absorben el oxígeno del agua superficial y que contribuirían con la oxidación del sistema radical más profundo (Yoshida, 1981).

Morfología del tallo

El tallo es una estructura erecta, de forma cilíndrica y con un número variable de nudos. La porción del tallo ubicada entre nudos es hueca y finamente estriada y se denomina entrenudo (Chang et al., 1965).

En relación al crecimiento vegetativo, la unidad básica y repetitiva de crecimiento del tallo está basada en el concepto de fitómero. Esta unidad se define como un entrenudo que produce una hoja en su parte superior, una yema de macollo en la parte inferior, y una raíz en la parte superior e inferior (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

Así, cada tallo está compuesto de nudos y entrenudos. El nudo es la parte compacta del tallo donde se adhiere la base de la vaina de la hoja. La formación y expansión de un entrenudo hueco sobre la corona da origen al tallo, y determina su longitud y, en parte, la altura de la planta. El entrenudo se forma entre el nudo superior de la corona y el nudo del tallo recién formado. El crecimiento del tallo es producto, principalmente, del crecimiento de sus células en longitud. Este proceso de elongación de los tallos ocurre en forma similar en las macollas, aunque un poco más tarde que en el tallo principal (Dunand y Saichuk, 2009).

El primer entrenudo es llamado basal, siendo el más corto y grueso. Está ubicado sobre la corona y no posee raíces. El último entrenudo es el más largo y delgado, conectándose directamente con la base de la panícula. El número de entrenudos que se forma en el tallo principal es más o menos constante en cada variedad, y puede variar entre cinco y seis visibles por arriba de la corona. Los tallos de las macollas poseen menos entrenudos y se forman después de los entrenudos del tallo principal (Chang et al., 1965).

Una vez que el primer nudo se asoma sobre la superficie del suelo, comienza una etapa de rápido crecimiento de la planta. Es decir, el tallo principal se elonga y aparecen en forma sucesiva nuevos nudos y entrenudos, ya que en los nudos se encuentran los meristemas intercalares que producen nuevas células para el crecimiento de los tallos (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

Durante la fase vegetativa, la elongación de los entrenudos es escasa y permanece cerca del suelo. Sin embargo, en el momento de la diferenciación del primordio de la panícula, los nudos superiores se elongan para permitir la excursión de ésta. Por lo tanto, el tallo maduro posee una porción no elongada y otra elongada; es decir, los entrenudos más cercanos a la base del tallo son más cortos que los ubicados en su parte superior (Moldenhauer y Gibbons, 2003). La elongación de los entrenudos está estrechamente asociada a la duración del crecimiento de la planta. Es así como, en variedades precoces y semi-precoces, comienza alrededor del inicio del crecimiento del primordio mientras que, en variedades tardías, comienza antes del inicio de este proceso (Yoshida, 1981).

El tallo principal es el primer tallo de la planta y se desarrolla temprano en la fase vegetativa. Posee un número predeterminado de hojas que depende de la variedad y de las condiciones ambientales. El nudo del coleóptilo, ubicado en la base del tallo, es morfológicamente único, pues no forma macollas, aunque el primordio radicular da origen a una única raíz primaria. Se considera que el número de nudos es igual al número de hojas de la planta más dos, que serían el nudo del coleóptilo y el nudo de inserción de la panícula (neck-node) (Yoshida, 1981).

Las macollas son tallos secundarios que se desarrollan desde el tallo principal, a partir de la yema axilar existente en uno de los primeros nudos del tallo principal (Foto 3). En cada tallo se forman primordios de macollas, los que están ubicados en cada base de la hoja. Cuando emerge la quinta hoja en el tallo principal, aparece la primera hoja en la macolla de la axila de la segunda hoja del mismo tallo. Así, la emergencia de la hoja del tallo principal y de la macolla crecen en forma sincronizada. Por otro lado, el coleóptilo y la primera hoja (prófilo) normalmente no producen macollas (Yoshida, 1981).

Cada macolla constituye una unidad completa, compuesta de un tallo, raíces, hojas, macollas y panículas. Por lo tanto, las macollas, y según el manejo del cultivo, contribuyen al rendimiento final. Las macollas se pueden separar de la planta y ser trasplantadas, sirviendo como un medio de propagación vegetativa de la planta (Dunand y Saichuk, 2009).

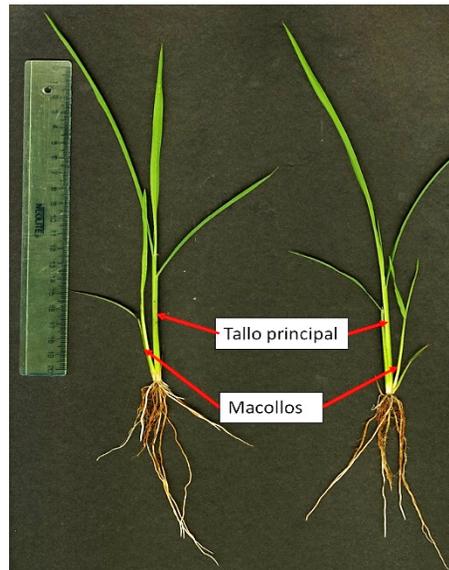


Foto 3. Plántulas en inicio de macolla.

Las macollas se forman en orden alterno en el tallo principal. Las macollas que crecen desde el tallo principal se llaman macollas primarias. Estas macollas primarias pueden generar macollas secundarias y, a partir de ellas, las macollas terciarias (Chang et al., 1965). Las macollas son morfológicamente difíciles de distinguir del tallo principal. Por tal motivo, deben ser identificadas temprano en el desarrollo de la planta (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

La primera macolla se desarrolla cuando la planta tiene aproximadamente unas cinco hojas visibles, ubicándose entre el tallo principal y la segunda hoja (primera hoja verdadera) (Yoshida, 1981). Cuando la planta tiene seis hojas, emerge la segunda macolla que se ubica entre el tallo principal y la tercera hoja (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

El número total de macollas depende de la variedad y de factores agronómicos, tales como densidad de población, fecha de siembra, fertilidad del suelo, entre otros. Las macollas secundarias y terciarias presentan menor crecimiento que el tallo principal y son menos productivas (Yoshida, 1981). Bajo condiciones de siembra de alta densidad, generalmente utilizando variedades modernas semi-enanas, las plantas producen al menos una macolla principal. Así, en el momento de la cosecha, la panícula de la macolla primaria iguala en madurez a la del tallo principal, contribuyendo significativamente al rendimiento final del cultivo.

La altura del tallo principal constituye la altura de la planta y se mide desde el suelo al ápice de la panícula. La reducción de la altura de la planta de arroz en las variedades modernas semi-enanas ha significado un salto productivo muy importante en el mundo, llamado Revolución Verde. La base genética de esta reducción de altura es la presencia de un alelo mutante *sd-1* (*semi-dwarf-1*) que regula la menor altura del tallo y la menor longitud del coleóptilo en la germinación (Turner et al., 1982; Dilday et al., 1990). La altura de planta es un factor muy importante, relacionado con la respuesta del cultivo a la tendadura (vuelco) ocasionado por tormentas, vientos intensos y/o exceso de fertilización nitrogenada. Por este motivo, al bajar la altura de la planta, se aumentaron los rendimientos del cultivo (Wu et al., 2011).

En arroz se distinguen cuatro causas que contribuyen a la tendedura de la planta: un pobre crecimiento radicular, el debilitamiento de los entrenudos inferiores del tallo, la sensibilidad a los vientos fuertes debido a la mayor altura y la curvatura del tallo que se produce por el gran peso de la panoja (Hirano et al., 2017). A nivel morfo-anatómico, el mayor diámetro de entrenudos, el acortamiento de los entrenudos basales y el mayor peso por unidad de longitud de las vainas de las hojas, son caracteres que disminuyen la tendedura (vuelcos) (Zhang et al., 2014; 2016). Sin embargo, la reducción de altura no siempre es benéfica, ya que ocasiona una reducción de biomasa y una menor distribución de fotosintatos al grano, comprometiendo el rendimiento (Hirano et al., 2017). A su vez, es claro que las vainas de las hojas de la planta de arroz tienen una importante contribución sobre la resistencia de los tallos. El tallo permanece protegido por la vaina de la hoja, hasta que una pequeña porción del tallo queda excerto con la panícula después de la emergencia de la panoja (Yoshida, 1981).

Morfología de las hojas

Las hojas de la planta se producen repetitivamente como órganos laterales del meristema apical del tallo. El desarrollo de la hoja es un proceso complejo que incluye división y expansión celular, determinación del eje y su diferenciación, y especificación de los tejidos (Itoh et al., 2005).

Las hojas de la planta se encuentran distribuidas en forma alterna a lo largo del tallo y están formadas por tres componentes:

- a) La vaina: Es la parte proximal de la hoja que envuelve el ápice del tallo y las hojas nuevas para su protección de posibles daños físicos. La vaina está adherida, en su parte basal, al nudo. Actúa como soporte durante la etapa vegetativa de la planta y como un lugar de acumulación de almidón y azúcar, antes de la emergencia de la panoja (Foto 4). Durante la fase reproductiva, la vaina ayuda a proteger y soportar el tallo. Es fotosintéticamente activa y protege el desarrollo de la panícula (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Itoh et al., 2005).

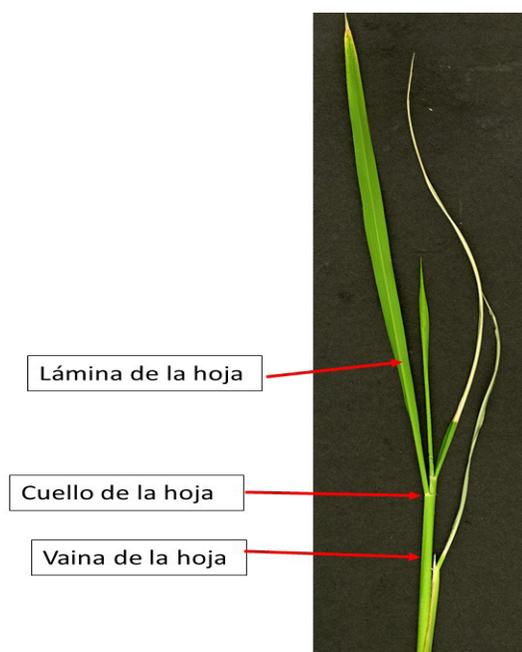


Foto 4. Vaina, cuello y lámina de la hoja en arroz.

b) Cuello: El límite de unión entre la lámina y la vaina de la hoja es llamado cuello, pudiendo ser de color verde o púrpura. Es donde se encuentra la lígula y la aurícula. La lígula es una estructura delgada, triangular y membranosa, ubicada entre la lámina de la hoja y la vaina, y puede tener diferentes formas y colores (Chang et al., 1965). La función de la lígula no está muy clara, pero se postula que regula la humedad y la aireación de la zona comprendida entre el tallo y la vaina, o previene la entrada del agua de lluvia a la vaina. Las aurículas son dos apéndices que se encuentran en el límite entre la vaina y el cuello, y pueden ser de color blanco o verde. Algunas variedades no tienen lígula ni aurícula (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Itoh et al., 2005), aunque la mayoría de las variedades comerciales de arroz las tienen. Estas estructuras son agrónomicamente importantes (Foto 5), pues permiten en la emergencia, diferenciar la planta de arroz de malezas como, por ejemplo, *Echinochloa* spp. que carece de lígula y aurícula.

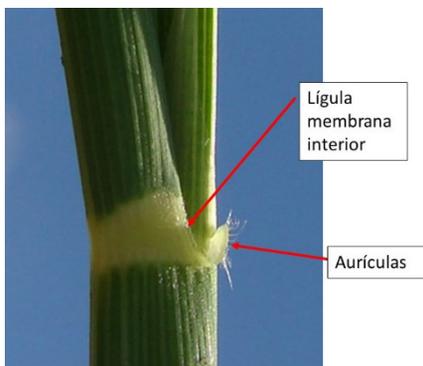


Foto 5. Lígulas y aurículas presentes en la planta de arroz.

c) Lámina: Es la región distal de la hoja. La lámina de la hoja es larga y lanceolada. Posee venas paralelas y su superficie puede ser pubescente o glabra (no pubescente). La lámina es el órgano principal para la fotosíntesis y la transpiración de la planta. El largo de la lámina de la hoja aumenta a medida que se ubica en las posiciones más altas de la planta (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Itoh et al., 2005).

En el haz de la hoja se encuentran células buliformes ubicadas en hileras verticales entre los dos tipos de haces vasculares, xilema ubicado en el haz de la hoja y floema en el envés de la hoja, donde es posible encontrar también numerosas papilas y varios tipos de tricomas (vellosidades) que son detectables a nivel macroscópico (Moldenhauer y Gibbons, 2003). Las variedades de arroz pueden tener a la vista y al tacto, lámina foliar sin tricomas (glabra) o con tricomas (pubescentes). La pubescencia foliar (que suele ir acompañada de pubescencia en la carióspside) puede ser agrónomicamente ventajosa como una protección ante estreses bióticos y abióticos, pero desventajosa para la cosecha y poscosecha, ya que los tricomas de arroz, que acumulan sílice, son muy ásperos, abrasivos y desgastan las piezas de las maquinarias (Hu et al., 2013).

Los estomas son células complejas que están especializadas para el intercambio gaseoso entre la hoja y el medio ambiente. Los estomas se distribuyen en hileras verticales en la superficie de la hoja y consisten en dos células de guarda, angostas y con paredes gruesas, y dos células subsidiarias que rodean las células estomáticas (Itoh et al., 2005).

Morfología de la inflorescencia, panícula o panoja

El arroz es una planta de día corto y sin requerimientos de vernalización. Existe variabilidad genética para la sensibilidad al fotoperíodo. De esta forma, los cultivares pueden clasificarse según el

tiempo que demoran en llegar a la diferenciación del primordio floral en altamente sensibles, medianamente sensibles e insensibles al fotoperíodo (Yoshida, 1981). La mayoría de las variedades comerciales son insensibles al fotoperíodo, donde el tiempo a floración no depende de la longitud del día. La inflorescencia del arroz es clasificada como una panoja compuesta formada de un número variable de espiguillas (Ikeda et al., 2004; Yang et al., 2006).

La formación de la panícula comienza con la diferenciación del primordio floral, y está influenciada por factores genéticos y ambientales. Desde la diferenciación del primordio floral hasta la iniciación de la panícula visible (1 mm) transcurren entre 7 y 10 d, y 30 d hasta la floración (Foto 6) (Yoshida, 1981).

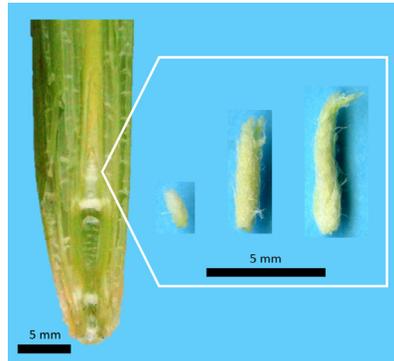


Foto 6. Inicio de desarrollo de panícula, entre 3 y 5 mm, para tres variedades comerciales chilenas de arroz.

La estructura floral del arroz es la espiguilla que está formada por las glumas (lemma y pálea) y la flor. La flor tiene seis estambres compuestos por filamentos y anteras. Cada antera está formada por cuatro sacos donde se almacenan los granos de polen. El desarrollo de todas estas estructuras está bajo control genético (Yoshida y Nagato, 2011).

La estructura de la panícula varía según las variedades y es importante porque contribuye al rendimiento final del grano. El crecimiento de los granos varía según la ubicación dentro de la panícula, siendo, en algunos casos, los más desarrollados y productivos los que se ubican en la parte superior (Yang y Zhang, 2010). La inflorescencia tiene dos tipos de meristemas; el del raquis y el de las ramas. El meristema del raquis no se convierte en meristema de la espiguilla, aborta y se mantiene como vestigial cerca de la base de la última rama principal. En contraste, las ramas primarias y secundarias terminan en flores (Ikeda et al., 2004).

La panícula está ubicada sobre el nudo apical del tallo, llamado nudo ciliar o basal, y generalmente carece de yemas y hojas. La panícula está compuesta de cuello nodal (o base), raquis (o axis), ramas primarias y secundarias, pedicelos, glumas rudimentarias y espiguillas (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Moldenhauer et al., 2018). Las ramas primarias generalmente aparecen 8 a 10 d después de la emergencia de la panoja, cuando se separan del raquis y pueden tener ramas secundarias. Las ramas primarias se forman en espiral. La mayor longitud de la rama primaria se observa en la cuarta o quinta rama y decrece hacia el ápice. El número de ramas secundarias se correlaciona positivamente con la longitud de las ramas primarias (Ikeda et al., 2004).

Los pedicelos se forman desde los nudos en los extremos de las ramas primarias y desde los nudos de ramas secundarias y las espiguillas del término de los pedicelos (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

Al finalizar el período vegetativo, después de producirse la última hoja, la hoja bandera, el meristema apical del tallo se convierte en el meristema de la inflorescencia (meristema del raquis) que se encarga de producir las brácteas (primordios) y las ramas primarias en arreglo espiral. Cuando todos los primordios de las ramas primarias se han producido, comienza el período de elonga-

ción, casi simultáneamente. El desarrollo posterior es mayor en las ramas distales que en las proximales (Ikeda et al., 2004). El ápice de cada rama principal mantiene su actividad meristemática y produce brácteas, ramas secundarias y espiguillas. Las ramas secundarias no presentan alternancia en su crecimiento, sino superposición en dos hileras con un ángulo de divergencia de, aproximadamente, 110°. Cuando la inflorescencia alcanza 40 mm de longitud y tiene todos los órganos formados, comienza un proceso de rápida elongación de la inflorescencia y de todos sus órganos, seguido por la diferenciación del óvulo y de las anteras (Ikeda et al., 2004).

Las panículas pueden ser compactas, intermedias o abiertas, según el ángulo que formen las ramificaciones al salir del eje de la panícula. Las espiguillas que primero florecen son las ubicadas en la parte superior y luego la floración progresa hacia la base. Dentro de la panoja la floración tarda entre 7 y 10 d, mientras que en el cultivo tarda de 15 a 20 d, porque se suma el efecto del desarrollo tardío de las macollas. La panícula se mantiene erecta durante la floración y se va doblando progresivamente a medida que ocurre el llenado de los granos (Yoshida, 1981).

Morfología de la espiguilla

En la inflorescencia del arroz, la espiguilla está directamente conectada a las ramas laterales de la panoja mediante el pedicelo, cuyo número se reduce en sentido acropétalo (desde la base al ápice). Las ramas laterales de la panoja que están adheridas directamente al raquis, se denominan ramas primarias y las que están sujetas a las ramas primarias se llaman ramas secundarias. Si la rama es suficientemente pequeña como para estar compuesta por una sola espiguilla se llama pedúnculo (Ikeda et al., 2004; Yang et al., 2006).

Los meristemas de las ramas primarias y secundarias producen el primordio de las espiguillas. Sus extremos funcionan como meristemas (meristema de la espiguilla) y se diferencian en órganos laterales que forman la espiguilla. Teóricamente la espiguilla de la planta de arroz posee tres flores. Sin embargo, se desarrolla una sola flor ya que el meristema de la espiguilla se convierte en meristema floral después de producir dos pares de glumas estériles, por lo cual, en muchas ocasiones se usan los términos 'flor' y 'espiguilla' como sinónimos (Foto 7).

Sobre estas dos glumas rudimentarias se producen dos nuevas glumas, también estériles, pero de mayor tamaño, llamadas 'glumas vacías', y dos glumas de mayor tamaño llamadas lemma y pálea. La lemma es de mayor tamaño que la pálea y posee cinco ejes vasculares mientras que la pálea posee sólo tres. Las seis glumas poseen un arreglo alternado. La lemma y la pálea cubren la flor, pudiendo o no tener aristas (Chang et al., 1965).

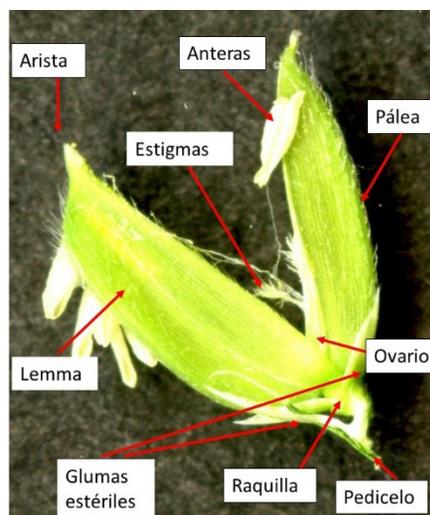


Foto 7. Espiguilla completa que contiene la flor.

Con posterioridad a la formación de la pálea se forman tres clases de órganos florales, pasando el meristema a llamarse meristema floral. El primer órgano consiste de dos lodículos (pétalos), ubicados en el lado de la lemma, y la formación de seis primordios estambres. Alrededor de la formación del primordio del carpelo, los estambres están compuestos por el filamento y las anteras. Finalmente, el primordio del carpelo se diferencia desde la parte de la lemma del meristema floral y crece para cubrir el meristema floral. Emergen dos estigmas después que el carpelo cubre el meristema. Posteriormente el meristema deja de ser un tejido indeterminado y se transforma en el primordio del óvulo, en el cual ocurre la megagametogénesis para formar el saco embrionario (Ikeda et al., 2004) (Foto 8).

Los lodículos son los responsables de la apertura de la flor. Durante la antesis, los lodículos se ponen turgentes logrando la separación de la lemma y la pálea. Simultáneamente los estambres se alargan y emergen las anteras (Ikeda et al., 2004). La dehiscencia (apertura) de las anteras puede producirse antes o al mismo tiempo que la separación de las glumas. Las glumas se cierran después que las anteras derraman el polen. La flor se encuentra unida a la espiguilla a través de la raquilla (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Moldenhauer et al., 2018).

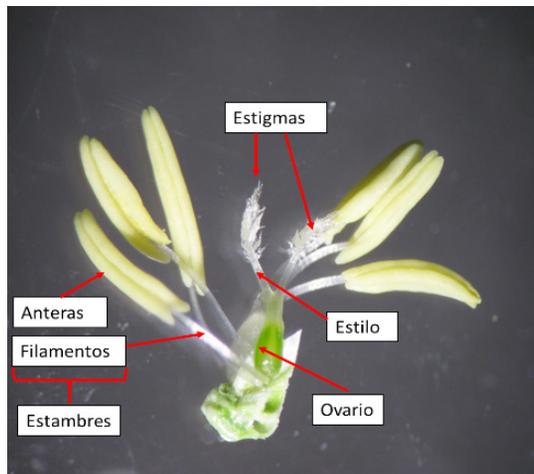


Foto 8. Órganos internos de la flor del arroz, sin lemma y pálea.

El óvulo contiene tres estructuras morfológicamente diferentes. La nucela que es la parte terminal del óvulo y el lugar donde se forma el saco embrionario. Rodeando la nucela se encuentran los dos tegumentos que dejan una pequeña abertura, el micrópilo, a través del cual el tubo polínico accede al saco embrionario. Finalmente se encuentra el funículo en la parte basal del óvulo, una estructura de soporte que une el óvulo a la región de la placenta dentro del carpelo; pero además sirve de conducto para el paso de los nutrientes al óvulo y embrión en desarrollo (Gasser et al., 1998; Skinner et al., 2004).

La antera es el órgano reproductivo masculino que contribuye a la polinización del óvulo, para producir la semilla. La planta de arroz es de autopolinización, con un porcentaje de polinización cruzada menor al 1 %; es decir, el polen contenido en la antera de una flor poliniza y fecunda la misma flor (Matsui y Kagata, 2003; Win et al., 2020).

Morfología del grano con cáscara o grano paddy

El grano es una estructura formada por dos brácteas, una externa llamada lemma y otra interna llamada pálea, y la cariopsis o carióspside que corresponde al fruto. En el grano maduro, la lemma

y la pálea están unidas una con otra por tricomas especializados que se forman en los bordes para cerrar la cariopsis (Foto 9).



Foto 9. Grano inmaduro de arroz.

Durante el desarrollo del grano, las funciones de la lemma y la pálea es proveer asimilados al desarrollo de la carióspside, regular el balance de agua durante el llenado del grano e imponer un límite en el tamaño de la carióspside (Counce et al., 2003; Krishnan y Dayanandan, 2003). A la madurez, las lemmas estériles, raquilla, pálea y lemma conforman la cáscara del grano (Foto 10a). La lemma cubre dos tercios de la semilla (Chang et al., 1965).

Posterior a la cosecha, el proceso industrial del grano comprende dos etapas: descascarado y pulido. Durante el descascarado se remueve la lemma y la pálea de la carióspside. Durante el pulido todo el tejido maternal, incluyendo el pericarpio, la testa, la aleurona y el embrión, son removidos como salvado, produciéndose el grano pulido que consiste principalmente en el endospermo (Foto 10b). El endospermo contiene principalmente almidón. Las proteínas se almacenan en el endospermo y aleurona, y las grasas en la aleurona y el embrión (Juliano y Bechtel, 1985; Wu et al., 2016a).

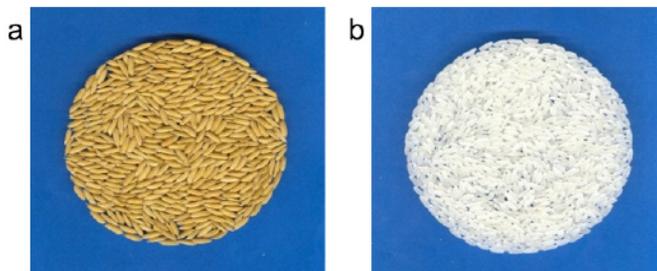


Foto 10. Carióspside maduro de arroz, correspondiente al grano paddy (a) y grano pulido (b).

La cáscara constituye, aproximadamente, el 20 % del peso total del grano, el salvado al 10 % y el arroz blanco pulido a un 70 %. Este último está formado por granos enteros y partidos (Dhankhar, 2014).

La carióspside es el ovario maduro seco e indehiscente y cuyo desarrollo ocurre en un espacio herméticamente cerrado, cubierto por la pálea y la lemma (Chang et al., 1965). La carióspside está formada por tres tejidos genéticamente distintos como el pericarpio, cáscara y nucela que son diploides; el endospermo que es triploide; y el embrión que es un tejido diploide. Todos estos componentes de la carióspside son inertes, con excepción del embrión y la aleurona (Krishnan y Dayanandan, 2003; Wu et al., 2016a).

La carióspside está envuelta por el pericarpio. El pericarpio es fibroso y varía en grosor. El pericarpio contiene tres haces vasculares, el mayor ubicado en la parte dorsal, y dos menores en la parte lateral. El haz vascular tiene la función de entregar agua, minerales y los asimilados fotosintéticos necesarios para el desarrollo de los distintos tejidos de la carióspside. Los tegumentos del óvulo consisten en dos capas de células externas y dos internas. Los tegumentos exterior e interior degeneran un par de después de la polinización (Krishnan y Dayanandan, 2003). Las células de la nucela funcionan como transporte de asimilados al endosperma y embrión. Son críticas para el llenado del grano y están ubicadas en forma adyacente al haz vascular dorsal (Krishnan y Dayanandan 2003; Yin y Xue, 2012).

En la carióspside madura, la testa que se deriva de los tegumentos y el tejido nucelar están unidos firmemente al pericarpio (Krishnan y Dayanandan, 2003) para facilitar las interacciones fisiológicas necesarias que deben ocurrir entre los diferentes tejidos durante el llenado del grano (Wu et al., 2016a) (Figura 1).

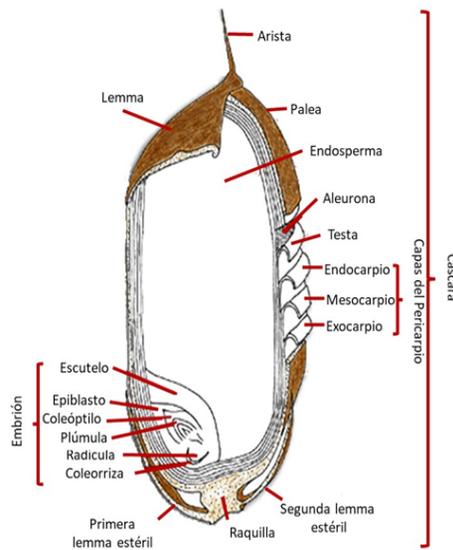


Figura 1. Estructuras de la carióspside (Adaptado de Juliano y Bechtel, 1985).

El embrión es el tejido elemental de la planta que se desarrollará después de la germinación. El embrión contiene las hojas (plúmula) y las raíces primarias (radícula) embrionales. La plúmula está incluida en el coleóptilo y la radícula en la coleoriza, los que forman el eje embrionario. Éste está encerrado por el escutelo que se ubica cerca del endospermo. Por otro lado, el coleóptilo está rodeado por el escutelo (parte apical del embrión que actúa como otro órgano de reserva para el embrión) y el epiblasto, tejido vascular unido con la parte lateral del escutelo (Chang et al., 1965).

El endosperma está cubierto por la aleurona, la cual se ubica bajo el tegumento y representa el 90 % del peso total de la semilla (Murata y Matsushima, 1975; Wu et al., 2016a; 2016b). El endospermo es un tejido formado durante el proceso de madurez del grano que almacena almidón y proteínas. Sirve de nutrición para el embrión durante la germinación y el desarrollo temprano de la plántula (Kobayashi et al., 2013).

II. ESTADOS DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LA PLANTA DE ARROZ

El desarrollo de la planta de arroz comienza con la fecundación de la célula del huevo por el núcleo generativo del polen para formar el cigoto (huevo fertilizado). Desde la primera división del cigoto y hasta la madurez, la planta pasa por una serie de estados de crecimiento y desarrollo que se pueden agrupar de diferentes maneras (Yoshida, 1981; Counce et al., 2000; Itoh et al., 2005; Dunand y Saichuk, 2009; Moldenhauer et al., 2018). Algunos ejemplos de clasificación son: a) fase vegetativa (germinación a inicio de primordio floral), fase reproductiva (inicio primordio floral a emergencia de la panícula), y de maduración (emergencia de la panícula a madurez) (Yoshida, 1981); b) embriogénesis, fase vegetativa y reproductiva, donde la fase de embriogénesis se divide en 10 estados (Em1 a Em10), la fase vegetativa en juvenil y adulta, y la fase reproductiva en nueve estados (In1 a In9) (Itoh et al., 2005); c) plántula, vegetativa y reproductiva, donde la fase de plántula se divide en varios estados (S0 a S3); vegetativa (V1 a V13), y reproductiva (R0 a R9) (Counce et al., 2000); d) fase vegetativa que va desde germinación a inicio de formación de la panícula, fase reproductiva que abarca desde el inicio de formación de la panícula a la emergencia de la panícula y el llenado del grano, y la fase de maduración que se extiende desde la emergencia de la panícula a la madurez del grano (Moldenhauer et al., 2018); e) fases vegetativa y reproductiva, donde la fase vegetativa se subdivide en emergencia, desarrollo de la plántula, macolla y elongación del tallo, y la fase reproductiva en pre-bota, bota, emergencia de la panícula, llenado del grano y madurez (Dunand y Saichuk, 2009).

Principales características de las diferentes etapas de crecimiento y desarrollo descritas en la planta de arroz

a. Embriogénesis

La embriogénesis es la etapa donde se establecen el plan de desarrollo de una planta y marca un cambio de meristemas de inflorescencia a meristema floral (Hong et al., 1996; Itoh et al., 2005).

En el arroz, la polinización ocurre al mismo tiempo que la apertura de la flor (Hong et al., 1996; Itoh et al., 2005). Este proceso dura aproximadamente 15 minutos y ocurre al mediodía en el verano. La fecundación ocurre varias horas después de la polinización. Las células del cigoto se dividen, sin diferenciación morfológica aparente, para formar el embrión globular después de 3 d de la polinización. Al cuarto día ocurre la formación del meristema del tallo apical, primordio del coleóptilo y de la radícula. Al quinto día se puede reconocer el primordio de la primera hoja, para terminar con el proceso de formación del embrión con tres primordios de hojas formadas. Posteriormente el embrión entra en el proceso de maduración y dormancia (Itoh et al., 2005).

Este proceso puede durar entre 11 y 20 d desde la formación del cigoto hasta su maduración, y comprende 10 estados de desarrollo: Em1, cigoto; Em2, etapa temprana del estado globular, un día después de la polinización (DDP); Em3, estado globular mediano, dos DDP; Em4, estado globular tardío, tres DDP; Em5, diferenciación del meristema apical y de la radícula y establecimiento del coleóptilo, cuatro DDP; Em6, formación del primordio de la primera hoja, cinco a seis DDP; Em7, formación del primordio de la segunda y tercera hoja, siete a ocho DDP; Em8, alargamiento de los órganos, nueve a 10 DDP; Em9, maduración del embrión, 11-20 DDP; Em10, dormancia, 21 DDP en adelante (Itoh et al., 2005).

b. Fase vegetativa

La fase vegetativa empieza con la germinación de la semilla y termina con el inicio del desarrollo del primordio floral, cuando la planta comienza con la distribución de los asimilados a la panícula

en desarrollo. Este estado de desarrollo se caracteriza por el aumento de la altura de la planta, aparición de macollas, crecimiento de la raíz y emisión de las hojas. El proceso inicial del desarrollo de las plántulas comienza siendo heterotrófico, ya que depende totalmente del suministro de los nutrientes del endospermo, pasando luego a la fase autotrófica cuando la fotosíntesis provee los carbohidratos que requiere la planta (Fageria, 2007).

La fase vegetativa es la más larga y variable dentro del desarrollo de la planta de arroz y puede durar entre 25 y 90 d, dependiendo de la precocidad de las variedades. Las variedades precoces poseen menor período vegetativo, con una menor formación de hojas e iniciación más temprana del desarrollo del primordio floral y/o menos hojas (Itoh et al., 2005; Moldenhauer et al., 2018).

La fase se divide en cuatro estados: emergencia, plántula, macollamiento, y formación de entrenudos (Dunnand y Saichuk, 2009; Moldenhauer et al., 2018). Por otra parte, otros autores dividen la fase vegetativa de la planta en germinación de la semilla, emergencia de la plántula, pre-macolla, macolla y máxima macolla (Counce et al., 2000).

1. Emergencia

Germinación. Este proceso comienza cuando la semilla es expuesta a la humedad y temperatura requeridas para este proceso. La germinación empieza con la imbibición de agua por parte de la semilla, lo que origina un aumento de peso y volumen, y el inicio de los procesos bioquímicos que están relacionados con el crecimiento del embrión. Esta situación produce la ruptura de la cubierta seminal y los primeros signos de exposición de la radícula y la plúmula al medio externo de la semilla (Dunnand y Saichuk, 2009; Moldenhauer et al., 2018).

Cuando la semilla de arroz germina en forma aeróbica (sin lámina de agua), la primera estructura que aparece es la coleoriza y un pequeño tallo llamado mesocótilo que levanta la corona de la planta justo bajo la superficie del suelo para favorecer la emergencia del coleóptilo del cual nace la hoja primaria (prófilo). Posteriormente aparece la radícula desde el interior de la coleoriza y un par de raíces primarias.



Foto 11. Secuencia de germinación de la semilla de arroz bajo siembra directa (aeróbica) sin lámina de agua.

El mesocótilo sólo crece en la oscuridad, por lo cual no emerge en semillas sembradas bajo condiciones de inundación (Turner et al., 1982) (Foto 1). Debido a esta situación, en siembra directa es importante el crecimiento del mesocótilo y del coleóptilo para la emergencia de las plántulas. Por ejemplo, en siembras profundas la emergencia de las plántulas puede tener problemas debido a la incapacidad del mesocótilo de levantar al coleóptilo cerca de la superficie del suelo y/o del coleóptilo de alcanzar la superficie del suelo, lo que puede provocar un desarrollo deficiente o muerte de las plántulas (Turner et al., 1981; Luo et al., 2007).

En general, plántulas con mesocótilos y coleóptilos largos pueden emerger mejor que aquellas con mesocótilos y coleóptilos cortos. El largo de mesocótilo y coleóptilo está controlado genéti-

camente e influenciado por el medio ambiente (Turner et al., 1982). Las variedades semi-enanas tienen un mesocótilo corto por la presencia del alelo *sd-1* (*semi-dwarf-1*), por lo que la profundidad de siembra de estas semillas debe ser superficial (no mayor a un cm).

Cuando la semilla germina en condiciones anaeróbicas (con lámina de agua), aparece primero el coleóptilo y, una vez que alcanza la zona aireada, emergen la coleorriza y las raíces primarias (Foto 12).

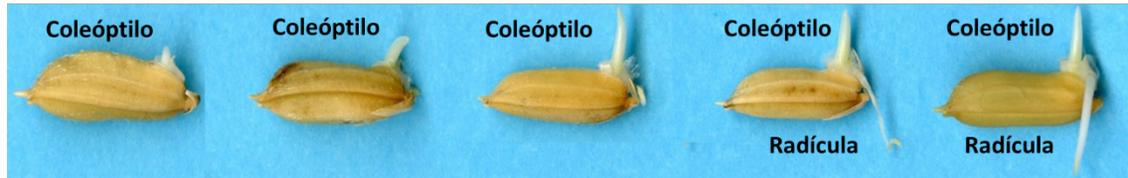


Foto 12. Secuencia de germinación de la semilla de arroz pre-germinada (anaeróbica) con lámina de agua.

Factores que afectan la germinación

Los factores externos que afectan al proceso de germinación son: la humedad, aireación y temperatura.

Temperatura. La temperatura mínima para la germinación y desarrollo varía entre 6 °C y 8 °C, la temperatura óptima alrededor de 37 °C y la temperatura máxima entre 41 °C y 44 °C (Chaudhary y Ghildyal, 1969). A temperaturas entre 27 °C y 37 °C germina entre el 90 % y 97 % de las semillas en 48 h (Yoshida, 1981), y a menos de 10 °C el proceso de germinación puede durar hasta 30 d o más. Otros estudios indican una reducción de la germinación bajo 16 °C y sobre 30 °C (Tilebeni et al., 2012).

Humedad. La semilla de arroz posee algún grado de tolerancia a las condiciones anaeróbicas (sin aireación) durante la germinación, la que está asociada a la emergencia y crecimiento parcial del coleóptilo, proceso controlado genéticamente y asociado a la fermentación alcohólica que provee la energía cuando el oxígeno no es suficiente para la respiración. Esta energía facilita la germinación de la semilla y la elongación del coleóptilo, para favorecer el crecimiento del tallo y superar la anaerobiosis (Ismail et al., 2009; 2012; Miro e Ismail, 2013; 2017). Por esta razón, en siembras con semilla pre-germinada con lámina de agua, se retira el agua para permitir que el sistema radicular seminal penetre el suelo y la plántula se arraigue (Counce et al., 2003).

Factores internos

Los diferentes procesos que ocurren durante y después de la absorción del agua por parte de la semilla, están controlados por la permeabilidad de la cubierta seminal, intercambio de gases y la actividad enzimática que ocurre dentro de la semilla (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

En el proceso de germinación de la semilla de arroz, donde el embrión se alimenta del endosperma, se pueden distinguir cuatro estados: S0, semilla seca; S1, emergencia del coleóptilo; S2, emergencia de la radícula; y S3, emergencia de la primera hoja no completa y del coleóptilo. Esta secuencia puede presentar algunas excepciones, cuando el coleóptilo emerge primero que la radícula o viceversa. En cualquiera de estos casos este estado sería S1, y cuando ambos emergen el estado es S2. Si la primera hoja emerge del coleóptilo antes que la radícula de la semilla, entonces el estado es S3 (Counce et al., 2000).

2. Plántula. La temperatura también afecta el crecimiento de la plántula, especialmente durante la primera semana para obtener una rápida tasa de crecimiento. La temperatura óptima de crecimiento está entre 22 y 31 °C (Yoshida, 1981).

Desarrollo de la plántula

Éste se inicia con la aparición de la 'primera hoja' o prófalo a través del coleóptilo, que corresponde a una hoja incompleta que no tiene lámina y está constituida por dos brácteas aquilladas. La aparición ocurre inmediatamente después de que el coleóptilo es expuesto a la luz. Luego se desarrolla la primera hoja verdadera, donde se puede diferenciar la vaina, collar (con su lígula y aurícula) y lámina, siendo considerada como una hoja completa (Foto 13).

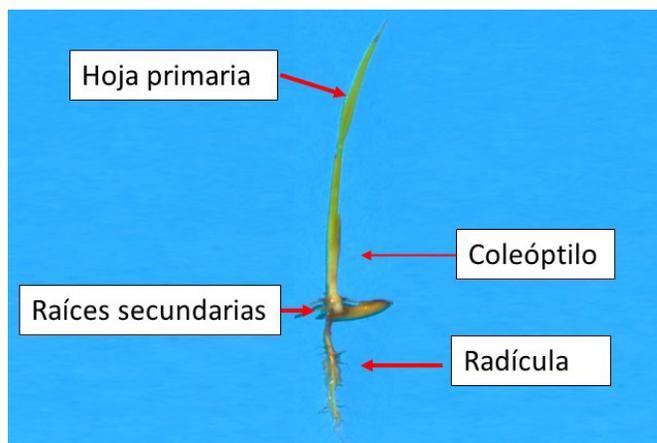


Foto 13. Plántula al estado de dos hojas.

A partir de ésta, todas las hojas posteriores son completas. La hoja bandera es la última hoja que emerge en el tallo y puede ser más ancha y corta que las hojas inferiores, como también puede crecer en diferentes ángulos con respecto al tallo (Dunand y Saichuk, 2009; Moldenhauer et al., 2018). Debido a que los largos de las hojas varían de acuerdo a su posición, las más largas son aquellas ubicadas tres o cuatro hojas bajo la hoja bandera. Las hojas erectas favorecen una mayor interceptación de la luz para la fotosíntesis y un mayor rendimiento (Moldenhauer y Gibbons, 2003). Por este motivo, la mayoría de las variedades e híbridos de arroz de alto rendimiento tienen una arquitectura erecta. Las tres hojas superiores de la planta son la principal fuente de producción de carbohidratos, de los cuales el 50 % es proporcionado por la hoja bandera (Foyer, 1987; Li et al., 1998). Dentro de este contexto, el tamaño y la forma de la hoja bandera puede afectar a la fotosíntesis y, por lo tanto, a la producción (Taguchi-Shiobara et al., 2015; Zhang et al., 2015a; Fabre et al., 2016; Wu et al., 2017).

En la estructura celular de la hoja se encuentran las estomas, células encargadas del intercambio gaseoso entre la hoja y el ambiente. El desarrollo de los estomas presenta tres estados: Sto0: determinación de la hilera de células estomáticas; Sto1: formación de las células madre guardia (CGM) por división asimétrica en la hilera de células estomáticas; Sto2: formación de un complejo de tres células, división asimétrica de las células madre subsidiarias (SMC), formación del complejo de tres células que comprende las CGM y las dos células subsidiarias; Sto3: formación del par de células estomáticas por división transversal simétrica en CGM; y Sto4: término de la formación del complejo de los estomas (Itoh et al., 2005).

Debido a que el crecimiento y desarrollo de la planta y sus estructuras son continuas, una vez que la lámina de la primera hoja se expande, el ápice de la lámina de la segunda hoja completa aparece a través de la parte superior de la vaina de la primera hoja completa. La segunda hoja crece y se desarrolla de la misma forma que la primera. El estado de dos hojas se produce cuando el segundo collar de la segunda hoja es visible sobre el collar de la primera hoja. El desarrollo de las hojas posteriores se produce igual que la primera y segunda hoja (Dunand y Saichuk, 2009).

El desarrollo de las hojas en la planta se puede dividir en seis estados que tienen las siguientes características: P0: formación de las células fundadoras de las hojas; P1: formación del primordio de la hoja y elongación de los márgenes de la hoja alrededor del meristema apical del tallo; P2: primordio en forma de campana, superposición de ambos márgenes, y diferenciación de tejidos vasculares; P3: formación del primordio de la lígula, formación del límite de la lámina de la vaina de la hoja, e iniciación de las células de la epidermis; P4: elongación rápida de la lámina de la hoja y diferenciación de las células de la epidermis; P5: elongación rápida de la hoja de la vaina, emergencia de la hoja de la vaina de la hoja precedente, y maduración de las células de la epidermis; y P6: maduración con el doblamiento de la lámina en su unión con la vaina (Itoh et al., 2005).

En el estado de emergencia de la plántula se pueden distinguir varios estados representados por el número de hojas desarrolladas. Este estado comienza con la primera hoja completa desarrollada (V1) y termina con la formación del collar de la hoja bandera. El estado V1 se define como la plántula con la primera hoja no completa (prófilo) y la emergencia de la primera hoja verdadera completamente desarrollada. Esta plántula tiene raíces del nudo del coleóptilo (Counce et al., 2000).

El estado V2 se define como la emergencia completa de la segunda hoja verdadera. Las plántulas presentan raíces adventicias que emergen del primer nudo. En este estado la planta es autotrófica, ya que el endospermo agotó sus reservas y la fotosíntesis contribuye con el 100 % de los carbohidratos al desarrollo de la planta (Yoshida, 1981). El estado V3 es la emergencia completa de la tercera hoja verdadera con la formación del collar. El estado V4 se define como el desarrollo completo de la cuarta hoja verdadera y es considerado como el término del estado de crecimiento de la plántula (Hoshikawa, 1989; Moldenhauer et al., 2018) o pre-macolla (Counce et al., 2000), ya que en el estado V5 es posible visualizar la primera macolla que emerge de la yema axilar de la segunda hoja completa del tallo principal (Counce et al., 2000).

El desarrollo de la raíz es simultáneo al del tallo. Además de la radícula (raíz primaria) aparecen otras raíces fibrosas que forman el sistema radicular primario, que es altamente ramificado y crece cercano a la semilla. El sistema radicular primario es temporal y se utiliza para proveer nutrientes y agua a la plántula que está emergiendo. En contraste, el sistema radicular adventicio es más permanente y se origina desde la base del coleóptilo, en el caso de siembra directa, y desde el mismo punto en que se originó la raíz primaria en siembras con suelo inundado. El sistema radicular adventicio provee nutrientes y agua durante el resto del período vegetativo de la planta (Dunand y Saichuk, 2009).

La fase vegetativa se puede dividir en tres estados: juvenil, intermedio y adulto. En la fase juvenil la planta posee la primera y la segunda hoja, en el intermedio la planta tiene entre cinco y siete hojas, y en el estado adulto las plantas tienen más de siete hojas (Itoh et al., 2005).

Aireación. Aproximadamente a los 20 d de la emergencia de la plántula, ésta ha iniciado el proceso de desarrollo de conductos de aire en las hojas y raíces. Por ello es posible iniciar el riego del cultivo de arroz en forma de lámina continua o permanente. Dentro de las 24 h siguientes a que el suelo ha sido inundado, el oxígeno disponible es consumido por las bacterias aeróbicas que buscan oxidantes (Ponnamperuma, 1972). Por lo tanto, la planta queda viviendo en condiciones de suelo con bajo oxígeno (hipoxia) después de 1 d de inundación. Sin embargo, la raíz necesita oxígeno para crecer y desarrollarse. El tejido capaz de conducir el oxígeno es el aerénquima, formado por tejidos muertos dentro de la planta, destinados a producir grandes espacios intercelulares (Drew et al., 2000). Este proceso ordenado de muerte de las células para formar el aerénquima se conoce como 'muerte programada de células', el cual es constitutivo en el arroz y ocurre en respuesta a ciertos estímulos recibidos por la planta (Evans, 2003; Steffens et al., 2011). Después del período de inundación se induce una mayor formación de aerénquima que conduce el oxígeno a las raíces de la planta de arroz, por una corriente continua de difusión del oxígeno desde las hojas al tallo a través de nudos y entrenudos (Counce et al., 2003). En el tallo, el desarrollo sustancial del

aerénquima sólo se puede lograr a los tres de la inundación. Este desarrollo se produce a partir de células pre-aerenquimales del parénquima celular que contienen vacuolas grandes y poco citoplasma (Steffens et al., 2011). A nivel histológico, se observa en cada entrenudo del tallo un gradiente positivo de formación de espacios de aire de origen lisígeno, desde la base del nudo hacia arriba del mismo, mientras que en el nudo no se observa aerénquima y el oxígeno es difundido de un entrenudo a otro a través de los espacios intercelulares (Steffens et al., 2011).

Macolla

La macolla (macollo) aparece como una punta de hoja en la parte superior de la vaina de las hojas completamente desarrolladas en el tallo principal, debido a que las macollas se originan de una yema axilar ubicada dentro de la vaina de la hoja, ligeramente más arriba del lugar donde la vaina se sujeta a la planta. Las macollas que se originan del tallo principal se llaman macollas primarias (Dunand y Saichuk, 2009).

La emergencia de las macollas está estrechamente asociada a la formación de las hojas. La primera macolla ocurre aproximadamente en el estado V5 de la yema axilar de la segunda hoja completa (Murata y Matsushima, 1975; Counce et al., 2000). Las macollas pueden emerger en forma alternada como las hojas sobre el tallo principal. Incluso ante una baja densidad de población se pueden originar macollas desde las macollas primarias, siendo consideradas como macollas secundarias. El desarrollo de las macollas y raíces es más tardío que el de las hojas. Es así como por cada hoja (n) que emerge del tallo principal, nace una macolla de la yema axilar (n - 3) de la hoja (Counce et al., 2000; Moldenhauer y Gibbons, 2003).

Las macollas crecen y se desarrollan de la misma manera que el tallo principal, pero tienen un desarrollo más retrasado debido a su aparición más tardía. Por ello, las macollas producen menos hojas, tienen menos peso y maduran un poco más tarde que el tallo principal (Dunand y Saichuk, 2009) (Foto 14).

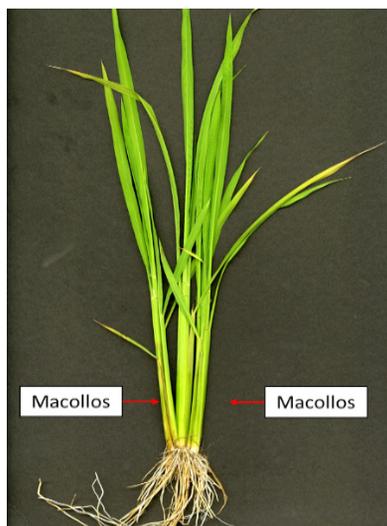


Foto 14. Planta de arroz con varias macollas.

El número de macollas puede variar entre variedades, precocidad y factores agronómicos, como densidad de planta, fertilidad del suelo, control de malezas y sistema de siembra (Fageria et al., 2011). Un número excesivo de macollas no es recomendable, debido al excesivo aumento del área foliar, mayor sombreado entre las plantas, mayor número de macollas sin panojas o con panojas muy pequeñas, mayor desuniformidad a la cosecha, y un menor rendimiento. Por otro lado, un bajo número de macollas también afecta el rendimiento, debido a la menor capacidad

de compensar bajas poblaciones de plantas establecidas a la siembra, lo que implica un menor número de panojas por superficie. Por otro lado, la formación de macollas tardías puede reducir el porcentaje de grano entero, al favorecerse el quiebre de granos inmaduros provenientes de las macollas tardías, reduciendo la calidad industrial. Las tres primeras panículas de las macollas maduran al mismo tiempo que la del tallo principal, pero macollas adicionales pueden madurar más tarde, aumentando la desuniformidad de cosecha y el rendimiento industrial (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Moldenhauer et al., 2018).

El número de plantas y número de macollas por planta determinan el número total de macollas por superficie, produciéndose un efecto compensatorio entre ambos. En siembras densas las plantas producen menos macollas (dos a tres macollas) que en siembras menos densas (cinco o más macollas). Algo similar ocurre con el número de macollas y el tamaño de la panícula. Pocas macollas producen panículas más grandes y muchas macollas producen panículas o panojas más pequeñas (Moldenhauer et al., 2018).

Durante la etapa de macolla, en la base del tallo se empieza a desarrollar la corona. La corona está conformada por brotes y raíces secundarias. Dentro de la corona se forman nudos, al mismo tiempo que se desarrolla cada hoja. Estos nudos aparecen como bandas de color blanco, paralelas a la superficie del suelo. Al principio los nudos son contiguos y sólidos entre sí, pero con el tiempo se van desintegrando y dejando una separación entre ellos. A medida que se forman nuevas hojas, se forman nuevos nudos en la corona principal del tallo, quedando al final entre siete u ocho entrenudos visibles (Dunand y Saichuk, 2009). Durante este período, además del desarrollo de la corona, se desarrollan también hojas nuevas (5-6) y un número mayor de raíces.

Raíces de la corona

El desarrollo de las raíces de la corona es un proceso complejo que se puede dividir en siete etapas: Cr1: establecimiento de las células originales, primordio de la raíz de la corona por la división periclinal del meristema; Cr2: formación de la epidermis-endodermis, cilindro central de la capa de células meristemáticas interiores y la caliptra (punta) de la raíz de la capa de células meristemáticas exteriores; Cr3: diferenciación de epidermis y endodermis de las células iniciales epidérmicas-endodérmicas; Cr4: diferenciación de la corteza por división periclinal de las células de la endodermis; Cr5: establecimiento de la organización fundamental de la raíz, donde la punta de la raíz alcanza la epidermis del tallo; Cr6: establecimiento de la elongación de las células y vacuolación, las células ubicadas en la región basal comienzan su elongación; y Cr7: emergencia de la raíz de la corona, elongación de las células basales de todos los tejidos y emergencia de la corona de la raíz fuera del tallo (Itoh et al., 2005).

A medida que avanza el crecimiento de la planta, en el tallo principal algunas de las hojas más viejas se tornan amarillas y necrosan. Dentro de la hoja, el cambio de color se inicia en el ápice de la lámina hacia la base. Este proceso de senescencia se produce desde la parte baja de la planta, donde están las hojas más viejas, hacia arriba de la planta donde se encuentran hojas más nuevas. Este proceso de senescencia estimula la producción de nuevas hojas, lo que implica que en el tallo hay siempre entre cuatro o cinco hojas completas, totalmente funcionales. Hojas que presentan una senescencia más tardía favorecen un mejor llenado del grano y mayor rendimiento, ya que permiten una mayor actividad fotosintética y movilización de nutrientes desde las hojas al grano (Dunand y Saichuk, 2009; Fageria et al., 2011).

En el estado de macolla se pueden diferenciar tres estados: pre-macolla, macolla, y macolla máxima (Moldenhauer et al., 2018).

La pre-macolla se define como el período comprendido entre la primera (V1) y la cuarta hoja (V4), durante el cual se desarrollan más raíces adventicias, en un periodo de entre 15 y 25 d (Moldenhauer et al., 2018).

La macolla emerge desde el brote axilar de la segunda hoja en el tallo principal y generalmente comienza en la quinta hoja (V5) y continúa hasta la sexta hoja (V6). Es así como la segunda macolla emerge del brote axilar de la tercera hoja del tallo principal. Las raíces adventicias crecen hacia abajo hasta la inundación, donde posteriormente crecen en forma vertical y lateral (Moldenhauer et al., 2018).

En macolla máxima éstas aumentan en forma sigmoidal hasta alcanzar su número máximo. En este momento es difícil distinguir el tallo principal de las macollas. El número de macollas depende de factores genéticos y ambientales, pudiendo variar de dos a cinco en siembra directa y entre 10 y 30 en siembra por trasplante (Moldenhauer et al., 2018).

Durante este período se define el primer componente del rendimiento, como es el número de macollas por superficie. También durante este estado de desarrollo se realizan importantes prácticas agronómicas, como la aplicación de nitrógeno, control de malezas y manejo adecuado del agua, dependiendo del sistema de siembra.

Fase reproductiva

La fase reproductiva comprende el período desde el inicio del primordio de la panícula hasta la antesis. Este estado se caracteriza por la elongación del tallo, reducción en el número de macollas, diferenciación de la panícula, tamaño y número de espiguillas por panícula, emergencia de la hoja bandera y floración (Moldenhauer et al., 2018). Se distinguen dos escalas fenológicas para caracterizar el estado reproductivo: Dunand y Saichuk (2009) y Counce et al. (2000).

Según Moldenhauer et al. (2018) el estado reproductivo de la planta se puede dividir en 10 etapas (R0 a R9): R0 representa el inicio del primordio de la panícula; R1, las ramas de la panícula están formadas; R2, formación del collar en la hoja bandera; R3, excursión de la panícula de la bota y la punta de la panícula está sobre el collar de la hoja bandera; R4, una o más flores de la panícula del tallo principal alcanzan la antesis; R5, al menos un grano (fruto) de la panícula en el tallo principal se está empezando a elongar en el extremo de la cáscara; R6, al menos un grano (fruto) de la panícula en el tallo principal está elongado; R7, al menos un grano de la panícula del tallo principal tiene una cáscara amarilla; R8, al menos un grano de la panícula del tallo principal tiene una cáscara café; y R9, donde todos los granos han alcanzado su elongación (R6) y tienen cáscara café (Counce et al., 2000).

R0. Inicio formación del primordio de la panícula. La temperatura juega un rol importante en el inicio y desarrollo de la inflorescencia del arroz. Para dar comienzo a este proceso, el arroz necesita acumular una cantidad específica de grados de temperatura (grados) que incentivan la formación de la panícula y la floración. Durante su desarrollo, la temperatura puede acelerar o retardar el crecimiento de la planta. Las temperaturas bajas durante el período de floración pueden afectar la viabilidad del polen y/o del óvulo, y aumentar la esterilidad floral y disminuir el rendimiento final del grano (Arshad et al., 2017). Así, cuando las condiciones ambientales y los factores internos son favorables para la inducción floral, el meristema apical del tallo, que estaba formando hojas y macollas, se convierte en meristema de la inflorescencia y se diferencia la panícula. Este nuevo meristema forma las bractéolas (hojas pequeñas que degeneran) y las ramas de la inflorescencia que van a formar las flores (espiguillas) más tarde (Itoh et al., 2005).

El inicio de la formación del primordio de la panícula comienza cuando las células del meristema apical comienzan a dividirse activamente, lo que ocurre aproximadamente 5 semanas antes de la emergencia de la panoja, dependiendo de la precocidad de las variedades. El inicio de la formación de la panícula no es visible a simple vista y el primer signo visible es la formación del 'anillo verde' en el entrenudo más bajo, previo a la elongación (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Dunand y Saichuk, 2009). En variedades muy precoces el inicio de la formación de la panícula, elongación del entrenudo y formación del anillo verde, ocurren casi al mismo tiempo. En variedades precoces,

el inicio de panícula ocurre simultáneamente con la elongación del segundo entrenudo. En variedades de media estación la iniciación de la panícula ocurre con la elongación del tercer entrenudo (Dunand y Saichuk, 2009).

En el desarrollo de la espiguilla se pueden distinguir ocho estados en los cuales ocurren actividades específicas: Sp1: formación de un par de primordios de glumas rudimentarias; Sp2: formación de un par de primordios de glumas vacías; Sp3: formación del primordio de la lemma; Sp4: formación del primordio de la pálea; Sp5: formación del primordio del lodículo; Sp6: formación del primordio del estambre; Sp7: formación del primordio del carpelo; y Sp8: formación del óvulo y el polen (Itoh et al., 2005).

El óvulo es el órgano reproductivo femenino donde ocurre la megasporogénesis, megagametogénesis, fertilización y embriogénesis (Itoh et al., 2005). El desarrollo del óvulo está controlado genéticamente (Gasser et al., 1998) y en este proceso se pueden distinguir varios estados (Itoh et al., 2005). Los principales estados son: Ov1: diferenciación del primordio del óvulo donde el largo de la inflorescencia (LI) puede variar entre 0,3 y 1 cm; Ov2: diferenciación de los integumentos del primordio, formación lóculo del ovario, aumento de volumen de células antipodales (AC), con un LI de 1 a 3 cm; Ov3: división de los integumentos del primordio, diferenciación de célula madre de la megaspóra (MMC), y LI puede variar entre 3 y 5 cm; Ov4: meiosis MMC, elongación de los integumentos, formación de la micrópila, y LI entre 5 y 7 cm; Ov5: degeneración de tres esporas micropilares, elongación de los integumentos, y LI de 7 a 10 cm; Ov6: primera división mitótica nuclear, primera división mitótica celular de la chalaza, establecimiento de la inclinación del óvulo, y LI entre 10 y 12 cm; Ov7: segunda división mitótica nuclear, formación de la vacuola en el megagametofito, y LI entre 12 y 14 cm; Ov8: tercera división mitótica nuclear con resultado de ocho megagametofitos nucleados, y LI que varía entre 14 y 16 cm; Ov9: polarización del núcleo, término de la inclinación del óvulo, y LI que fluctúa entre 16 y 18 cm; y Ov10: donde ocurre la maduración (Itoh et al., 2005).

En el desarrollo de la antera pueden ocurrir diferentes actividades que se pueden agrupar en diferentes estados. An1: formación de las ACs hipodermales, diferenciación de las ACs en los cuatro costados de la hipodermis de la antera, largo de la antera (LA) aproximado entre 0,1 y 0,15 mm; An2: formación de la capa de la pared de la antera, división periclinal de la hipodermis para formar las diferentes capas de la estructura de la pared de la antera, LA entre 0,15 y 0,3 mm; An3: término de formación de las capas de la pared de la antera, establecimiento de células madre del polen (PMCs) y cuatro capas de la pared de la antera, síntesis pre-meiótica de ADN en PMCs, y LA puede variar entre 0,3 y 0,5 mm; An4: meiosis, con un LA de 0,45 a 0,95 mm; An5: formación de cuatro esporas (tétradas) haploides, establecimiento del endotecio y degradación de la capa media, y LA entre 0,8 y 1,1 mm; An6: formación del gametofito uninucleado, formación de la microspora esférica aumentada de tamaño, formación de la exina, intina y poro para la germinación del polen, y LA que varía entre 1,1 y 2,2 mm; An7: formación del gametofito binucleado, formación del núcleo vegetativo y generativo por la mitosis I del polen, con LA de 2,2 mm; An8: formación del polen maduro, formación de dos núcleos espermáticos por la mitosis del núcleo generativo, y LA de 2,2 mm (Itoh et al., 2005).

El paso de R0 a R1 toma alrededor de 20 a 30 d (Moldenhauer et al., 2018). El momento R0 da inicio a la elongación de entrenudos que se mantiene hasta anthesis en R4.

R1. Las ramas de la panícula están formadas. Después de 5 a 10 d de iniciado el proceso de formación de la panícula, la panícula inmadura que está en proceso de diferenciación puede ser visualizada dentro del tallo.

La diferenciación de la panícula se define cuando ésta es visible, es decir, cuando mide 1 a 2 mm de largo, el entrenudo por debajo se ha elongado en 1 a 2 cm, y los puntos de crecimiento de las ramas de la panícula se empiezan a diferenciar en flores (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

La formación de las flores comienza primero en las ramas ubicadas en la parte superior de la panícula y progresa hacia abajo, pero como hay varias ramas, el desarrollo de las flores se sobrepone. Las flores ubicadas en la punta de las ramas bajas pueden estar más avanzadas en su desarrollo

que las flores ubicadas cerca de la base de las ramas de la panícula de la parte superior (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Dunand y Saichuk, 2009). En este estado se fija el segundo componente de rendimiento, el número de granos por panícula.

En este estado de desarrollo, la panícula con sus ramas y flores pueden ser observadas usando lentes de aumento o un microscopio.

El desarrollo de la inflorescencia se puede dividir en nueve estados que comprenden diferentes etapas (Foto 15): In1: establecimiento del raquis, conversión del meristema vegetativo a meristema del raquis, elongación del raquis, formación del primordio de la bráctea 1, tamaño de la inflorescencia (TI) es de 0,05 a 1,00 mm; In2: formación de la rama primaria I y II, el raquis alcanza el máximo tamaño, formación de los meristemas de las dos ramas primarias y primordio de las brácteas 2 y 3 y TI es de 0,1 a 0,2 mm; In3: formación de las ramas primarias III, formación del primordio en espiral de la rama primaria, aborto del meristema del raquis al final del período; TI alcanza entre 0,2 y 0,4 mm; In4: elongación de las ramas primarias en forma simultánea, TI varía entre 0,4 y 0,6 mm; In5: formación de ramas de orden superior, formación de ramas secundarias y terciarias, establecimiento de la elongación del nudo superior del tallo, TI llega entre 0,6 y 0,9 mm; In6: diferenciación de las dos glumas rudimentarias, dos glumas vacías, lemma y pálea en orden alternado, TI de 0,9 a 1,5 mm; In7: diferenciación de los órganos florales, dos lodículos, seis estambres y el carpelo en espiral, TI alcanza entre 5 y 40 mm; In8: elongación rápida del raquis y ramas, término del desarrollo de las anteras y el óvulo, TI varía entre 40 y 220 mm; e In9: emergencia de la panoja y floración, emergencia de la panoja fuera de la vaina de la hoja bandera a mediodía (Itoh et al., 2005).

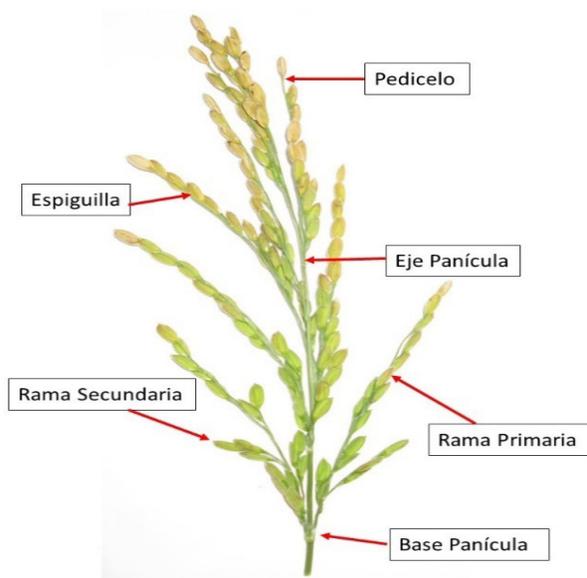


Foto 15. Panícula de arroz y sus principales estructuras desarrolladas.

R2. Formación del collar en la hoja bandera. Este estadio corresponde al momento de expansión de la hoja bandera y comprende eventos superpuestos de la microsporogénesis y la continuación de la elongación de entrenudos. A medida que el entrenudo se alarga, se empieza a acumular clorofila bajo el nudo del tallo, produciéndose un área verde conocida como 'anillo o banda verde'. Este proceso marca el inicio de la elongación del tallo y el cambio del estado vegetativo al reproductivo de la planta. Este proceso de formación de nudos y entrenudos continúa uno sobre otro, aumentando el largo del tallo y la altura de la planta (Dunand y Saichuk, 2009). En las variedades tardías, la elongación de los entrenudos comienza antes de la iniciación de

la formación de la panícula. Sin embargo, en variedades semi precoces o precoces la elongación de los entrenudos coincide con el proceso de formación de la panícula (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

El tiempo entre siembra y formación de entrenudos depende de la precocidad de la variedad, fecha de siembra, densidad de plantación, fertilidad del suelo, disponibilidad de agua y control de malezas (Dunand y Saichuk, 2009).

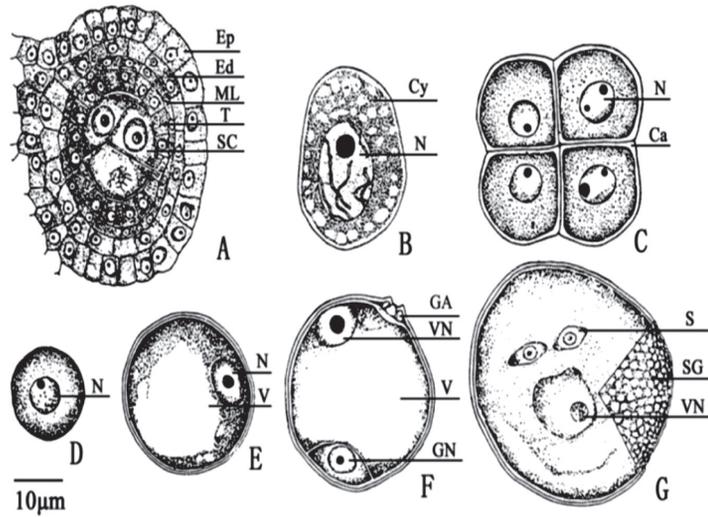
La aparición de los nudos sobre la corona marca un cambio en el rol de los nudos como punto de origen de varias partes de la planta. Antes que se inicie el período de formación de los entrenudos sobre la corona, todas las hojas, tallos y raíces secundarias se originan de los nudos de corona. Después de la formación de los entrenudos sobre la corona, los nudos del tallo sirven como punto de origen de todas las hojas posteriores. En muchas variedades se producen, aproximadamente, 6 hojas en el tallo principal posterior a la elongación de los entrenudos. La última hoja es llamada hoja bandera. La vaina de la hoja incluye a la panícula durante la elongación de los dos últimos entrenudos (Dunand y Saichuk, 2009).

Durante la elongación del tallo se observa un mayor crecimiento radicular que en el período de emergencia, alcanzando su máxima longitud al inicio del desarrollo de la panícula. Este crecimiento radicular puede verse afectado por la aireación del suelo. Bajo condiciones aeróbicas y de suelo profundo, la raíz puede alcanzar 1 m o más de longitud. Sin embargo, bajo condiciones anaeróbicas y de suelo más arcilloso, el crecimiento de la raíz es menor, menos profunda y más horizontal, y puede alcanzar una longitud no mayor a 40 cm (Dunand y Saichuk, 2009; Fageria et al., 2011).

El desarrollo de las hojas después de la iniciación de la formación de la panícula puede tener diferentes formas, ángulos, y colores en comparación a su desarrollo durante la fase vegetativa. Hojas largas en el estado vegetativo pueden tener alguna ventaja, ya que favorecen el establecimiento y la competencia con las malezas. Hojas erectas interceptan mejor la luz y reducen el sombreado dentro de la canopia, lo que favorece un mayor rendimiento. El sombreado durante la etapa reproductiva puede aumentar la esterilidad de la panícula, el aumento del largo de los entrenudos, favorecer la tendadura, y la reducción del rendimiento (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

La microsporogénesis ocurre antes de la excursión de la panícula, específicamente cuando el polen se diferencia. Este proceso está asociado al movimiento de la hoja bandera (Yoshida, 1981). La meiosis comienza cuando la aurícula de la hoja bandera está 3 cm bajo la aurícula de la penúltima hoja. La aurícula de la hoja bandera está todavía dentro de la vaina, pero la lámina de la hoja está parcialmente emergida. El término de la meiosis coincide con el momento en que la aurícula de la hoja bandera está a 10 cm sobre la aurícula de la penúltima hoja, sin que se haya extendido totalmente (Arshad et al., 2017).

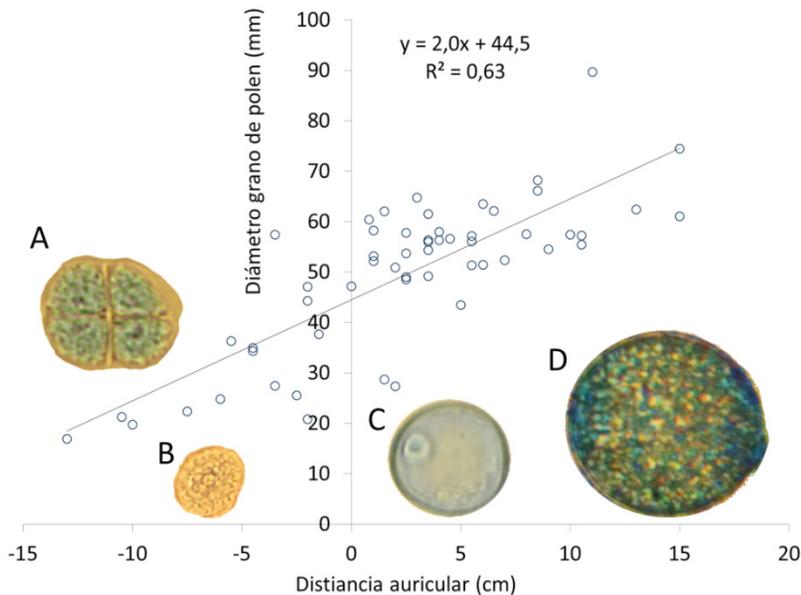
En la meiosis de la antera ocurren los siguientes eventos (Figura 2): Mei1: S/G₂ pre-meiótica, síntesis específica de ADN, largo de la antera (LA) entre 0,02 y 0,45 mm; Mei2: leptoteno, iniciación de la condensación de los cromosomas meióticos, asociación de elementos laterales (LEs) a los ejes de los cromosomas, y LA entre 0,40 y 0,55 mm; Mei3: zigoteno, establecimiento de los componentes centrales de los ejes de los cromosomas homólogos, y LA que puede variar entre 0,45 y 0,65 mm; Mei4: paquiteno, término de la formación del complejo sinaptonémico (SC), recombinación de los cromosomas homólogos, y LA que fluctúa entre 0,6 y 0,8 mm; Mei5: diploteno, degradación del SC, y LA entre 0,75 y 0,85 mm; Mei6: diacinesis, ruptura de la envoltura nuclear, desaparición de los nucleolos, y LA entre 0,7 y 0,9 mm; Mei7: metafase I, alineación de los pares de cromosomas homólogos en el plano ecuatorial, y LA entre 0,8 y 0,9 mm; Mei8: anafase I/telofase I, división reduccional de cada homólogo, y LA entre 0,8 y 0,9 mm; Mei9: intercinesis (profase II), formación de células madres y núcleos, y LA entre 0,8 y 0,9 mm; Mei10: metafase II, alineamiento de los pares de cromátidas en el plano ecuatorial, y LA entre 0,8 y 0,9 mm; Mei11: anafase II/telofase II, división ecuatorial de cada cromátida hermana, y LA entre 0,8 y 0,9 mm; Mei12: formación de la tétrada, cuatro esporas haploides (Itoh et al., 2005).



Fuente: Yang, 2005.

Figura 2. Microsporogénesis. A) Esquema de corte transversal de un lóbulo de antera con esporocitos en su interior; B) célula madre de microspora; C) tétrada; D) microspora temprana; E) microspora tardía; F) grano de polen bicelular; G) grano de polen maduro. Ep: epidermis; Ed: endotecio; ML: capa media; T: tapetum; SC: esporocitos; Cy: citoplasma; N: núcleo; Ca: callosa; V: vacuola, GA: apertura de germinación; VN: núcleo de célula vegetativa; S: célula espermática; SG: grano de almidón.

Un estudio realizado en diferentes variedades chilenas de arroz en relación al diámetro del grano de polen y la distancia auricular se muestra en la Figura 3.



Fuente: Donoso et al., 2013.

Figura 3. Relación entre el diámetro del grano de polen y la distancia auricular. La correlación se realizó utilizando las variedades comerciales 'Ámbar-INIA', 'Brillante-INIA', 'Buli-INIA', 'Diamante-INIA' y 'Zafiro-INIA'. A, corresponde a estado de tetrada; B, a microspora temprana; C, a microspora tardía; y D a grano de polen maduro.

Este período de formación de la panícula es muy sensible a factores ambientales como temperaturas extremas, sequía, deficiencia de nutrientes o toxicidades, los que pueden reducir el número de ramas por panícula y/o espiguillas, y aumentar la esterilidad (Moldenhauer y Gibbons, 2003; Arshad et al., 2017).

R3. Excursión de la panícula. La excursión de la panícula se debe a la elongación del último entrenudo del tallo. A medida que el entrenudo se alarga, empuja a la panícula a emerger de la vaina. Cuando se termina la elongación del último entrenudo, la panícula expone su máximo tamaño con una porción del último entrenudo sobre el collar de la hoja bandera. La emisión de la panoja del tallo principal es anterior al de las macollas. El período de emergencia de la panícula es variable dentro y entre las plantas, y puede durar desde 4 a 5 d hasta 10 a 14 d (Dunand y Saichuk, 2009).

Agronómicamente se considera 50 % de emergencia de la panícula, cuando el 50 % de las panículas de los tallos de una muestra tiene un rango desde aquellas recién emergidas a completamente emergidas (Dunand y Saichuk, 2009).

El grado de excursión de la panícula es controlado genéticamente y la excursión completa de la panícula es una característica deseada en los programas de mejoramiento genético.

Existe una relación inversa entre el largo de la panícula y el número de panículas por superficie. El tamaño de la panícula es una característica determinada genéticamente e influenciada por el medio ambiente. Desde el punto de vista agronómico, la panícula compacta puede presentar un mayor rendimiento en comparación a una no compacta, y una panícula completamente excerta de la vaina de la hoja bandera es más difícil de trillar que una parcialmente excerta.

La panícula del arroz está compuesta de un gran número de espiguillas y cada espiguilla es considerada como una unidad en la inflorescencia (Mohapatra y Sahu, 1991). Durante el desarrollo de la panoja, el desarrollo de las ramas primarias en el raquis es basipétala, desde arriba hacia abajo, y el desarrollo de las espiguillas es acropétala con excepción de una en la punta de la rama que florece primero (Xu y Vergara, 1986). La cáscara, o sea el largo y ancho de la lemma y la pálea, alcanza su máximo tamaño 8 a 5 antes de la emergencia de la panoja, y posterior a la floración el grano sólo aumenta de peso (Nakatomo et al., 1987) (Foto 16).



Foto 16. Panícula formada por tercios. El llenado de granos comienza desde el tercio superior y hacia abajo.

R4. Una o más flores de la panícula del tallo principal alcanzan la antesis. La antesis comienza con la exersión de la panícula o al día siguiente. A medida que la panoja emerge, las espiguillas de la parte superior de la panícula comienzan a florecer y continúa en forma descendente.

La antesis se refiere al evento de apertura y cierre de la espiguilla (Foto 17). Durante este estado la espiguilla se abre producto del movimiento de los lodículos ubicados en el interior de la flor. Los filamentos de las anteras se alargan y son exsertados y expuestos fuera de la espiguilla, dejando visible el filamento del estigma plumoso. Las anteras se abren y el polen cae en el estigma, donde el tubo polínico germina y se alarga para conectar el ovario e insertar un gameto masculino en el núcleo del huevo ($2n$, embrión) y el otro gameto masculino se une a dos núcleos polares ($3n$, endosperma) (Hoshikawa, 1989), produciéndose por autopolinización una doble fertilización. Posteriormente, la espiguilla se cierra, dejando a las anteras fuera de ella. El polen es viable por 10 min después de la apertura de las anteras, mientras que el estigma se puede fertilizar por 3 a 7 d. La fertilización del óvulo por el grano de polen se puede completar en 5 a 6 h después de la polinización, dando paso a la formación del grano (Moldenhauer y Gibbons, 2003).

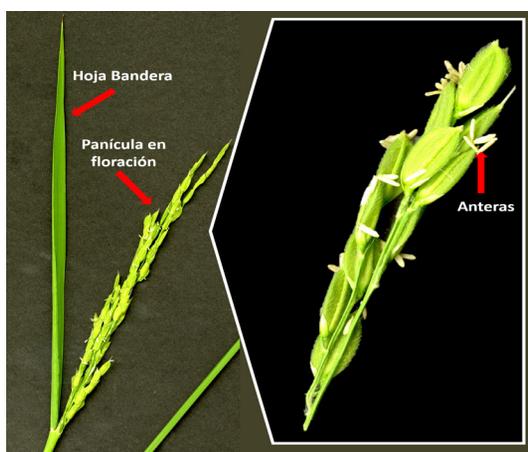


Foto 17. Antesis en arroz.

Este proceso puede durar entre 1 a 2,5 h, lo que generalmente ocurre entre 09:00 y 14:00 h pudiendo tomar entre 7 y 10 d para que todas las espiguillas en la panícula completen la floración. En nublados y en con bajas temperaturas, la antesis puede ocurrir más tarde y tomar más tiempo; incluso puede inhibirse a temperaturas menores a $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ o superiores a $32\text{ }^{\circ}\text{C}$, causando esterilidad floral (Dubey et al., 2018).

Aunque el arroz es una planta de autopolinización, el porcentaje de polinización cruzada puede variar entre 0,5 % y 4,0 %, siendo mayor en el arroz tipo *indica* que en el *japonica* (Oka, 1988).

R5. Al menos un grano (fruto) de la panícula en el tallo principal se está empezando a elongar en el extremo de la cáscara, y R6, al menos un grano (fruto) de la panícula en el tallo principal está elongado. Desde el punto de vista agronómico, los estados R5 y R6 se podrían considerar como 'llenado de grano'. El llenado del grano se extiende desde la floración hasta la madurez fisiológica del grano. El llenado del grano está determinado por factores genéticos y ambientales como temperatura, radiación solar, humedad, nutrición, y presencia de enfermedades y plagas. Durante este período, que puede durar entre 25 y 30 d, el peso del grano aumenta rápidamente, dependiendo de las condiciones climáticas y de la variedad. Es así como el llenado del grano de los arroces tipo *japonica* es relativamente más largo que el del tipo *indica*.

La formación del grano resulta, principalmente, de la acumulación de carbohidratos. La primera fuente de carbohidratos es la fotosíntesis que ocurre en las 3 a 4 hojas superiores de la planta (Dunand y Saichuk, 2009), especialmente en la hoja bandera. Los carbohidratos acumulados en el grano se almacenan en forma de almidón en el endospermo (Zhou et al., 2017).

El endospermo es una estructura muy importante en el arroz y otros cereales, ya que almacena nutrientes como almidón, proteínas, vitaminas, minerales necesarios para la germinación del embrión (Sabelli y Larkins, 2009).

El endosperma se forma a través de varios procesos después de la doble fertilización, división celular (2 después de la fertilización, DDF), separación del endosperma multinuclear en células individuales (3-5 DDF), diferenciación de la aleurona en almidón (6-9 DDF) y acumulación de los productos almacenados (21 DDF) que termina con la programación de la muerte celular (Kobayashi et al., 2013; Wu et al., 2016a; 2016b) y cambios en la permeabilidad de la membrana citoplasmática en el centro del almidón del endosperma, debido, probablemente, a la programación de la muerte celular (8 DDF), extensión de la pérdida de la permeabilidad celular a todo el endosperma (21 DDF) y formación de diferentes capas de aleurona (Wu et al., 2016b).

Debido a que en este estado se definen dos componentes de rendimiento como son el número y peso de los granos que contribuyen a definir el rendimiento, es importante mantener una gran cantidad de hojas fotosintéticamente activas, ya que los nutrientes almacenados en las hojas serán movilizados a la panícula y granos para su desarrollo (Makino, 2011; Zhang et al., 2017a; Wang et al., 2018). El llenado del grano es producto del incremento en el número y tamaño de las células en el endospermo.

En arroz, aproximadamente el 85 % de los granos se llenan, un porcentaje variable (15 % a 20 %) de granos quedan sin llenar (estériles o vanos). El porcentaje de granos estériles puede variar por factores genéticos y debido a condiciones ambientales como temperaturas extremas (Arshad et al., 2017), baja radiación solar, estrés hídrico y problemas nutricionales (Yoshida, 1981).

El endospermo y el embrión, que constituyen el tejido filial, están aislados del tejido maternal (pericarpio, placenta, tejido vascular, chalaza y núcleo) debido a la ausencia de continuidad simplástica. Durante el llenado del grano, los nutrientes son transportados al endospermo a través del tejido vascular del óvulo presente en el lado ventral del ovario. Al comienzo, los solutos entran a través de la chalaza y posteriormente al endospermo. En estados más tardíos, el transporte de solutos ocurre a través de la epidermis nucelar en forma centripeta hacia el endospermo (Krishnan y Dayanandan, 2003).

Cuando el llenado del grano termina, se detiene el proceso de translocación de carbohidratos a la panícula y ésta comienza a cambiar de color, desde verde hacia el café claro.

La ausencia de sincronización en el desarrollo de las espiguillas causa variaciones en la calidad y el peso de los granos (Mohapatra y Sahu, 1991; Yang et al., 2000). En general, las espiguillas que florecen primero, ubicadas en la parte apical de las ramas primarias, se llenan rápido y producen granos más grandes y pesados. En tanto, espiguillas inferiores, ubicadas en la proximidad de ramas secundarias, son estériles o se llenan lentamente, produciendo granos de baja calidad (Xu y Vergara, 1986; Mohapatra et al., 1993; Naik y Mohapatra, 1999). El lento llenado del grano y el bajo peso del grano de las espiguillas inferiores, se han atribuido a la limitación de carbohidratos y a la relación entre ácido abscísico (ABA) y etileno. En este sentido, se postula que se necesita alta concentración de ABA en relación a etileno en las espiguillas de arroz para mantener una alta tasa de llenado de grano (Yang et al., 2006). Por otro lado, la forma de la panícula de arroz también condiciona el llenado de granos. Así, el nuevo ideotipo (tipo ideal de planta), con gran densidad y cantidad de granos que forman las panojas compactas, tendrían una gran variación en la tasa de llenado de granos como consecuencia de una limitación de la fuente, en comparación con ideotipos de panojas laxas (Wang et al., 2006).

R7. Al menos un grano de la panícula del tallo principal tiene una cáscara amarilla. Este estado es acompañado por el inicio de la senescencia de las hojas y raíces. En este estado, las cinco hojas superiores de la planta, que suministraron gran parte de los carbohidratos y otros nutrientes para el llenado y madurez del grano, pueden empezar a envejecer, aunque en algunas variedades las hojas superiores pueden permanecer verdes durante todo este período.

En esta instancia el grano empieza a sufrir diferentes cambios internos y en su apariencia física que se pueden resumir en: 1) lechoso (R6), el desarrollo de los granos de almidón es blanco y de apariencia lechosa; 2) harinoso blando (R6), el almidón comienza a endurecerse, pero aún es blando; 3) harinoso duro (R7), todo el grano es firme y el contenido de humedad es mayor a 20 %; y 4) maduro (R9), grano firme y contenido de humedad menor a 20 % (Yoshida, 1981; Moldenhauer y Gibbons, 2003).

R8. Al menos un grano de la panícula del tallo principal tiene una cáscara café, y R9, todos los granos que han alcanzado su completa elongación (R6) tienen la cáscara color café. El proceso de madurez comienza 3 semanas después de la fertilización y se extiende, aproximadamente, 30 a 60 d, siendo acompañado por la senescencia de las hojas. Este proceso depende de las variedades y de las condiciones climáticas como la temperatura. Así, en zonas tropicales puede durar 30 d, mientras que en zonas templadas hasta 60 d (Yoshida, 1981).

Durante el proceso de maduración del grano, la morfogénesis de la planta está casi completa y los carbohidratos están almacenados en los granos en forma de almidón (Dunand y Saichuk, 2009).

La madurez fisiológica se define como el estado en que el proceso de translocación de los carbohidratos desde las hojas y tallos a la panícula se ha detenido, y comienza la pérdida de humedad del grano que ha alcanzado 25 % a 30 % de humedad (Dunand y Saichuk, 2009).

Una vez que el contenido de humedad del grano alcanza un 20 % y el tallo principal presenta entre un 15 % y 18 %, la planta está en estado de ser cosechada (Dunand y Saichuk, 2009).

Por otro lado, Dunand y Saichuk (2009) proponen dividir el estado reproductivo de la planta de arroz en cinco etapas: prebota, bota, emisión de la panoja, llenado del grano y madurez.

Pre-bota. El período de pre-bota se refiere al intervalo que va desde el inicio de la elongación del entrenudo y antes de la formación completa de la hoja bandera. Durante este estado continúan el desarrollo de las hojas, la elongación del entrenudo, formación del tallo y se inicia la formación de la panícula.

Bota. Se caracteriza por la hinchazón de la vaina de la hoja bandera, debido al crecimiento de la panícula y al desarrollo de la meiosis.

Bota es el período en el cual los componentes de la panícula que están dentro de la vaina de la hoja bandera, se encuentran completamente formados. El comienzo de este estado se puede identificar 6 d antes de la emergencia de la panícula (Yoshida, 1981).

De acuerdo al estado de desarrollo de la panícula, la bota se puede dividir en tres fases: temprana, intermedia y tardía, lo que se basa en la cantidad de la vaina de la hoja bandera que está expuesta sobre el collar de la hoja del cual emergió (Dunand y Saichuk, 2009).

Bota temprana. El collar de la hoja bandera aparece primero sobre el collar de la penúltima hoja en el tallo principal y dura hasta que el collar de la hoja bandera está aproximadamente 5 cm sobre el collar de la penúltima hoja (Foto 18a).

Bota intermedia. El collar de la hoja bandera está entre 5 y 12,7 cm sobre el collar de la penúltima hoja (Foto 18b).

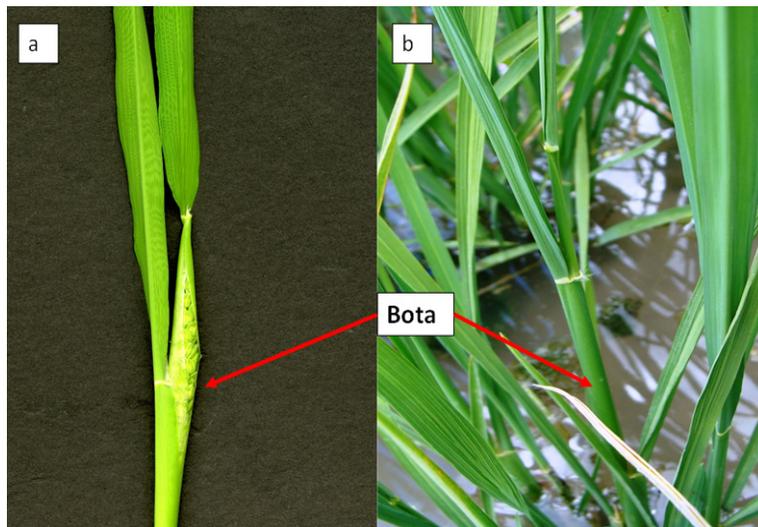


Foto18. Bota intermedia (a) y temprana (b).

Bota tardía. El collar de la hoja bandera está a 12,7 cm o más sobre el collar de la penúltima hoja. En este estado el crecimiento de la panícula toma una forma de huso y causa que la bota aumente de volumen, produciendo una parte más ancha en el centro de la bota con un diámetro menor a ambos extremos.

Emisión de la panoja. Se refiere a la excursión de la panoja desde la vaina de la hoja bandera del tallo principal, debido a la elongación del último entrenudo del tallo. A medida que el entrenudo se alarga, empuja a la panícula a emerger de la vaina (Foto 19). Cuando se termina la elongación del último entrenudo, la panícula expone su máximo tamaño con una porción del último entrenudo, sobre el collar de la hoja bandera. La emisión de la panoja del tallo principal es anterior al de las macollas. El período de la emergencia de la panícula es variable dentro y entre las plantas, y puede tomar desde 4 a 5 d como hasta 10 a 14 d (Dunand y Saichuk, 2009).

Agronómicamente, se considera 50 % de la emergencia de la panícula, cuando el 50 % de las panículas de los tallos de una muestra tienen un rango desde recién emergidas a completamente emergidas (Dunand y Saichuk, 2009).

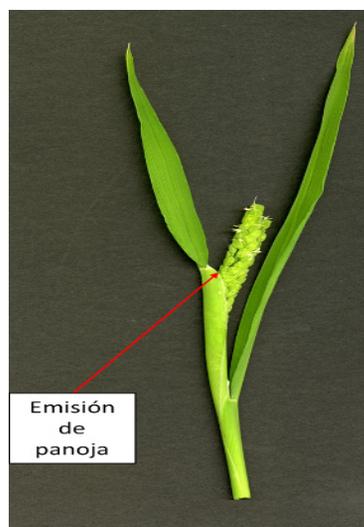


Foto 19. Emisión de panoja.

Llenado del grano. El llenado del grano se extiende desde floración hasta madurez fisiológica del grano. La formación del grano resulta principalmente de la acumulación de carbohidratos, y la primera fuente de carbohidratos es la fotosíntesis que ocurre entre las 3 y 4 hojas superiores de la planta (Dunand y Saichuk, 2009).

Madurez. El período de desarrollo del grano, desde la antesis al estado de grano maduro, es de unos 30 d, tiempo en el cual el aumento del largo del grano ocurre en los primeros 6 d después de la polinización, mientras que el aumento en el ancho del grano ocurre entre los 3 a 8 d después de la polinización (Wu et al., 2016b). Se considera madurez fisiológica, cuando se detiene el proceso de translocación de los carbohidratos desde las hojas y tallos a la panícula, y comienza la pérdida de humedad del grano, alcanzando éste entre un 25 % a 30 % de humedad. Una vez que el contenido de humedad del cultivo está entre 18 % a 21 %, la planta está en estado de cosecha (Foto 20).



Foto 20. Arroz con madurez fisiológica.

Rendimiento en grano

El rendimiento es una característica compleja, controlada por factores genéticos (QTLs) y ambientales (Vergara et al., 1964; Craufurd y Wheeler, 2009; Wang et al., 2012; Qian et al., 2016; Zeng et al., 2017; Zhang et al., 2017b). En arroz, el rendimiento es determinado indirectamente por caracteres tales como altura de la planta, período de crecimiento, habilidad de macollar, largo de la panícula, largo del grano, número de granos por panícula y, directamente, por los componentes de rendimiento como número de panículas por superficie o por planta, número de granos llenos por panícula y peso de 1.000 granos (Sakamoto y Matsuoka, 2008; Huang et al., 2013b) (Foto 21).

En arroz, la cantidad de tallos (macollas) está controlada por factores genéticos (Fukushima, 2018) y ambientales, como las prácticas agronómicas de nutrición (Fageria, 2014a; 2014b; Chen et al., 2014; Wang et al., 2016), manejo del agua (Ohe et al., 2010; Zhang et al., 2015b), densidad de plantas (Huang et al., 2013b; Tian et al., 2017) y sistema de siembra (Yan et al., 2009; Martínez-Eixarch et al., 2013).

El número de tallos (macollas) por superficie y número de panículas por superficie son determinados en la etapa vegetativa de la planta, en el establecimiento del cultivo. En cambio, el número de espiguillas por panícula, peso de 1.000 granos y porcentaje de granos llenos son determinados



Foto 21. Semilla certificada cosechada.

en la etapa reproductiva de la planta (Fageria, 2007; Sadras, 2007; Fageria et al., 2011; Wang et al., 2017a; 2017b).

La cantidad de macollas afecta también la producción de biomasa, captura de asimilados y rendimiento final de la planta (Awan et al., 2007). La regulación de la formación de las macollas, en tiempo y número, tiene una implicancia en el rendimiento final. Mientras más temprano emerge la macolla, se produce una mayor captura de asimilados por la planta a través de la fotosíntesis y son más productivas. Por el contrario, macollas muy tardías pueden no alcanzar su completo desarrollo y pueden ser improductivas (Mohapatra y Kariali, 2008; Wang et al., 2017a; 2017b). Por otro lado, un exceso de macollas puede producir panojas más pequeñas, con un menor número y peso de granos y menor rendimiento. En ese sentido, una escasa cantidad de macollas implica un menor número de panojas por superficie y, eventualmente, un menor rendimiento (Awan et al., 2007; Wang et al., 2016).

Otras características de interés que pueden contribuir al rendimiento en grano son el período de crecimiento y altura de la planta (Sakamoto y Matsuoka, 2008), los que pueden influir el número de panículas por superficie, número de granos y peso de 1.000 granos (Peng et al., 2004). Variedades con un largo período de crecimiento pueden acumular más fotosintatos, absorber más nutrientes y agua, lo que puede aumentar área foliar, número de panículas, granos y peso de ellos. Por otro lado, la introducción de las variedades semi enanas mejoró el índice de cosecha, resistencia a tendedura y rendimiento (Spielmeyer et al., 2002; Kovi et al., 2011b); sin embargo, plantas muy pequeñas pueden tener menor rendimiento (Yuan, 2017; Zhang et al., 2017b).

Las características morfológicas de las hojas, como su largo, ancho, grosor, dureza, posición y senescencia, son importantes en la determinación de la capacidad fotosintética de la planta y en el rendimiento de una variedad. Hojas erectas permiten una mayor cantidad, penetración y distribución de la luz en la canopia de la planta y, por lo tanto, una mayor actividad fotosintética de la planta (Yoshida, 1981; Yuan et al., 2015; Xu et al., 2018). Hojas gruesas, generalmente tienen una mayor densidad de cloroplastos por unidad de área y mayor capacidad fotosintética que hojas delgadas. El tamaño de la hoja está directamente asociado al ángulo de las hojas, por lo cual, hojas más cortas tienden a ser más erectas que hojas largas (Fageria, 2014a; 2014b). Hojas duras y gruesas son más lignificadas y presentan mayor resistencia a las inclemencias climáticas (Fageria, 2007).

Otro factor importante a considerar en el crecimiento de la planta es el índice de área foliar (IAF), que representa el área de la superficie de la hoja por unidad de área de superficie de suelo. El IAF

es un parámetro fisiológico que puede estar asociado al rendimiento del cultivo. El IAF en el arroz aumenta durante el crecimiento y desarrollo de la planta, alcanzando su máximo en la emisión de la panoja o floración (Yoshida, 1981). Esta situación se debe al aumento del número de hojas en el tallo principal y macollas, como también en el tamaño de las hojas. El IAF está afectado por factores genéticos (variedad) y ambientales (Jahn et al., 2011; Mon Ko et al., 2017; Xu et al., 2018).

El aumento del peso seco de los tallos sigue una curva sigmoidea durante el crecimiento de la planta, debido al aumento del peso de tallos y hojas. El peso de la planta se compone, principalmente, de carbohidratos (celulosa, almidón) y proteína, donde el componente inorgánico es menor, con excepción del silicio que está en mayor cantidad presente en el tallo. El metabolismo de las proteínas predomina durante la fase vegetativa y el de los carbohidratos en la fase reproductiva, lo que puede afectar también el rendimiento de la planta (Fageria, 2007).

En este sentido, el rendimiento de la planta puede verse afectado también por la cantidad de carbohidratos acumulados antes o después de la emisión de la panoja. Los carbohidratos acumulados antes de la emisión de la panoja contribuyen con un 20 % a 40 % al rendimiento; sin embargo, aquellos acumulados con posterioridad a la emisión de la panoja, son responsables por el 70 % de la variación del rendimiento. En este sentido, el mayor órgano fotosintético de la planta después de la emisión de la panoja es la hoja bandera, seguido de las tres hojas inferiores a ella (Fageria, 2007).

La altura de la planta es otra característica que puede influir sobre el rendimiento (Fageria, 2007). Plantas de altura baja (90 a 100 cm) son menos susceptibles al vuelco o tendadura a altas dosis de nitrógeno y permiten mayor densidad de plantas; sin embargo, pueden presentar menor habilidad competitiva con las malezas (Yoshida, 1981). La altura de la planta es una característica controlada en forma genética (Liu et al., 2010; Ma et al., 2016; Zhou et al., 2016) y modificada por factores agronómicos y ambientales (Ohe et al., 2007; Weng et al., 2014; Ma et al., 2016; Li et al., 2019).

El número de granos llenos por panícula es otro componente de rendimiento que también afecta el rendimiento. En variedades semi enanas existe una relación lineal entre el rendimiento y el número de granos por metro cuadrado (Yoshida, 1981). El número de granos por panícula está determinado por la arquitectura de la panícula (Furutani et al., 2006) que incluye el largo de la panícula y el número de ramas primarias y secundarias de ella (Sakamoto y Matsuoka, 2008; Kovi et al., 2011a). El número de granos puede ser afectado por la densidad de plantas, la fertilización nitrogenada, el grado de macollamiento y las condiciones climáticas de radiación y temperatura (Yoshida, 1981).

El peso de 1.000 granos está determinado por su tamaño y velocidad de llenado del grano. El tamaño del grano depende del largo, ancho y espesor (Huang et al., 2013a). El peso del grano es gobernado, principalmente, por factores genéticos, a diferencia del llenado del grano que es afectado mayormente por factores ambientales. El peso del grano está relacionado con el rendimiento biológico y el índice de cosecha, siendo el rendimiento biológico el peso total de la parte aérea de la planta y un indicador de su capacidad fotosintética (Yoshida, 1981). El índice de cosecha (IC) es la relación entre el rendimiento en grano (llamado también rendimiento económico) y el rendimiento biológico, y se expresa en porcentaje.

En la estrategia de modificar algunos componentes del rendimiento para aumentarlo, es importante considerar que el aumento de un componente no necesariamente puede traer aparejado un incremento del rendimiento, ya que ellos tienden a compensarse. Es decir, el aumento de uno puede significar la reducción de otro (Yang y Zhang, 2010; Qian et al., 2016; Zeng et al., 2017). Por ejemplo, el aumento del peso del grano podría reducir el número de granos por panícula y el rendimiento del grano, lo que debe ser considerado en el mejoramiento genético (Yang y Zhang, 2010).

Por otro lado, para un aumento del rendimiento, cuando el material de siembra está compuesto por híbridos (no variedades provenientes de líneas puras), es importante considerar la heterosis que se puede obtener al cruzar poblaciones de diferentes orígenes y también la variabilidad y distancia genética que existe en las diferentes variedades (Virmani et al., 1982; Zhou et al., 2012; Cao y Zhan, 2014; Huang et al., 2015; 2016; Tao et al., 2016). En este sentido, de todas las posibles combinaciones de germoplasma de arroz para la producción de híbridos, el cruzamiento entre genotipos del tipo *japonica* por *indica* resultaría en mayor heterosis, mayor altura, mayor producción de biomasa e índices de cosecha superiores a 0,5 y mejor resistencia a la tendedura (Yuan, 2017). Aunque en algunos casos existe un cierto grado de incompatibilidad en la progenie debido a los diferentes orígenes genéticos de los tipos *japonica* e *indica* (Chen et al., 2008; Qian et al., 2016; Zhu et al., 2017), aunque existen formas de mejorarla esta incompatibilidad con el uso de genes específicos (*WC*, *wide compatibility*) y progenitores masculinos no necesariamente *japonica*, sino mezclas entre *japonica* e *indica* (Yuan, 2017).

Finalmente, es importante considerar en esta estrategia la actualización y mejoramiento de las prácticas agronómicas como fertilización, manejo de agua, sistemas de siembra, densidad de plantas, entre otros, para que la variedad exprese su máximo potencial de rendimiento (Tao et al., 2006; Sadras, 2007; Yang y Zhang, 2010; Fageria et al., 2011; Wang et al., 2017a; 2017b; Das et al., 2018).

Tipo de crecimiento y propagación

Aunque el arroz cultivado es una planta anual que se propaga por semilla, se puede mantener vegetativamente como una planta perenne. El carácter perenne del arroz fue heredado de su ancestro silvestre *O. rufipogon* (Morishima et al., 1963). Bajo condiciones naturales, después de la cosecha, los brotes de las macollas del rastrojo, ubicados en la parte basal de los nudos, empiezan a crecer nuevamente y a formar nuevos tallos llamados en inglés 'ratoons'. Este crecimiento de la planta puede entregar una nueva cosecha (IRRI, 1988). Esta segunda cosecha produce plantas con menor cantidad de hojas, altura y número de panículas por superficie y por planta, y menor cantidad de granos por panícula. Al mismo tiempo, debido a la reducción de la duración del día a fines de verano y otoño, se reduce la radiación resultando en un rendimiento final de un 40 % menos de granos, con respecto a la primera cosecha (Dunand y Saichuk, 2009).

Consideraciones finales

A nivel productivo, el cultivo de arroz debiera lograr altos rendimientos de granos, manteniendo un estándar de rendimiento industrial (mayor porcentaje de granos enteros) para maximizar el factor de comercialización. Desafortunadamente, ambos componentes no suelen correlacionarse frecuentemente en una misma variedad o híbrido; por este motivo, es crucial seleccionar en primera instancia la variedad que combine las mejores características morfológicas y eco-fisiológicas según el destino de comercialización, con el potencial de rendimiento esperado. De este modo, para disminuir la brecha de rendimiento del cultivo a campo se requiere de la elección del mejor genotipo y de prácticas de manejo adecuadas y oportunas. El estudio de la predicción de la interacción del genotipo con el ambiente, se inicia con la genética y con la identificación de aquellas variables morfológicas, fenológicas y eco-fisiológicas determinantes del rendimiento y calidad de granos, con respuesta genética más simple, estable y con menor variación ambiental dentro del genotipo, que siguen explicando, aún en la actualidad, el mayor potencial de rendimiento del cultivo.

Referencias

- Arshad, M., Farooq, M., Asch, F., et al. 2017. Thermal stress impacts reproductive development and grain yield in rice. *Plant Physiol. Biochem.* 115:57-72.
- Awan, T., Mushtaq, A., Inayat, A., et al. 2007. Contribution of tillers within a rice plant to yield and yield components. *J. Agric. Res.* 45:237-243.
- Cao, L., Zhan, X. 2014. Chinese experiences in breeding three-line, two-lines and super hybrid rice. p. 279-308. In Yan, W. (ed.) *Rice: Germplasm, genetics and improvement*. IntechOpen. doi:10.5772/51100.
- Chang, T., Bardenas, E., del Rosario, A. 1965. The morphology and varietal characteristics of the rice plant. *Tech. Bull.* 4. 40 p. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Laguna The Philippines.
- Chaudhary, T., Ghildyal, B. 1969. Germination responses of rice seed to constant and altering temperatures. *Agron. J.* 61:328-330.
- Chen, J., Ding, J., Ouyang, Y., et al. 2008. A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of *indica-japonica* hybrids in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105:11436-11441.
- Chen, S., Zheng, X., Wang, D., et al. 2014. Effect of enhanced panicle fertilization on nitrogen use efficiency traits of rice (*Oryza sativa*) with different planting patterns. *J. Plant Nutr.* 37:1316-1326.
- Counce, P.A., Gealy, D.R., Sun, S-J. 2003. Rice physiology. p. 129-151. In Smith, C.W., Dilday, R.H. (eds.) *Rice: Origin, history, technology, and production*. John Willey & Sons, Hoboken, New Jersey, USA.
- Counce, P.A., Keisling, T.C., Mitchell, A.J. 2000. A uniform, adaptive and objective system for expressing rice development. *Crop Sci.* 40:436-443.
- Craufurd, P., Wheeler, T. 2009. Climate change and the flowering time of annual crops. *J. Exp. Bot.* 60:2529-2539.
- Das, K., Panda, B., Shaw, B., et al. 2018. Grain density and its impact on grain filling characteristic of rice: mechanistic testing of the concept in genetically related cultivars. *Sci. Rep.* 8:4149.
- Das, K., Sarkar, R., Ismail, A. 2005. Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerant rice. *Plant Sci.* 168:131-138.
- Dhankhar, P. 2014. Rice milling. *IOSR J. Eng.* 4:34-42.
- Dilday, R., Mgonja, M., Amonsilpa, S., et al. 1990. Plant height vs. mesocotyl and coleoptile elongation in rice: Linkage or pleiotropism? *Crop Sci.* 30:815-818.
- Donoso, G., Paredes, M., Becerra, V. 2013. Study of pollen development in Rice under controlled conditions. VIII Reunión anual de la Sociedad de Biología Vegetal, 2-5 de Diciembre, Pucón, Chile.
- Drew, M., He, C-J., Morgan, O. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation roots. *Trends Plant Sci. Rev.* 5:123-127.
- Dubey, A., Verma, S., Goswami, S., et al. 2018. Effect of temperature on different growth stages and physiological process of rice crop-a review. *Bull. Env. Pharmacol. Life Sci.* 7:129-136.
- Dunand, R., Saichuk, J. 2009. Rice growth and development. In J. Saichuk (ed.). *Louisiana rice production handbook*. Pub. 2321. LSU Agricultural Center at the Rice Research Station, Baton Rouge, Louisiana, USA.
- Evans, D. 2003. Aerenchyma formation. *New Phytol.* 161:35-49.
- Fabre, D., Adriani, D., Dingkuhn, M., et al. 2016. The qTSN4 effect on flag leaf size, photosynthesis and panicle size, benefits to plant grain production in rice, depending on light availability. *Front. Plant Sci.* 7:623.

- Fageria, N. 2007. Yield physiology of rice. *J. Plant Nutr.* 30:843-879.
- Fageria, N. 2014a. Mineral nutrition of rice. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Fageria, N. 2014b. Nitrogen harvest index and its association with crop yields. *J. Plant Nutr.* 37:795-810.
- Fageria, N., Moreira, A., Coelho, A. 2011. Yield and yield components of upland rice as influenced by nitrogen sources. *J. Plant Nutr.* 34:361-370.
- Foyer, C. 1987. The basis for source-sink interaction in leaves. *Plant Physiol. Biochem.* 25:649-657.
- Fukushima, A. 2018. Varietal differences in tiller and panicle development determining the total number of spikelets per unit in rice. *Plant Prod. Sci.* 22:192-201.
- Furutani, I., Sukegawa, S., Kyojuka, J. 2006. Genome-wide analysis of spatial and temporal gene expression in rice panicle development. *Plant J.* 46:503-511.
- Gasser, C.S., Broadhvest, J., Hausser, B.A. 1998. Genetic analysis of the ovule development. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49:1-24.
- Gu, D., Zhen, F., Hannaway, D., et al. 2017. Quantitative classification of rice (*Oryza sativa* L.) root length and diameter using image analysis. *PLoS ONE* 12(1):e0169968.
- Hirano, K., Ordonio, R.L., Matsuoka, M. 2017. Engineering the lodging resistance mechanism of post-Green Revolution rice to meet future demands. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* 93(4):220-233.
- Hong, S.K., Kitano, H., Satoh, H., et al. 1996. How is embryo size genetically regulated in rice? *Development* 122:2051-2058.
- Hoshikawa, K. 1989. The growing rice plant: An anatomical monograph. Nobunkyo, Tokyo, Japan.
- Hu, B., Wan, Y., Li, X., et al. 2013. Phenotypic characterization and genetic analysis of rice with pubescent leaves and glabrous hulls (*PLgh*). *Crop Sci.* 53:1878-1886.
- Huang, R., Jiang, L., Zheng, J., et al. 2013a. Genetic bases of rice grain shape: so many genes, so little known. *Trends Plant Sci.* 18:218-226.
- Huang, X., Yang, S., Gong, J., et al. 2015. Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. *Nat. Commun.* 6:6258.
- Huang, X., Yang, S., Gong, J., et al. 2016. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature* 537:629-633.
- Huang, M., Yang, C., Ji, Q., et al. 2013b. Tillering response of rice to plant density and nitrogen rate in a subtropical environment of southern China. *Field Crops Res.* 149:187-192.
- Ikeda, K., Sunohara, H., Nagato, Y. 2004. Developmental course of inflorescence and spikelet in rice. *Breed. Sci.* 54:147-156.
- IRRI. 1988. Rice rationing. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines.
- Ismail, A., Ella, M., Vergara, E., et al. 2009. Mechanisms associated with tolerance to flooding during germination and early seedling growth in rice (*Oryza sativa*). *Ann. Bot.* 103:197-209.
- Ismail, A., Johnson, M., Ella, M., et al. 2012. Adaptation to flooding during emergence and seedling growth in rice and weeds, and implications for crop establishment. *AoB Plants* 2012:pls019.
- Itoh, J-I., Nonomura, K-I., Ikeda, K., et al. 2005. Rice plant development: from zygote to spikelet. *Plant Cell Physiol.* 46:23-47.
- Jahn, C., Mackay, J., Mauleon, R., et al. 2011. Genetic variation in biomass traits among 20 diverse rice varieties. *Plant Physiol.* 155:157-168.
- Juliano, B.O., Bechtel, D.B. 1985. The rice grain and its gross composition. p. 17-58. In Juliano, B.O. (ed.) *Rice: Chemistry and technology*. American Association of Cereal Chemists, St. Paul, Minnesota, USA.

- Kawano, N., Ito, O., Sakagami, J-I. 2009. Morphological and physiological response of rice seedlings to complete submergence (flash flooding). *Ann. Bot.* 103:161-166.
- Kobayashi, H., Ikeda, T.M., Nagata, K. 2013. Spatial and temporal progress of programmed cell death in the developing starchy endosperm of rice. *Planta* 237:1393-1400.
- Kovi, M., Bai, X., Mao, D., et al. 2011a. Impact of seasonal changes on spikelets per panicle, panicle length and plant height in rice (*Oryza sativa* L.) *Euphytica* 179:319-331.
- Kovi, M., Zhang, Y., Yu, S., et al. 2011b. Candidacy of a chitin-inducible gibberellin-responsive gene for a major locus affecting plant height in rice that is closely linked to green revolution gene *sd1*. *Theor. Appl. Genet.* 123:705-714.
- Krishnan, S., Dayanandan, P. 2003. Structural and histochemical studies on grain-filling in the cariopsis of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Biosci.* 28:455-469.
- Li, S., Jiang, H., Wang, Y., et al. 2019. Responses of plant growth, physiological, gas exchange parameters of super and non-super rice to rhizosphere temperature at the tillering stage. *Sci. Rep.* 9:10618.
- Li, Z., Pinson, S., Stansel, J., et al. 1998. Genetic dissection of the source-sink relationship affecting fecundity and yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Breed.* 4:419-426.
- Liu, G., Mei, H., Liu, H., et al. 2010. Sensitivities of rice grain yield and other panicle characters to late-stage drought stress revealed by phenotypic correlation and QTL analysis. *Mol. Breed.* 25:603-613.
- Luo, J., Tang, S-Q, Hu, P-S., et al. 2007. Analysis on factors affecting seedling establishment in rice. *Rice Sci.* 14:27-32.
- Ma, X., Feng, F., Wei, H., et al. 2016. Genome-wide association study for plant height and grain yield in rice under contrasting moisture regimes. *Front. Plant Sci.* 7:1801.
- Makino, A. 2011. Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiol.* 155:125-129.
- Martínez-Eixarch, M., Zhu, D., Català-Forner, M., et al. 2013. Water, nitrogen and plant density affect the response of leaf appearance of direct seeded rice to thermal time. *Rice Sci.* 20(1):52-60.
- Matsui, T., Kagata, H. 2003. Characteristics of floral organs related to reliable self-pollination in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 91:473-477.
- Meng, F., Xiang, D., Zhu, J., et al. 2019. Molecular mechanism of root development in rice. *Rice* 12:1.
- Miro, B., Ismail, A. 2013. Tolerance of anaerobic conditions caused by flooding during germination and early growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Front. Plant Sci.* 4:269.
- Miro, B., Longkumer, T., Entila, F., et al. 2017. Rice seed germination underwater: morpho-physiological responses and the bases of differential expression of alcoholic fermentation enzymes. *Front. Plant Sci.* 8:1857.
- Mohapatra, P., Kariali, E. 2008. Time of emergence determines the pattern of dominance of rice tillers. *Aust. J. Crop Sci.* 1:53-62.
- Mohapatra, P., Patel, R., Sahu, S. 1993. Time flowering affects grain quality and spikelets partitioning within the rice panicle. *Aust. J. Plant Physiol.* 20:231-242.
- Mohapatra, P., Sahu, S. 1991. Heterogeneity of primary branch development and spikelets survival in rice in relation to assimilates of primary branches. *J. Exp. Bot.* 42:871-879.
- Moldenhauer, K., Counce, P., Hardke, J. 2018. Rice growth and development. p. 9-20. In Hardke, J. (ed.) *Rice production handbook*. Pub. MP192-10-2018RV. University of Arkansas, Division of Agriculture Res. & Extension, Arkansas, USA.

- Moldenhauer, K.A., Gibbons, J.H. 2003. Rice morphology and development. p.103-127. In Smith, C.W., Dilday, R.H. (eds.) Rice: Origin, history, technology, and production. John Willey & Sons, Hoboken, New Jersey, USA.
- Mon Ko, K., Hirai, Y., Zamora, O., et al. 2017. Agronomic and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) under different water management systems, fertilizer types and seedling age. *Am. J. Plant Sci.* 8:3338-3349.
- Morishima, H., Hinata, K., Oka, H. 1963. Comparison of modes of evaluation of cultivated rice species, *Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud. *Jpn. J. Breed.* 12:153-165.
- Murata, Y., Matsushima, S. 1975. Rice. p. 75-99. In Evan, L.T. (ed.) Crop physiology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Naik, K., Mohapatra, P. 1999. Ethylene inhibitors promote male gametophyte survival in rice. *Plant Growth Regul.* 28:29-39.
- Nakatomo, T., Inagawa, S., Nagato, Y. 1987. An analysis of the growth pattern of glumes in rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.* 56:149-155.
- Ohe, M., Okita, N., Daimon, H. 2010. Effects of deep-flooding irrigation on growth, canopy structure and panicle weight yield under different planting patterns in rice. *Plant Prod. Sci.* 13:193-198.
- Ohe, I., Saitoh, K., Kuroda, T. 2007. Effects of high temperature on growth, yield and dry-matter production of rice grown in the paddy field. *Plant Prod. Sci.* 10:412-422.
- Oka, H. 1988. Origin of cultivated rice. *Jpn. Sci. Soc. Press, Tokyo, Japan.*
- Peng, S., Huang, J., Sheehy, J., et al. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:9971-9975.
- Ponnamperuma, F. 1972. The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24:29-96.
- Qian, Q., Guo, L., Smith, S., et al. 2016 Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. *Natl. Sci. Rev.* 3:283-294.
- Sabelli, P., Larkins, B. 2009. The endosperm development of endosperm in grasses. *Plant Physiol.* 149:14-26.
- Sadras, V. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Res.* 100:125-138.
- Sakamoto, T., Matsuoka, M. 2008. Identifying and exploiting grain yield genes in rice. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11:209-214.
- Sarkar, R., Sharma, S., Reddy, J., et al. 2006. Physiological basis of submergence in rice and implication for crop improvement. *Curr. Sci.* 91:899-906.
- Skinner, D.J., Hill, T.A., Gasser, C.S. 2004. Regulation of ovule development. *Plant Cell* 16 Suppl.: S32-S45.
- Spielmeyer, W., Ellis, M., Chandler, P. 2002. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:9043-9048.
- Steffens, B., Geske, T., Sauter, M. 2011. Aerenchyma formation in the rice stem and its promotion by H₂O₂. *New Phytol.* 190:369-378.
- Taguchi-Shiobara, F., Ota, T., Ebana, K., et al., 2015. Natural variation in the flag leaf morphology of rice due to a mutation of the *NARROW LEAF 1* gene in *Oryza sativa* L. *Genetics* 201:795-808.
- Tao, H., Brueck, H., Dittert, K., et al. 2006 Growth and yield formation of rice (*Oryza sativa* L.) in the water-saving ground cover rice production system (GCRPS). *Field Crops Res.* 95:1-12.
- Tao, Y., Zhu, J., Xu, J., et al. 2016. Exploitation of heterosis loci for yield and yield components in rice using chromosome segment substitution lines. *Sci. Rep.* 6:36802.

- Tian, G., Gao, L., Kong, Y., et al. 2017. Improving rice population productivity by reducing nitrogen rate and increasing plant density. *PLoS ONE* 12(8):e0182310.
- Tilebeni, H., Yousefpour, H., Farhade, R., et al. 2012. Germination behavior of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars seeds to difference temperature. *Adv. Environ. Biol.* 6:573-577.
- Turner, F., Chen, C., Bollich C. 1982. Coleoptile and mesocotyl lengths in semi-dwarf rice seedlings. *Crop Sci.* 22:43-46.
- Turner, F., Chen, C., McCauley, G. 1981. Morphological development of rice seedlings in water at controlled oxygen levels. *Agron. J.* 73:566-570.
- Vergara, B., Lilis, R., Tanaka, A. 1964. Relationship between length of growing period and yield of rice plants under a limited nitrogen supply. *Soil Sci. Plant Nutr.* 10:15-21.
- Virmani, S., Aquino, R., Khush, G. 1982. Heterosis breeding in rice (*Oryza sativa* L.) *Theor. Appl. Genet.* 63:373-380.
- Vriezen, W., Zhou, Z., Straeten, D. 2003. Regulation of submergence-induced enhanced shoot elongation in *Oryza sativa* L. *Ann. Bot.* 91:263-270.
- Wang, F., Cheng, F., Zhang, G. 2006. The relationship between grain filling and hormone content as affected by genotype and source-sink relation. *Plant Growth Regul.* 49:1-8.
- Wang, D., Huang, J., Nie, L., et al. 2017a. Integrated crop management practices for maximizing grain yield of double-season rice crop. *Sci. Rep.* 7:38982.
- Wang, Y., Lu, J., Ren, T., et al. 2017b. Effect of nitrogen and tiller type on grain yield and physiological responses in rice. *AoB Plants* 9:plx012.
- Wang, Y., Ren, T., Lu, J., et al. 2016. Heterogeneity in rice tillers yield associated with tillers formation and nitrogen fertilizer. *Agron. J.* 108:1717-1725.
- Wang, S., Wu, K., Yuan, Q. 2012. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. *Nat. Genet.* 44:950-954.
- Wang, Z., Zhang, F., Xiao, F., et al. 2018. Contribution of mineral nutrients from source to sink organs in rice under different nitrogen fertilization. *Plant Growth Regul.* 86:158-167.
- Weng, X., Wang, L., Wang, J., et al. 2014. Grain number, plant height, and *Heading date7* is a central regulator of growth, development, and stress response. *Plant Physiol.* 164:735-747.
- Win, A., Tanaka, T., Matsui, T. 2020. Panicle inclination influences pollination stability of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 23:60-68.
- Wu, X., Liu, J., Li, D., et al. 2016a. Rice cariopsis development I: Dinamic changes in the endosperm. *J. Integr. Plant Biol.* 58:772-785.
- Wu, X., Liu, J., Li, D., et al. 2016b. Rice cariopsis development II: Dinamic changes in the endosperm. *J. Integr. Plant Biol.* 58:786-798.
- Wu, L., Liu, Z., Wang, J., et al. 2011. Morphological, and physiological characteristics involved in development of the large culm trait in rice. *Aust. J. Crop Sci.* 5:1356-1363.
- Wu, J., Qi, Y., Hu, G., et al. 2017. Genetic architecture of flag leaf length and width in rice (*Oryza sativa* L.) revealed by association mapping. *Genes Genom.* 39:341-352.
- Xu, P., Ali, A., Han, B., et al. 2018. Current advances in molecular basis and mechanisms regulating leaf morphology in rice. *Front. Plant Sci.* 9:1528.
- Xu, X., Vergara, B. 1986. Morphological changes in rice panicle development: a review of literature. International Rice Research Institute. Res. Paper Series 117:1-16.
- Yan, J., Yu, J., Tao, G., et al. 2009. Yield formation and tillering dynamics of direct-seeded rice in flooded and nonflooded soils in the Huai River Basin of China. *Field Crops Res.* 116:252-259.

- Yang, H.Y. 2005. Rice Reproductive Biology. Hangzhou: Zhejiang University Press. p. 19–25.
- Yang, X., Hwa, C-M. 2008. Genetic and physiological characterization of the *OsCem* mutant in rice: formation of connected embryos with multiple plumules or multiple radicles. *Heredity* 101:239-246.
- Yang, J., Peng, S., Visperas, R., et al. 2000. Grain filling pattern and cytokinin content in the grain and roots of rice plants. *Plant Growth Regul.* 30:261-270.
- Yang, J., Zhang, J. 2010. Grain-filling problem in 'super' rice. *J. Exp. Bot.* 61:1-5.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., et al. 2006. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene. *J. Exp. Bot.* 57:149-160.
- Yin, L., Xue, H. 2012. The MADS29 transcription factor regulates the degradation of the nucellus and the nucellar projection during rice seed development. *Plant Cell* 24:1049-1065.
- Yoshida, S. 1981. Fundamentals of rice crop science. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Philippines.
- Yoshida, H., Nagato. 2011. Flower development in rice. *J. Exp. Bot.* 62:4719-4730.
- Yuan, L. 2017. Progress in super-hybrid rice breeding. *Crop J.* 5:100-102.
- Yuan, S., Li, Y., Peng, S. 2015. Leaf lateral asymmetry in morphological and physiological traits of rice plant. *PLoS ONE* 10:e129832. doi:10.1371/journal.pone.129832.
- Zeng, D., Tian, Z., Rao, Y., et al. 2017. Rational design of high-yield and superior-quality rice. *Nat. Plants* 3:17031.
- Zhang, J., Li, G., Huang, Q., et al. 2017. Effect of culm carbohydrate partitioning on basal stem strength in a high-yielding rice population. *Crop J.* 5: 478-487.
- Zhang, J., Li, G., Song, Y., et al. 2014. Lodging resistance characteristics of high-yielding rice populations. *Field Crops Res.* 161:64-74.
- Zhang, B., Ye, W., Ren, D., et al. 2015a. Genetic analysis of flag leaf size and candidate genes determination of a major QTL for flag leaf width in rice. *Rice* 8:2.
- Zhang, Y., Wang, Z., Li, Q., et al. 2015b. Short-term complete submergence of rice at the tillering stage increases yield. *PLoS ONE* 10:e0127982.
- Zhang, W., Wu, L., Wu, X., et al. 2016. Lodging resistance of *japonica* rice (*Oryza sativa* L.): morphological and anatomical traits due to top-dressing nitrogen application rates. *Rice* 9:31.
- Zhang, Y., Yu, C., Lin, J., et al. 2017. *OsMPH1* regulates plant height and improves grain yield in rice. *PLoS One* 12:e0180825.
- Zhao, Y., Jiang, C-H., Rehman, R., et al. 2019. Genetic analysis of root and shoots in rice seedling by association mapping. *Genes Genomics* 41:95-105.
- Zhou, G., Chen, Y., Yao, W., et al. 2012. Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109:15847-15852.
- Zhou, L., Liu, S., Wu, W., et al. 2016. Dissection of genetic architecture of rice plant height and heading date by multiple-strategy-based association studies. *Sci. Rep.* 6:29718
- Zhou, W., Lv, T., Yang, Z., et al. 2017. Morphophysiological mechanism of rice yield increase in response to optimal nitrogen management. *Sci. Rep.* 7:17226.
- Zhu, Y., Yu, Y., Cheng, K., et al. 2017. Processes underlying a reproductive barrier in *indica-japonica* rice hybrids revealed by transcriptome analysis. *Plant Physiol.* 174:1683-1696.