

# Contribución de la fisiología al mejoramiento del cultivo del arroz

**Alejandro J. Pieters\***

Laboratorio de Ecofisiología Vegetal y Unidad de Ecología Genética. Centro de Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Altos de Pipe, Miranda, Venezuela.

## RESUMEN

Abordar el tema de la contribución de la fisiología al mejoramiento genético constituye una tarea difícil dado que son pocos los estudios fisiológicos en cultivos que se han llevado a cabo en nuestro país. Es más pertinente entonces preguntarse sobre el aporte que la fisiología dará al mejoramiento genético del arroz en el mediano y largo plazo. A pesar del éxito del mejoramiento convencional, el reciente estancamiento en el progreso genético de características importantes del arroz, como el rendimiento, pone de manifiesto la necesidad de incorporar nuevas tecnologías y enfoques para acelerar el impacto del mejoramiento genético sobre la producción de cereales. Estudios recientes indican que el conocimiento de los procesos fisiológicos que determinan las características de cultivos susceptibles de mejoras genéticas, conjuntamente con las poderosas herramientas moleculares actuales podrían complementar al mejoramiento genético convencional y contribuir a satisfacer la demanda de alimentos de una población creciente. El aporte de la fisiología vegetal a este nuevo enfoque puede sintetizarse en cuatro aspectos básicos: i) Identificar los procesos fisiológicos determinantes de los cambios en las características del cultivo producto del mejoramiento genético en el pasado; ii) Entendimiento de los mecanismos limitantes de una característica específica; iii) Establecimiento de características secundarias o putativas utilizables como indicadores del carácter a mejorar en estadios tempranos de desarrollo del cultivo y iv) Extraer la mayor cantidad de información de la data producida mediante técnicas estadísticas multivariadas que permitan generar hipótesis que se pondrán a prueba en el campo.

**Palabras clave:** Arroz, cereales, fisiología, mejoramiento genético, rendimiento.

---

\*Autor de correspondencia: Alejandro J. Pieters

E-mail: [apieters@ivic.gob.ve](mailto:apieters@ivic.gob.ve)

## Contribution of physiology to the genetic breeding of rice

### ABSTRACT

Assessing the contribution of physiology to breeding is a difficult task, as systematic physiological studies on crop plants in our country are scarce. It is perhaps more relevant to explore on the progress that genetic breeding can achieve by incorporating the physiological basis of crop performance. Despite the outstanding success of conventional genetic breeding, recent stagnation of rice yields reveals the need to generate new approaches and technologies to accelerate the gains due to genetic breeding on cereals production. Recent studies suggest that understanding of the physiological basis of selected traits, together with the powerful tools of molecular biology, could foster new gains in conventional genetic improvement and contribute to satisfy the food demand of a fast growing human population. The contribution of physiology to this new approach can be summarised in four basic aspects: i) Identifying physiological processes responsible for the changes of crop traits subjected to genetic improvement; ii) Understanding of the limiting mechanisms of a specific trait; iii) Establishing putative traits that can be used as indicators of the trait to be improved at early stages of development, and iv) Obtaining as much information as possible by means of multivariate statistical methods in order to generate hypotheses to be tested in the field.

**Key words:** rice, cereals, physiology, genetic breeding, yield

### INTRODUCCIÓN

Para evaluar la contribución de la fisiología sobre el mejoramiento genético del arroz es necesario haber efectuado estudios fisiológicos detallados de manera concertada y direccionada desde los inicios del mejoramiento del arroz en nuestro país. Este hecho, lamentablemente no se ha producido en Venezuela, por lo que resulta difícil abordar este tema. Salvo algunas excepciones, solo recientemente se ha generado el interés en estudios fisiológicos sistemáticos que se han concentrado en problemáticas como el incremento del potencial de rendimiento, la eficiencia de uso de agua y nutrientes, los efectos de la sequía y de la salinidad en cultivos como arroz, maíz, caña de azúcar, cacao y cebolla, por mencionar algunos. Cabe destacar que buena parte de estas líneas de investigación constituyen proyectos aun en curso. Esto se debe, en parte, a que los fisiólogos en Venezuela se enfocan principalmente en el estudio de especies silvestres dada la gran diversidad de sistemas ecológicos que imponen diferentes limitaciones al crecimiento y desarrollo vegetal y también en parte a que los mejoradores, diferentes actores de la cadena productiva agrícola y los planificadores, recientemente han comenzado a percibir la necesidad de conocer los mecanismos que están detrás de las características que se utilizan como criterios de selección. Sin embargo, los estudios en fisiología vegetal en el mundo entero han logrado compilar una enorme cantidad de infor-

mación sobre el comportamiento de cultivos ante diferentes variables ambientales y condiciones de crecimiento, que es necesario revisar y sistematizar sus hallazgos mediante meta-análisis de la literatura.

El mejoramiento genético ha demostrado un enorme éxito al ser responsable de aproximadamente el 50% de la ganancia en rendimiento de los cereales durante la segunda mitad del siglo XX (Evans, 1993). El otro 50% puede atribuirse a cambios en las prácticas de manejo agronómico y al efecto indirecto de la tolerancia a plagas (Peng y Kush, 2003). Específicamente en el arroz, los incrementos en el rendimiento posteriores a la Revolución Verde han sido de un 25% (Peng *et al.*, 2000), mientras que en Venezuela este aporte ha sido de 47% en el período comprendido entre 1950 y 2005 (Pieters *et al.*, 2011). Esta situación sugiere que el mejoramiento genético en Venezuela lo ha hecho extremadamente bien hasta ahora, sin la necesidad de conocer la fisiología de los cultivos.

¿Por qué estudiar la fisiología de los cultivos? A pesar de la ausencia de programas de investigación que incluyan explícitamente a la fisiología como herramienta que contribuya a establecer los criterios de selección en programas de mejoramiento genético, la fisiología vegetal ha estado quizás de manera inadvertida, subyacente en el proceso de selección de nuevos cultivares. Al seleccionar genotipos por su rendimiento, permanencia verde, duración del ciclo de vida, tamaño de panícula, contenido de amilosa en el grano, etc., se ha seleccionado empíricamente un fenotipo cuyas determinantes son la carga genética del individuo seleccionado y la interacción de esa carga genética con el ambiente para producir un fenotipo determinado cuyas características son aceptables para los mejoradores.

Por otro lado, estudios recientes en aspectos moleculares, como genotipado, selección asistida de marcadores moleculares y el mapeo de QTL han mostrado grandes avances con la posibilidad de acelerar el proceso de mejoramiento genético. Sin embargo, la expresión de QTL para características complejas como la productividad y el rendimiento, o la tolerancia a factores de estrés abióticos han mostrado una fuerte dependencia con la interacción genotipo-ambiente (G-A) y con el *background* genético en el que son introgressados. Otras tecnologías moleculares más agresivas como la transformación genética de plantas ofrecen ejemplos de la necesidad de dilucidar los mecanismos subyacentes de caracteres complejos. Esto sugiere que la efectividad de las herramientas moleculares para mejorar caracteres complejos, como el rendimiento, dependerá en gran medida de la comprensión de los mecanismos que determinan y regulan el carácter en cuestión, es decir de su fisiología. Adicionalmente, estancamientos en el rendimiento del arroz y otros cereales en Venezuela y el mundo han sido reportados por organismos internacionales como la FAO en los últimos años, poniendo de manifiesto la necesidad de incorporar nuevas tecnologías capaces de acelerar los resultados del mejoramiento genético.

No pretendo colocar a la fisiología vegetal como alternativa a las poderosas herramientas moleculares o al mejoramiento genético convencional, sino más bien resaltar la complementariedad de estas tres disciplinas para lograr un acelerado proceso de mejoramiento genético, indispensable en la actualidad. En este contex-

to, más que describir cuánto ha contribuido la fisiología vegetal al mejoramiento genético del arroz, la pregunta pertinente es ¿cuál será la contribución de la fisiología al mejoramiento genético en los próximos años? tomando en cuenta que es necesario proveer de alimentos a una población creciente, pero con una serie de restricciones que no existían o fueron obviadas con el desarrollo de la Revolución Verde.

El papel de la fisiología en el mejoramiento genético podría resumirse en los siguientes puntos:

1. Identificar los procesos fisiológicos determinantes de los cambios en las características del cultivo producto del mejoramiento genético en el pasado

En un estudio que comenzó en 2006 en el que participamos la Fundación DANAC, el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) y el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), se lograron cuantificar los cambios en variables, tales como rendimiento, inclinación de la hoja bandera, características de la panícula, componentes de rendimiento, índice de cosecha (IC), tasas de fotosíntesis,  $d^{13}C$ ,  $d^{15}N$ , propiedades bioquímicas de las hojas y distribución de biomasa, entre muchas otras, en 14 variedades cuyo período de liberación estuvo comprendido entre 1950 (Bluebonnet 50) y 2005 (Centaurio y D-Oryza) (Graterol *et al.*, 2009). En algunas de estas variables como el rendimiento, acumulación de biomasa, inclinación de la hoja bandera fue posible detectar tendencias temporales con el año de liberación, mientras que en otras como el tamaño de la panícula, tasa de fotosíntesis, índice de cosecha, composición de isótopos estables de C y N, duración del llenado de grano, si bien no fue posible establecer tendencias temporales, se detectó suficiente variabilidad debida al genotipo, lo que constituye un hallazgo alentador para la escogencia de variables secundarias como potenciales criterios de selección.

2. Entendimiento de los mecanismos limitantes de una característica específica: i.e. fotosíntesis, rendimiento, peso de la panícula, permanencia verde, etc.

Como producto de ese mismo estudio, se encontraron fuertes asociaciones entre variables como el rendimiento y la biomasa total, y entre el rendimiento y el IC. En ambos casos, las asociaciones fueron positivas y lineales. Al no presentar signos de saturación la relación entre el rendimiento y estas variables, es plausible explorar la posibilidad de continuar mejorando el rendimiento potencial del arroz mediante incrementos tanto de la biomasa total del cultivo como del IC. Para el arroz se ha establecido un tope del IC levemente por encima del 60%; en Venezuela hemos encontrado que las variedades liberadas entre 1950 y 2005 presentan un IC promedio de aproximadamente 50% (Graterol *et al.*, 2009). Esa brecha del 10%, de realizarse, implicaría aumentos sustanciales en el rendimiento potencial del arroz (Pieters *et al.*, 2006). Al estudiar la dinámica del peso de las panículas en 14 variedades de arroz y las concentraciones de C y N en la hoja se encontraron relaciones lineales y positivas entre el peso de la panícula y la relación sacarosa/proteínas en la hoja bandera. La permanencia verde ha sido

un criterio de selección frecuentemente utilizado y que está presente en algunas variedades comerciales de arroz. Esta característica ha sido asociada al mantenimiento de la ganancia de carbono por un período más prolongado. Sin embargo, la asociación de la permanencia verde con la actividad fotosintética prolongada no necesariamente ocurre (Richards, 2000). Al comparar una variedad con permanencia verde como Fedearroz 50 con otras variedades de senescencia “normal”, la concentración de clorofilas por unidad de área foliar se mantuvo por más tiempo que en las otras variedades, pero la degradación de proteínas solubles ocurrió a una velocidad comparable a la de las otras variedades (Irazábal *et al.*, en preparación), por lo que la tasa de fotosíntesis disminuyó en correspondencia con la disminución de proteínas solubles en las hojas. La permanencia verde es un carácter que, por un lado, ejemplifica la utilización empírica de la fisiología para escoger un criterio de selección y por otro, demuestra la necesidad de conocer los mecanismos determinantes de un carácter específico para explicar su posible utilidad como criterio de selección.

3. Establecimiento de características secundarias o putativas utilizables como indicadores del carácter a mejorar en estadios tempranos de desarrollo del cultivo.

El objetivo del mejoramiento genético es la generación de variedades con altos rendimientos adaptadas a las condiciones ambientales en las que se cultivan. De manera que la selección por el rendimiento *per se* constituye uno de los fundamentos del mejoramiento convencional. El escenario actual de estancamiento del progreso genético y el crecimiento sostenido de la demanda mundial de alimentos hacen necesaria la aceleración del proceso de mejoramiento genético. Una forma de lograr esto es mediante la adopción de un enfoque analítico basado en el entendimiento de las bases fisiológicas y moleculares de características asociadas al rendimiento (Araus *et al.*, 2002), lo que ayudaría a definir características clave que son limitantes para el rendimiento y complementarían al mejoramiento convencional. Si se combina la información fisiológica sobre puntos limitantes del rendimiento con nuevas metodologías de evaluación rápida y temprana de lo que podemos llamar características secundarias o putativas, se permitiría la selección de parentales con mejores características secundarias y realizar cruces con materiales élites. Las características secundarias deben estar bien correlacionadas con el rendimiento; una dificultad del enfoque analítico es que en muchos casos las características fisiológicas son seleccionadas en un nivel de organización más bajo que el rendimiento, por lo que es frecuente encontrar relaciones débiles entre el carácter putativo y el rendimiento. Caracteres complejos como el rendimiento y el crecimiento son procesos en esencia integradores, por lo tanto las características secundarias seleccionadas también deben presentar un carácter integrador. Una herramienta fundamental para lograr esto la constituyen los estudios fisiológicos retrospectivos de cultivares liberados en diferentes épocas. Las relaciones que emergen de estos estudios entre características fisiológicas y el carácter que se desea mejorar, al ser obtenidas de plantas con distintos rendimientos y cargas genéticas revelarán asociaciones fundamentales con un alta heredabilidad y probablemente una baja interacción G-A (Araus *et al.*, 2002; Irazábal *et al.*, en preparación).

4. Extraer la mayor cantidad de información de la data producida mediante técnicas estadísticas multivariadas que permitan generar hipótesis que deben ser puestas a prueba en el campo.

Hasta hace poco tiempo, los estudios fisiológicos se han centrado en sistemas experimentales relativamente sencillos, en los que se comparan un reducido número de cultivares, progenitores o líneas élites y se registra un también limitado número de variables. Los primeros estadios del mejoramiento genético, por el contrario, requieren la evaluación de cientos de genotipos simultáneamente. La medición de números significativos de variables en el germoplasma que se pretende caracterizar, conjuntamente con registros de variables ambientales relevantes como las climáticas y edáficas, permite la utilización de técnicas multivariadas de análisis estadístico, con las que se pueden agrupar los genotipos de acuerdo a una cantidad de información importante. Es posible establecer asociaciones entre las variables registradas para posteriormente eliminar la información redundante; es posible también determinar las variables medidas que mejor se correlacionan con el rendimiento y se puede determinar si estas correlaciones son modificadas en magnitud o sentido, dependiendo de las condiciones ambientales, i.e. localidades. A diferencia de la estrategia inductiva tradicional en la que se ponen a prueba hipótesis pre-establecidas, con la aplicación de técnicas multivariadas como el análisis de componentes principales es posible generar nuevas hipótesis sobre el funcionamiento del cultivo para ser puestas a prueba en ensayos con múltiples localidades. Recientemente se han publicado ejemplos exitosos de la aplicación de análisis multivariados incluso incorporando información genética usando marcadores moleculares o transcriptómica (Kondo *et al.*, 2003; Uga *et al.*, 2003; Zeller *et al.*, 2009).

## REFERENCIAS

- Araus, J.L.; G.A. Slafer; M.P. Reynolds; C. Royo. 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for? *Ann. Bot.* 89: 925-940.
- Evans, L.T. 1993. *Crop evolution, adaptation and yield*. New York. Cambridge University Press, Cambridge.
- Graterol, E.; E. Reyes; R. Alvarez; Y. Jayaro; E. Medina; A.J. Pieters. 2009. Informe final proyecto "Evaluación de la contribución del Mejoramiento Genético del Arroz en Venezuela" Proyecto No 2006000168, FONACIT. Caracas, Venezuela.
- Kondo, M.; P.P. Pablico; D.V. Aragonés; R. Agbisit; J. Abe; S. Morita y B. Courtois. 2003. Genotypic and environmental variations in root morphology in rice genotypes under upland field conditions. *Plant Soil* 255: 189-200.
- Peng, S. y G.S. Kush. 2003. Four decades of breeding for varietal improvement for irrigated rice in the International Rice Research Institute. *Plant Prod. Sci.* 6: 157-164.

- Peng, S.; R.C. Laza; R.M. Visperas; A.L. Sanico; K.G. Cassman y G.S. Kush. 2000. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. *Crop Sci.* 40: 307-314.
- Pieters, A.J. S. El Souki y C. Nazar. 2006. Growth, yield and nitrogen allocation in two rice cultivars under field conditions in Venezuela. *Interciencia* 31: 671-676.
- Pieters, A.J.; E. Graterol; E. Reyes; R. Álvarez y A. González. 2011. Cincuenta años de mejoramiento genético del arroz en Venezuela. ¿Qué se ha logrado? *Interciencia* 36: 942-948.
- Richards, R.A. 2000. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.* 51: 447-458.
- Uga, Y.; Y. Fukuta; R. Oshawa y T. Fujimura. 2003. Variations of floral traits in Asian cultivated rice (*Oryza sativa* L.) and its wild relative (*Oryza rufipogon* Griff.) *Breed. Sci.* 53: 345-352.
- Zeller, G.; S.R. Henz; C.K. Widmer; T. Sachsenberg; G. Rötter; D. Weigel y S. Laubinger. 2009. Stress-induced changes in the *Arabidopsis thaliana* transcriptome analyzed using whole-genome tiling arrays. *Plant J.* 58: 1068-1082.