Reprinted with permission from FLAR. Originally published in Foro Arrocero latinoamericano 8(2): 10-13, Copyright 2002.

Una estrategia de mejoramiento para incrementar el potencial de rendimiento en arroz

Por: Peter R. Jennings¹; L. E. Berrío¹; E. Torres¹; E. Corredor²

Introducción

En 1962, los mejoradores de arroz enfrentaban un reto formidable cuando se creó el Instituto Internacional de Investigaciones de Arroz (IRRI). Las variedades de arroz del trópico asiático, con gran variabilidad en muchos caracteres, presentaban una gran uniformidad en cuanto al tipo de planta. Estos arroces altos, susceptibles al volcamiento, tenían un bajo potencial de rendimiento que no respondía a las prácticas de mejoramiento del cultivo. Los promedios nacionales eran bajos y estaban estancados, alrededor de 1.5 t/ha.

Debido a que las variedades tropicales no respondían satisfactoriamente a mejores prácticas agronómicas, los mejoradores del IRRI lanzaron la hipótesis de que, para obtener un marcado incremento en la capacidad de rendimiento, era necesario un cambio radical en el tipo de planta. Así mismo, se daba como un hecho el que cambios menores no propiciarían un incremento notable en productividad para lograr acercarse a los rendimientos de ese entonces en los países templados, que estaban entre 4-6 t/ha. Los objetivos de mejoramiento estaban claros; no así, cómo lograrlos.

Esta hipótesis, presentada en un seminario del IRRI en 1962, proponía alteraciones teóricas al tipo de planta del trópico basadas en algunas informaciones publicadas, principalmente en Japón, acompañadas de considerable especulación e intuición. Este tipo de planta ideal, estaba diseñado para maximizar la intercepción de la radiación solar, minimizar el volcamiento y responder a insumos. Este concepto de un ideotipo de arroz, se expandió y el artículo correspondiente se sometió a consideración de Crop Science en 1963 y se publicó al año siguiente (1).

Al mismo tiempo que los mejoradores desarrollaban el concepto de tipo de planta como un objetivo de mejoramiento, se hacían en 1962, unos pocos cruzamientos iniciales entre variedades altas tropicales y variedades bajas de Taiwán. Las plantas F1 del cruzamiento simple sembradas entre 1962-63 fueron altas y nada destacables. De manera completamente inesperada, las poblaciones F2 mostraron un alelo

recesivo para semienanismo, con el cual los tallos se redujeron extraordinariamente en longitud y las hojas quedaron en posición erecta. Estas plantas segregantes bajas y de tallos fuertes, se seleccionaron y se avanzaron rápidamente, dando origen a la línea que en 1966 se lanzó como IR8. La morfología de ésta y las subsecuentes variedades semienanas se aproximaron bastante al ideal teórico del tipo de planta postulado en la publicación de 1964.

A IR8 le siguieron rápidamente otras variedades tropicales de prodigiosa capacidad de rendimiento, como Jaya de India y Bg90-2 de Sri Lanka. Estas primeras variedades semienanas establecieron unos registros extremadamente altos de producción al sembrarse en el trópico cuando se les proporcionaba un mejor manejo del cultivo basado en irrigación, fertilización y control de malezas. Aún sin mejores prácticas agronómicas, las nuevas variedades podían sobrepasar los rendimientos de las variedades altas, aunque no de manera consistente. Este inmenso salto en la capacidad de rendimiento fue un evento de magnitud inesperada, debido al efecto de un gen de acción pleiotrópica, proceso diferente al avance genético gradual y acumulativo a través del tiempo, característico de cultivos de polinización abierta como el maíz.

Durante los siguientes 35 años, se produjeron miles de variedades semienanas a través del mundo entero, resultando en un notable incremento del promedio de los rendimientos nacionales. Las últimas variedades ofrecieron múltiples ventajas sobre las primeras variedades semienanas en caracteres, tales como período de maduración, calidad culinaria y molinera y resistencia o tolerancia a una serie de adversidades bióticas y abióticas. Era claro, que las recientes variedades producían altos rendimientos en la presencia de factores de estrés. Sin embargo, es poco probable que alguna de estas variedades semienanas mejoradas haya excedido a IR8, Jaya o Bg90-2 en la capacidad de rendimiento. Todavía no sabemos por qué el potencial de rendimiento de las primeras variedades semienanas no ha sido superado.

¹Fitomejoradores FLAR, ²Fitomejorador FEDEARROZ

El resultado ha sido el de un tope varietal en la capacidad de rendimiento establecida a finales de los años 60, acompañado de un estancamiento en los rendimientos nacionales, una vez se completó el paso de variedades altas a enanas. Cualquier resultado en el incremento del rendimiento, desde entonces, ha sido atribuido a mejores prácticas de cultivo.

Los mejoradores de arroz en general reconocieron, hacia mediados de los 80, que los avances en el mejoramiento de la capacidad de rendimiento no iban a surgir de continuar haciendo cruces y selecciones entre semi-enanas. A raíz de esto y en forma independiente, elaboraron varias estrategias, a fin de sobrepasar el potencial de rendimiento establecido por las mejores variedades semi-enanas. Estas estrategias incluyeron métodos de selección tan dispares como la selección de componentes de rendimientos, arroces híbridos, selección recurrente, el nuevo tipo de planta propuesto por IRRI y la introgresión de QTLs de cruzamientos amplios que involucraban diferentes especies de *Oryza*.

Algunas de estas estrategias son intelectualmente innovadoras y todas han sido profundamente investigadas. La euforia inicial y los argumentos prematuros de avance genético de algunas de estas actividades no han pasado la prueba del tiempo. La excepción es el arroz híbrido, un éxito incalificable para la situación excepcional de China, pero de un valor cuestionable para los lugares donde se utiliza el método de siembra directa, o donde los subsidios para minimizar el alto costo de la semilla no existen.

En vista de estos frustrantes antecedentes de ganancia limitada en el potencial de rendimiento durante los pasados 35 años, proponemos una nueva estrategia para incrementar la capacidad de rendimiento. No creemos que más modificaciones en el tipo de planta sean territorio fértil para obtener ganancias genéticas apreciables. La estrategia propone la extensión del período de fotosíntesis activa a través de la permanencia verde (Stay-green) del follaje como medio para incrementar el potencial de rendimiento. Esta hipótesis es análoga a aquella del tipo de planta establecida como un objetivo de mejoramiento en los comienzos de los años sesenta antes de que el gene de semienanismo fuera descubierto, en la medida en que involucra la combinación de una limitada información publicada, una considerable observación en campo y una fuerte dosis de especulación. Proponemos esta estrategia como un recurso de investigación, con la salvedad de que ésta, como las otras citadas, podría no llenar las expectativas.

Historia de la permanencia verde (Stay-Green) en el germoplasma índica en Colombia

En Colombia el programa de arroz se inició en 1958 a raíz de un problema urgente de una epidemia causada por el virus de la hoja blanca. Al no encontrarse resistencia al virus en ninguna de las variedades índicas, los mejoradores recurrieron a las japónicas que tenían una resistencia entre alta y moderada. Los donantes seleccionados para los cruzamientos con índicas fueron japónicas taiwanesas insensibles a las temperaturas tropicales y a la longitud del día. Estos progenitores tenían un follaje verde oscuro y poca o ninguna senescencia de la hoja al momento de maduración del grano. Aunque no hay ninguna asociación entre la resistencia a hoja blanca y los caracteres de la hoja, muchas líneas de permanencia verde resistentes al virus, se desarrollaron sin hacer una selección consciente del color de la hoia o de la permanencia verde. Esas primeras líneas de arroz índica-japónicas y sus descendientes se usaron repetidamente por más de 40 años en los programas de cruzamientos, resultando en un germoplasma típico de índicas con resistencia a hoja blanca y hojas con permanencia verde.

A través de este largo período de cruzamiento y selección no hubo una selección directa por el color de las hojas o por la presencia de *permanencia verde*. Con excepción del reciente lanzamiento de Fedearroz 50, ninguna de las muchas variedades producidas durante las décadas pasadas en Colombia, tenían follaje verde oscuro no senescente, lo que indica que los mejoradores no pusieron mucha atención en este caracter.

Hasta el momento, mucho de nuestro material mejorado tiene estas características en la hoja y actualmente se seleccionan por *permanencia verde*.

En nuestro programa, el color de las hojas de los materiales varía, desde un verde pálido típico de índicas tropicales, hasta un verde oscuro profundo y las senescencia varía desde senescencia temprana hasta *permanencia verde*. Rara vez se observan índicas verde oscuro con *permanencia verde*, provenientes de otros programas tropicales de mejoramiento.

Aunque el valor de la permanencia verde es ampliamente conocido en otros cultivos, no tenemos conocimiento de que otros programas tropicales de arroz hagan selección directa para esta característica en la



actualidad. Independientemente del rango en el color de las hojas y del grado de senescencia, observamos una correlación general entre las hojas pálidas y una senescencia temprana, en tanto que las verde oscuras presentan, invariablemente, permanencia verde. En arroz, todas las hojas incluyendo la hoja bandera de las líneas con permanencia verde, permanecen funcionales después de la maduración del grano. Típicamente las índica con senescencia temprana muestran un deterioro y secamiento de las hojas justo después de la floración y bastante antes del llenado del grano. La intensidad del color de la hoja es constante en todos los estadíos de crecimiento de una línea dada. La fertilización con nitrógeno intensifica temporalmente el color de las hojas, pero no hasta el punto de confundir el tono del fondo. El color de las hojas y el grado de senescencia se heredan

independientemente del período de maduración en arroz.

Evidencias fisiológicas de Stay-Green asociadas con la capacidad de rendimiento

Algunas investigaciones pioneras, aunque exploratorias, realizadas en China (2) relacionaron la permanencia verde con potencial de rendimiento. Las variedades índicas con senescencia temprana se transformaron con un

gen inhibidor de senescencia proveniente de *Arabidopsis*. Se encontraron incrementos en la tasa fotosintética y en el contenido de clorofila en las variedades transformadas cuando se compararon con los controles no transformados. Esto dio como resultado una enorme ganancia en el número de macollas, número de semillas, rendimiento y biomasa. Aunque la magnitud de las ganancias registradas puede ser sospechosa, hubo un gran avance en el rendimiento de los materiales transformados, aparentemente derivado de una fotosíntesis más efectiva. Curiosamente no se hace mención de las diferencias de color en las plantas transformadas.

FLAR obtuvo respaldo para estos argumentos con la asistencia de Idupulapati Rao, de CIAT, en una evaluación inicial de la permanentemente verde Fedearroz 50 y la senescente temprana Cica 8 en nuestras parcelas de arroz. La hoja bandera de Fedearroz 50 al momento de maduración del grano mostró grandes ventajas en el contenido de clorofila, tasa de fotosíntesis y contenido de nitrógeno.

Observaciones en campo de la variedad Fedearroz 50

Fedearroz 50, lanzada en 1998, rápidamente ocupó gran parte del área de arroz en Colombia y ha sido sembrada en otros países tropicales del hemisferio. La variedad es una típica índica que tiene japónicas de Taiwán y África occidental como progenitores lejanos. Fedearroz 50 difiere de las otras 300 variedades semi-enanas lanzadas en América Latina durante los últimos 35 años en que tiene hojas de un intenso color verde, una hoja bandera larga y erecta poco común y un follaje de *permanencia verde*. Su potencial de rendimiento es similar al de IR8 o Bg90-2. El macollamiento, por debajo del promedio, se compensa con sus grandes panículas. Su ciclo es

de una a tres semanas más largo que el de otras variedades.

Aún teniendo en cuenta que un ciclo prolongado al iqual que una hoja bandera de mayor longitud contribuyen a su alta capacidad de rendimiento, se sospecha que el carácter de permanencia verde, que envuelve una fotosintética inusualmente alta y que acentúa el contenido de nitrógeno y clorofila, está críticamente

involucrado. El carácter de *permanencia verde* es tal, que sus hojas son normales y funcionales al momento de la maduración fisiológica del grano.

Entre otras características varietales encontradas en Fedearroz 50 que pudieran relacionarse con este tipo especial de follaje podríamos mencionar:

- Excelente rendimiento de grano entero en el molino.
- Buena tolerancia a quebrado del grano en retraso de cosecha.
- Rendimientos extraordinariamente altos de la soca, de siete a diez t/ha., representando entre un 60 a 70% de los rendimientos de la cosecha inicial.



Senescencia y Stay-green, respectivamente.

 Posible incremento en tolerancia al estrés producido por enfermedades causadas por patógenos débiles como Rhyncosporium, Sarocladium, Helminthosporium y el complejo de agentes causales asociados con manchado de grano.

Evidentemente, la relación de estas característica con el follaje verde oscuro y *permanencia verde* es algo que debe someterse a una investigación rigurosa. La hipótesis inicial de nuestro trabajo es que, hojas saludables con actividad fotosintética en y después de la maduración, contribuyen a una mayor capacidad de rendimiento, calidad superior de molinería a través de la translocación de carbohidratos y tolerancia al estrés relacionado con enfermedades.

Observaciones adicionales sobre hojas *Stay-Green*

La permanencia verde se encuentra frecuentemente en variedades tipo japónica, tanto templadas como tropicales. Es característica del nuevo tipo de planta de origen javánica promovida por el IRRI, así como del germoplasma de Surinam y África occidental. A manera especulativa formulamos que la permanencia verde en japónicas contribuye en forma sustancial a su buen potencial de rendimiento, a pesar de su deficiencias en tallos y tipo de planta en general. La permanencia verde en los genotipos índicas es poco común exceptuando los materiales de FLAR y de CIAT. Obviamente, hay muchos materiales de *permanencia* verde con baja capacidad de rendimiento y este caracter deberá asociarse con un excelente tipo de planta y panícula más grandes para almacenar la producción adicional de carbohidratos provenientes de la combinación del follaje de permanencia verde y un tipo de planta superior.

Hasta el momento no tenemos información acerca de la herencia del color de las hojas y la *permanencia verde* en arroz. Parece que se expresa en el campo en variaciones en las hojas que van desde un verde pálido a un verde oscuro y en rangos desde senescencia temprana hasta *permanencia verde* absoluta, al momento de maduración del grano. Sin embargo, el comportamiento de selección del carácter en múltiples poblaciones F2-F4 en un programa de mejoramiento sugiere una forma de herencia relativamente simple. Algunas hermanas F4 provenientes de una línea F3, pueden presentar considerables diferencias de estas características en la hoja.

Propuesta de investigación en *Stay-Green*

Nuestras observaciones y experiencia sugieren que la selección por *permanencia verde* combinada con una hoja bandera larga y erecta, es válida y puede ser un objetivo de mejoramiento con gran potencial para el incremento en la capacidad de rendimiento. En el momento no podemos estimar el avance genético que se podría generar con esta estrategia, aunque esperamos que la ganancia genética sea al menos igual a la que se obtiene por heterosis. Todos los cruces triples de FLAR, actualmente involucran al menos un progenitor con *permanencia verde* haciendo énfasis en esta característica en los terceros progenitores. En la selección de nuestras plantas individuales F2-F4 damos preferencia a las segregantes con *permanencia verde*.

Ya hemos iniciado estudios básicos sobre la relación de *permanencia verde*, su fisiología y su relación con potencial de rendimiento y otros caracteres de importancia económica. Se han efectuado también los cruzamientos simples apropiados entre materiales senescentes (hojas verde pálido) y con permanencia verde (hojas verde oscuro). Los progenitores y las plantas F1 serán catalogados en su maduración fisiológica por el contenido de nitrógeno y clorofila en la hoja, como también por su tasa fotosintética. Proponemos pasar por cultivo de anteras las plantas F1 con el fin de regenerar las dobles haploides. Las plantas R1 de cada cruce serán asignadas a dos poblaciones esencialmente isogénicas, una con permanencia verde y otra con senescencia temprana. Las poblaciónes de semillas masales R2 de plantas morfológicamente similares serán evaluadas por rendimiento, rendimiento en soca, período de llenado de grano desde floración a maduración, proteína, rendimiento de molino, tolerancia a retraso de cosecha y reacción a algunos patógenos secundarios. Estos comportamientos se relacionarán con el nitrógeno en la hoja, contenido de clorofila y tasa fotosintética.

Referencias bibliográficas

- (1) Jennings, P. R. Plant Type as a Rice Breeding Objective. Crop Science 4: 13-15. 1964.
- (2) CAO Mengliang. Performance of Autoregulatory Senescence-Inhibition Gene in Rice. Hunan Agr. Sci. and Tech. Newsletter, Vol. 2, No. 2: 1724. 2001.

Reprinted with permission from FLAR. Originally published in Foro Arrocero latinoamericano 8(2): 10-13, Copyright 2002.