EFECTO DE LA MASA SECA DEL PEDÚNCULO Y LA VAINA DE LA HOJA BANDERA SOBRE EL LLENADO DE LOS GRANOS DE CUATRO VARIEDADES DE ARROZ (*ORYZA SATIVA* L.)

Maydelin Dorado-Bermúdez[1], Aymara García López[2], Isora Franco[3] e Isel P. Pérez Cabeza[1]

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto de la fecha de siembra sobre la movilización de materia seca desde el pedúnculo y la vaina de la hoja bandera, y su influencia sobre el llenado de los granos en las variedades cubanas de arroz J-104, IAC-27, IAC-28 y Reforma. El experimento se llevó a cabo en dos fechas de siembra, según un diseño de bloques al azar con 4 réplicas. Se determinó la masa seca del pedúnculo y la vaina de la hoja bandera al inicio de la paniculación, cuando esta alcanzó el 50%, en la fase de grano lechoso y en la cosecha; así como el área foliar en la fase de grano lechoso. Además, se calculó la tasa de movilización de las reservas durante el llenado de los granos y los componentes del rendimiento en la cosecha. Los resultados indican que en la época húmeda se movilizó materia seca desde vaina de la hoja bandera y el pedúnculo durante el proceso de llenado, lo que pudiera explicar los mayores valores de porcentaje de granos llenos encontrados en esta fecha de siembra. A pesar de que el área foliar en la fase de grano lechoso fue mayor en la época seca, el porcentaje de granos llenos fue menor, coincidiendo con la ausencia de movilización de materia seca desde las estructuras del tallo estudiadas. Estos resultados destacan la importancia de desarrollar un manejo agronómico en función de la época de siembra, que permita expresar las potencialidades de estas variedades para producir un alto número de panículas por plantas, asociado a una alta calidad del proceso de llenado de los granos. El desarrollo de prácticas agrícolas que potencien el empleo de las reservas del tallo puede contribuir a incrementar los rendimientos en las condiciones de Cuba.

Palabras clave: biomasa, carbohidratos, fotosíntesis, carbono, metabolismo

Effect of the peduncle and leaf sheath dry mass on the grain filling of four cuban rice cultivars (*Oryza sativa* L.)

ABSTRACT

The aim of this paper was to determine the effect of the sowing date on the dry matter mobilization from the peduncle and the leaf sheath, and its influence on the grain filling of the Cuban rice varieties J-104, IAC-27, IAC-28 and Reforma. The experiment was carried out in two planting dates, according to a randomize block design with 4

[1]Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical (INIFAT). Calle 2 esq. 1, Santiago de las Vegas, La Habana, Cuba.
[2]Instituto de Ingeniería Agrícola
[3]Dirección Municipal de la Agricultura de Boyeros
✉ fisiologiacc@inifat.co.cu

replicates. The peduncle and the leaf sheath dry mass were determined at the onset of heading, at 50% heading, at the milky stage and at harvest. The leaf area was evaluated at the milky stage and the rate of reserves mobilization was calculated during the grain filling. The yield components were determined at harvest. The results showed that the dry mass reserves were mobilized from the peduncle and the leaf sheath in the wet season, which could explained the higher percentage of filled grains found in this planting date. Despite the highest values of leaf area observed at the milky stage in the dry season, the percentage of filled grains was lower, coinciding with the absence of reserves mobilization from the stem. The results of this experiment highlights the importance of developing management practices appropriate to each planting date, to increase the expression of the yield potential, that is, a high number of spikelets per plant and a high grain filling quality.

Key words: biomass, carbohydrates, photosynthesis, carbon, metabolism

INTRODUCCIÓN

Las funciones de la fuente y el sumidero, así como las relaciones que establecen entre sí, constituyen procesos fisiológicos básicos para la producción de biomasa y el rendimiento de los cereales. En estos cultivos, los granos constituyen el sumidero fundamental de la planta durante el proceso de llenado.

La calidad del llenado de los granos es un componente importante del rendimiento y un elemento crítico que afecta sus propiedades culinarias y sus características como semilla. En el arroz (*Oryza sativa* L.), una de las estrategias de mejoramiento genético ha sido el incremento del número de espiguillas por panícula, por lo que una disminución en el porcentaje de granos llenos y en la calidad del proceso de llenado, reduce notablemente el potencial de rendimiento (Kato, 2010).

Las fuentes que sostienen el llenado de los granos de arroz son los fotoasimilados producidos durante este período y los carbohidratos de reserva. Se ha estimado que en la cosecha, más del 60% de los carbohidratos acumulados en la panícula se derivan de los fotoasimilados sintetizados durante la maduración de los granos (Ida *et al*., 2009) y el porcentaje restante proviene de los carbohidratos no estructurales movilizados desde el tallo y las vainas de las hojas, después de la emergencia de la panícula (Kanbe *et al*., 2009). La movilización de estas reservas hacia los granos compensa el déficit en el suministro de carbohidratos después de la emergencia de la panícula y es uno de los caracteres estudiados para elevar los rendimientos del arroz (Fukushima *et al*., 2011).

El rendimiento del arroz está formado por el número de panículas/m^2, el número de espiguillas/panícula, el porcentaje de granos llenos y el peso de 1000 granos (Aglua Gendua *et al*., 2009). La relación que se establece entre estas variables agronómicas y la utilización de las reservas almacenadas en las estructuras vegetativas, aún no está completamente esclarecida. Por estas razones, el objetivo de este trabajo fue determinar el efecto de la masa seca del pedúnculo y la vaina de la hoja bandera sobre el llenado de los granos de cuatro variedades cubanas de arroz, y su repercusión sobre los componentes del rendimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones de cultivo

El experimento se llevó a cabo en parcelas experimentales pertenecientes al Instituto de Investigaciones de Granos (Bauta, Artemisa), en las épocas húmeda (abril) y seca (diciembre) de 2002. Se utilizaron las variedades Jucarito 104 (J-104) e IACuba 28 de ciclo medio y Reforma e IACuba 27 de ciclo corto. Las semillas de estas variedades fueron sembradas de forma directa en parcelas distribuidas según un diseño de bloques al azar con 4 réplicas, sobre un suelo Gley Vértico-Crómico Nodular Ferruginoso típico (Instituto de Suelos, 1999). La siembra se realizó en seco en la época de invierno; mientras que en primavera se llevó a cabo en condiciones de fangueo (mezcla de agua y suelo). Las labores culturales, así como la fertilización, el control de malezas y el manejo del riego, se realizaron según lo indicado por el Instructivo Técnico del Arroz (IIA, 2005).

Estudio de la distribución de materia seca

Para el estudio de la acumulación de materia seca se seleccionaron al azar cuatro plantas al inicio de la paniculación, cuando la paniculación alcanzó el 50%, en la fase de grano lechoso y en la cosecha (IRRI, 2002). El tallo principal se cortó a ras de suelo, las muestras se colocaron inmediatamente en la estufa (Memmert 100, GmbH+Co.KG) a 105 ºC durante una hora para detener inmediatamente los procesos fisiológicos y a continuación se redujo la temperatura a 70 ºC, hasta que la masa fue constante. Se determinó la masa seca del pedúnculo y de la vaina de la hoja bandera en balanza analítica Sartorius BA61. La tasa de movilización de las reservas (TMR) se calculó mediante la fórmula de Yang (2002): TMR= [(A-B)/A]*100, donde A es la masa seca en la fase de grano lechoso y B es la masa seca en la cosecha. En esta última fase se determinó además el porcentaje de granos llenos, el número de panículas/m^2, el peso de 1000 granos y el rendimiento (Kg/m^2). El área foliar en la fase de grano lechoso se determinó según Dorado-Bermúdez *et al.* (2010).

Análisis estadístico

La homogeneidad de varianzas y la normalidad de los datos se comprobaron mediante las pruebas de Barttlet y Kolmogorov-Smirnov, respectivamente (Statistica 4.5 para Window 97). Los datos de la masa seca del pedúnculo, la vaina de la hoja bandera, el área foliar, el porcentaje de granos llenos y los componentes del rendimiento se compararon mediante un Análisis de Varianza Factorial; mientras que para la TMR de la vaina de la hoja bandera y el pedúnculo, se utilizó la prueba de t de Student y el Análisis Varianza de Clasificación Simple, respectivamente. En ambos casos las diferencias entre las medias se establecieron mediante la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan (Statistica 4.5 para Window 97). Para garantizar la homogeneidad de varianzas y la distribución normal, los datos de la TMR y el porcentaje de granos llenos se transformaron a $2\text{arcsen}\sqrt{x}$.

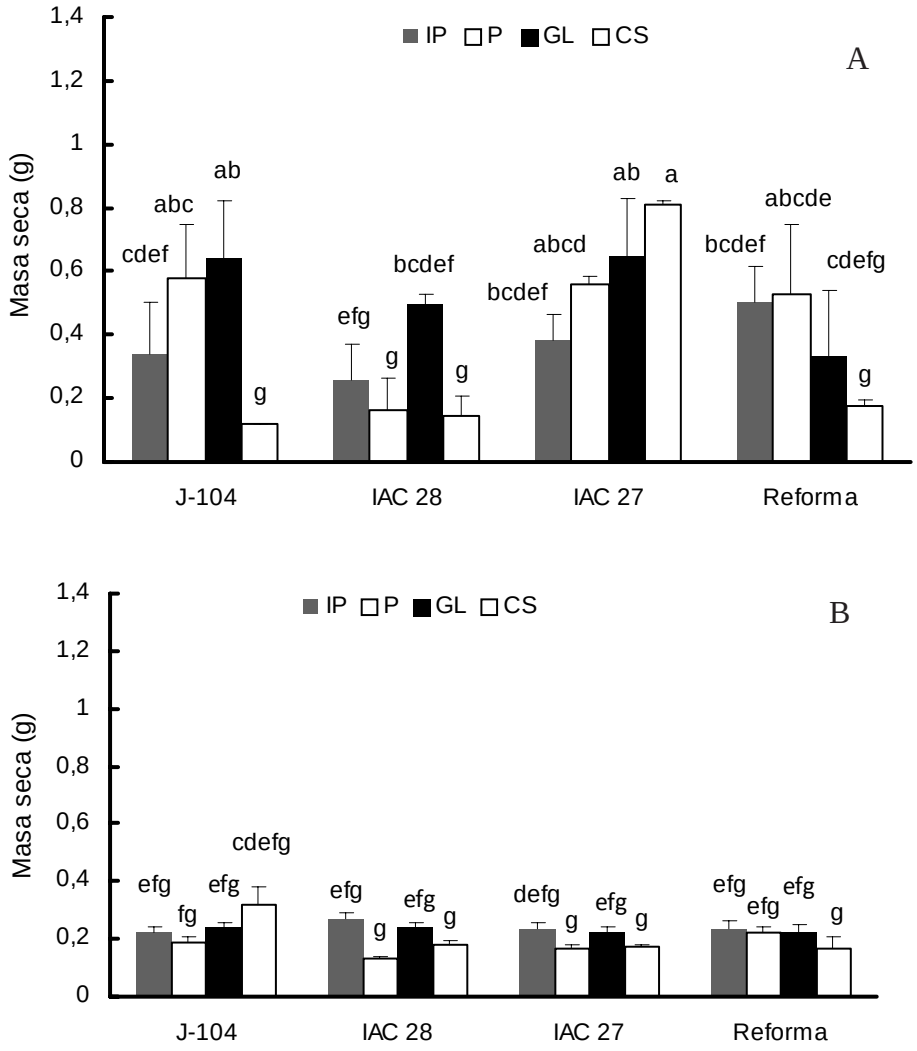
RESULTADOS

La comparación de la masa seca del pedúnculo del tallo principal mostró que la acumulación de materia seca en este entrenudo fue significativamente menor ($p<0.05$) en la época seca. En esta fecha de siembra, la masa seca fue similar en las fases de desarrollo estudiadas (Figura 1).

En el caso de la época húmeda, no se encontraron diferencias significativas ($p<0.05$) desde el inicio de paniculación hasta la fase de grano lechoso de manera general, aunque se nota cierta tendencia al incremento en este intervalo. Solo se encontraron diferencias significativas ($p<0.05$) entre el inicio de paniculación y la fase de grano lechoso en la variedad J-104 y entre el 50 % de paniculación y la etapa de grano lechoso en IAC-28 (Figura 1). Todas las variedades mostraron una disminución de la masa seca hacia la cosecha, excepto IAC 27, cuyo valor no difirió significativamente ($p< 0.05$) del observado en la fase de grano lechoso.

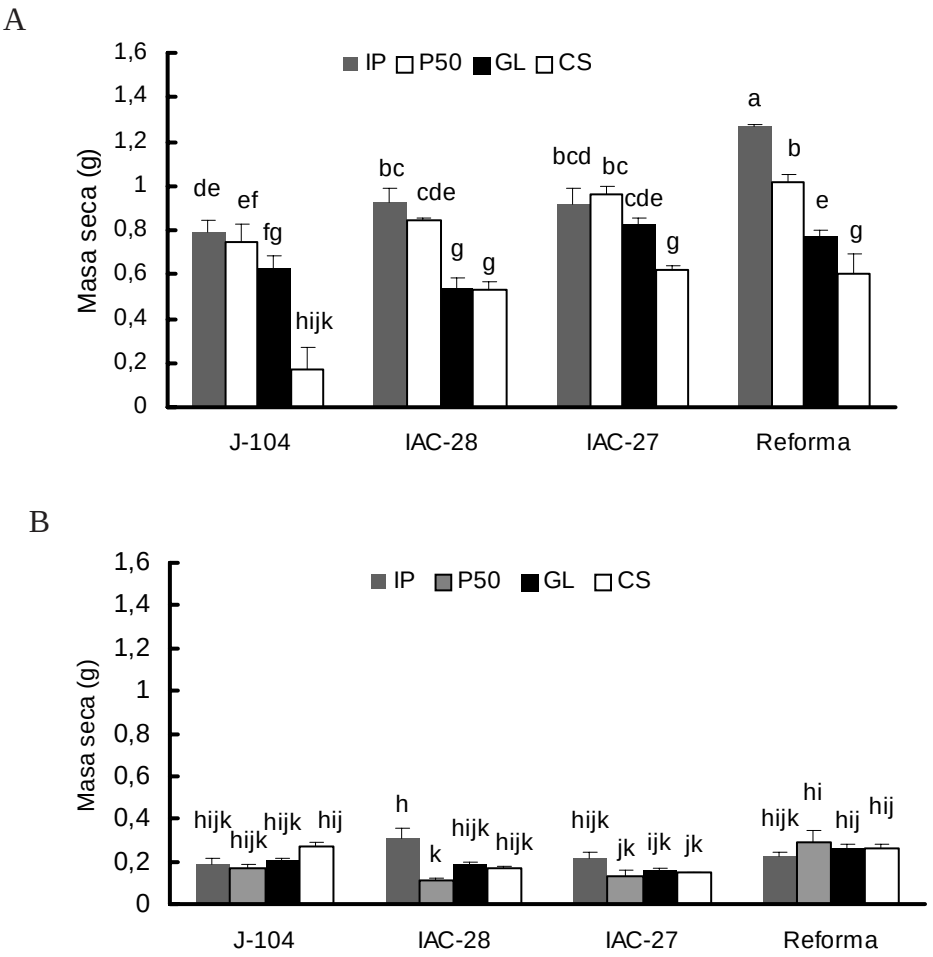
Por otra parte, la Figura 2 muestra que la masa seca de la vaina de la hoja bandera también fue significativamente menor ($p<0.05$) en la siembra de invierno. En general la masa seca fue similar entre variedades y fases de desarrollo en esta época; solo se observó una disminución significativa ($p<0.05$) en la variedad IAC 28, desde el inicio de paniculación hasta el momento en que esta alcanzó el 50 %.

En primavera, los valores fueron similares desde el inicio de la paniculación hasta que emergieron el 50% de las panículas en las variedades J-104, IAC-28 e IAC-27, aunque en esta última los valores se mantuvieron constantes hasta la fase de grano lechoso (Figura 3). La masa seca disminuyó significativamente ($p<0.05$) desde el 50 % de paniculación en las variedades IAC 28 y J-104, en esta última la disminución continuó hasta la cosecha. En la variedad IAC 27 la masa seca solo disminuyó desde la fase de gano lechoso hasta la cosecha. Sin embargo, en la variedad Reforma la masa seca de la vaina de la hoja bandera se redujo gradualmente desde el inicio de la paniculación hasta la cosecha.



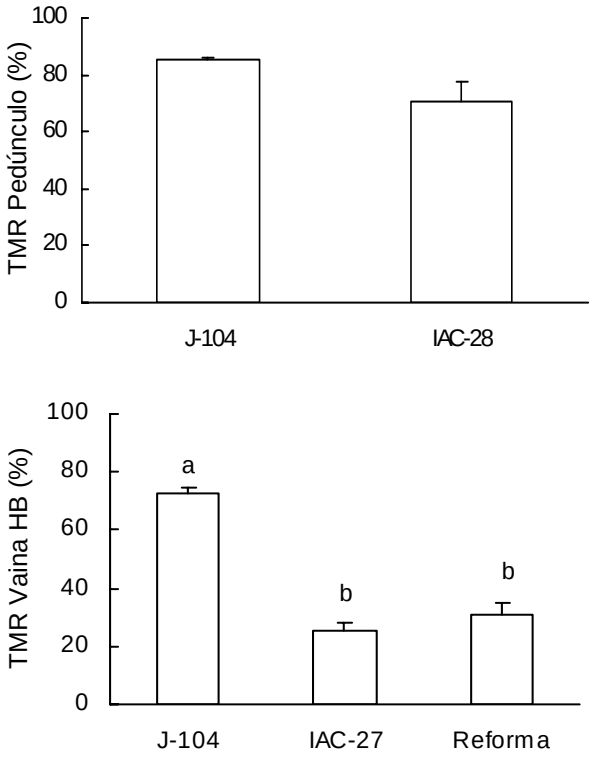
Letras diferentes indican diferencias significativas para $p<0.05$ (ESx= 0.140 n=4) ESx: error estándar de la media.

Figura 1. Masa seca del pedúnculo de cuatro variedades de arroz en las épocas húmeda (A) y seca (B) en cuatro fases de desarrollo: al inicio de la paniculación (IP), al 50 % de la paniculación (P), en la fase de grano lechoso (GL) y en la cosecha (CS)



Letras diferentes indican diferencias significativas para $p<0.05$ (ESx=0.042, n=4; ESx, error estándar de la media)

Figura 2. Masa seca de la vaina de la hoja bandera de cuatro variedades de arroz en la época húmeda (A) y en la seca (B) al inicio de la paniculación (IP), al 50 % de la paniculación (P), en la fase de grano lechoso (GL) y en la cosecha (CS)



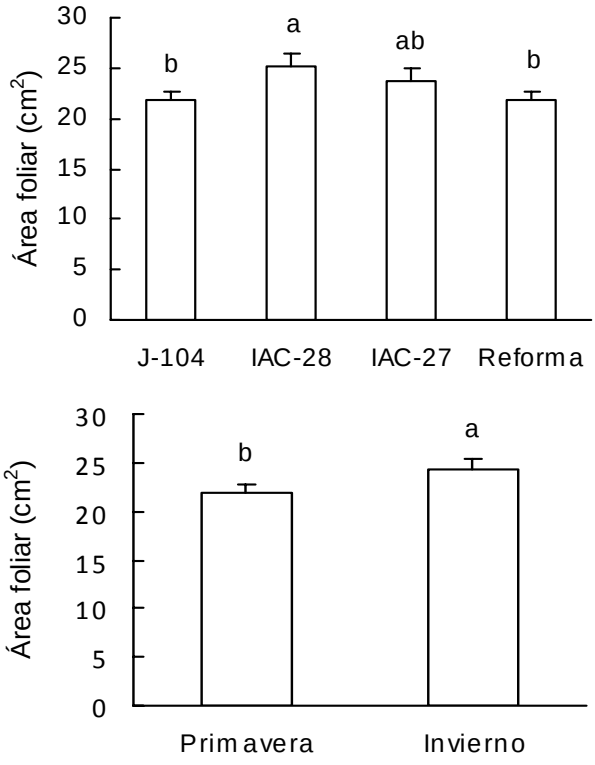
Letras diferentes indican diferencias significativas para $p<0.05$
N.S. No significativa

Figura 3. Tasa de movilización de reservas (TMR) desdel el tallo principal de variedades de arroz en la época de primavera. A. TMR del pedúnculo (t=1.95 n.s., n=4). B. TMR de la vaina de la hoja bandera (ESx=0.074, n=4)

Teniendo en cuenta que en la época de primavera la masa seca del pedúnculo y la vaina de la hoja bandera se redujo hacia la cosecha en algunas variedades, se calculó la tasa de movilización de las reservas (TMR) a partir de la fase de grano lechoso. En el caso del pedúnculo, la TMR se determinó en las variedades IAC 28 y J-104; mientras que para la vaina de la hoja bandera se calculó para Reforma, IAC-27 y J-104.

La movilización de las reservas del pedúnculo no mostró diferencias significativas entre variedades ($p \leq 0.05$), con valores que oscilaron entre 70.6 y 85.1 %. Sin embargo, la movilización de masa seca de la vaina fue significativamente superior en la variedad J-104, con un valor de 72.9%. La movilización del resto de las variedades estudiadas fue similar, con valores de 25.1 para IAC-27 y 30.6% para Reforma (Figura 3).

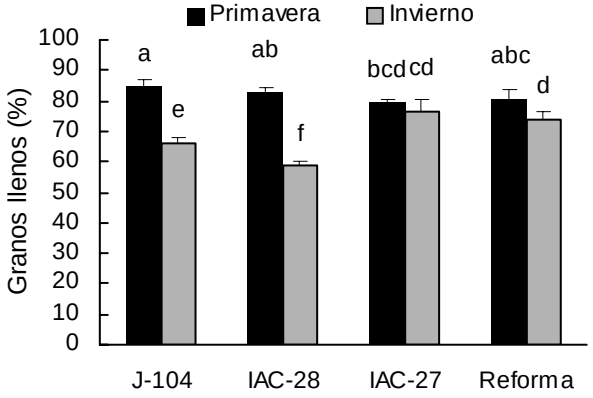
En el caso del área foliar, la interacción entre la época de siembra y las variedades no fue significativa ($p=0.34$), aunque sí se encontraron diferencias entre variedades ($p=0.032$) y fechas de siembra ($p=0.024$) (Figura 4). El área foliar de IAC 28 superó significativamente la de J-104 y Reforma, mientras que el valor de IAC 27 fue similar al resto de las variedades ($p< 0.05$). En cuanto a las fechas de siembra, el área foliar fue superior en la época seca ($p<0.05$).



Letras diferentes indican diferencias significativas para $p<0.05$ ($ESx_{VARIEDADES}$ = 1.876, n=15; $ESx_{ÉPOCA}$ = 1.749, n=15)

Figura 4. Área foliar del tallo principal de plantas de cuatro variedades de arroz en la fase de grano lechoso

Por otra parte, en la época húmeda el porcentaje de granos llenos en la madurez fisiológica superó significativamente ($p \leq 0.05$) el encontrado en la seca, excepto para la variedad IAC 27, que no mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre fechas de siembra (Figura 5). En general, el porcentaje de granos llenos fue similar entre variedades en la siembra del período húmedo, mientras que en el seco solo se encontró similitud entre las variedades IAC 27 y Reforma.



Letras diferentes indican diferencias significativas para $p < 0.05$ (ESx= 0.049, n=4)

Figura 5. Porcentaje de granos llenos de la panícula del tallo principal de cuatro variedades de arroz en la madurez fisiológica, en dos épocas de siembra

Por otra parte, el análisis del rendimiento evidenció que de manera general los componentes número de panículas/m^2, peso de 1000 granos y el rendimiento/m^2 fueron superiores en la época seca ($p<0.05$). En esta fecha de siembra, el número de panículas/m^2 fue superior en las variedades Reforma, IAC-28 y J-104; mientras que en la época húmeda los mayores valores correspondieron a IAC-28 y Reforma (Figura 6).

El peso de 1000 granos en la época seca fue significativamente superior en las variedades IAC-27, IAC-28 y Reforma, aunque en la húmeda IAC-28 fue significativamente superior al resto, con un valor similar al alcanzado en la época seca. En el caso del rendimiento/m^2, los mayores valores en la época húmeda los alcanzaron las variedades IAC-27, IAC-28 y J-104; en tanto esta última alcanzó valores significativamente superiores ($p<0.05$) al resto, en la época húmeda (Figura 6).

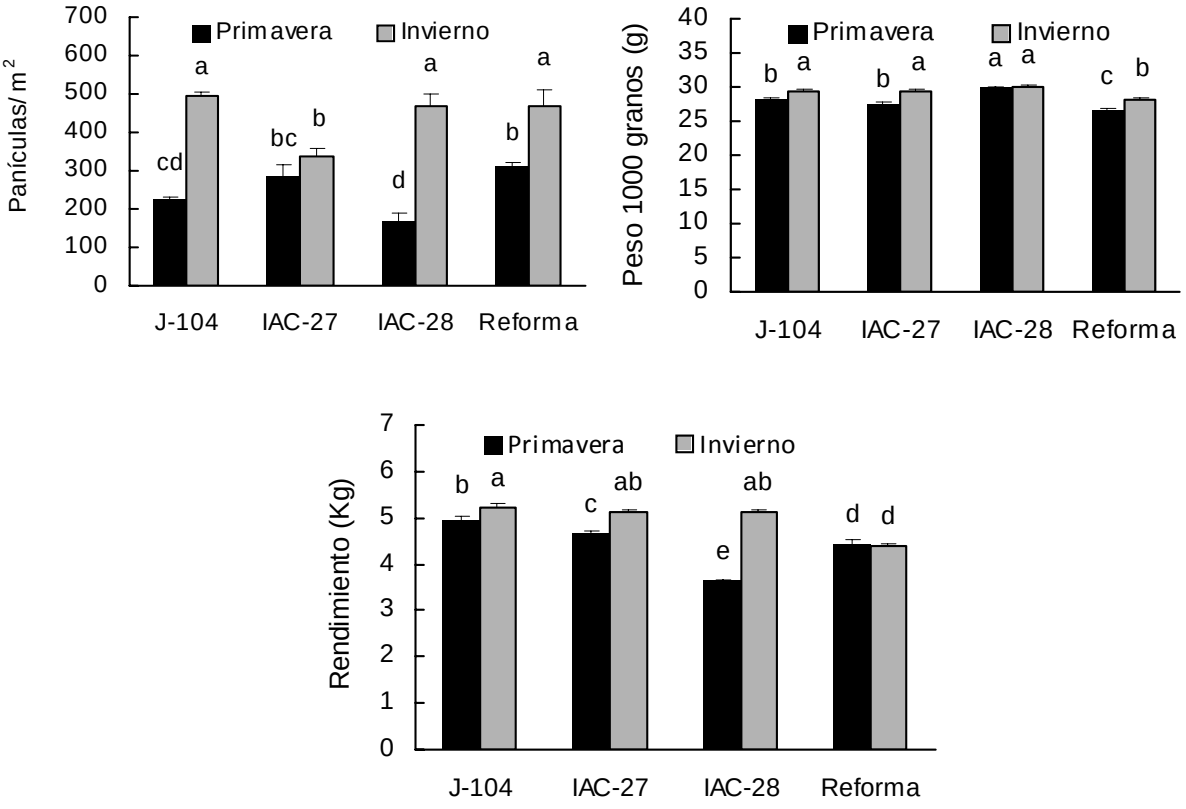
DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta que los resultados en condiciones controladas para la variedad J-104 (Dorado-Bermúdez *et al*., 2006, 2011) sugieren que la contribución de la masa seca del tallo al llenado de los granos difiere entre épocas de siembra, se estudió la movilización de las reservas en condiciones de campo, en las variedades cubanas de arroz J-104, IAC 27, IAC 28 y Reforma.

Como medida de la actividad del sumidero se tomó el porcentaje de granos llenos en la madurez fisiológica, y para la fuente se tuvo en cuenta el área foliar y la movilización de masa seca desde el pedúnculo y la vaina de la hoja bandera. Se seleccionó el pedúnculo porque es la estructura que comunica la panícula con el resto del tallo mediante una gran cantidad de haces vasculares (Liu *et al*., 2008). Además, la vaina de la hoja bandera acumula almidón antes de la emergencia de la panícula, el cual es movilizado durante el establecimiento y la maduración de los granos (Takahashi *et al*, 2005).

El mayor porcentaje de granos llenos en la época húmeda (Figura 5), resultó de la combinación de la síntesis de fotoasimilados y la movilización de las reservas del tallo. Aunque el área foliar al inicio del llenado activo de los granos (grano lechoso) fue menor en esta fecha (Figura 4), las reservas acumuladas hasta esta etapa en el pedúnculo (Figura 1) y la vaina de la hoja bandera (Figura 2) fue mayor. Además, solo en esta fecha de siembra se utilizaron estas reservas, como indica la tasa de movilización desde la fase de grano lechoso hasta la cosecha (Figura 3).

Por otra parte, a pesar de que el área foliar en la época seca superó la observada en la húmeda (Figura 4), la acumulación de reservas en el pedúnculo y la vaina de las hojas fue menor (Figuras 1 y 2). Esto pudiera atribuirse a otros factores que afectan la producción de fotoasimilados en las hojas y la actividad de los tejidos de reserva como sumidero, durante la fase vegetativa y el inicio de la reproductiva.



Letras diferentes indican diferencias significativas para p<0.05. ESx, error estándar de la media

Figura 6. Componentes del rendimiento de cuatro variedades de arroz en dos épocas de siembra. A. Número de panículas/m^2 (ESx=23.0, n=4); B. Peso de 1000 granos (ESx=0.30, n=4) y C. Rendimiento (ESx=0.07, n=4)

Las concentraciones de nitrógeno foliar (Kumagai *et al*., 2010; Taylaran *et al*., 2011) y del tallo (Chen *et al*., 2008) que afectan la actividad fotosintética; así como la actividad de enzimas vinculadas a la síntesis de almidón y sacarosa, o la expresión de genes de transportadores de sacarosa en los tejidos vegetativos (Hirose *et al*., 1999), pudieran alterar el balance fuente-sumidero y con esto la acumulación y movilización de las reservas.

En este sentido, Hernández *et al*. (2011) han señalado que a pesar del alto potencial de rendimiento de las siembras en la época seca- que se realizan en noviembre y diciembre- la coloración de las hojas se torna amarilla, aumentan los requerimientos de nitrógeno de la planta y se afecta negativamente el crecimiento vegetativo, como resultado de las bajas temperaturas que se producen en estos meses. Además, la menor acumulación y movilización de reservas durante el llenado de los granos, observada en este estudio para esta fecha de siembra (Figuras 1, 2 y 3,) pudiera ser la causa del menor porcentaje de granos llenos (Figura 5).

Es interesante notar que a pesar de que el porcentaje de granos llenos del tallo principal fue menor en la época seca, los componentes del rendimiento panículas/m^2, peso de 1000 granos y el rendimiento/m^2 fueron superiores en esta fecha de siembra. En conjunto, estas evidencias sugieren que en la época seca el número de panículas por planta es mayor, aunque el porcentaje de granos que logran llenarse por panícula es menor.

No obstante, la calidad del llenado de los granos parece ser mayor que en la época húmeda, como indica el peso de 1000 granos (Figura 6). Esto es, la acumulación de almidón por grano es mayor en la época seca. En el arroz, el almidón constituye el 80-90% del peso seco final del grano sin pulir (Duan y Sun, 2005). En la época húmeda el porcentaje de granos que se llenan por panícula es mayor, pero la calidad del llenado es menor, a juzgar por el peso de 1000 granos.

El porcentaje de granos llenos/m^2 determina el rendimiento mediante su efecto sobre el tamaño del sumidero y está afectado por el número de panículas/m^2 y el número de espiguillas/panícula (Aglua Gendua *et al*., 2009). Las diferencias en el rendimiento observadas en este estudio entre fechas de siembra, pudieran atribuirse al número de espiguillas por panícula. Pudiera ser que el número de espiguillas por panícula fuera mayor en la época húmeda, de manera que se llenaron un mayor número de granos que en la época seca, pero la calidad del llenado fue menor, reduciéndose de este modo el peso de 1000 granos y el rendimiento/m^2.

En estudios anteriores con la variedad J-104, se ha encontrado que el número de espiguillas por panícula es mayor en la época húmeda y el porcentaje de granos llenos aumentó con el incremento de la movilización de las reservas del tallo (Dorado-Bermúdez, 2004). Además, Tsukaguchi *et al*. (1996) encontraron una amplia variación ambiental para la calidad del llenado de los granos y demostraron que esta estaba asociada a la cantidad de carbohidratos no estructurales disponibles durante la fase inicial del proceso de llenado. Estos resultados están en concordancia con experimentos realizados por Kato (2010), quien encontró una interacción genotipo-por-ambiente significativa para varios caracteres relacionados con el llenado de los granos. En este estudio, las variedades con alto número de espiguillas por panícula y una alta capacidad para acumular fotoasimilados en condiciones ambientales favorables, alcanzaron un mayor porcentaje de granos llenos.

De igual modo, Aglua Gendua *et al*. (2009) comprobaron que en variedades con un alto número de espiguillas- esto es, con gran tamaño del sumidero fundamental de la planta- el porcentaje de granos llenos es el resultado de la combinación de las reservas almacenadas en estructuras vegetativas y los fotoasimilados producidos durante el proceso de llenado.

En este experimento, el porcentaje de granos llenos de la variedad IAC-27 fue similar entre fechas de siembra. Si tenemos en cuenta que en la época húmeda, la masa seca del pedúnculo al inicio del llenado de los granos (fase de grano lechoso, Figura 1) fue similar al de las variedades IAC-28 y J-104 y superior al de Reforma, y que la masa seca de la vaina fue similar al resto de las variedades estudiadas (Figura 2), cabría esperar que el porcentaje de granos llenos en la época húmeda para esta variedad, fuera mayor que en la seca, como sucedió con J-104, IAC-28 y Reforma. Sin embargo, IAC-27 no movilizó materia seca desde el pedúnculo y la movilización desde la vaina fue del 25.1% de las reservas acumuladas en la fase de grano lechoso (Figura 3). Este valor puede ser considerado bajo, si se compara con el alcanzado por J-104, que fue de 72.9% (Figura 3)

Este resultado sugiere que la capacidad de crecimiento de los granos pudiera ser un factor limitante del rendimiento de esta variedad, en las condiciones estudiadas. Estudios anteriores han evidenciado que cuando cesa tempranamente la acumulación de almidón en el endospermo, el carbono producido se acumula en los tejidos vegetativos, si no se inhibe la actividad fotosintética o comienza la senescencia foliar (Aranjuelo *et al*., 2011).

Para confirmar esta hipótesis, deben tenerse en cuenta otros factores como la interacción de otras estructuras vegetativas con el crecimiento de los granos. Se ha descrito que el segundo y el tercer entrenudos funcionan como buffers que controlan la producción y distribución de fotoasimilados en las plantas (Aranjuelo *et al*., 2011). Además, la actividad de los granos como sumidero está determinada por el número de células del endospermo, lo cual se determina durante la fase de establecimiento de los granos. Los factores que afectan la división celular para establecer el número final de células del endospermo influyen también sobre la posterior capacidad de los granos para el llenado de los granos (Xing y Zhang, 2010).

Estos hallazgos destacan la importancia de desarrollar un manejo agronómico en función de la época de

siembra, que permita expresar las potencialidades de estas variedades para producir un alto número de panículas por plantas, asociado a una alta calidad del proceso de llenado de los granos. El desarrollo de prácticas agrícolas que potencien el empleo de las reservas del tallo puede contribuir a incrementar los rendimientos en las condiciones de Cuba.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

Chen S., Zheng F., Pao Z., Zhang G. (2008). Characterization of high-yield performance as affected by genotype and environment in rice. J. Zhejiang Univ. Sci. B. 9 (5): 363-370.

Dorado-Bermúdez M., García A., Pérez I., Palacio Z., Torres M. y Escandón Y. (2006). Comportamiento de la masa seca de lámina de la hoja bandera de plantas de arroz (*Oryza sativa* L. var. J-104) durante el llenado de los granos. Agrotecnia de Cuba 30: 9-15.

Dorado-Bermúdez M., García A., y Pérez I. (2011). Acumulación y movilización de materia seca en los entrenudos del tallo principal de plantas de arroz (*Oryza sativa* L. var. J-104). Agrotecnia de Cuba 35 (2): 30-41.

Duan M., Sun S. (2005). Profiling the expression of genes controlling rice grain quality. Plant Molecular Biology 59: 165-178.

Fukushima A., Shiratsuchi H., Yamaguchi H. y Fukuda A. (2011). Effects of nitrogen application and planting density on morphological traits, dry matter production and yield of large grain type rice variety Bekoaoba and strategies for super high-yielding rice in the Tohoku Region of Japan. Plant Prod. Sci. 14 (1): 56-63.

Hirose T., Endler A., Ohsugi R. (1999). Gene expression of enzymes for starch and sucrose metabolism and transport in leaf sheath of rice (Oryza sativa L.) during the heading period in relation to the sink to source transition. Plant Prod. Sci. 2 (3): 178-183.

Ida M., Ohsugi R., Sasaki H., Aoki N., y Yamagishi T. (2009). Contribution of nitrogen absorbed during ripening period to grain filling in a high-yielding rice variety Takanari. Plant prod. Sci. 12 (2):176-184.

IIArroz (2005). Instructivos Técnicos para el Cultivo del Arroz. Instituto de Investigaciones del Arroz. Bauta. Cuba. 113p.

Instituto de Suelos (1999). Nueva Versión de Clasificación Genética de los Suelos de Cuba. Ministerio de la Agricultura. La Habana, Cuba. 64 pp.

IRRI. (2002). Standard Evaluation System for Rice. Genetic Resources Center. INGER. 4th. Edition. Manila. Philippines. 56 pp.

Kanbe T., Sasaki H., Aoki N., Yamagishi T. y Ohsugi R. (2009). The QTL analysis of RuBisCO in flag leaves and non-structural carbohydrates in leaf sheaths of rice using chromosome segment substitution lines and backcross progeny F_2 populations. Plant Prod. Sci. 12 (2): 224-232.

Kato T. (2010). Variation and association of the traits related to grain filling in several extra-heavy panicle type rice under different environments. Plant Prod. Sci. 13 (1): 185-192.

Kumagai E., Araki T., Ueno O. (2010). Comparison of susceptibility to photoinhibition and energy partitioning of absorbed light in photosystem II in flag leaves of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars that differ in their responses to nitrogen-deficiency. Plant Prod. Sci. 13 (1): 11-20.

Liu G.L., Mei H.H., Zhou G.H., Liu H.Y., Hu S.P., Li M.S., Wu T.H., Chen L., y Luo L. J. (2008). QTL analysis of panicle neck diameter, a trait highly correlated with panicle size under well-watered and drought conditions in rice. Plant Prod. Sci. 174: 71-77.

Takahashi S., Ishimaru K., Yazaki J., Fujii F., Shimbo K., Yamamoto K., Sakata K., Sasaki T., Kishimoto N., y Kukushi S. (2005). Microarray analysis of sink-source transition in rice leaf sheaths. Breeding Science 55: 153-162.

Taylaran, R., Adachi, S., Ookawa, T., Usuda, H. and Hirasawa, T. (2011). Hydraulic conductance as well as nitrogen accumulation plays a role in the higher rate of leaf photosynthesis of the most productive variety of rice in Japan. J. Exp. Bot. 62 (11): 4067-4077

Tsukaguchi T, Horie T, Ohnishi M. (1996) Filling percentage of spikelets as affected by availability of non-structural carbohydrates at the inicial phase of grain filling. Jpn. J. Crop Sci. 65 (3): 445-452.

Xin, Y. y Zhang, Q. (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. Ann. Rev. Plant Biol. 61: 421-442.

Yang J., Peng S., Zhang Z., Wang Z., Visperas R.M., Zhu Q. (2002). Grain and dry matter yields and partitioning of assimilates in Japonica/Indica hybrid rice. Crop Sci. 42: 766-772.

Recibido: 22 de octubre de 2011
Aceptado: 18 de mayo de 2012