

## TRABAJO ESPECIAL

### ORIGEN, EVOLUCIÓN Y DIVERSIDAD DEL ARROZ

Marco A. Acevedo\*, Willian A. Castrillo\* y Uira C. Belmonte\*\*

#### RESUMEN

Este trabajo tiene por objetivo presentar una revisión bibliográfica sobre el origen, evolución y diversidad del género *Oryza*, en las especies cultivadas. La especie *O. sativa* es la de mayor importancia económica, ya se cultiva en todo el mundo en climas tropicales y templados (latitud de 35° sur en la Argentina a 50° norte en la China), *O. glaberrima*, se cultiva solamente en el oeste de África. Se deduce que existen dos patrones evolutivos de origen y domesticación del arroz cultivado, uno en Asia para la especie *O. sativa* y otro en África para *O. glaberrima*. La principal consecuencia de la domesticación en *O. sativa* es la reducción del desgrane, que favorece la cosecha manual y mecanizada. Trabajos de diversidad genética demuestran que la *O. sativa* presenta mayor variabilidad genética encontrándose hasta 3 sub-especies (Indica, Japónicas y Javánicas), basadas en su ecología y morfología, la tendencia no fue observada en *O. glaberrima*. Los estudios sobre genoma realizado en la especie *O. sativa* Subsp Japónica muestran que esta formado por 430 millones de pares de bases y aproximadamente 50% está compuesto de secuencias repetidas. Finalmente, la estrecha base genética encontrada en las variedades de arroz liberadas en el mundo en los últimos años como consecuencia de la uniformidad del núcleo citoplasmática, ha traído como consecuencias un techo en la productividad y vulnerabilidad a factores bióticos. En virtud de ello numerosos investigadores de diversos países han realizado trabajos de mejoramiento genético con ayuda de la técnicas biomoleculares para incrementar la diversidad genética en la especie *O. sativa*, utilizando para ello germoplasma exótico del género *Oryza*, principalmente las especies *O. glaberrima*, *O. sativa spontánea*, *O. rufipogon*, *O. officinalis*, pertenecientes a los complejos *O. sativa* y *O. Officinalis*.

**Palabras Clave:** *Oryza sativa* L.; origen; taxonomía; diversidad; germoplasma exótico.

---

\* Investigador. INIA. Centro Investigaciones Agrícolas Estado Guárico. Km 27, carretera Calabozo San Fernando de Apure, sector Bancos de San Pedro, Apdo. 14. Calabozo, estado Guárico, Venezuela. Email: macevedo@inia.gob.ve.

\*\* Ejercicio Libre. Departamento de Genética de la ESALQ/Univesidad de São Paulo, Brasil.

RECIBIDO: julio 31, 2006.

**TRABAJO ESPECIAL****RICE ORIGIN, EVOLUTION AND DIVERSITY****Marco A. Acevedo\*, Willian A. Castrillo\* y Uira C. Belmonte\*\*****SUMMARY**

This review has the objective to present a detailed bibliographical revision about origin, evolution and diversity of *Oryza genus*, with emphasis in the cultivated species. The *O. sativa species* is the one of more economic importance and is widely cultivated throughout the world in tropical and temperate climates (latitude 35° south in Argentina to 50° north in China), while *O. glaberrima* is only cultivated in the western Africa. These studies suggest that there are two evolutionary patterns of origin and domestication of the cultivated rice, being *O. sativa* from Asia and *O. glaberrima* from Africa. The most important consequence of domestication in *O. sativa* is the reduction of dehiscence, which favors the manual and automatic harvest. Studies show that *O. sativa* presents higher genetic variability going up to three sub-species (Indica, Japonicas and Javanicas), with different ecology and morphology; however this tendency was not observed in *O. glaberrima*. Genomic studies show that *O. sativa* subsp Japonica has 430 megabases and approximately 50% are repeated sequences. Finally, the narrow genetic base found in liberated varieties of rice in the world in the last years, has resulted in a selection progress plateau in yield and vulnerability to biological factors as a consequence of the lack of variability in both the nuclear and cytoplasmic genetic background. Numerous researchers from many countries have carried out studies of breeding programs using molecular technique to increase genetic diversity in *O. sativa*, using exotic germoplasm of *O. genus*, mainly the species *O. glaberrima*, *O. sativa spontanea*, *O. rufipogon*, *O. officinalis*, belonging to the complex *O. sativa* and *O. officinalis*.

**Key Words:** *Oryza sativa* L.; origin; taxonomy; diversity; exotic germplasm.

---

\* Investigador. INIA. Centro Investigaciones Agrícolas Estado Guárico. Km 27 carretera Calabozo San Fernando de Apure, sector Bancos de San Pedro, Apdo. 14. Calabozo, estado Guárico, Venezuela. Email: macevedo@inia.gob.ve.

\*\* Ejercicio Libre. Departamento de Genética de la ESALQ/Univesidad de São Paulo, Brasil.

RECIBIDO: julio 31, 2006.

## INTRODUCCIÓN

El cultivo del arroz, *Oryza sativa* L., comenzó hace casi 10 000 años, en muchas regiones húmedas de Asia tropical y subtropical. Este cultivo es el alimento básico para más de la mitad de la población mundial. A nivel mundial, ocupa el segundo lugar después del trigo con respecto a superficie cosechada. El arroz proporciona más calorías por hectárea que cualquiera de los otros cereales cultivados.

El arroz pertenece a la División: Angiospermae, Clase: Monocotyledoneae, Orden: Glumiflorae, Tribu: Oryzeae, Familia: Poaceae (gramineae), siendo las especies cultivadas: *Oryza sativa* L. y *Oryza glaberrima* Steud, ambas son especies de reproducción autogama, diploides con  $2n=24$  cromosomas. El género *Oryza* tiene más de 24 especies silvestres que crecen en regiones inundadas, semi-sombreadas y bosques en el sureste Asiático, Austria, África, Sur y Centro América.

Dos hipótesis explican el origen de las especies cultivadas, estos estudios suponen que la especie ancestral de *O. sativa* puede ser *O. nivara* (Asia *perennis*) del sur y el sureste de Asia. En cuanto que de *O. glaberrima*, puede ser África *perennis* vía *O. breviligulata*, del África tropical.

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión bibliográfica detallada sobre el origen, evolución, domesticación, sistema de reproducción y estudio de la diversidad genética del género *Oryza*, con énfasis en las especies cultivadas, en razón que los estudios adelantados hasta el momento están publicados en idiomas distintos al español. Además la idea es colocar a disposición de los interesados una revisión bibliográfica actualizada sobre el tema.

### Taxonomía y Diversidad Genética

Las especies del género *Oryza*, por su gran importancia agronómica, han recibido una gran atención por parte de los investigadores de todo el mundo sobre estudios taxonómicos, filogenéticos, entre los cuales se pueden señalar: Linnaeus (1753), Baillion (1894), Prodoehl (1922), Roschevitz (1931), Chevalier (1932), Chatterjee (1948), Sampath y Rao (1951), Richharia (1960), Tateoka (1963), Ghose *et al.* (1956), Sharma y Shastry (1972), citados por Watanabe (1997). Además Chang (1976), Vaughan (1994), Morishima *et al.* (1984), Lu *et al.* (1998), Lu (2004),

Oliveira (2004) y más recientemente The Office of the Gene Technology Regulator de Australia (2005).

El número y nombre de las especies correspondientes a este género difiere entre dichos investigadores. Una de las mayores contribuciones a la clasificación del arroz fue dada por Roschevicz en 1931, al proponer la base para los siguientes estudios taxonómicos de género *Oryza*. En este estudio incluyó 19 especies de este género y los dividió en cuatro secciones (*Sativa*, *Granulata*, *Coartata* y *Rhynchoryza*). Chevalier en 1932 clasificó el género *Oryza* dentro de cuatro secciones (*Euoryza*, *Padia*, *Scherophyllum* y *Rhynchoryza*) y 23 especies. Ghose, Ghatge y Subrahmanyam en 1956, dividen el género *Oryza* en tres secciones (*Sativa*, *Officinalis* y *Gramulata*) y 21 especies, todos citados por Watanabe (1997).

Por su parte, Morishima y Oka (1960), calcularon el coeficiente de correlación de 42 caracteres y 16 especies del género *Oryza*, concluyendo que la sección *Sativa* propuesta por Roschericz en 1931, puede ser subdividida en tres subsecciones (*Sativa*, *Officinalis* y *Australiensis*). Más recientemente, Tateoka (1964) dividió el género en cinco secciones (*Latifolia*, *Sativa*, *Glaberrima*, *Rdleyi* y *Meyesiana*). Sharma y Shastry (1971) citado por Watanabe (1997), dividen el género *Oryza* en tres secciones (*Padia*, *Angustifolia* y *Oryza*), estableciendo dos y hasta tres series dentro de cada sección y 28 especies. Sharma (1986) estudió estas secciones del género *Oryza* y concluye que la sección *Padia* está representada por especies del sureste de Asia, siendo plantas pequeñas, *perennes*, creciendo en ambientes sombreados y adaptadas a suelos bien drenados, semillas sin aristas de tamaño medio, ejemplo (*O. schlechteri*, *O. meyeriana*, *O. ridleyi*).

La sección *Angustifolia* está representada por especies del grupo de África, adaptadas a ambientes abiertos, plantas perennes y anuales que crecen en lugares pantanosos, ejemplo (*O. perrieri*, *O. brachyantha*, *O. angustifolia*). Entretanto, la sección *Oryza* está distribuida en los trópicos, plantas altas, adaptadas a condiciones de alta humedad y en ambientes abiertos, ejemplo (*O. latifolia*, *O. australiensis* y *O. sativa*).

Los mismos autores estudiaron los principales caracteres del género *Oryza*, los cuales están resumidas en el Cuadro 1. Este estudio indica que la sección *Padia* parece ser más primitiva, mientras *Oryza* ocupa la posición avanzada. Las especies en secciones o complejos diferentes

presentan características morfológicas diferentes, y las especies dentro de una misma sección tienen una delimitación ambigua.

**CUADRO 1.** Principales caracteres primitivos y avanzados del género *Oryza*.

Caracteres	Primitivos	Avanzado
Panícula		
Terminación	Muchos raquis	En racimos
Ramificación	Abundantes	Pobres
Aspecto de la lemma y la palea	Suaves	Ásperas
Arista	Larga	Corta
Hábito de Crecimiento	Perenne	Anual

Lu (2004) propone un sistema taxonómico para el género *Oryza* basado en el sugerido por Sharma y Shastri en 1965, con ciertas modificaciones. En esta propuesta 24 especies fueron reorganizadas y colocadas en 3 secciones: la sección *Padia* (3 series y 6 especies), la sección *Oryza* (3 series y 17 especies) y la sección *Brachyantha* (en 1 serie y 1 especie).

Oliveira (2004) realizó un estudio biogeográfico y ecológico de los arrozales silvestres nativos del Brasil, entre ellos: *O. glamaepatula* (AA) diploide, *O. grandiglumis*, *O. alta* y *O. latifolia* (estas últimas aloploidoides). Concluyó que *O. grandiglumis* está restringida al Amazonas Occidental y extremo Norte de Pantanal brasileño. *O. alta* está presente en las Planicies del Litoral Atlántico, incluyendo el Valle de Ribeira Maranhense, estado de Paraná, Paraguay y Pantanal.

La especie alotetraploide *O. latifolia* está centrada en las Planicies Costera del Pacífico y en los Valles de los Ríos Andinos, habitando regiones húmedas e inundadas, también en paisajes típicamente áridos o mixtos, como la Península de la Guajira y Santa Elena de Uairén en Venezuela, así como en el Ecuador. La especie diploide *O. glamaepatula*,

presenta 3 morfotipos o razas geográficas: una en el Caribe, otra en la Amazona y la tercera en el Pantanal brasileño. Esos grupos difieren entre sí no sólo en la morfología, sino también en su estructura genética a nivel de marcadores moleculares (Akimoto, 1999), citado por Oliveira (2004).

Los estudios de filogenia y sistemática, realizados por Oliveira (2004) sobre el género *Oryza*, permitió sugerir un nuevo arreglo de la sistemática de este género, como sigue, tres secciones: *Granulata* (2 especies), *Ridleyi* (2 subsecciones y 5 especies) y *Euoryza* (2 subsecciones *Australiensis* e *Officinalis*), esta última con cuatro series y 19 especies.

Los estudios antes señalados muestran que aún existen muchas controversias sobre la taxonomía, filogenia y sistemática del arroz. Además, no existe un único sistema de nomenclatura, sin embargo, las especies cultivadas (*O. sativa* y *O. glaberrima*) y siete silvestres (*O. australiensis*, *O. eichingeri*, *O. latifolia*, *O. minuta*, *O. schechteri*, *O. ridleyi* y *O. brachyantha*) no le fueron alterados sus nombres originales.

Los nombres de las especies del género *Oryza* presentado en el Cuadro 2, son los más usados en los estudios actuales de taxonomía, debido a su consistencia en la literatura, los complejos más estudiados son *O. sativa* y *O. officinalis*.

### Origen y Evolución

Hasta el presente 24 especies son generalmente incluidas dentro del género *Oryza*. De éstas, las especies asiática *perennes* conocidas como *O. ruffipogon* y *O. nivara* (anual) son los progenitores de la especie cultivada *O. sativa* L., mientras que las especies africanas *perennes* (*O. barthii*) y anual (*O. breviligulata*) son los progenitores directos de la especie cultivada *O. glaberrima* Steud., cultivada básicamente en el oeste del África.

Existen dos hipótesis que sustentan el origen de las especies cultivadas de arroz:

- (a) Hipótesis de Chang (1976), propone que las 24 especies del género *Oryza* son originarias del “Continente Gondwanaland” (continente este formado por uno sólo antes de la separación en los cinco conocidos actualmente) y que la especie ancestral de *O. sativa* puede

ser *O. nivara* (Asia *perennis*), del sur y el sureste de Asia. En cuanto que de *O. glaberrima*, puede ser África *perennis* vía *O. breviligulata*, del África tropical. Es válido detallar que Asia, América, África y Oceanía *perennis* fueron creadas desde un ancestro común en el “Continente Gondwanaland” y que envolvió especies diferentes con la división de los cinco continentes por diferentes rutas de evolución. En la Figura 1 se representa esta hipótesis. Trabajos más recientes donde fue analizada la variabilidad fenotípica y molecular, indican que esta teoría sería la más adecuada, Morishima, Sano y Oka (1992), citados por Guimarães (1999).

(b) Morishima (1976), citado por Watanabe (1997), propone que Asia *perennis* es el ancestral de *O. sativa*, como lo muestra la Figura 2. Esta teoría está basada en: (1) la especie *perennes* presentaban mayor variabilidad genética que las especies anuales; (2) *sativa* presentaba características de *perennes* y (3) existen muchos tipos intermedios entre las especies silvestres y cultivadas que fueron encontrados en la India, presentando características de *perennes*. La especie *spontanea*, tipo anual, fue probablemente formada a partir de Asia *perennis* a través de otra ruta de evolución.

Entonces, se deduce de estos estudios que existen dos patrones evolutivos de origen y domesticación del arroz cultivado, uno en Asia para la especie *O. sativa* y otro en África para *O. glaberrima*.

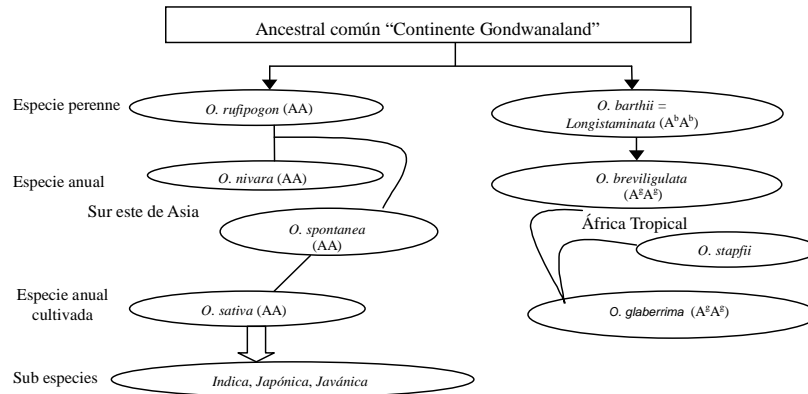
Los recientes trabajos están principalmente enfocados en la determinación de la relación entre los diferentes genomas usando alopoliploides obtenidos artificialmente. Se sabe que el genoma A está presente en las especies cultivadas y en sus parentales más próximos. El genoma C está presente en las especies que tienen principalmente polinización cruzada y se conoce que los genomas B, C y D presentan alguna afinidad entre ellos. Morishima (1984) muestra que las especies cultivadas *O. sativa* y *O. glaberrima*, así como sus parentales silvestres más próximos, *perennes* (incluyendo *O. rufipogon* y *O. barthii*) y anual (*O. nivara* y *O. breviligulata*) formaron un grupo que posee el genoma A, en común. La especie *O. officinalis* y sus parentales con genomas B, C y D formaron otro grupo. Las especies que llevan el genoma A, son subdivididas en A, A<sup>b</sup>, A<sup>cu</sup> y A<sup>g</sup>, nomenclatura establecida por el IRRI para designar esterilidad parcial y menor apareamiento cromosómico entre híbridos de diferentes sub-genomas.

**CUADRO 2.** Clasificación taxonómica, distribución geográfica y tipo de genoma de las especies de arroz del mundo.

Especies <i>Oryza</i>	Tipo de genoma	África	Central o Sur América	Asia	Oceanía
<b>Complejo <i>O. sativa</i></b>					
<i>O. sativa</i>	AA	θ	θ	θ	θ
<i>O. glaberrima</i>	AA	θ			
<i>O. barthii</i>	AA	θ			
<i>O. Glumaepatula</i>	AA		θ		
<i>O. longistaminata</i>	AA	θ			
<i>O. meridionalis</i>	AA				θ
<i>O. nivara</i>	AA			θ	
<i>O. rufipogon</i>	AA		θ	θ	θ
<b>Complejo <i>O. officinalis</i></b>					
<i>O. punctata</i>	BB, BBCC	θ			
<i>O. malampuzhaensis</i>	BBCC			θ	
<i>O. minuta</i>	BBCC			θ	θ
<i>O. eichingeri</i>	CC	θ		θ	
<i>O. officinalis</i>	CC			θ	θ
<i>O. rhizomatis</i>	CC			θ	
<i>O. alta</i>	CCDD		θ		
<i>O. grandiglumis</i>	CCDD		θ		
<i>O. latifolia</i>	CCDD		θ		
<i>O. australiensis</i>	EE				θ
<i>O. brachyantha</i>	FF	θ			
<b>Complejo <i>O. granulata</i></b>					
<i>O. granulata</i>	GG			θ	
<i>O. meyeriana</i>	GG			θ	
<b>Complejo <i>O. ridleyi</i></b>					
<i>O. longiglumis</i>	HHJJ				θ
<i>O. ridleyi</i>	HHJJ			θ	θ
<i>O. schlechteri</i>	??				θ

Fuente: The Office of the Gene Technology Regulator, (2005)



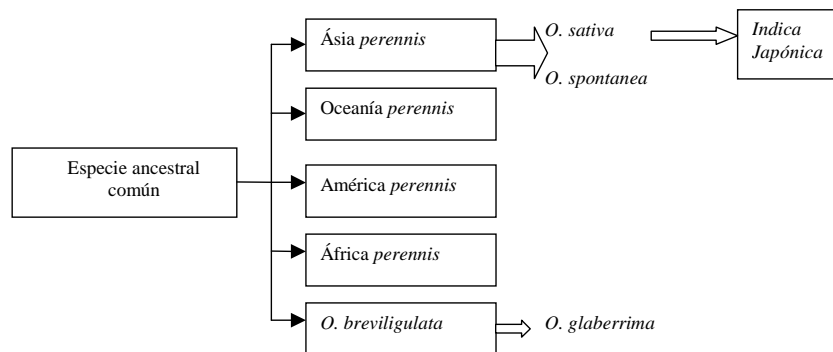


**FIGURA 1.** Hipótesis propuesta por Chang (1976) sobre el origen del arroz

Chang (2003), concluye que la especie *O. sativa* tiene un número básico de cromosomas de ( $X=12$ ), mientras que el genoma diploide ( $2n=24$ ), este es considerado relativamente pequeño cuando comparado con cualquier otro genoma estudiado con 430 millones de pares de bases, aproximadamente 50% del genoma esta compuesto de secuencias repetitivas.

De las especies cultivadas, *O. sativa* es la de mayor importancia económica, ya que es cultivada ampliamente en todo el mundo, incluyendo Asia, América del Norte y Sur, Unión Europea, Oceanía y Centro-este de África. La otra especie cultivada, *O. glaberrima*, se cultiva solamente en el oeste de los países africanos. Además de las diferencias filogenéticas entre las especies cultivadas del género *Oryza*, existen diferencias morfológicas entre ellas. Las diferentes formas de *O. glaberrima* pueden ser diferenciadas de las asiáticas, entre otras, por presentar lígula corta, 0,40 cm y 2,09 cm, respectivamente. Además de tener aspecto rudimentario y fuerte, *O. glaberrima* también presenta menor número de ramificaciones secundarias en la panícula y las plantas mueren después de la maduración (senescencia precoz). Los otros caracteres no son utilizados para diferenciar ambos genotipos.

La especie *O. sativa* presenta mayor diversidad genética encontrándose hasta tres sub-especies, las cuales son clasificadas basada en su ecología y morfología en: Indica, Japónicas y Javánicas; mientras que en *O. glaberrima*, tal tendencia no fue encontrada. Esto puede sugerir que diferencias en el sistema genético de las especies silvestres ancestrales pueden haber llevado a diferentes tipos de evolución de las formas cultivadas. La sub-especie Indica está distribuida en los trópicos y subtropicos, la Javánica se cultiva en Indonesia, siendo también conocida como Japónica tropical, mientras que la Japónica, se encuentra distribuida en zonas no tropicales (templadas), sin embargo, existe sobreposición de caracteres entre esos tipos.



**FIGURA 2.** Genealogía de la evolución del arroz cultivado, propuesta por Morishima (1976).

Glaszmann en 1987 citado por Guimarães (1999), utilizó marcadores isoenzimáticos y agrupó las variedades de arroz en 6 conjuntos, según la distancia genética. Esos grupos fueron identificados con la numeración del I al VI; el grupo I reúne las variedades consideradas Indicas por la clasificación de Oka (1958) y el último agrupa a las variedades Japónicas. De modo general, se puede decir que las variedades adaptadas a sistemas de cultivo de secano pertenecen al grupo VI y los del sistema irrigado al grupo I.

Katayama (1997) evaluó diferentes especies silvestres y cultivadas, muestreadas en varios países (India, Sri Lanka, Indonesia, China, Corea y Tailandia). Cinco características fueron empleadas para la clasificación, las cuales se muestran en el Cuadro 3.

**CUADRO 3.** Principales diferencias entre las subespecies Índica y Japónica.

Caracteres	Índica	Japónica
Forma y color de la hoja	Larga y verde clara	Estrecha y verde oscura
Ángulo (hoja bandera y tallo)	Agudo	Abierto
Forma del grano	Largo y fino	Largo y redondo
Arista	Fina y corta	Gruesa y larga
Distribución geográfica	Sur de China, India, Taiwán y Sri Lanka	Japón, Corea y Norte de China.

Existen otros caracteres empleados para diferenciar estos dos tipos, tales como la sensibilidad a la temperatura y la tolerancia a la sequía. McDonald (1994) encontró que cultivares Japónica crecen predominantemente en regiones templadas y las temperaturas bajas de 15° - 20 °C no afectan la germinación ni el crecimiento vegetativo, lo contrario ocurre con los cultivares Índica. Los arroces silvestres que se encuentran en la China, Hawai, EEUU y Brasil, contienen características de las subespecies Índicas y Japónicas.

### **Domesticación, Dispersión y Modo de Reproducción**

El proceso de domesticación de la especie *O. sativa* no está bien claro. De Candoll en 1882 propone que el arroz es originario de India o de Indochina. Vavilov en 1926 y 1951 sugiere la teoría de los “Centros Dominantes de Genes”, considerando que la domesticación del arroz ocurrió en la India, esta última hipótesis recibió apoyo de un gran número de investigadores de la época. Además esta teoría está basada sobre el reconocimiento de la gran variabilidad genética, así como la estrecha relación ecológica entre las especies silvestres y cultivadas observadas en la India, todos citados por Morishima (1984).

Ho (1969), investigador chino, propone la posibilidad que la domesticación pudo ocurrir en la China, las evidencias arqueológicas e históricas encontradas apoyan esta propuesta, indicando que el cultivo de arroz ocurrió en China 1000 años antes que en la India.

Harlan (1975), consideró para el cultivo del arroz la existencia de varias localidades de domesticación como más razonable. Entonces si esta hipótesis es verdadera, esto permite inferir que la diferenciación entre Índica y Japónica también tiene un origen similar, siendo el ambiente el principal factor diferenciador.

Los estudios recientes sobre el origen y la domesticación del arroz, señalan a la región del Himalaya y suroeste de la China, como Centros de Diversificación y Domesticación de la especie *O. sativa*. Esto está apoyado por la presencia y conservación de la variación genética existente en la zona, debido a la diseminación de cruzamientos y aislamiento de dichas condiciones ambientales.

Oka (1988) y OECD (1999), señalan que como producto de la domesticación *O. sativa* ha desarrollado muchos tipos o variedades que permiten su adaptación a amplias condiciones ambientales, tales como: (a) climas tropicales o templados (desde latitud de 35° sur en la Argentina a 50° norte en la China); (b) diferentes tipos de suelo (110 países, desde el nivel del mar hasta 3 000 m de altitud) y (c) baja o alta dependencia de lámina de agua durante el ciclo de cultivo.

Morishima (1984), resaltó como principal cambio producto de la domesticación del arroz, la disminución del desgrane de la panícula, facilitando la cosecha, este carácter está dominado por un simple gen recesivo. Otros cambios provenientes del proceso de domesticación se muestran en el Cuadro 4.

Las rutas de dispersión del arroz en el mundo son presentadas en la Figura 3, iniciándose del sureste asiático (India) para la China 3000 años antes de Cristo (aC). De allí fue para Corea y posteriormente para el Japón, en el siglo I aC. También de la India fue llevado para las islas del Océano Indico, principalmente Indonesia y Sri Lanka en la misma fecha. Generalmente los cultivos domesticados en el Oriente del Asia fueron difundidos al Occidente en épocas relativamente recientes. Los comerciantes árabes fueron los primeros en traer el arroz del este de Asia para el Medio Oriente, cerca del siglo IX aC. Simultáneamente en esta época fue llevado para Egipto y otros países del África, donde sólo se cultivaba *O. glaberrima*. La introducción del arroz al Occidente ocurrió aproximadamente 320 aC, mientras que en América ocurrió en época pos-colombina, siendo traído por los colonizadores españoles, portugueses y holandeses.

**CUADRO 4.** Principales cambios ocurridos durante la domesticación de *O. sativa*.

Carácter	Aumento	Disminución
Desgrane de la panícula		X
Número de hojas	X	
Número de panículas/planta	X	
Tamaño de panícula	X	
Capacidad macollamiento	X	
Peso del grano	X	
Ciclo del cultivo	X	
Formación de rizomas		X
Aristas		X
Sensibilidad al fotoperíodo		X
Dormancia de la semilla		X
Sensibilidad a las bajas temperaturas		X
Alogamia		X
Habilidad de flotación		X

Oka y Morishima (1967) encontraron importantes diferencias en el arroz cuando compararon sus formas silvestres y cultivadas, principalmente en el sistema de polinización. Las especies cultivadas son predominantemente autógamias, mientras sus progenitores silvestres son parcialmente alógamos. Las flores de las plantas silvestres tienen varios mecanismos que favorecen la alogamia, entre ellos: grandes anteras, estigma largo que lo expone al polen de las plantas más próximas, así como mayor tiempo de emisión y viabilidad del polen después de la apertura de la flor. Al contrario de las plantas cultivadas donde las anteras son cortas y sobrepuestas al estigma y el polen es liberado antes de la apertura de la flor (cleistogamia), lo cual favorece la autogamia.

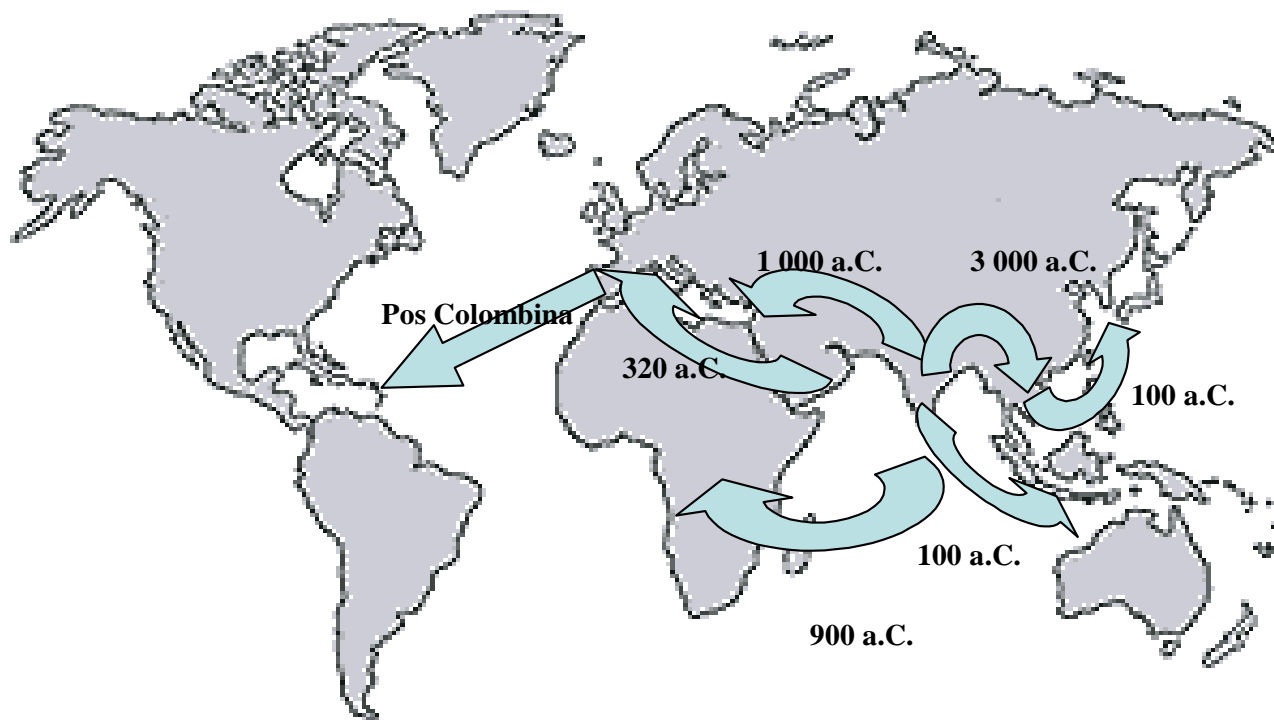


FIGURA 3. Rutas de dispersión del arroz *O. sativa* L.

La tasa de cruzamiento fue estimada en la especie Asia *perennis* (*perenne*) entre 30-50% y en la anual de 5-30%, ambas parentales directos de *O. sativa*. Las especies africana *perennis* (*perenne*) parecen ser predominantemente alógamas con parcial incompatibilidad. En la especie *O. breviligulata*, (anual), tiene polinización principalmente autógama con 5-30% de alogamia, siendo estas dos últimas, parentales de *O. glaberrima*.

### **Utilización del germoplasma silvestre en el mejoramiento genético del arroz**

Los arroces cultivados han llegado a diferenciarse de los arroces silvestres, como en otros cultivos, por la intervención del hombre al seleccionar las formas deseables, para su alimentación, principalmente. Como se mencionó anteriormente, el hombre ha desarrollado variedades de *O. sativa* que se adaptan a un amplio rango de condiciones de ambientales.

En el banco de germoplasma del IRRI existe alrededor de 100 000 accesiones, la mayoría pertenecientes a la especie *O. sativa*, estos materiales están caracterizados basado en la adaptación a diferentes condiciones de humedad, hábito de crecimiento, altura de planta, tamaño y color del tallo y la hoja bandera, así como a características de la panícula y semilla, además de su reacción a plagas y enfermedades. Todas estas características son de valiosa ayuda a los programas de mejoramiento genético del cultivo, Vaughan (1994).

En los programas de mejoramiento genético de especies autógamas, es usual la utilización de la variabilidad genética disponible en las variedades locales o introducidas (poblaciones heterogéneas y homocigotas). Los cruzamientos entre líneas emparentadas (coeficiente de parentesco F alto) y el uso de repetido número de genitores en los programas de mejoramientos, han conducido al aumento del parentesco, lo cual reduce la base genética. Por otro lado la endogamia natural, debida a la autofecundación de las especies autógamas, restringe la recombinación genética, aumentando la uniformidad genética en el núcleo y el citoplasma, limitando también de algún modo la variabilidad genética.

Cuevas Pérez *et al.* (1992), estudiaron las variedades de arroz liberadas en América Latina y el Caribe durante el período 1971-1989 y concluyeron que ellas poseen en su genealogía 14 cultivares en común, proba-

blemente provenientes de 7 países y poseen cerca de 69% de similitud en su constitución genética. Esto puede traer como consecuencia la vulnerabilidad genética del germoplasma a los estreses bióticos y abióticos, además de la dificultad para superar el techo de productividad, actualmente existente en las variedades comerciales.

Existen varios métodos en mejoramiento genético que permiten ampliar la base genética entre los cuales están: (a) la selección recurrente, ya que permite utilizar mayor cantidad de progenitores, incrementando la recombinación y aumentando la frecuencia de alelos favorables, (b) utilización de germoplasma exótico (silvestre), siendo que este flujo de genes puede ocurrir entre especies o dentro de una especie. Para que la transferencia de genes tenga éxito hay que satisfacer tres principios básicos: **(1)** sobre posición espacial, **(2)** sobre posición temporal (dentro de día y año) y **(3)** debe existir suficiente afinidad biológica, Den Nijs (2004) citado por TOGTR, (2005).

El flujo de genes a través de la hibridación sexual convencional está restringido a las líneas de *O. sativa* y especies que llevan el genoma A dentro del género. El flujo entre especies menos relacionadas, principalmente fuera del género *oryza*, está restringido a técnicas de mejoramiento artificial como rescate de embriones e hibridación somática. En la literatura, en general, sólo se presentan estudios de hibridación entre las especies *O. sativa*, *O. officinalis*, *O. minuta*, *O. glaberrima* y *O. brachyantha*, esos cruces no ocurren naturalmente, sino utilizando técnicas moleculares que permiten obtener los híbridos fértiles.

Jena (1994), relata que los híbridos obtenidos con técnicas de rescate de embriones entre *O. sativa* y *Porteresia coartata* (miembro de la tribu *oryzaeae*), producen plantas macho estériles, las cuales podrían favorecer la transferencia para tolerancia a salinidad en arroz cultivados.

Martínez *et al.* (2004), relatan que nuevos alelos para aumentar la variabilidad genética del rendimiento de grano en el arroz comercial en América Latina está en el uso de las 20 especies silvestres del género *oryza*. Utilizando la técnica desarrollada por la Universidad de Cornell en EE.UU, investigadores del CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) en Colombia, están explorando el potencial de algunas especies con la ayuda de marcadores moleculares. Ellos realizaron cruces entre *O. rufipogon* y *O. glaberrima* con las especies cultivadas (Bg 90-2, Oryzica 3 y Caiapó) donde las variedades comerciales fueron usadas



como recurrentes y las silvestres como donadoras en el programa inter específico de mejoramiento por retrocruzamiento.

Las líneas obtenidas del cruce entre Bg 90-2 y *O. rufipogon* tuvieron rendimiento superior entre 5-25% sobre la variedad comercial que produjo 7,2 t ha<sup>-1</sup>. En cuanto a la calidad de grano ambos progenitores presentan baja calidad de grano, pero líneas con segregación transgresivas fueron obtenidas, con grano fino y traslúcido. Los mismos autores señalan que *Rhizoctonia solani* y *Sarocladium oryzae* son dos enfermedades que últimamente han causado importante pérdidas al cultivo en América Latina donde todas las variedades comerciales son susceptibles. Resultados obtenidos del cruce entre Oryzica 3 y *O. rufipogon* produjeron líneas con una buena tolerancia a ambas enfermedades.

En el mismo trabajo encontraron que *O. glaberrima* presentó tolerancia a una enfermedad causada por el hongo *Polymyza graminis* transmisor del virus de la necrosis rallada del arroz (RSNV), enfermedad detectada en Colombia en 1991 y recientemente en Panamá y Brasil, donde los cultivares comerciales son todos susceptibles. Resultados análogos son mostrados por Moncada (2001), trabajando con cruces interespecíficos entre *O. sativa* y *O. rufipogon*.

La literatura señala que algunas accesiones de *O. glaberrima*, así como líneas derivadas del cruzamiento con *O. sativa* (líneas NERICA), muestran tolerancia a severos estrés por sequía, mostrando diversos mecanismo de tolerancia tales como: arreglo osmótico, arreglo de los estomas y sistema radical profundo. Como se sabe esta característica está controlada por muchos genes que actúan en varios mecanismos fisiológicos, bioquímicas, fonológicos y morfológicos.

Ghneim *et al.* (2005), investigadores del IVIC e INIA en Venezuela y CIAT en Colombia, iniciaron trabajos utilizando *O. glaberrima* para estudiar tolerancia a sequía, empleando técnicas de marcadores moleculares (QTL).

En resumen a continuación se presentan algunos genes de interés agronómico introducidos a la especie *O. sativa* L., provenientes de especies silvestres de arroz:

1. Transferencia del citoplasma macho estéril desde la maleza “arroz rojo” (*O. sativa spontánea*), Lin y Yuan (1980),

2. Genes de resistencia a enfermedades causadas por hongos desde *O. officinalis*, Jena y Khush (1990),
3. Genes con resistencia a enfermedades bacterianas desde *O. longistaminata*, Khush *et al.* (1990),
4. Genes con tolerancia a la salinidad desde *Porteresia coarctata* (miembro de la tribu oryzae), Jena (1994),
5. Genes QTL para productividad de grano desde *O. rufipogon*, Moncada (2001),
6. Genes con tolerancia a sequía desde *O. glaberrima*, Martínez (2004),
7. Genes con resistencia y/o tolerancia a plagas y enfermedades desde *O. rufipogon*, Martínez (2004).

### BIBLIOGRAFÍA

CHANG, T. T. 2003. Origin, domestication and diversification. Chapter 1.1. **In:** W. C. Smith, R. H. Dilday eds. Rice, origin, history, technology and production. John Wiley and Sons Inc. Hoboken, New Jersey. p. 3-24.

CHANG, T. T. 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and African rices. *Euphytica* 25: 425-441.

CUEVAS PÉREZ, F., E. GUIMARAES, L. BERRIOS and D. GONZÁLEZ. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and Caribbean, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1 054-1 059.

GHNEIM, T., P. ALEJANDRO, I. PÉREZ, G. TORREALBA, C. MARTÍNEZ, LORIEUX M. y J. TOHME. 2005. Plant Breeding News, Edition 160 10. An Electronic Newsletter of Applied Plant Breeding by FAO and Cornell University. <http://www.fao.org/WAICENT/FAOINFO/AGRICULT/AGP/AGPC/doc/services/pbn.html>

GUIMARÃES, E. 1999. Hibridação em arroz. **In:** A. Borem eds. Hibridação artificial de plantas. Universidade federal de Viçosa, p. 101-119.

HARLAN, J. R. 1975. Crop and man. Amer. Soc. Agron. Madison, Wisconsin, 295 pp.

- HO, P. T. 1969. The loess and origin of chinese agriculture. *Amer. Historical Review* 75:1-36.
- JENA, K. K. 1994. Production of intergeneric hybrid between *O. sativa* L. and *Porteresia coarctata* T. *Current Science* 67: 744-746.
- JENA, K. and G. KHUSH. 1990. Introgression of gene from *Oryza officinalis* Well & Watt to cultivate rice, *O. sativa* L. *Theoretical and Applied Genetic* 80: 737-745.
- KATAYAMA, T. 1997. Relationships between chromosome numbers and genomic constitutions in genus *Oryza*. **In:** T. Matsuo, Y. Futsuhara, F. Kikuchi, and H. Yamaguchi eds. *Science of the rice plant*. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo.
- KHUSH, G. S., E. BACALANGCO and T. OGAWA. 1990. A new gene for resistance to bacterial blight from *O. longistaminata*. *Rice Genetic newsletters* 7:121-122.
- LIN, S. and L. YUAN. 1980. Hybrid rice breeding in China. **In:** *Innovative approaches to rice breeding*. International Rice Research Institute, Manila, the philippines, pp. 35-51.
- LU, B. R. 2004. Taxonomy of the genus *Oryza* (Poaceae): Historical perspective and current status. *International Rice Research Notes IRRN*. 24:4-9.
- MARTÍNEZ, C. P., J. BORRERO, A. ALMEIDA, M. DUQUE, F. CORREA-VICTORIA, J. SILVA y J. TOHME. 2004. Utilization of new alleles from wild rice species to improve cultivated rice in Latin America. CIAT Calí. <http://www.ciat.cgiar.org>. Cali, Colombia.
- McDONALD, D. J. 1994. Temperate rice technology for the 21st century: an Australian example. *Australian Journal of experimental Agriculture* 34:877-888.
- MONCADA, P., C. P. MARTÍNEZ, J. BORRERO, M. CHATEL, H. Jr. GOUCH, E. GUIMARÃES, J. THOME and S. R. McCOUCH. 2001. Quantitative trait loci for yield and yield components in *O. sativa* por *O. ruffipogon* BC2F2 population evaluated in an upland environment. *Theor. Appl. Genetic*. 102: 41-52.

MORISHIMA H. 1984. Wild plants and domestication, chapter 1. **In:** S. Tsunoda, N. Takahashi, eds. Biology of rice, Volumen 7. Elsevier, Amsterdam, p. 3-30.

MORISHIMA, H. and H. OKA. 1960. The pattern of interspecific variation in the genus *Oryza*: it's quantitative representation by stadistical methods. *Evolution* 14:153-165.

ORGANIZATION FOR ECONOMIC CO-OPERATION and DEVELOPMENT (OECD). 1999. Concensus document on the biology of *Oryza sativa* rice, OECD Environmental Health and Safety Publications, Paris.

OKA, H. I. 1988. Origin of cultivated rice. Elsevier, Amsterdam, 254 pp.

OKA, H. I and H. MORISHIMA. 1967. Variation in the breeding systems of a wild rice, *Oryza perennis*. *Evolution* 21:249-258.

OLIVEIRA, G. 2004. Ecologia e evolução no gênero *Oryza* (arroz poaceae). **In:** 40 Anos de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento. Anais, 21 encontro sobre temas de genética e melhoramento, ESALQ/ USP, 2004. Vol 21: 26-32.

SHARMA, S. D. 1986. Evolutionary trends in genus *Oryza*. **In:** Rice genetic. Proceedings of the International Rice Genetic Symposium, IRRI Manila Phillipines.

TATEOKA, T. 1964. Taxonomic studies of the genus *Oryza*. **In:** Rice genetic cytogenet. IRRI. Elsevier, Amsterdam: 15-21.

THE OFFICE OF THE GENE TECHNOLOGY REGULATOR (TOGTR). 2005. The biology and ecology of rice (*Oryza sativa* L.) in Australia. Department of health and ageing. Australian Government, 30 pp.

VAUGHAN, D. A. 1994. The wild relative of rice. A genetic Handbook. IRRI, Manila, Phillipines.

WATANABE, Y. 1997. Genomic constitution of genus *Oryza*. **In:** T. Matsuo, Y. Futsuhara, F. Kikuchi and H. Yamaguchi eds. Science of the rice plant. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo.