

# Capítulo 1. Origen del Arroz

Mario Paredes C., Viviana Becerra V., Paul Gepts, Gabriel Donoso Ñ.

## Especies y distribución geográfica

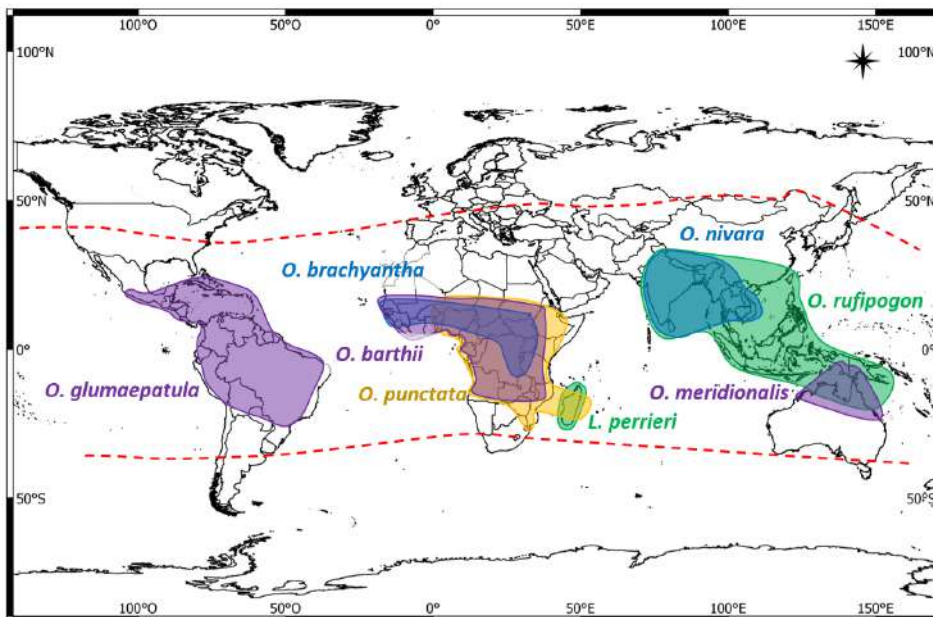
El arroz pertenece a la tribu Oryzeae, familia Poaceae, género *Oryza* y especie *sativa* (Vaughan, 1994). Existen dos especies cultivadas de arroz, el arroz asiático o arroz común (*Oryza sativa* L.) y el arroz africano (*Oryza glaberrima* Steud.). Ambas especies son diploides ( $2n=2x=24$ ) y poseen un genoma del tipo AA. El género *Oryza* incluye 22 especies, entre silvestres y cultivadas, diploides ( $2n=2x=24$ ) y tetraploides ( $2n=4x=48$ ), y con diferentes tipos de genomas AA, BB, CC, BBCC, CCDD, EE, FF, GG, KKLL y HHJJ, las que están distribuidas en varios continentes (Ge et al., 1999; Vaughan et al., 2003) (Cuadro 1, Figura 1).

**Cuadro 1.** Clasificación de las especies de arroz y su distribución geográfica mundial.

Sección/Complejos/Especies	Tipo genoma	Nº cromosomas	Tamaño genoma (Mbp)	Distribución geográfica
<b>Sección <i>Oryza</i></b>				
<b>Complejo <i>O. sativa</i></b>				
<i>O. sativa</i> L. (ssp. <i>japonica</i> , ssp. <i>indica</i> )	AA	24	420, 460	África, Centro y Sudamérica, Asia, Oceanía
<i>O. glaberrima</i> Steud.	AA	24	354	África
<i>O. barthii</i> A. Chev.	AA	24	411	África
<i>O. glumaepatula</i> Steud.	AA	24	464	Centro y Sudamérica
<i>O. longistaminata</i> A. Chev. et Roerh.	AA	24	352	África
<i>O. meridionalis</i> Ng	AA	24	435	Oceanía
<i>O. nivara</i> Sharma y Shastry.	AA	24	448	Asia
<i>O. rufipogon</i> Griff.	AA	24	439, 450	Centro y Sudamérica, Asia, Oceanía
<b>Complejo <i>O. officinalis</i></b>				
<i>O. punctata</i> Kotschy ex Steud.	BB, BBCC	24, 48	423 (BB)	África
<i>O. malampuzhaensis</i>	BBCC	48	-	-
<i>O. minuta</i> J.S. Presl. Ex C.B. Presl.	BBCC	48	1124	Asia, Oceanía
<i>O. eichingeri</i> A. Peter.	CC	24	-	África, Asia
<i>O. officinalis</i> Wall ex Watt.	CC	24	653	Asia, Oceanía
<i>O. rhizomatis</i> Vaughan	CC	24	-	Asia
<i>O. alta</i> Swallen	CCDD	48	1124	Centro y Sudamérica

<i>O. grandiglumis</i> (D) Prodoehl	CCDD	48	-	Centro y Sudamérica
<i>O. latifolia</i> Desv.	CCDD	48	-	Centro y Sudamérica
<i>O. australiensis</i> Domin	EE	24	960	Oceanía
<b>Sección Brachyantha</b>				
<i>O. brachyantha</i> A. Chev. et Roehr.	FF	24	338	África
<b>Sección Padia</b>				
<b>Complejo <i>O. granulata</i></b>				
<i>O. granulata</i> Nees et Am. Ex Watt.	GG	24	862	Asia
<i>O. meyeriana</i> (Zoll. et (Mor. Ex Steud.) Baill.)	GG	24	-	Asia
<b>Complejo <i>O. ridleyi</i></b>				
<i>O. longiglumis</i> Jansen	HHJJ	48	-	Oceanía
<i>O. ridleyi</i> Hook, F.	HHJJ	48	1283	Asia, Oceanía
<b>Complejo <i>O. schlechteria</i></b>				
<i>O. schlechteri</i> Pilger	KKLL	48	-	Oceanía
<i>O. coartata</i> Tateoka	KKLL	48	771	Asia

Fuente: OECD (1999); Li et al. (2000); Thomas et al. (2001); Vaughan y Morishima (2003); Shakiba y Eizenga (2014).



**Figura 1.** Distribución geográfica de algunas especies silvestres (Adaptado de Stein et al., 2018).

Originalmente, las especies de arroz se agrupaban en tres complejos, *O. sativa*, *O. officinalis* y *O. ridleyi*, dependiendo de su constitución genómica (Morishima y Oka, 1970). Es así como el complejo *O. sativa* estaba compuesto por especies diploides (AA), el complejo *O. officinalis* por especies diploides con constitución genómica BB, CC, EE y especies tetraploides con genomas BBCC, CCDD, y el complejo *O. ridleyi* con especies con genomas HHJJ. Recientemente, a esta agrupación se incorporaron dos nuevos complejos, *O. granulata* y *O. schlechteri*, cuyas especies poseen genomas GG y KKLL, respectivamente (Shakiba y Eizenga, 2014).

Antes del inicio de la agricultura ( $\approx$  10.000 años a.C.), los cazadores-recolectores tenían la tradición de recolectar y consumir las plantas silvestres, incluyendo a los progenitores del arroz, en el hábitat natural donde crecían, por tal razón es muy probable que estos lugares (por ejemplo, China y el Occidente de África) sean las regiones donde se domesticaron y dieron origen a las especies cultivadas. Por otro lado, al pertenecer estas especies al acervo genético de los arroces cultivados, pueden ser relevantes para el mejoramiento genético de este cultivo. De ahí la importancia de conocer la distribución geográfica de los progenitores silvestres, los posibles centros de domesticación y los cambios ocurridos durante este proceso.

Las especies silvestres presentan una amplia diversidad genética y son una fuente potencial de genes para el mejoramiento de las especies cultivadas (Vaughan et al., 2003; Xu et al., 2012; Brozynska et al., 2016; Szareski et al., 2018; Stein et al., 2018). A pesar de esta situación, la transferencia de estos genes es lenta y compleja, por lo cual no es muy usada por los mejoradores. Esta complejidad en la transferencia de los genes se debe, principalmente, a su asociación con características agronómicas no deseadas, como granos pequeños y de baja calidad, planta alta, susceptibles al desgrane y bajo rendimiento (Shakiba y Eizenga, 2014).

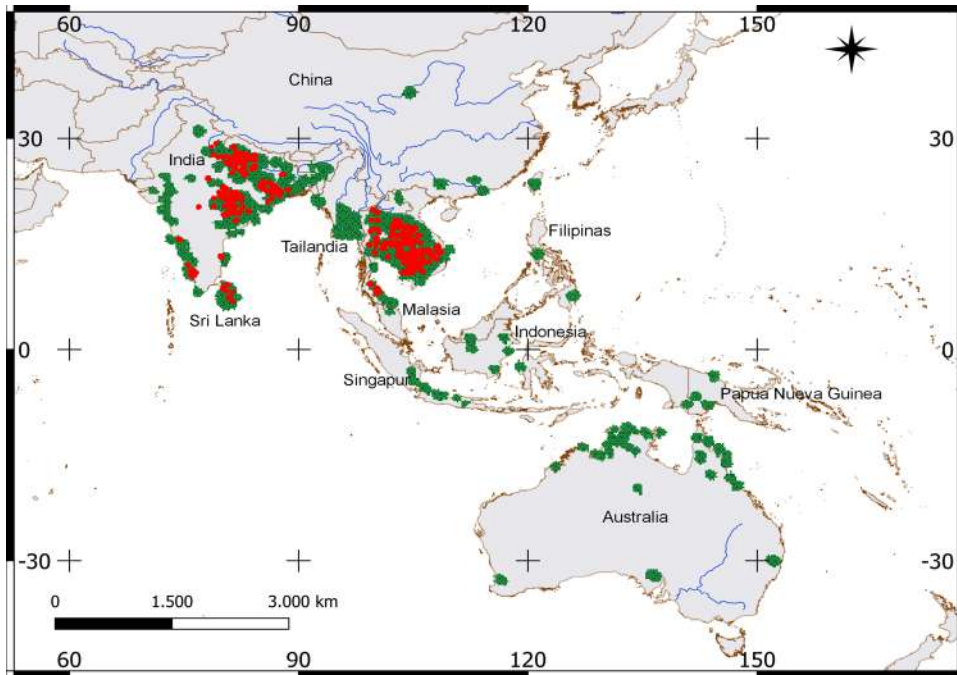
### **Arroz asiático (*Oryza sativa* L.)**

En el arroz asiático se distinguen dos subespecies *indica* y *japonica* y cinco tipos o grupos de arroz: *japonica* tropical, *japonica* templado, *aromatico*, *indica* y *aus* (Garris et al., 2005; Zhao, 2010; Civián et al., 2015), aunque algunos investigadores señalan que se podría incluir al tipo *rayada* como un nuevo grupo dentro de esta clasificación (Wang et al., 2014b).

### **Progenitores del arroz *japonica* y del *indica***

La información arqueológica y genética señala que el arroz *japonica* se originó de la especie silvestre *Oryza rufipogon* (*sensu stricto*) e *indica* de la especie silvestre *Oryza nivara* (Molina et al., 2011; Huang et al., 2012; Wang et al., 2014b; Wambugu et al., 2015; Kim et al., 2016). Además, se señala que ambas subespecies tuvieron más de un evento de domesticación, y que estos procesos pudieron haber ocurrido en forma independiente y en diferentes regiones geográficas (Fuller et al., 2009).

Otros investigadores señalan que ambas subespecies se derivaron de diferentes poblaciones del complejo *O. rufipogon* (Cheng et al., 2003; Li et al., 2006a; Zhu et al., 2007; Kim et al., 2016). En este contexto, se postula que el arroz *japonica* e *indica* se derivaron de diferentes poblaciones del complejo *O. rufipogon* (He et al., 2011; Huang et al., 2012; Yang et al., 2012a; Civián et al., 2015; Choi et al., 2017; Choi y Purugganan, 2018). Es así como el arroz *japonica* se habría originado primero y de una población específica de *O. rufipogon* (Or-III), ubicada en la región cercana al río Perlas (provincia de Guangxi) en el sur de China, y que el arroz *indica* se habría originado con posterioridad, de una población diferente de *O. rufipogon* (Or-I) ubicada en el sudeste y sur de Asia, producto de varios ciclos de introgresión con *japonica*. Este proceso de introgresión le habría permitido al arroz tipo *indica*, adquirir varios alelos importantes para su domesticación final (Huang et al., 2012). Los tipos *indica* y *japonica* presentan, además, dos haplotipos ancestrales diversos. Los haplotipos del arroz *indica* estaban presentes en los arroces del norte y este de India, y en el noroeste del sudes-



**Figura 2.** Distribución geográfica del progenitor silvestre del arroz tipo *japonica* (*O. rufipogon* (en verde)), y del arroz tipo *indica* (*O. nivara* (en rojo)) (Adaptado de Vincent et al., 2013).

te asiático, mientras que los haplotipos presentes en *japonica* se encuentran en los arroces del sur de China. Por otro lado, un tercer haplotipo (CC) no fue detectado en el material silvestre moderno, por lo cual se plantea que este haplotipo (CC) se habría extinguido en la región del Yangtze o en la parte baja de la costa oriental de China, entre Taiwán y Corea, que se sumergió a finales del Pleistoceno o comienzos del Holoceno debido al aumento del nivel del mar, producto del cambio climático (Londo et al., 2006).

Esta situación plantea que ambas subespecies tuvieron un proceso de domesticación diferente (Wang et al., 2014a; Tong et al., 2016). Este punto se ve reforzado debido a que ambas especies habitan en diferentes lugares: *O. nivara* se encuentra con mayor frecuencia en la región tropical de los monzones en la India, mientras *O. rufipogon* está distribuido, principalmente, en los ríos y valles del sudeste de Asia y en el sur de China (Fuller y Weisskopf, 2011). Sin embargo, también se plantea que en las épocas prehistóricas (entre 10 mil y 6 mil años atrás), *O. rufipogon* pudo haberse ubicado más al norte de China (Shandong) y más hacia el occidente y sur de India, debido a la presencia de condiciones climáticas más favorables para su crecimiento y desarrollo (Fuller y Weisskopf, 2011; Fuller et al., 2010b; Bellwood, 2011).

Además, *O. rufipogon* y *O. nivara* presentan diferencias en sus hábitos de crecimiento, hábitats de desarrollo y sistemas tempranos de explotación de estas plantas por parte de la población (Fuller y Qin, 2009). Es así como, *O. rufipogon* es una planta perenne, sensible al fotoperíodo, con un sistema de polinización cruzada, y un hábito de crecimiento acuático que habita, permanentemente, en los pantanos en la región baja y media del río Yangtze y con una escasa producción de semilla, debido a que gran parte de su energía la gasta en su largo período de crecimiento. Por el contrario, *O. nivara* es una planta anual, erecta, insensible al fotoperíodo, principalmente de autopolinización y hábito semi-acuático que habita en regiones geográficas que intercalan períodos inundados y sin inundación de la India y del sudeste de Asia (Li et al., 2006a; Vaughan et al., 2008a; Fuller y Qin, 2009). Esta situación habría llevado a los habitantes de esos lugares a utilizar diferentes estrategias para explotar estos recursos.

En el caso del *O. rufipogon*, la primera estrategia estuvo basada en la cosecha continua de la planta, usando posiblemente el sistema de 'ratooning', es decir, cosechar la semilla y dejar a la planta para obtener un nuevo crecimiento y cosecha. La segunda estrategia se focalizó en la cosecha y siembra eventual de semilla en suelos no pantanosos, donde las condiciones climáticas y de cultivo permitieron imponer la selección de plantas de hábito de crecimiento anual con un menor crecimiento vegetativo y desgrane, un mayor rendimiento y tamaño de grano que caracterizan al arroz domesticado (Fuller y Qin, 2009; Fuller et al., 2009).

En el caso de *O. nivara*, como no estaba adaptada a condiciones pantanosas, crecía extensivamente en forma silvestre sin grandes limitaciones productivas, por lo cual, el proceso productivo se focalizó, fundamentalmente, en la explotación y selección directa de las plantas que crecían en la zona de los monzones y poseían un crecimiento anual (Fuller, 2011a). Estas poblaciones locales, proto-*indica*, fueron la base para el desarrollo del arroz *indica* actual (Fuller, 2011a; 2011b).

Por otro lado, los antecedentes genéticos señalan que el arroz *japonica* e *indica* están relacionados a diferentes accesiones silvestres (Xu et al., 2007; Rakshit et al., 2007). Es así como el arroz *japonica* es más cercano genéticamente a *O. rufipogon* y el arroz tipo *indica* a *O. nivara* (Londo et al., 2006; Kovach et al., 2007; Xu et al., 2007; Huang et al., 2012; Choi et al., 2017). La mayor cercanía genética del arroz *japonica* con *O. rufipogon* se ve reflejado, también, en la ausencia de barreras de incompatibilidad entre ellos (Oka, 1988), presencia de poblaciones intermedias y abundancia de secuencias polimórficas compartidas (Wang et al., 2018b).

En relación a su distribución geográfica, el arroz tipo *indica* está distribuido, principalmente, en zona tropicales y subtropicales, y el arroz *japonica* en zonas templadas. Esta situación permite a ambas subespecies, ser cultivadas desde la línea del Ecuador hasta 50° de latitud norte (China) y hasta los 36° de latitud sur (Chile), y en suelos ubicados a nivel del mar hasta aquellos situados a 2.700 m s.n.m., en parte de los montes Himalayas, todo lo cual representa una amplia gama de condiciones agroecológicas y sistemas de cultivo (Fuller et al., 2010b).

## Cambios ocurridos en la planta durante la domesticación

De acuerdo a la evidencia arqueológica, la domesticación del arroz fue un proceso lento y prolongado que se inició con la colecta y siembra de arces silvestres, que continuó con un proceso de pre-domesticación, domesticación y que terminó en su cultivo (Fuller et al., 2007b; 2009; 2010a; Bellwood, 2011; Purugganan y Fuller, 2011; Civán y Brown, 2017; Stevens y Fuller, 2017).

El proceso de domesticación generó cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos que llevó a una diferenciación de las plantas domesticadas respecto a sus ancestros silvestres (Purugganan y Fuller, 2009), producto de la manipulación de la planta para el consumo y alimentación de la población (Fuller et al., 2010a; 2012b).

Los principales cambios que ocurrieron en la planta de arroz durante su proceso de domesticación fueron: reducción del desgrane (dehiscencia) de la espiguilla (panoja) y de la dormancia de la semilla, mayor sincronización en el proceso de madurez de la planta, reducción del número de macollas y altura de la planta, aumento del tamaño de la panícula, reducción del largo de las aristas, cambio en la coloración del pericarpio de la semilla y del hábito de crecimiento de la planta desde perenne a anual, y aumento del tamaño del grano y del rendimiento de la planta (Li et al., 2006b; Londo et al., 2006; Fuller, 2007; Purugganan y Fuller, 2009; Fuller et al., 2012a).

Además de estos cambios fenotípicos en la planta, se produjeron también cambios en sus hábitats originales de crecimiento y algunas prácticas culturales, tales como el abandono de las zonas pantanosas a zonas no pantanosas y el mejoramiento en el manejo del agua y de las ma-

lezas, todo lo cual contribuyó al aumento en la productividad y a los cambios en las relaciones económicas, sociales y culturales en la población (Fuller y Qin, 2010; Gross y Zhao, 2014; Yang et al., 2015; 2016; Deng et al., 2015; Silva et al., 2015).

Todos estos cambios ocurrieron lentamente, donde los primeros (semi-domesticación) fueron el aumento del tamaño del grano, la pérdida de apéndices como pelos y barbas, los que fueron seguidos (domesticación final) por la reducción del desgrane que impidió a la semilla dispersarse en forma natural (Fuller et al., 2010a). Una vez que estos cambios ocurrieron en el (los) centro(s) de domesticación, el arroz inició su proceso de diseminación a otras regiones (Fuller et al., 2007b).

El origen independiente del arroz *japonica* y del tipo *indica* causó una profunda diferenciación genética debido a la: a) ocurrencia de un 'cuello de botella' previo a la domesticación (Yang et al., 2012a) que afectó en mayor medida al arroz tipo *japonica* que al *indica*, lo que implicó una importante pérdida de diversidad genética (Gao e Innan, 2008); b) presencia de un grupo de alelos específicos en *japonica* e *indica* que tendrían su origen en diferentes poblaciones de *O. rufipogon* (Second, 1982; Oka, 1988; Sun et al., 2002; Cheng et al., 2003; Vitte et al., 2004; Garris et al., 2005; Londo et al., 2006; Kawakami et al., 2007); c) presencia de un proceso de selección y/o flujo génico ocurrido en ambas subespecies (Caicedo et al., 2007).

Se estima que la diferenciación de *japonica* e *indica* de su progenitor silvestre habría ocurrido alrededor de 86 mil a 440 mil años atrás (Ma y Bennetzen, 2004; Vitte et al., 2004; Garris et al., 2005; Zhu y Ge, 2005; Cíván et al., 2015; Choi et al., 2017). Otras estimaciones señalan que el tiempo de divergencia entre *O. rufipogon* y *O. sativa* se remonta a 8 mil 200 años atrás, y entre *japonica* tropical e *indica* a 3 mil 900 años, al utilizar la tasa de sustitución nucleotídica, y a 13 mil 500 años cuando se usó el reloj molecular (Molina et al., 2011), o entre 13 mil 100 y 24 mil 100 años, cuando se consideró la primera separación de *japonica*, *indica* y *aus* (Choi et al., 2017). Toda esta información sugiere que la diferenciación entre las poblaciones de arroz ocurrió previa a la domesticación, lo que apoya la hipótesis del origen independiente de la domesticación del arroz asiático.

La diferenciación genética observada entre las subespecies *japonica* e *indica* ha sido corroborada, también, por diversos análisis filogenéticos (Londo et al., 2006; Caicedo et al., 2007); de divergencia genética (Duan et al., 2007; Caicedo et al., 2007; He et al., 2011; Yang et al., 2012a; Wang et al., 2018a); de análisis amplios del genoma (Londo et al., 2006; Huang et al., 2012; Cíván et al., 2015; Choi et al., 2017; Choi y Purugganan, 2018); de estudios de cloroplastos (Duan et al., 2007; Kawakami et al., 2007); de mitocondria (Sun et al., 2002); y por diferentes marcadores bioquímicos, como isoenzimas (Second, 1982), y moleculares como RFLP (Lu et al., 2002), transposones (Cheng et al., 2003; Hu et al., 2006) y SSR (Zhou et al., 2003; Garris et al., 2005) y la presencia de algunas barreras de incompatibilidad (Yang et al., 2012b).

Por otro lado, otros estudios genéticos han determinado también altos grados de diferenciación entre estas dos subespecies, utilizando el parámetro *Fst* (cuyo valor varía entre 1 y 0, siendo 1, independiente y 0, idéntico). Es así como el valor de divergencia (*Fst*) entre *japonica* e *indica* fue de 0,37 a 0,45 (Garris et al., 2005; Zhao, 2010; Huang et al., 2012); 0,20 entre *japonica* tropical y *japonica* templado; 0,45 entre *indica* y *japonica* templado; 0,23 entre los tipos *aromatico* y *japonica* tropical; 0,39 entre *indica* y *aromatico*; y 0,26 entre *indica* y *aus* (Garris et al., 2005).

Desde el punto de vista agronómico, Oka (1988) menciona que los arroces tipo *indica* y *japonica* se pueden diferenciar, utilizando algunos criterios como la resistencia al cloruro de potasio, la sensibilidad a las bajas temperaturas, el largo de los pelos del apículo y la reacción al fenol. Además, señala que algunas características agronómicas podrían servir, también, como referencia para diferenciar estas dos subespecies (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Características agronómicas que diferencian al arroz tipo *indica* y *japonica*.

Características	<i>indica</i>	<i>japonica</i>
Resistencia al frío al estado de plántula	Bajo	Alto
Resistencia a la sequía al estado de plántula	Alto	Bajo
Resistencia a la tendadura (variedades no mejoradas)	Bajo	Alto
Respuesta en el rendimiento a aplicaciones de nitrógeno (variedades no mejoradas)	Bajo	Alto
Absorción de nitrógeno al estado de plántula	Alto	Bajo
Habilidad competitiva de la planta	Alto	Bajo
Temperatura mínima para germinar	Alta	Baja
Respuesta de la temperatura al estado de germinación y velocidad de crecimiento	Alta	Baja
Longevidad de la semilla en almacenaje	Larga	Corta

Fuente: Oka, 1988.

### Origen del arroz *japonica* e *indica*: antecedentes genéticos

El origen del arroz es un tema complejo y de gran interés por las implicancias que puede tener en diferentes aspectos científicos y aplicados. Actualmente existen varias hipótesis que tratan de conjugar la información arqueológica, morfológica y genética disponible para explicar este fenómeno. Una hipótesis plantea que la domesticación del arroz tiene un origen único y la otra sugiere un origen múltiple.

### Hipótesis del origen único

La hipótesis del origen único sugiere que el arroz asiático fue domesticado una sola vez (Chang, 1976; Lu et al., 2002; Gao e Innan, 2008; Molina et al., 2011; Huang et al., 2012) desde poblaciones silvestres de *O. rufipogon*, y que una vez que fue domesticado se pudo diferenciar en las subpoblaciones o grupos genéticos conocidos hoy día (Oka y Morishima, 1982; Vaughan et al., 2008b).

La evidencia molecular que apoya al origen único señala que el control genético de algunos alelos claves en el proceso de domesticación, como el desgrane (*sh4*), color crema del pericarpio del grano (*rc*) (Kovach et al., 2007; Sweeney y McCouch, 2007), hábito de crecimiento alto y erecto (*prog1*) (Tan et al., 2008), contenido de amilosa (*Wx<sup>b</sup>*) (Olsen et al., 2006) y el de la fragancia (*badh2.1*) (Kovach et al., 2009), tienen un origen único, y que estos genes fueron introgressados y fijados, posteriormente, desde *japonica* e *indica* (Li et al., 2006b; Sang y Ge, 2007a; 2007b; Sweeney et al., 2007; Tan et al., 2008; Vaughan et al., 2008a; Molina et al., 2011).

### Origen independiente y múltiples centros de domesticación

El origen independiente plantea varias líneas de sustentación, entre las que se pueden señalar: a) la diversidad citoplasmática presente en arroces silvestres y cultivados (Kawakami et al., 2007); b) la diferenciación genómica entre *indica* y *japonica* previa a la domesticación, alrededor de 0,4 a 0,2 millones de años (Ma y Bennetzen, 2004; Vitte et al., 2004; Zhu y Ge, 2005); y c) la presencia de

haplotipos tipo-*indica* asociados con arroz silvestre del sur y sudeste de Asia y haplotipos tipo-*japonica* asociados con accesiones silvestres de China (Londo et al., 2006) y con variedades *indica* y *japonica* (Olsen y Purugganan, 2002; Saitoh et al., 2004).

Esta hipótesis plantea también, que las introgresiones y la selección han jugado un rol importante en la fijación de un grupo de alelos críticos para la domesticación en los cultivares contemporáneos (Kovach et al., 2007; He et al., 2011; Choi et al., 2017). En este aspecto, se señala que la mayoría de las introgresiones fueron unidireccionales y ocurrieron, principalmente, desde el arroz *japonica* al tipo *indica* (Yang et al., 2012a; Choi et al., 2017). Estudios realizados recientemente, han detectado la presencia de un significativo flujo genético desde los tipos *aus* y *japonica* hacia los tipos *indica* (10 % - 28 %), de *japonica* a *aus* (8 % - 41 %) y de *indica* a *aus* (5 % - 33 %). Como *aus* recibió flujo génico de *japonica* e *indica*, es posible que haya recibido también, en forma indirecta, desde *japonica* hacia *indica* y desde allí a *aus*. Esta información permite señalar que hubo transferencia de alelos de domesticación desde el tipo *japonica*, a las poblaciones proto-*indica* y proto-*aus* (Choi et al., 2017). En este sentido, se plantea que los genes relacionados con la domesticación como *PROG1*, *Moc1*, *Rc*, *BADH2*, y *GS3* habrían sido transferidos desde *japonica* a *indica* (Sweeney et al., 2007; Kovach et al., 2007; Yang et al., 2012a).

Una investigación reciente plantea que, posiblemente, el proceso de introgresión de los genes de domesticación desde *japonica* a *indica* no es un fenómeno general, ya que algunos genes no presentaron signos de introgresión. Esta misma situación ocurre entre las subespecies, donde el arroz tipo *indica* presentó un menor nivel de introgresión que el arroz *japonica* (Civán y Brown, 2017; 2018; Choi y Purugganan, 2018). Esta última situación podría estar relacionada con la existencia de una barrera genética reproductiva parcial entre *japonica* e *indica* que estaría restringiendo el flujo libre de genes entre ambas subespecies (Harushima et al., 2002; Yang et al., 2012a).

La hipótesis del origen independiente, pero con múltiples centros de domesticación del arroz (Caicedo et al., 2007; Fuller et al., 2010b; Gross y Zhao, 2014; Huang y Han, 2016; Castillo et al., 2016; Choi et al., 2017), es apoyada por la evidencia arqueológica y botánica que ha señalado que la domesticación habría ocurrido una sola vez en *japonica* y que existirían al menos dos lugares de domesticación para el arroz *japonica* e *indica*. Esta hipótesis plantea también que, en el proceso de hibridación, los alelos de domesticación habrían sido introgresados desde poblaciones de arroz *japonica* a las subpoblaciones proto-*indica* y también a las poblaciones proto-*aus*, lo que habría llevado finalmente a la domesticación de *indica* y *aus* (Fuller y Qin, 2009; Fuller et al., 2010b; Choi y Purugganan, 2018).

Actualmente, los datos genéticos y geográficos señalan que la domesticación de los arroces *japonica*, *indica*, *aus* fue un proceso independiente (Londo et al., 2006) y multiregional (Civán y Brown, 2018). En este sentido, Civán et al. (2015) sugieren que el arroz *indica* tendría su origen en el sur de Indochina, en el valle de Brahmaputra, o India (Fuller et al., 2010b; Fuller, 2011a; Choi et al., 2017), mientras que el arroz tipo *japonica* sería originario de los alrededores del río Yangtze (Fuller et al., 2010b; Gross y Zhao, 2014; Deng et al., 2015), con sus dos adaptaciones tardías que dieron origen al arroz *japonica* tropical y *japonica* templado (Garris et al., 2005; Londo et al., 2006; Kawakami et al., 2007; Civán et al., 2015). Por otro lado, se postula que el arroz tipo *aus* provendría de una amplia región que va desde India central a Bangladesh (Londo et al., 2006; Civán et al., 2015), y que el arroz tipo *aromatico* sería un híbrido entre el tipo *japonica* y las poblaciones silvestres de la zona, probablemente, del tipo *aus* (Civán et al., 2015).

Estos resultados han llevado a plantear un modelo sobre el posible origen del arroz domesticado, que incorpora antecedentes arqueológicos y genéticos disponibles (Choi et al., 2017).

Choi et al. (2017) plantean que durante la diseminación de *O. rufipogon*/*O. nivara* a través del sur y este de Asia, ocurrida hace unos 500 mil años, las poblaciones de arroz silvestre empezaron a diferenciarse en las regiones, donde la última gran expansión de *O. rufipogon* hacia al este de Asia y *O. nivara* hacia el occidente de Asia del Sur, habría ocurrido durante la retirada de la última



glaciación 10 mil a 13 mil 500 años atrás (Fuller et al., 2010b), llegando a la máxima expansión del arroz silvestre a principios del Holoceno, entre 11 mil 500 y 8 mil años. Dentro de este contexto, es posible que haya ocurrido un cultivo incipiente de arroz silvestre por las comunidades de cazadores/colectores y cultivadores tempranos en China e India, alrededor del 6.000 a. C. (Fuller y Qin 2009; Fuller et al., 2010b). Posteriormente, el arroz *japonica* ya domesticado, se habría diseminado a India vía Asia central a través de la ruta de la seda (corredor Hexi), alrededor de 4.000 a. C. (Stevens et al., 2016), donde se cruzó con las poblaciones proto-*indica*. Este proceso habría permitido la incorporación de genes de domesticación del arroz *japonica* al arroz proto-*indica*, dando origen al arroz *indica* domesticado, alrededor de 2.000 a. C., a la intensificación de la agricultura y a la diseminación del arroz al sur y al sudeste de Asia, entre los años 1.000 y 500 a. C. (Kingwell-Banham, 2019).

Finalmente, existe consenso que los arroces *indica* y *japonica* fueron domesticados en forma independiente desde diferentes progenitores silvestres y que este proceso dio origen a un alto grado de diferenciación genética entre *japonica*, *indica* y *aus*, el que estuvo favorecido por una serie de factores como la aislación geográfica (Zhou et al., 2003; Garris et al., 2005), flujo de genes (He et al., 2011; Yang et al., 2012b), y 'cuellos de botella' (Yang et al., 2012a), donde todos estos factores habrían contribuido a generar cambios importantes en algunas características fenotípicas en la planta, las que facilitaron la domesticación de estas especies (Sang y Ge, 2007a; Hua et al., 2015; Oikawa et al., 2015; Si et al., 2016) y la posterior selección y adaptación de los diferentes tipos de arroz a las distintas condiciones ambientales (Vaughan et al., 2008b; Molina et al., 2011; Yang et al., 2012a; Huang y Han, 2016).

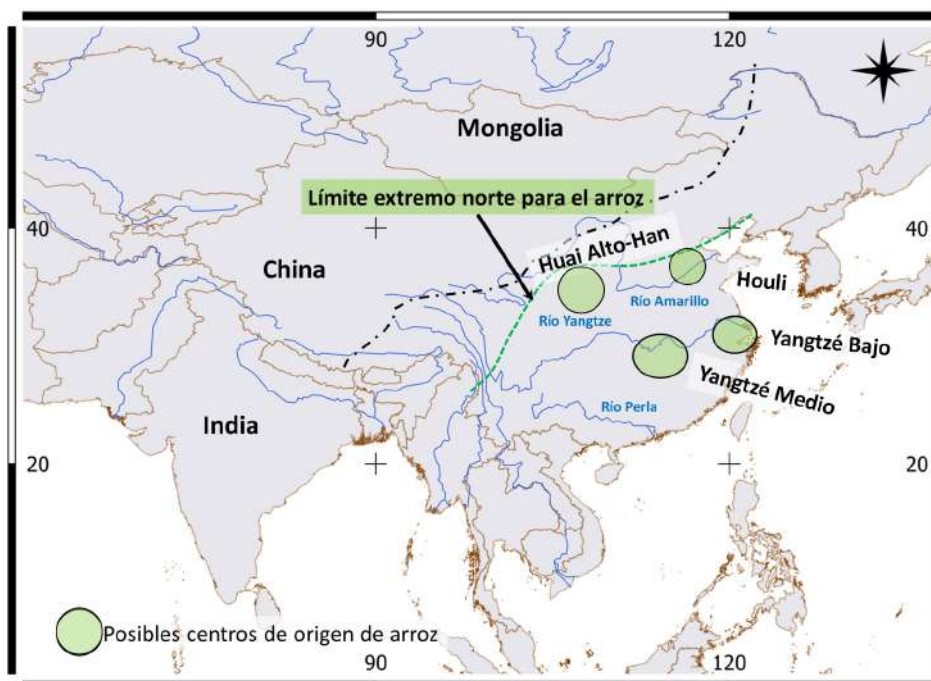
### **Origen del arroz *japonica* y su diseminación en China: evidencia arqueológica**

El origen y la domesticación del arroz asiático están íntimamente relacionados con la evolución de la agricultura china. En China, la agricultura temprana (Neolítico) se ubicaba en dos regiones, en la zona norte árida y fría, dedicada principalmente al cultivo de mijo (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) y *Panicum miliaceum* (L.), y en la zona sur, calurosa y húmeda (región central y baja de la cuenca del valle del río Yangtze) destinada, principalmente, al cultivo de arroz (Fuller, 2007; Barton et al., 2009; Zhao, 2011; Deng et al., 2015).

### **Posibles centros de domesticación**

El centro de domesticación del arroz *japonica* es parte de un intenso debate respecto del cual no hay un acuerdo definitivo. La hipótesis más aceptada es que el arroz *japonica* fue domesticado de poblaciones silvestres del sur de China (Fuller y Sato, 2008), donde los restos arqueológicos asociados al cultivo consideran cuatro regiones (Figura 3) como posibles candidatas (Fuller et al., 2008; 2009; 2010b; Zhao, 2011; Gross y Zhao, 2014; Deng et al., 2015; Silva et al., 2015) y donde es muy posible que varios de estos procesos hayan ocurrido en forma paralela.

Los posibles centros de domesticación son: 1) zona baja del valle del río Yangtzé, donde Tianloushan es la secuencia regional representativa del cambio hacia la domesticación del arroz (6.000 a 4.000 a. C.); 2) zona media del valle del río Yangtzé, donde se cultivó arroz, probablemente, en los tiempos de Bashidang (7.000-6.000 a. C.) (Fuller, 2011b; Fuller et al., 2008; 2009); 3) parte baja del río Huanshi y alta del río Huai con el sitio Jiahu, en el río Huai (7.000 a 6.000 a. C.), sin una clara evidencia de arroz domesticado, pero con una evidencia cercana de Baligang, en el valle del río Han (Zhang y Hung, 2013a) y Tianloushan o sitios más tardíos encontrados en la parte baja del río Yangtze (Deng et al., 2015); 4) valle del Huaihue con la presencia de arroz domesticado o posiblemente silvestre colectado (Stevens y Fuller, 2017).



**Figura 3.** Posibles centros de origen del arroz tipo *japonica* (Adaptado de Zhang y Hung, 2013b; Stevens y Fuller, 2017).

### Zona baja del valle del río Yangtze

La evidencia más temprana de la presencia de arroz en la zona baja del valle del río Yangtze, se encuentra entre los años 10.000 y 8.000 a. C. (Jiang y Liu, 2006; Zong et al., 2007; Gross y Zhao, 2014; Zheng et al., 2016; Zhao, 2011; Cohen, 2011; Zuo et al., 2017). Toda esta información señala la presencia de agricultura temprana, sin embargo, como los materiales encontrados no presentaron las características típicas del grano domesticado, se postula que este arroz correspondería a material silvestre recolectado (Fuller et al., 2007b; 2010b; 2011; Gross y Zhao, 2014; Castillo et al., 2016; Stevens y Fuller, 2017). Esta recolección habría sido posible gracias a la expansión del arroz silvestre hacia algunas zonas de las provincias de Henan, Jiangsu y Shandong, en el norte de China, producto del cambio climático ocurrido en aquella época y a la abundancia de agua de la zona (Nakamura, 2010).

El inicio del proceso de domesticación en arroz en esta área, en los sitios Kuahuqiao (6.000-5.400 a. C.) y Tianloushan alrededor de 4.650 a. C. (Fuller et al., 2009) estuvo asociado a la presencia de las primeras herramientas de madera y hueso, y luego de piedra, que podrían haber sido utilizadas en el acondicionamiento del suelo y de algunos utensilios utilizados en la cocción de arroz (Nakamura, 2010). Este proceso de domesticación continuó desarrollándose (5.000 a. C.) en la fase Hemudu/Majiabang (Fuller, 2007) donde se encontraron granos de mayor tamaño (2,5 a 3,0 mm), pero sin alcanzar el tamaño visto en los lugares más tardíos (Fuller et al., 2014). A finales del período Majiabang (Caoxieshan ca. 4.000-3.800 a. C.) se detectó una cantidad importante de arroz domesticado (no dehiscente), presencia de malezas típicas de suelos cultivados (Fuller et al., 2010b; 2014), manejo de suelo y, posiblemente, del agua en pequeños campos destinados a aumentar la producción (Weisskopf et al., 2015). Este cambio en la morfología de la espiguilla de la planta, permitió una reducción en el desgrane de la planta, mayor control en la cosecha y aumento en el rendimiento de la planta (Fuller, 2007).

Una vez que el arroz fue domesticado (4.000 a. C.), se empezó a utilizar un manejo del agua a mayor escala (Fuller y Qin, 2009; Fuller y Weisskopf, 2011; Fuller et al., 2011). Es así como en siembras ocurridas alrededor de 4.200 a 3.800 a. C., se encontraron pequeños campos conectados con canales artificiales y reservorios profundos que sugieren un manejo y control del agua destinado a mejorar la producción (Fuller y Qin, 2009; Nasu et al., 2011). Otra característica observada fue la separación de los campos sembrados con arroz domesticado de aquellos que poseían arroz silvestre, lo que favoreció, posiblemente, el flujo genético y la fijación de los alelos involucrados en la domesticación, tales como tamaño del grano y dehiscencia de la espiguilla (Fuller y Qin, 2009).

En las fases posteriores (Songze, 3.500 a. C. y Liangzhu, 3.300 a 2.200 a. C.) se empezó a observar, con mayor claridad, la intensificación del cultivo, lo que se vio reflejado en: a) el uso de nuevos sistemas de siembra (similares a terrazas); b) aumento de la superficie sembrada; c) uso de animales (búfalos) para cultivar el suelo y de herramientas de piedra para realizar la cosecha tales como cuchillos y echonas; d) una mayor emisión de metano del cultivo del arroz de riego a partir de 2.000 a. C. (Ruddiman et al., 2008), lo que estuvo asociado a su mayor distribución geográfica (Fuller et al., 2011); e) una jerarquización social y un aumento de la población (Fuller, 2007; Fuller y Qin, 2009); f) el inicio de la diseminación del cultivo desde su centro de origen a otras regiones de China, alrededor de 3.300 a 2.200 a. C., cultura Liangzhu (Fuller y Qin, 2009; Cohen, 2011).

Este proceso de domesticación tomó alrededor de 2.000 años, si consideramos que el proceso de pre-domesticación se inició alrededor del 6.000 a. C. con presencia de un arroz con bajo porcentaje de domesticación en Kuahuqiao (Kuahuqiao-Hemudu) o Hemudu (Fuller y Qin, 2009; Fuller et al., 2009; 2014) hasta su domesticación final en la fase Majaibang y Songze, alrededor del 4.000 a. C. (Fuller, 2007; Fuller et al., 2007b; Fuller y Qin, 2009).

## **Valle del río Huaihe**

Aparentemente, en la zona norte de la provincia de Anhui, se estaba llevando a cabo un proceso paralelo de cultivo y domesticación del arroz entre el 5.300 y 5.500 a. C., lo que ha quedado fundamentado por la presencia de arroces en proceso de domesticación y herramientas de piedra (Stevens y Fuller, 2017).

## **Parte baja del río Hanshui y alta del río Huai (Cuenca Han)**

En esta zona se encuentran el sitio Jiahu 1 (6.900 a 5.800 a. C.), contemporáneo a Baligang (6.500 a 6.300 a. C.), está ubicado entre los ríos Yangtzé y Amarillo, donde se han encontrado restos de cultivos tempranos de arroz e indicios del proceso de domesticación de los granos, comparables a los sitios Kuahuqiao (Fuller et al., 2007b; Deng et al., 2015) y Tianluoshan (Zhang y Hung, 2013a; 2013b). Sin embargo, es posible que el cultivo del arroz haya ocupado una parte menor de la estrategia de sobrevivencia de esta población, ya que sus alimentos provenían, principalmente, de la caza y colecta de productos silvestres. Es posible que la ubicación de este cultivo, en el límite de su distribución natural en el Holoceno, haya estimulado su domesticación en esta zona (Zhang y Hung, 2013b).

## **Zona media del valle del Yangtze**

La evidencia arqueológica de la zona media del valle del río Yangtze sugiere una situación paralela a lo que ocurrió en la zona baja del valle del río Yangtze, con un inicio un poco más temprano como lo revelan los restos de granos de arroz encontrados en la provincia de Jiangxi (Diaoton-

ghuan y Xianrendong), aproximadamente entre 12.000 y 9.000 a. C. (Zhao, 1998; Zhao y Piperno, 2000; Wu et al., 2012), aunque es muy probable que el arroz encontrado en esa época fuese silvestre (Deng et al., 2015).

A pesar de esta situación, la información disponible hasta ahora señala que el proceso de transición hacia la agricultura del arroz se puede ubicar aproximadamente en el año 6.300 a. C. en la zona media del valle del río Yangtze (Baligang), con la presencia de arroz en estado de domesticación (Deng et al., 2015) comparable al encontrado en Tianluoshan o sitios más tardíos, ubicados en la zona del bajo Yangtze (Zhang y Hung, 2013b) que finalizó con una agricultura de plantas domesticadas en el período Qujialing (3.500 a 2.500 a. C.) y Shijiabe (2.500 a 2.300 a. C.) (Deng et al., 2015), período que coincide con un mayor aumento de la población, una sociedad más compleja y jerarquizada, y con el inicio de la diseminación del cultivo a otras regiones dentro y fuera de China desde sus centros de origen (Fuller y Qin, 2009).

Aparentemente, previo a los 4.500 a. C., el arroz cultivado en esa zona era de secano. A partir de los años 4.300 a 3.000 a. C. (período Yangshao), se empezó a realizar una agricultura mixta de mijo y arroz, donde el cultivo de arroz era de riego (Fuller y Qin, 2009; Nasu et al., 2011; Cohen, 2011).

A pesar de algunas similitudes en los procesos de domesticación de ambas regiones, la velocidad de domesticación de algunas características fenotípicas, como el desgrane de la espiguilla y tamaño del grano, fue diferente (Fuller et al., 2010a; 2016b; Stevens y Fuller, 2017). En el bajo Yangtze, la reducción del desgrane fue un proceso lento que tomó alrededor de 2 mil años, desde el 6.000 a. C. al 4.000 a. C. (Fuller et al., 2009; 2012a; 2014). En el Yangtze medio, en el sitio Baligang, la selección por este carácter empezó más temprano, lo cual repercutió también en un proceso más temprano de diseminación del cultivo en la zona (Deng et al., 2015; Fuller et al., 2016a). Esta diferencia en el proceso de domesticación se podría deber a la presencia de diferentes genes que contribuyeron al menor desgrane en las poblaciones de arroz presentes en estas dos regiones (Fuller et al., 2016b). A pesar de que la presencia de herramientas de trabajo en esa zona es escasa y sólo ocasionalmente se han encontrado herramientas de hueso y madera (5.000 a. C.), se plantea que el cultivo del arroz pudo haber estado bien establecido entre el 4.500 y 4.000 a. C. (Fuller y Qing, 2009).

En relación a la evolución del tamaño del grano también existen diferencias entre ambas regiones. Es así como los granos silvestres encontrados en el Yangtze medio (Baligang) eran más delgados que los encontrados en el bajo Yangtze, lo que sugiere que el material encontrado en Baligang estaba en un estado menos avanzado de domesticación que los del bajo Yangtze (Deng et al., 2015). Lo anterior sugiere que el tamaño del grano evolucionó más rápido que el desgrane de la espiguilla en el bajo Yangtze (Fuller et al., 2016b).

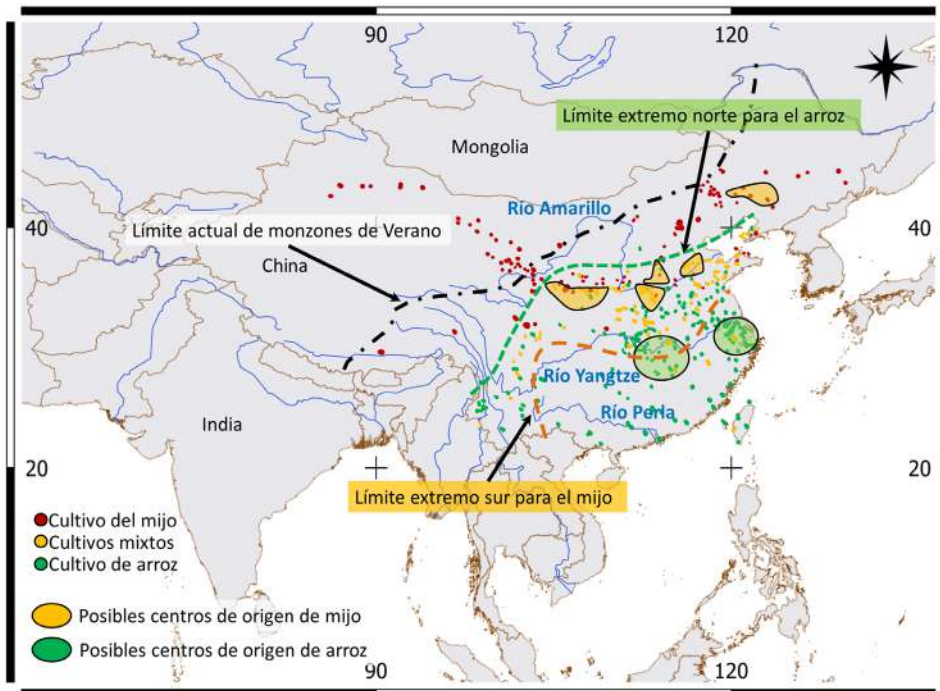
Una vez que el sistema agrícola en el valle del Yangtze estuvo desarrollado, con cultivos y animales domesticados, el cultivo del arroz se diseminó rápidamente (Zhang y Hung, 2010), dando origen a la agricultura del arroz alrededor del 3.000 a. C. (Zhang y Hung, 2010; Silva et al., 2015; Yang et al., 2018a).

## **Diseminación del arroz hacia el norte de China**

En China, la agricultura temprana estuvo basada en dos cultivos importantes, mijo y arroz, los que presentaban diferentes hábitos de crecimiento y nichos ecológicos. Estos cultivos, una vez domesticados, establecidos y con un cierto grado de desarrollo en sus lugares de origen, empezaron a buscar nuevos lugares de colonización, lo que permitió al arroz empezar a expandirse hacia el norte y el mijo hacia el sur. Este proceso de diseminación de ambos cultivos implicó no sólo el movimiento del cultivo, sino que también la migración de las poblaciones asociadas al cultivo, lo que impactó finalmente en aspectos económicos, sociales y culturales de la sociedad, facilitando la emergencia de la cuna de la civilización China (Bellwood, 2005; Fuller, 2011b; Bradley, 2011; Rosen et al., 2017; Lipson et al., 2018; McColl et al., 2018; Cobo et al., 2019).

Se postula que la diseminación del arroz desde la región del Yangtze y/o Huai hacia el norte de China habría ocurrido entre el 6.000 y 5.000 a. C. (Fuller y Qin, 2009) o 3.000 a. C. (Lee et al., 2007), aunque se señala que el material encontrado podría corresponder a arroz silvestre o en estado de domesticación (Fuller et al., 2007b; Fuller, 2011b; Luo et al., 2016). Sin embargo, existe acuerdo en que el arroz encontrado pertenece al tipo *japonica* y que los agricultores arroceros de esta región rápidamente habrían empezado a adaptar el cultivo del arroz a las nuevas condiciones imperantes en esa zona (Barton et al., 2009), es decir, a realizar el cultivo bajo condiciones de secano (Wang et al., 2017).

La diseminación de la producción de arroz hacia el norte y del mijo hacia el sur dio origen a una zona de agricultura mixta entre el río Amarillo y la zona del valle medio del río Yangtze (Figura 4), separada por la montaña Qinling y el río Huaihe. Esta agricultura habría sido usada como el principal alimento agrícola alrededor del año 5.500 (Zhang et al., 2010) o entre el 4.000 y 3.800 a. C. (Fuller y Qin, 2009; Nasu et al., 2011; Weisskopf et al., 2015; Stevens y Fuller, 2017).



**Figura 4.** Inicios de la diseminación del arroz hacia el norte de China, zona de transición de arroz y mijo (Adaptado de Zhang y Hung, 2013b; Stevens y Fuller, 2017).

Aunque la subsistencia de la población estuvo basada, principalmente, en la caza-colecta-pesca, la presencia de arroz en esta zona podría corresponder a un desarrollo del cultivo temprano (Fuller, 2011b), a contactos inter-regionales con otras culturas (Cohen, 2011) y/o posiblemente a una época de transición desde cazadores-colectores hacia la producción de arroz (Zhao, 2010).

La introducción del arroz a esta zona propició la introducción y adopción de una serie de innovaciones tecnológicas, tales como la incorporación del riego, un mejor control de malezas y el uso de nuevos sistemas de cosecha, lo cual contribuyó a mejorar la productividad y disponibilidad de alimentos para una población en crecimiento. Éstos y otros antecedentes permiten postular que el arroz se diseminó como un paquete tecnológico (Weisskopf et al., 2015; Weisskopf, 2017).

En este contexto, se ha detectado la presencia de arroz en la provincia de Shandong (Fuller et al., 2009; Lanehart et al., 2011; Zhang et al., 2012a; Jin et al., 2014; 2016; Crawford et al., 2005; 2006; 2016); Shanxi (Song et al., 2019); Gansu (Li et al., 2007; Zhou et al., 2011).

El arroz cultivado en esta zona durante el Neolítico y en la Edad del Bronce fue del tipo *japonica* y se realizó en condiciones de secano (Fuller y Qin, 2009; Weisskopf et al., 2014; Wang et al., 2017). Posterior a la Edad del Bronce, la importancia del arroz se redujo, probablemente, a los cambios climáticos, lo que coincidió con la introducción del trigo de pan y la cebada en la región (Fuller et al., 2010b; d'Alpoim Guedes et al., 2015). Aunque la agricultura tradicional del norte de China, que incluye la producción de mijo, trigo y legumbres, y en menor escala el arroz, aparentemente se estableció alrededor de 1.600 y 1.300 a. C. (Lee et al., 2007).

Una de las posibles causas de la menor importancia del cultivo de arroz en la zona norte de China fue la escasa adaptación de la planta a las condiciones climáticas imperantes en la zona, debido a la presencia de bajas temperaturas (d'Alpoim Guedes et al., 2015; Song et al., 2019) y un largo fotoperíodo. Esta situación se expresó en la presencia de un alto porcentaje de espiguillas inmaduras y, posiblemente, una muy baja producción (Song et al., 2019).

### Origen del arroz *japonica* templado

El arroz *japonica* representa la primera domesticación de *Oryza sativa*, ya que la forma tropical se cultivó en la parte oriental de China, entre los valles del río Yangtze y el río Amarillo, alrededor de 9.000 a 4.000 a. C., durante el período de aumento de la actividad monzónica y de las temperaturas cálidas (Huang et al., 2012; Choi et al., 2017).

La primera divergencia en el arroz *japonica* significó la separación del tipo *japonica* templado del *japonica* tropical, aproximadamente entre 5.000 y 1.500 a. C., lo que coincide con el inicio de la diseminación del arroz hacia el norte y oriente de China, a lo largo del río Amarillo (Lanehart et al., 2011), al oeste a las planicies de Chengdu y a las zonas altas del sur alrededor de 5.000 y 4.000 a. C. (d'Alpoim Guedes et al., 2013; Dal Martello et al., 2018). Sin embargo, la reducción de la temperatura, alrededor del 4.200 a. C., obligó al arroz a adaptarse a un ambiente más templado (d'Alpoim Guedes et al., 2015), lo que significó una reducción de su población efectiva en cinco a 10 veces, alrededor del 3.500 y 3.000 a. C. (Gutaker et al., 2020). Esta situación climática adversa para la planta obligó al arroz *japonica* a adquirir nuevas características, entre ellas una mayor tolerancia al frío, lo que dio origen al arroz *japonica* templado. Por esta razón, se plantea que el arroz *japonica* templado y el arroz *japonica* tropical son adaptaciones más tardías de la misma especie (Civán et al., 2015).

Una evaluación de la situación climática ocurrida en la provincia de Shandong que consideró un período de 3.000 años, señaló que en torno al 8.000 a. C. esta región pudo haber tenido una temperatura de 2.900 grados día, suficiente para el crecimiento del arroz *japonica* tropical. Sin embargo, la reducción de la temperatura a 2.500 grados día, observada en la zona durante el 5.000 a. C., permitiría sólo cultivar arroz *japonica* templado (Marcott et al., 2013; d'Alpoim Guedes y Butler, 2014; d'Alpoim Guedes et al., 2015). Esta información permitió postular que habrían ocurrido dos olas de expansión del arroz hacia el norte de China. La primera habría comenzado alrededor de los años 8.000 a. C. asociada a una temperatura adecuada para el crecimiento y desarrollo del arroz *japonica* tropical. Una segunda ola habría ocurrido alrededor del 5.000 a. C., en un escenario de reducción de la temperatura que habría permitido el desarrollo y el cultivo del arroz *japonica* templado (He et al., 2017).

Las características morfológicas y agronómicas que permiten diferenciar al arroz *japonica* tropical del *japonica* templado (Oka, 1988) se presentan en el Cuadro 4.

**Cuadro 4.** Características diferenciales entre el arroz *japonica* tropical y *japonica* templado.

Características	<i>japonica</i> tropical	<i>japonica</i> templado
Primer largo del entrenudo (mesocótilo), crecimiento en la oscuridad	Largo	Corto
Digestión del endosperma en KOH	Fácil	Difícil
Relación largo/ancho de la espiguilla	Grande	Pequeño
Largo del tallo	Largo	Corto
Largo de la panícula	Larga	Corta
Panículas por planta	Pocas	Muchas
Diámetro del tallo	Grueso	Delgado
Hoja bandera	Larga, ancha	Corta, delgada
Período vegetativo	Largo	Corto
Largo de la segunda hoja	Larga	Corta

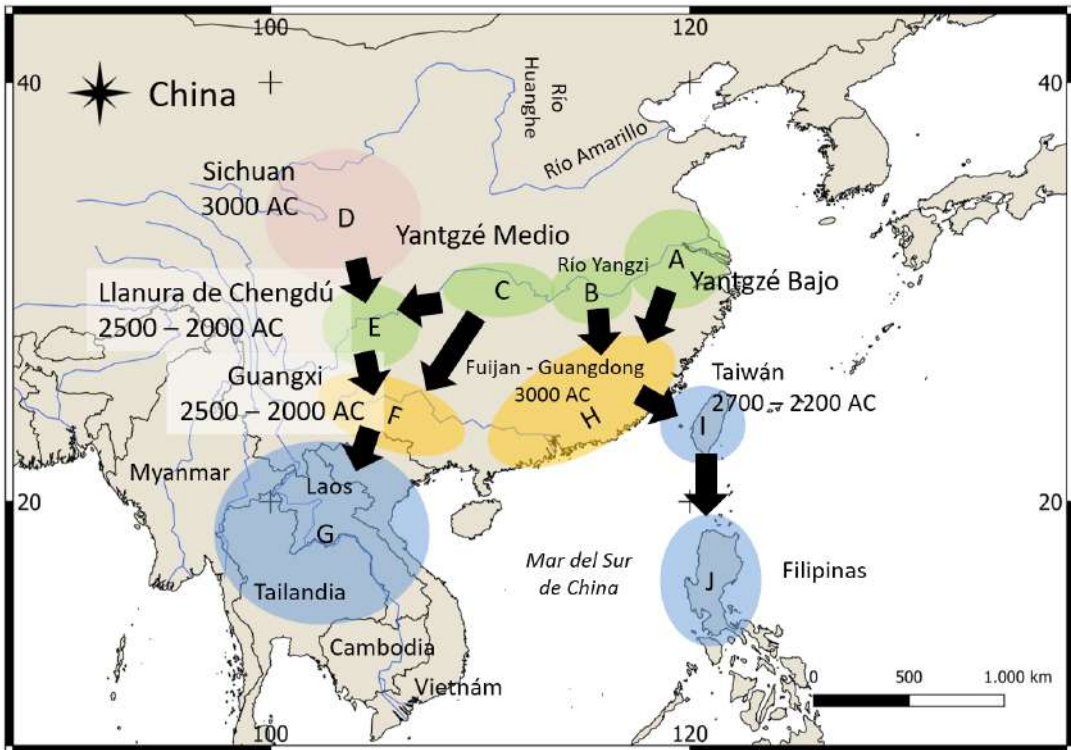
Fuente: Oka, 1988.

Se postula que este proceso de diseminación del arroz hacia el norte habría ocurrido a través de tres corredores norte-sur entre la zona alta, media y baja del río Amarillo y los valles del río Yangtze, alrededor de los años 5.500 a. C., 8.400 a. C. y 4.600 a. C., respectivamente, todo lo cual habría favorecido, finalmente, la formación de una agricultura mixta en la zona, la que sufrió múltiples ajustes durante su desarrollo (He et al., 2017).

En esta nueva región, la planta de arroz debió crecer y desarrollarse bajo condiciones de día largo y bajas temperaturas (Li et al., 2015), originalmente adaptada a un día corto y altas temperaturas (Fuller et al., 2016b). Para enfrentar esta situación, la evolución del arroz *japonica* comenzó con su diseminación hacia el norte de China, pero se intensificó después de los 4.000 a. C. (Fuller et al., 2016a), cuando las mutaciones comenzaron a adaptar el arroz subtropical a las condiciones templadas y lo hicieron más productivo (Wu et al., 2013). Como parte de este proceso de adaptación, se ha detectado la presencia de varios alelos en las variedades modernas de arroz *japonica* templado que han permitido una mejor adaptación del arroz a sus nuevas condiciones climáticas, como por ejemplo, el alelo *DTH-A4* presente en las variedades de arroz *japonica* templado, pero ausente en el germoplasma silvestre y en el arroz que crece en el sur de China, sudeste de Asia (Wu et al., 2013), y en los arroces del norte de China que crecieron en las primeras fases (Yangshao y Longshan) del Neolítico (Song et al., 2019). Además de este gen, existen otros genes presentes en otras poblaciones de arroz y otras regiones que han contribuido a la adaptación del arroz a otras zonas de climas templados, como Corea, Japón (Fuller et al., 2011; Wu et al., 2013; Silva et al., 2015) y China (Li et al., 2015). Es así como la incorporación del gen *Hd2* que actúa en forma aditiva con el gen *Hd4* para regular la floración, ha permitido el desarrollo del cultivo del arroz en la provincia de Heilongjiang (43°25' a 53°33' latitud norte), ubicada en la zona norte de China (Li et al., 2015). Asimismo, el gen *Ghd-7-2*, que promueve el aumento de macollas y panículas bajo condiciones de días largos (Xue et al., 2008), y los genes *DTh8/Ghd8/Hd5* que promueven la precocidad, han contribuido a la adaptación de la planta al extremo norte de Japón, en la provincia de Hokkaido (41°46' lat N) (Wei et al., 2010; Fujino et al., 2013).

## Diseminación del arroz hacia el sur de China

El cultivo del arroz después, de su domesticación, comenzó su diseminación hacia el sur (Figura 5), llegando hasta los 23° de latitud norte, alrededor del 4.900 a. C. (Gao et al., 2020). Al respecto, se ha sugerido que una de las posibles causas en la lenta diseminación del arroz hacia el sur, pudo haber estado relacionada con la ausencia de un sistema de cultivo menos intensivo en mano de obra que el usado en la cuenca del Yangtze (Fuller y Qin, 2009; Fuller et al., 2016b), con la ausencia del agua y al clima poco adecuado para el crecimiento del arroz en la zona (D'Alpoim Guedes et al., 2013; d'Alpoim Guedes y Butler, 2014). En este sentido, el desarrollo del arroz *japonica* templado, tolerante al frío (d'Alpoim Guedes et al., 2013), y de un nuevo sistema de producción de secano, menos intensivo en el uso de mano de obra, podrían haber facilitado la posibilidad de explorar nuevos ambientes, diferentes a los que ocupaba originalmente (Fuller et al., 2016a).



**Figura 5.** Propuesta de diseminación del arroz hacia el sur de China (Adaptado de Zhang y Hung, 2010)

## Diseminación del arroz hacia el sudeste de China

La región al sur-este del río Yangtze comprende las provincias de Fujian, Guangxi, Guangdong y Taiwán (Gao et al., 2020). Antes de la introducción del arroz en el sur de China a finales del Neolítico, la zona de Guanxi y el occidente de Guangdong estaban habitadas por cazadores y colectores. En la costa de Fujian y en el este de Guangdong había una agricultura mixta de colecta y caza que estaba bajo la influencia del Valle Yangtze. Por el contrario, Guangxi y la parte occidental de Guangdong se habían estado desarrollando en forma independiente y sin la influencia externa. Esta situación podría explicar en parte, porqué el arroz llegó primero a la zona de la costa (Yang et al., 2018a; Gao et al., 2020).



La diseminación del arroz desde la zona de origen de domesticación, posiblemente tomó varias trayectorias. Una alternativa fue la ruta sur que pudo ocurrir entre 5.000-4.100 a. C., a través de las regiones montañosas de Wuyi y Nanling, donde el arroz habría llegado alrededor del 5.000 a. C., continuando hacia la costa para entrar al área occidental de Fujian (Gao et al., 2020), llegar posteriormente al norte de Guangdong, alrededor de los años 4.000 a. C. y, finalmente, cruzar el Estrecho de Taiwán alrededor del 4.500 a 4.000 a. C. (Yang et al., 2018a).

Otra alternativa plantea que, el cultivo del arroz fue introducido al sur de China desde el valle del río Yangtze entre 3.000 y 2.000 a. C., a través de dos rutas y procesos separados: Fujian-Guangdong y Guangxi (Zhang y Hung, 2010; 2013b; Yang et al., 2013; Hung, 2019). En este proceso, hay que considerar que los pobladores que vivían en la costa del sur de China (5.000-3.000 a. C.) eran cazadores, colectores y pescadores, y no tenían una cultura agrícola (Zhang y Hung, 2012; Hung, 2019; Yang et al., 2018a; Gao et al., 2020), por lo que la adopción del cultivo de arroz fue un proceso lento (Zhang y Hung, 2012; Hung y Carson, 2014; Hung, 2019), pero finalmente fue adoptado por esta nueva cultura (Yang et al., 2018a; Zhang y Hung, 2010).

Siguiendo hacia el sur, el arroz llegó a Taiwán entre 4.000 y 2.200 a. C. (Tsang, 2005; Zhang y Hung, 2008; Zhang y Hung, 2010; Hsieh et al., 2011; Hung y Carson, 2014; Hung, 2019). A pesar de existir una escasa evidencia arqueológica del cultivo del arroz en el este de Taiwán por razones agroclimáticas, estudios recientes han señalado la presencia de restos de arroz, posiblemente domesticado, con una antigüedad de 4.200 años, lo que constituye la primera evidencia directa de la agricultura prehistórica en la parte oriental de Taiwán (Deng et al., 2018).

Finalmente, es importante considerar que este proceso de diseminación del arroz hacia el sur de China, no sólo involucró conocimientos y las tecnologías necesarias para cultivar el arroz, sino que también una importante migración de personas y sus culturas, lo cual permitió la difusión del arroz a otras regiones (Zhang y Hung, 2010; Sagart et al., 2018; Gao et al., 2020).

En la actualidad, el arroz tipo *japonica* en China se extiende entre los 18°02' y 53°27' de latitud norte, lo que cubre zonas de temperaturas frías, templadas y subtropicales (Zhang et al., 2012b) en otras regiones del mundo. Al respecto, estudios realizados en el germoplasma chino señalan que el arroz *japonica* posee una amplia diversidad genética que puede ser utilizada en diferentes programas de mejoramiento genético de arroz (Zhang et al., 2012a; Wang et al., 2014b).

## Diseminación del arroz al sudoeste de China

El sudoeste de China es una zona ecológicamente diversa que contiene varios ecosistemas que incluyen las colinas del norte de los Himalayas, la meseta de Yunnan-Guizhou, las Tres Gargantas (Three Gorges) y las planicies bajas de la cuenca de Sichuan (Zhang y Hung, 2010; d'Alpoim Guedes et al., 2013).

La era Neolítica en el sudoeste de China (4.000 a. C.), estuvo fuertemente influenciada por el noroeste de China, principalmente por la cultura Majiayao, radicada originalmente en Sichuan. En este sentido, se plantea que el cultivo del arroz se habría diseminado desde el valle del río Yangtze a la cuenca de Sichuan durante el período Baodun (2.700 a. C.), antes de diseminarse a la meseta Yunnan-Guizhou y a la región de Guangxi (d'Alpoim Guedes, 2011; d'Alpoim Guedes et al., 2013; Chen et al., 2015; Li et al., 2016; Gao et al., 2020), debido a la fuerte conexión entre los habitantes de la provincia de Sichuan (Chengdu), y los de la parte media del Yangtze (d'Alpoim Guedes et al., 2013). Por ello, es posible que el arroz se haya diseminado desde Sichuan a Yunnan y Guizhou alrededor del 2.500 a. C. (d'Alpoim Guedes, 2011; d'Alpoim Guedes et al., 2013), y a Guangxi (Gantuoyan) en el segundo milenio a. C. (d'Alpoim Guedes et al., 2013). La evidencia de restos de arroz encontrados en la provincia de Yunnan sugiere que el arroz fue cultivado entre 2.800 y 2.600 a. C. (Li et al., 2016; Dal Martello et al., 2018) y llegó a Yunnan como

un paquete tecnológico, donde tuvo que adaptarse a las nuevas condiciones agroecológicas de la zona (Dal Martello et al., 2018).

Basado en el tamaño de los restos de granos de arroz encontrados en la provincia de Sichuan (Haidai y Chengdu), alrededor del 5.000 a. C., es posible que el arroz sea del tipo *japonica* templado ya que presentaron un menor tamaño a los encontrados en la zona baja del Valle del río Yangtze, podría corresponder al arroz tipo *japonica* tropical (He et al., 2017).

Por otro lado, se plantea que la agricultura prehistórica de la meseta Yunnan-Guizhou se podrá dividir en tres etapas: la primera basada en el cultivo del arroz (4.800-3.900 a. C.), la segunda basada en una agricultura mixta arroz-mijo (3.900-3.400 a. C.), y la tercera con una agricultura mixta de arroz, mijo y trigo entre el 3.400 y 2.300 a. C (d'Alpoim Guedes y Butler, 2014).

## Origen del arroz *indica* y su diseminación en India: evidencia arqueológica

A principios del Holoceno, los habitantes de India eran principalmente cazadores y colectores. Sin embargo, durante el Neolítico la estrategia de sobrevivencia de colecta de alimentos silvestres se vio enfrentada a un mayor aumento de la producción, del comercio, de la población y de la complejidad de la sociedad (Cooke y Fuller, 2015; Bates et al., 2016). En este sentido, entre el 4.000 y 1.500 a. C., las primeras actividades agrícolas se sustentaron en el cultivo de algunas especies nativas domesticadas (Fuller y Murphy, 2014; Murphy y Fuller, 2016), lo que fue complementado con la introducción de cultivos provenientes de otros centros de origen, como el Medio Oriente, China y África (Boivin et al., 2006; Fuller y Murphy, 2014; Kingwell-Banham et al., 2015). Esta situación dio origen a una agricultura más diversificada que terminó por establecerse alrededor del 2.000 a. C. (Fuller y Murphy, 2014; Murphy y Fuller, 2016).

En el Neolítico, la producción agrícola estuvo distribuida en cuatro macro-regiones: noroeste, que incluía al Valle del Indo, las planicies del Ganges, el sector oriente de India, y la sabana (Kingwell-Banham et al., 2015). Dentro de este contexto se podían distinguir tres grupos de pobladores: cazadores y recolectores, agricultores nómadas y agricultores sedentarios (Randhawa, 1962). A su vez, los agricultores sedentarios se podían subdividir en tres subgrupos: agricultores de zonas regadas, ubicados en el norte de las planicies del Ganges y en la zona de la costa de la península; los agricultores de secano que se dedicaban al cultivo del sorgo y mijo, ubicados en la región de la península y Gujarat; y los agricultores de trigo establecidos en las planicies centrales del noroccidente de India y Pakistán. Estos grupos tenían una estrategia económica flexible e intercambiable que les permitía interactuar entre ellos, cultural y económicamente (Randhawa, 1962).

## Región noroeste y valle del Indo

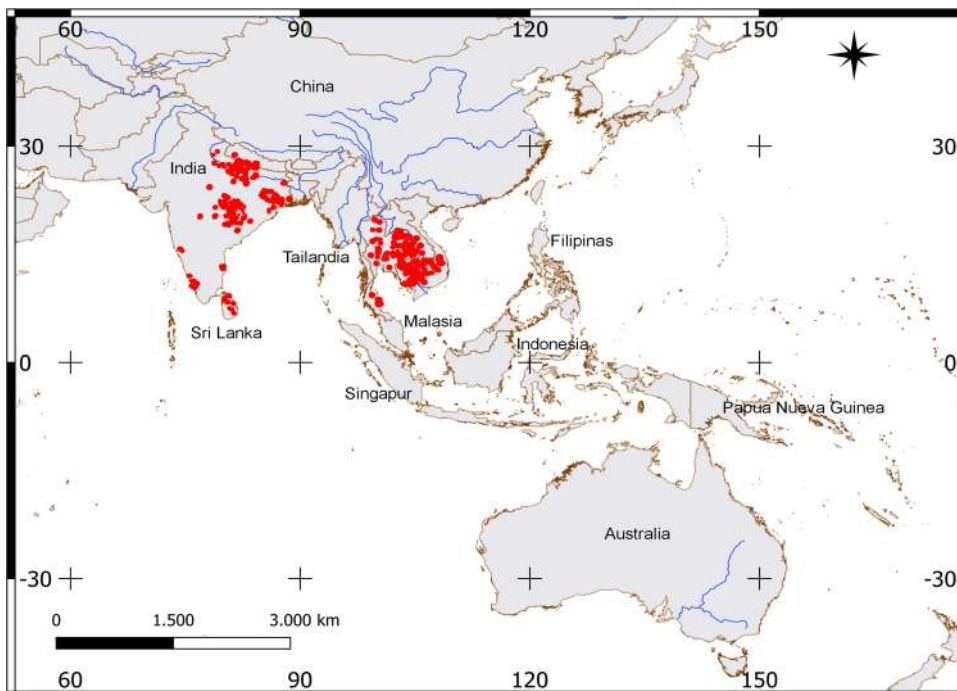
La población de la civilización hindú se extendió en lo que es hoy Pakistán y el noroccidente de la India, es decir, entre la desembocadura del Indo y Punjab, y en la zona entre el Kanuma-Ganges, alrededor del 3.000 a 1.500 a. C. Esta civilización se caracterizó por ser una sociedad compleja, con asentamientos urbanos ubicados en zonas que presentaban altas variaciones geográficas, climáticas, culturales (Petrie et al., 2017; Petrie y Bates, 2017) y que poseían una estrategia alimenticia basada en animales y una amplia diversidad de cultivos (Kingwell-Banham et al., 2015; Murphy y Fuller, 2016; Petrie et al., 2016), entre los cuales estaban especies invernales como trigo, cebada, lentejas, garbanzo, y algunas frutas y cultivos de verano como arroz y diferentes especies de mijo, sorgo, *Vigna* spp., mostaza, sésamo, algodón, zapallo, vides y palma. Antes del 2.600-1.900 a. C., se solía sembrar los cultivos en forma individual o en forma múltiple, como una manera de adaptarse a las condiciones climáticas imperantes en la zona (Petrie et al., 2017; Petrie y Bates, 2017), con excepción del arroz que se cultivaba sólo (Petrie y Bates, 2017).

## Planicies del Ganges

La zona del valle del Ganges fue un lugar importante en el origen de la agricultura (Singh, 2014). Esta zona regada por ríos y monzones estaba ubicada en la zona de distribución del arroz silvestre (Fuller y Murphy, 2014) y tuvo que soportar el desarrollo de densas poblaciones, primero de cazadores-colectores y pescadores (Murphy y Fuller, 2016) y, posteriormente, de aldeas sedentarias (2.000 a. C.) que desarrollaron una agricultura basada en arroz y otros cultivos introducidos como trigo, cebada y lentejas, y diferentes tipos de animales (Fuller y Murphy, 2014).

## Domesticación del arroz tipo *indica*

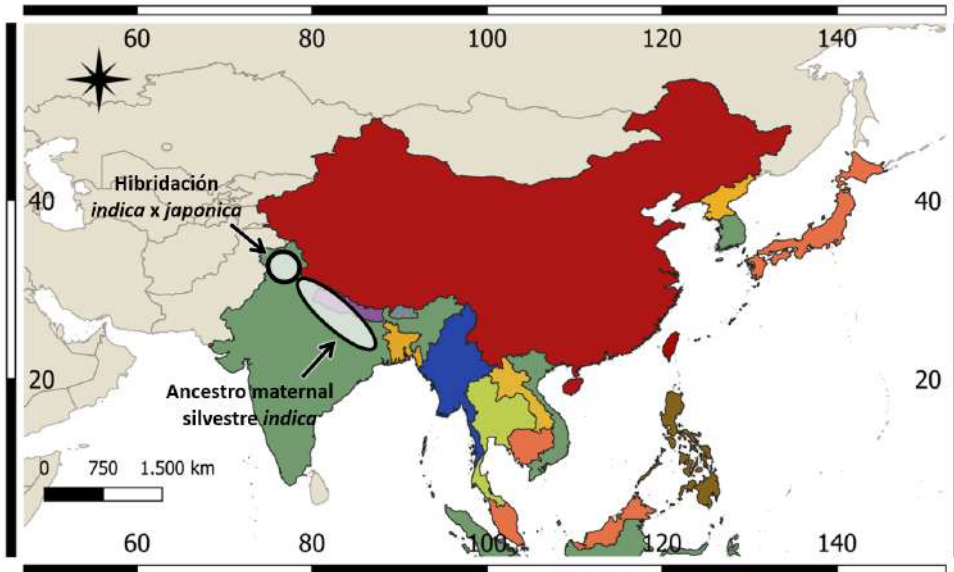
El proceso de domesticación del arroz tipo *indica* es un tema de amplio debate, donde la hipótesis proto-*indica* es la más aceptada (Fuller et al., 2010b; Fuller, 2011a; Choi et al., 2017). Esta hipótesis plantea, en primer lugar, una explotación inicial de los tipos silvestres proto-*indica* (Fuller, 2011a; 2011b; Murphy y Fuller, 2016), dentro de un sistema de agricultura nómada (Kingwell-Banham y Fuller, 2012). Dentro de este contexto, se señala que la presencia temprana del cultivo del arroz (3.000 a 2.000 a. C.) en varios lugares de la India donde crece el arroz silvestre (Saraswat y Pokharia, 2003), como en el valle de Swat, norte de Pakistán, Cachemira y noroeste de India (Fuller y Qin, 2009; Fuller, 2006; Constantini, 2008) alrededor del 2.000-1.900 a. C.; que coincide con el término de la civilización Harappan (Figura 6).



**Figura 6.** Distribución del progenitor silvestre *O. nivara* (proto-*indica*) (Adaptado de Vincent et al., 2013).

En segundo lugar, esta hipótesis plantea la introducción del arroz *japonica* domesticado desde China a India, en la zona alta del Ganges o en las cercanías del norte de Pakistán (Fuller y Qin, 2009; Stevens et al., 2016). La presencia del arroz *japonica* domesticado en esta zona puede ser producto de los contactos comerciales o inmigraciones de poblaciones desde China a la región Pakistán/Cachemira (Figura 7) (Fuller et al., 2010b; Fuller, 2011a; Fuller y Murphy, 2014; Bates et al., 2017). Los resultados genéticos provenientes de semillas de poblaciones arqueológicas de arroz

colectados en India, confirmaron la presencia de los genotipos *indica* y *japonica* (Castillo et al., 2016) y la hipótesis de la coexistencia del arroz *indica* y *japonica* en tiempos históricos en la India (Fuller et al., 2010b).



**Figura 7.** Posible lugar de llegada del arroz *japonica* a India (Adaptado de Fuller, 2011a; Chen et al., 2020)

Recientemente, esta hipótesis ha sido puesta en duda en base a los siguientes elementos: a) las poblaciones proto-*indica* no se encuentran en parte central de India, lugar de origen propuesto del arroz tipo *indica*, sino se han detectado poblaciones silvestres en Tailandia y el valle de Brahmaputra, como fuentes del acervo genético del arroz tipo *indica*; b) el criterio de la diferenciación del arroz *japonica* de *indica*, basado en el tamaño del grano no es preciso; y c) la dificultad de los análisis arqueológicos de diferenciar las poblaciones de arroz *indica*, *aus* y *aromaticas* (Civán et al., 2015; Civán y Brown, 2018; Civán et al., 2019). Por ello se plantea, que la domesticación del arroz fue un proceso multiregional que produjo en forma separada a los tipos de arroz *indica*, *japonica* y *aus* (Civán et al., 2015).

En relación a la ruta de introducción del arroz *japonica* desde China a India, se plantean varias hipótesis, entre las cuales se pueden mencionar: 1) una ruta del norte que comprendió Asia Central (Kazajistán, Kirguistán, Tayikistán, Turkmenistán y Uzbekistán) y las regiones adyacentes, Afganistán y norte de Pakistán, noroccidente de India, Mongolia y Xinjiang en el noroccidente de China (Fuller y Qin, 2009; Boivin et al., 2012; Stevens et al., 2016; Silva et al., 2018); 2) una ruta sur que plantea la llegada del arroz al noreste de la India desde el sur de China (Kovach et al., 2007; Vaughan et al., 2008b; Ikehashi, 2014), Myanmar y Tailandia (Londo et al., 2006); 3) una vía a través de Indochina y el valle de Brahmaputra (Civán et al., 2015); y 4) una ruta mixta que combina la ruta sur y la de un corredor interior seguido, estrechamente, por la vía sur a través de Assam, Bangladesh y Myanmar (Silva et al., 2018).

En tercer lugar, una vez que el arroz *japonica* domesticado se estableció en un área (Bates et al., 2017), se cruzó con los genotipos locales proto-*indica* (*O. nivara* local). Como este cruzamiento directo producía una descendencia de bajo rendimiento, debido a problemas de incompatibilidad genética, debió ocurrir un proceso de retrocruzas hacia la madre *indica* (Fuller et al., 2010b; Fuller, 2011a; 2011b; Castillo et al., 2016), seguido por una selección de los genotipos más adaptados y productivos por parte de los agricultores (Sweeney y McCouch, 2007; Fuller et al., 2010b). Este

proceso de selección habría permitido un mejoramiento de la productividad de las poblaciones híbridas producidas, como también una profunda diferenciación genética entre el arroz tipo *indica* y *japonica* (Ma y Bennetzen, 2004; Vitte et al., 2004; Choi y Purugganan, 2018). Por otra parte, como los genotipos proto-*indica* no poseían las mutaciones claves para la domesticación, el arroz *japonica* domesticado fue clave en la transferencia de estas características y en el logro final de la domesticación del arroz tipo *indica* (Fuller y Qin, 2009; Fuller, 2011a; Huang et al., 2012; Gross y Zhao, 2014; Castillo et al., 2016; Choi et al., 2017).

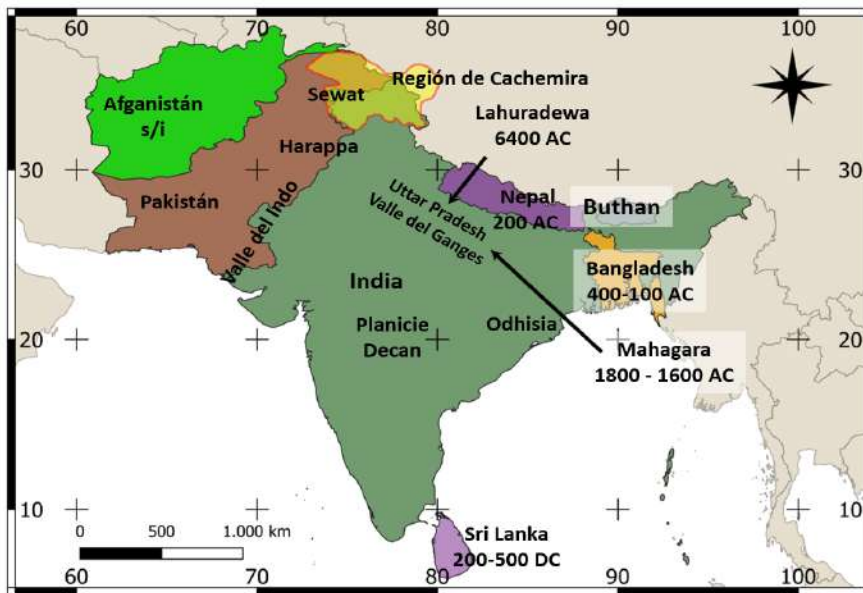
La primera evidencia de la presencia y uso de arroz en el valle del Ganges proviene desde Uttar Pradesh (sitio Lahuradewa) fechado alrededor del 6.400 a. C. (Figura 8). El análisis de los restos arqueológicos de arroz encontrados en este lugar, han sido clasificados como silvestres, intermedios (weedy) y/o domesticados. La denominación de domesticado se basó en el mayor tamaño del grano y en la facilidad y forma de quebrar el raquis, comparadas con el material silvestre (Tiwari et al., 2008). Sin embargo, el análisis más detallado de estos granos señaló que podrían ser producto de la cosecha de un cultivo temprano de arroz silvestre (Fuller et al., 2007a; 2010; Fuller, 2011a; Kingwell-Banham et al., 2015). Otros investigadores que apoyan este hallazgo han informado de la presencia de granos domesticados y restos de paja de arroz en esta región, en el Neolítico (Thakur et al., 2018).

A pesar de esta controversia, investigaciones recientes señalan la presencia de un lento proceso de domesticación del arroz tipo *indica*, que cubriría un lapso de 4 mil años, que abarca desde la primera evidencia de la explotación del arroz al estado silvestre (6.400 a. C.) hasta su siembra como arroz domesticado en Mahagara, alrededor de 1.800-1.600 a. C. (Fuller et al., 2010b; 2014; Fuller, 2011a; Kingwell-Banham y Fuller, 2012; Fuller et al., 2016a) o alrededor de 2.500-2.000 a. C. (Petrie et al., 2016; Pokharia et al., 2016; Petrie y Bates, 2017; Bates et al., 2017).

En relación al aumento del tamaño del grano del arroz tipo *indica*, se señala que habría empezado alrededor del 2.000 a. C. Aparentemente, este aumento del tamaño del grano ocurrió posterior a su domesticación, ya que los arroces encontrados previamente en Mahagara (1.800-1.600 a. C.) poseían un grano pequeño, similar al tipo silvestre encontrado en Lahuradewa (6.400 a. C.), y más pequeños a los granos domesticados de la Edad del Hierro o en nuestra era (Fuller et al., 2010b). Por otro lado, la velocidad del aumento del tamaño del grano *indica* fue más rápido en la India que en la región del bajo Yangtze, posiblemente debido a la mayor intensidad de selección y uso de tecnología, como riego y preparación del suelo (Fuller y Qin, 2009).

El cultivo de arroz domesticado incentivó el uso de nuevas prácticas de cultivo como la preparación del suelo, siembra, cosecha y almacenaje del grano en algunos lugares (Fuller, 2006; Fuller, 2011b; Kingwell-Banham et al., 2015; Murphy y Fuller, 2016), lo que finalmente significó un aumento en su productividad, el reemplazo de las poblaciones nativas del cultivo y una mayor disponibilidad de alimentos (Fuller y Qin, 2009; Silva et al., 2015; 2018; Murphy y Fuller, 2016). Esta nueva situación favoreció un mayor nivel de sedentarismo y el desarrollo de una sociedad más compleja que permitió pasar a un período superior de desarrollo, como fue el de la Edad del Hierro, a mediados del primer milenio a. C. (Fuller y Qin, 2009; Fuller y Murphy, 2014; Kingwell-Banham et al., 2015), y la introducción de nuevos cultivos desde el occidente que diversificó la producción (Fuller y Murphy, 2014).

Los primeros cultivos de arroz en el Ganges fueron de secano y dependieron de la lluvia de los monzones (Fuller y Qin, 2009) y de las inundaciones estacionales hasta el 2.000 a. C. (Fuller et al., 2011), ya que los primeros cultivos del arroz regado se empezaron a practicar, probablemente, en la Era del Hierro, en la parte norte y oriente de India, lo que pudo influir positivamente en su diseminación hacia el sur del subcontinente (Fuller y Qin, 2009). En algunos lugares, como el norte de la India, la llegada del riego pudo haber tomado al menos 500 a 1.000 años más, después de la llegada del arroz domesticado. Por lo cual, el cultivo de arroz en la India empezó a contribuir significativamente a las emisiones de metano, alrededor de 1.000 a. C., posterior al arroz regado de China (Fuller et al., 2011).



**Figura 8.** Diseminación del arroz tipo *indica* en India.

### Sector oriente de India: Odisha (ex Orissa)

La parte oriental de India ha sido descrita como un posible centro temprano de domesticación de plantas en el subcontinente indio (Harvey et al., 2006; Misra, 2009; Fuller y Murphy, 2014). Esta región posee poblaciones de arroz silvestre (Fuller y Murphy, 2014), siendo representante de la transición entre el Mesolítico y Neolítico (Harvey et al., 2006), donde la estrategia de subsistencia de la población se basó, principalmente, en el consumo de arroz, leguminosas de grano y animales silvestres y domesticados (Kingwell-Banham et al., 2015).

En esta zona se han descrito dos tipos de asentamientos: uno ubicado en las partes altas con una agricultura de secano nómada de cazadores, recolectores y redes comerciales con grupos de otras zonas (Kingwell-Banham et al., 2018), y otra ubicado en partes bajas y planas de la costa con posibilidades de cultivos de riego (Harvey et al., 2006).

### Zona alta de Odisha

La región de Jeypore de Odhisia, considerada como el centro de origen del arroz tipo *aus*, estaba habitada por varias tribus (Bondo, Langia Soura y Gabada) que habitaron en tres tipos de ambientes altitudinales, y que incluían desde cazadores, colectores y cultivadores móviles, hasta grupos más avanzados (Misra, 2009). En esta zona, el arroz era el cultivo principal y era cultivado bajo condiciones de secano, sembrado en varios sistemas de siembra: 'terrazas'; siembras 'nómadas' que implicaba una limpieza y quema de arbustos o árboles del bosque, siembra del cultivo por un período, para luego abandonar el lugar e iniciar este proceso en otro lugar; el sistema 'myda' que consistía en sembrar dos variedades juntas en el mismo campo; y el sistema de 'siembras mixtas' donde se cultivaban varias especies juntas (Misra, 2009).

### Región de la costa oriental de Odisha

Durante el Neolítico, los primeros agricultores de la parte oriental de la India tuvieron su origen en las planicies de la costa (sitios Khameswaripali, Golbai Sasa, Gopalpur y Suabarei), entre el 4.000 y

3.000 a. C. (Kingwell-Banham et al., 2018). La economía de subsistencia de estas comunidades se basaba en la pesca, caza y agricultura, con cultivo de arroz y leguminosas de grano (Harvey et al., 2006; Kingwell-Banham et al., 2015; 2018; Naik et al., 2019).

## Diseminación del arroz hacia el sur de la India

La diseminación del arroz hacia el sur de la India, en la Edad del Hierro, contribuyó a un gran cambio cultural, culinario, social y agrícola de la zona. Sin embargo, el proceso inicial de expansión del arroz hacia el sur de la India se vio limitado por factores climáticos, particularmente por la disponibilidad de agua (Kingwell-Banham, 2019), el que fue adquiriendo cada vez mayor importancia a partir de la Edad del Hierro (1.000-500 a. C.) hasta alcanzar su mayor expresión de dependencia, con la construcción de reservorios de agua en el periodo 500 a. C.- d. C. 500 (Kingwell-Banham, 2019). Esta relación del cultivo del arroz con el agua, también se vio reflejada por el tipo de malezas que crecían en el cultivo de arroz (Harvey et al., 2006; Shaw y Sutcliffe, 2003). Sin embargo, esta dependencia del arroz por el agua ha sido puesta en duda, por un estudio que determinó que el cultivo de arroz realizado en el sur de la India fue de secano. Esta situación explicaría, en parte, su producción limitada y su mayor valoración social (estatus) que económica entre 2.800-1.200 a. C. (Kingwell-Banham et al., 2015; Cooke y Fuller, 2015).

La diseminación del arroz hacia el sur incluyó el noroccidente de Tamil Nadu, donde el arroz llegó posiblemente a través de las redes comerciales de la época. En esta región, la agricultura era principalmente de secano y el riego sólo se utilizaba para el cultivo de arroz y algodón. La agricultura desarrollada en la zona era del tipo nómada y de escasa intensidad, ya que estaba asociada al desplazamiento de las comunidades (Kingwell-Banham y Fuller, 2012). Dentro de este contexto, es posible que el arroz haya alcanzado el extremo de la península, al occidente de la costa de Kerala, durante la Edad del Hierro o a principios de nuestra Era (Cooke y Fuller, 2015) como un producto suntuario o de valor religioso (Fuller et al., 2016a).

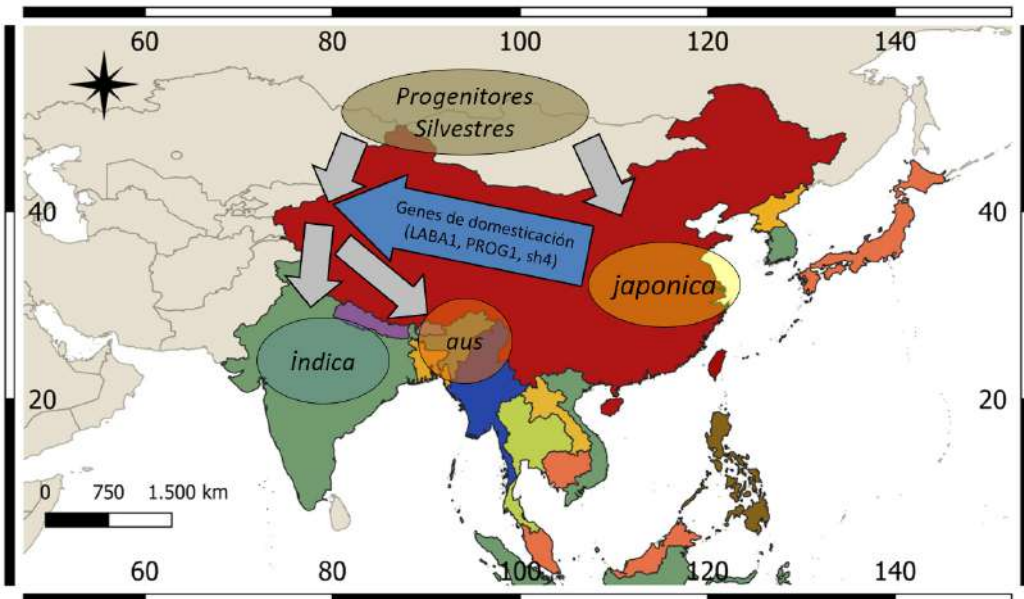
## Origen del arroz *aus*

Se ha postulado que el arroz *aus* se habría originado de diferentes poblaciones del complejo *O. rufipogon* (Choi et al., 2017; Cíván et al., 2015; Cíván y Brown, 2018), incluido *O. nivara* (Liu et al., 2015). El centro de origen de esta especie estaría ubicado en la India (Londo et al., 2006; Ali et al., 2012; Civan et al., 2019), específicamente en la meseta noreste del Deccan (Misra, 2009; Ray y Ray, 2018), o en la zona Central de India o Bangladesh (Ali et al., 2012; Cíván et al., 2015). Datos históricos señalan que los arroces *aus* llegaron a China, vía Vietnam, al principio del 2.000 a. C. con el nombre de arroz 'Champa' (Barker, 2011) (Figura 9). Es así como, un estudio reciente señaló que las variedades *aus* pueden tener un origen más antiguo que el arroz tipo *indica* y *japonica*, ya que comparten un mayor número de haplotipos con las poblaciones silvestres (Singh et al., 2017).

Recientemente, se ha propuesto un modelo del origen y evolución del tipo *aus* que consta de tres fases: 1) pre-origen que considera la diferenciación de su ancestro silvestre (*O. nivara* o *O. rufipogon*), ocurrido alrededor de 2 a 4 millones a. C. y que posiblemente continuó hasta la post-glaciación; 2) origen y expansión de la población ancestral durante la última post-glaciación y el Holoceno que llevó a la formación de poblaciones pre-domesticadas proto-*aus* y la adquisición de alelos específicos de *O. nivara*, *japonica* (Choi et al., 2017) y/o de *japonica* e *indica* (McNally et al., 2009) y la aparición de nuevas mutaciones, alrededor de 7.000-4.000 a. C.; y 3) período final de domesticación que continuó con la diferenciación del tipo *aus* de otros grupos de arroz, alrededor de 2.000 a. C. (Huang et al., 2012; Choi et al., 2017; Ray y Ray, 2018).

El cultivo del arroz tipo *aus* nació como una respuesta adaptativa del manejo del paisaje por una sociedad pre-agrícola, donde el arroz o sus progenitores fueron cultivados para su subsistencia junto a otros cultivos en el período Neolítico (Ray y Ray, 2018). Los primeros cultivos del arroz tipo *aus* se realizaban en zonas boscosas, donde se consideraba la tala del bosque y la quema de la ve-

getación, con la siembra del arroz por algunos años y el abandono posterior del lugar, para iniciar un nuevo ciclo. En este sistema de cultivo arcaico se practicaba el monocultivo del arroz, como también el cultivo mixto con otras especies de cultivos (Ray y Ray, 2018).



**Figura 9.** Zona de origen del arroz tipo *aus*, en relación a los tipos *indica* y *japonica* y posibles genes involucrados en el proceso de domesticación (Adaptado de Choi y Purugganan, 2018).

Las variedades del tipo *aus* son también conocidas como 'Aush' (Bengal) y 'Ahu' (Assam) en India, que significa precoz (Singh et al., 2017). Su nombre se usa para diferenciarse de las variedades invernales de riego 'boro' y 'ashwina' que crecen en aguas profundas y de los arroces 'rayada' que crecen en el delta del Ganges-Brahmaputra (Travis et al., 2015).

El arroz *aus* se encuentra distribuido en Bangladesh, noreste de la India (Assam, Bengal Occidental) y en las laderas occidentales de los Himalayas, y es cultivado por pequeños agricultores de muy escasos recursos económicos (Garris et al., 2003; Zhao et al., 2011).

La primera clasificación genética del arroz, basada en isoenzimas, identificó al tipo *aus* en el grupo II, típico del sur y occidente de Asia, que incluía a los ecotipos 'boro' y 'aus' (Glaszmann, 1987). Filogenéticamente, el arroz *aus* es cercano al arroz tipo *indica* (Garris et al., 2005; Huang et al., 2012; Singh et al., 2017); sin embargo, actualmente se postula que puede tener un origen independiente y/o reticulado de domesticación (Zhao et al., 2011; Schatz et al., 2014; Civián et al., 2015; Choi et al., 2017; Ray y Ray, 2018).

Desde el punto de vista genético, el arroz tipo *aus* puede aportar a la variabilidad genética a la especie (Misra, 2009; Schatz et al., 2014), ya que posee un grupo de genes únicos que lo diferencian de otros grupos de arroces, tales como 'snorkel' que le permite sobrevivir en aguas profundas (Hattori et al., 2009), el gen *Sub1* que le permite tolerar la inmersión en aguas menos profundas (Xu et al., 2006; Schatz et al., 2014), resistencia a enfermedades (Garris et al., 2003), tolerancia a bajos niveles de fósforo (Gamuyao et al., 2012) y a altos niveles de sequía (Bernier et al., 2009; Casartelli et al., 2018). Desde el punto de vista morfológico y agronómico, las poblaciones de arroz *aus* se caracterizan por poseer: 1) cáscara de color negra o café, 2) grano rojo, 3) presencia de barbas, 4) insensibilidad al fotoperíodo, 5) alta precocidad, 6) bajo rendimiento, y 7) reducido número de macollas (Misra, 2009).



## Arroz rayada

Se plantea que el progenitor de estos arroces, que crecen sumergidos en aguas más profundas, es *O. rufipogon*, ya que posee plantas sensibles al fotoperíodo y adaptadas a crecer bajo aguas profundas (genes *SK1* y *SK2*), (Glaszmann, 1987; Catling, 1992).

La primera clasificación genética del arroz, basada en isoenzimas, identificó al arroz tipo rayada en el grupo IV, diferente al grupo *indica*, *japonica* y al arroz tipo *aus* (Glaszmann, 1987), aunque algunos estudios moleculares han detectado una relación genética con el tipo *indica* (Catling, 1992), *japonica* (Cai y Morishima, 2000; Wang et al., 2013) y polimorfismo de ADN de cloroplasto *japonica* y de mitocondria del tipo *indica* (Sun et al., 2002). Dentro del tipo rayada se reconocen tres grupos de arroces: 1) el arroz típico que crece en aguas profundas, 2) el tipo Bhadoia/ashwina, y 3) Rayada (Catling, 1992).

El arroz rayada es un ecotipo del típico arroz flotante, endémico del área de río Madhumati de Bangladesh, y se caracteriza por poseer algunas características de los arroces silvestres, tolerancia a bajas temperaturas (alrededor de 10 °C), ausencia de dormancia, sensibilidad al fotoperíodo, tolerancia a inundación debido a su facilidad de elongar sus entrenudos después de la inundación, tolerancia a sequía a causa de su largo sistema radicular, largo período vegetativo que puede durar 12 meses, y bajo rendimiento, el que puede alcanzar alrededor de 1 t ha<sup>-1</sup> (Bin Rahman y Zhang, 2013; 2016).

Tradicionalmente, el arroz tipo rayada se cultiva en mezcla con las variedades tipo boro en noviembre/diciembre; donde el tipo 'boro' se cosecha en abril/mayo antes de las inundaciones, mientras que rayada continúa creciendo hasta noviembre/diciembre y permanece inundado (> a 50 cm de agua) por un período de uno a cinco meses. Florece a fines de septiembre, después que baja el nivel del agua (Bin Rahman y Zhang, 2013).

## Origen del arroz aromático

Los arroces *aromáticos* constituyen un grupo especial dentro de la estructura genética del arroz. Su centro de origen estaría ubicado en las laderas de los Himalayas, en los Estados Uttarakhand, Uttar Pradesh, y Bihar de la India y en la región Terai de Nepal, donde se encuentra una amplia diversidad genética (Pachauri et al., 2010). Se estima que el arroz *aromático* se diseminó desde los Himalayas, hacia el noroeste de la India, Afganistán, Pakistán, Irán e Iraq, y al este a Bangladesh, Myanmar y a varios Estados de la India (Pachauri et al., 2010).

Una de las primeras clasificaciones genéticas del arroz, basadas en isoenzimas, agrupó al arroz *aromático* en el grupo V. Este grupo incluía al arroz tipo Basmati de India y Pakistán, al tipo Sadri de Irán y a las variedades de grano pequeño (Glaszmann, 1987; Khush, 1997; Kovach et al., 2009). Estudios posteriores informaron una cercanía genética del tipo *aromático* con el tipo *japonica* (Garris et al., 2005; Kovach et al., 2009; Zhao et al., 2011; Singh et al., 2017; Wang et al., 2018b); sin embargo, el arroz *japonica* y *aromático* presentan diferencias en su origen, distribución geográfica y relaciones genéticas. Es así como, el arroz *japonica* tiene su origen en China (Fuller et al., 2016b; Huang et al., 2012; Civán et al., 2015; Civán y Brown, 2018) y los arroces *aromáticos* no están presentes en China y tienen su centro de origen en India (Civán et al., 2015; 2019). Presentan una mayor diversidad genética en los faldeos de los montes Himalayas (Glaszmann, 1987; Khush, 1997) y una mayor cercanía genética con los arroces *aus* originarios de India (Civán et al., 2015; Civán y Brown, 2016; Choi et al., 2018). Sin embargo, otros estudios informan que los arroces *aromáticos* presentan una estructura genética compleja, donde se pueden distinguir varios subgrupos, algunos cercanos al arroz tipo *indica*, otros al tipo *japonica* tropical y algunos intermedios entre el tipo *aus* y el *aromático* (Kovach et al., 2009; Roy et al., 2015). Por ejemplo, germoplasma aromático de India es diferente en calidad al de otros grupos de arroz *aromático* asiáticos (Jain et al., 2004).

Actualmente se plantea que el origen del arroz *aromático* presente en India es producto de una hibridación entre una población de arroz silvestre local, tipo *aus* de la India, con algunas poblaciones de arroz tipo *japonica* (Civán et al., 2015; 2019). Este hecho habría ocurrido entre 4 mil y 2 mil 400 años atrás, inmediatamente después de la llegada del arroz *japonica* a la India. Estudios genéticos recientes señalan que las accesiones actuales de arroz aromático han heredado el citoplasma y, aproximadamente, entre un 29 % y 47 % del genoma nuclear del arroz tipo *aus*, por lo cual los arroces *aromáticos* serían un producto original de la agricultura local hindú (Civán et al., 2019).

El aroma es el principal atributo que caracteriza las variedades *aromáticas* y constituye un factor determinante en el precio del producto a nivel nacional e internacional. La mayor parte del comercio del arroz aromático proviene de India, Pakistán y Tailandia (Siddiq et al., 2012).

Los arroces *aromáticos* emiten aroma durante el crecimiento y desarrollo de la planta, cosecha, almacenaje, procesamiento, cocción y consumo del arroz. El aroma en las plantas es el resultado de la presencia de numerosos compuestos volátiles y semi-volátiles que son controlados genéticamente (Gaur et al., 2016) y modificados por factores ambientales. Entre los factores ambientales se destaca el efecto de la temperatura durante la floración, llenado de grano y madurez de la planta. Es así como las variedades Basmati requieren temperaturas que oscilan entre los 25 °C y 21 °C durante el día y la noche, para retener el aroma durante el período de madurez del grano (Juliano, 1972).

Desde el punto de vista genético, el aroma en el arroz está controlado por un solo gen (*fgr*), aunque existe otra información que señala la presencia de herencia poligénica, con efecto dominante, complementario o genes duplicados. Actualmente, el locus *badh2* ha sido reconocido como el mayor determinante del aroma en el arroz (Bradbury et al., 2005; Fitzgerald et al., 2008; Kovach et al., 2009; Siddiq et al., 2012).

El origen del gen del aroma (fragancia) está en la pérdida de ocho pares de bases en el intrón siete del gen de la betaína aldehído deshidrogenasa (*BADH2*) (Bradbury et al., 2005). Así, el alelo *badh2.1* del gen *BADH2*, es el principal responsable de la fragancia o aroma en el arroz. La presencia de esta mutación en el gen *BADH2* implica el término prematuro en la lectura del gen, lo que implica la producción de una proteína truncada que anula la acción de la enzima *BADH2*, lo que propicia la síntesis y expresión de 2AP, en las variedades aromáticas (Gaur et al., 2016). Otros estudios han determinado la presencia de diferentes alelos responsables del aroma (Bourgis et al., 2008; Fitzgerald et al., 2008; Shi et al., 2008) en germoplasma con un origen geográfico y genético diferente (Kovach et al., 2009).

El alelo responsable del aroma tiene su origen en el arroz tipo *japonica* y su presencia en el arroz *indica*, Basmati y Jasmin se debe a un proceso de introgresión desde el material *japonica* domesticado y a una fuerte presión de selección positiva por esta característica (Kovach et al., 2009). La presencia única en el arroz tipo *japonica* quedó demostrada en un estudio realizado en genotipos silvestres (*O. rufipogon/O. nivara*), donde no se detectó la presencia de esta mutación en la mayoría de las poblaciones silvestres estudiadas (Kovach et al., 2009).

Desde el punto de vista comercial, el germoplasma *aromático* se puede clasificar de acuerdo a la intensidad de su aroma, en variedades con aroma suave y aquellas que producen un aroma fuerte. Sin embargo, la calidad comercial de estas variedades no está sólo determinada por su grado de aroma, sino que también por la presencia o ausencia de otros atributos como el largo y ancho del grano, elongación del grano después de la cocción, contenido de amilosa, temperatura de gelatinización, consistencia del gel y sabor (Pachauri et al., 2010).

Basadas en estas características, las variedades *aromáticas* se pueden clasificar en tres categorías: Basmati, Jasmine y en otras variedades aromáticas.

## Basmati

Las principales variedades *aromáticas* comerciales son del tipo Basmati, provienen desde la India y Pakistán y poseen una denominación de origen que lo relaciona a una zona geográfica especifi-

ca de la India donde se produce. El nombre Basmati significa fragante en el idioma indio (hindi) y es considerado como el 'rey' de los arroces (Siddiq et al., 2012).

Las variedades Basmati, en general, son altas, susceptibles a la tendedura y de bajo rendimiento, pero poseen una alta calidad del grano (Pachauri et al., 2010). Su grano se caracteriza por ser largo y delgado (aunque existen también variedades de grano corto), contenido intermedio de amilosa, temperatura de gelatinización baja a intermedia, consistencia mediana del gel, suavidad al paladar, sabor único y toleran un largo período de almacenamiento. Sin embargo, una de las características que se destaca a las variedades Basmati es la alta capacidad de elongación de su grano después de cocido, que en este caso alcanza casi el doble de su tamaño original (Pachauri et al., 2010).

El arroz Basmati se produce principalmente en la Planicies del Ganges-Indo y a los pies del Himalaya, siendo la India el principal productor y exportador, aunque este tipo de variedades se producen también en otros países como Pakistán, Tailandia, Bangladesh, Afganistán, China, Indonesia, Irán, Filipinas, Vietnam, Japón, Italia, Francia y U.S.A. (Pachauri et al., 2010).

## Jasmín

Las variedades Jasmín son originarias de Tailandia (Pachauri et al., 2010) y se caracterizan por un contenido de amilosa, temperatura de gelatinización variable y una consistencia suave del gel (Juliano y Villareal, 1993).

El Ministerio de Agricultura de Tailandia (Ministry of Agriculture and Cooperatives, 2008) divide las variedades *aromáticas* en diferentes tipos: arroz *aromático* paddy, arroz *aromático* integral, arroz *aromático* blanco y arroz *aromático* blanco glutinoso. Además, separa los arroces *aromáticos* en cuatro grupos:

**Suave:** incluye las variedades con un contenido de amilosa entre 13 % y 20 % con 14 % de humedad. El valor de la prueba del álcali varía entre 6 y 7, y sus granos son suaves y de textura más o menos glutinosa después de la cocción.

**Suelto:** incluye las variedades con un contenido de amilosa entre 20 % y 25 % con 14% de humedad. Los granos a la cocción se presentan sueltos y de textura más bien suave.

**Duro:** arroces no glutinosos con un contenido de amilosa de, al menos, 25 %. Los arroces a la cocción se presentan sueltos y de textura dura.

**Glutinoso:** el valor de la prueba de álcali está entre 6 y 7. Los granos con posterioridad a la cocción poseen las características de los arroces glutinosos.

En Tailandia, la producción de las variedades glutinosas se destina, principalmente, al consumo interno y las no glutinosas para exportación. Además de las variedades mejoradas, existe un número importante de variedades no mejoradas (landraces) que se cultivan en cuatro sistemas de producción: a) aguas profundas, b) suelos bajos de seco, c) suelos de riego, y c) suelos altos de seco.

## Variedades *aromáticas* no Basmati/Jasmine

Estas variedades se caracterizan por poseer sólo algunos atributos de estas variedades, pero no todos ellos. Es así como las variedades de este tipo, presentes en India y Pakistán, poseen un tamaño de grano mediano a pequeño, diferente a las variedades Basmati/Jasmine.

## Sadri

Es otro grupo de variedades *aromáticas* que se cultiva en Irán. Estas variedades se caracterizan

por un grano largo y delgado (> 7 mm). Poseen una excelente calidad culinaria, ya que posee la capacidad de elongarse similar a las Basmati, pero su contenido de aroma es menor a las Basmati (Juliano y Villareal, 1993).

### Origen de otros arroces asiáticos comerciales

Desde el punto de vista comercial se pueden distinguir otros tipos de arroces como los glutinosos y pigmentados de varios colores.

### Arroz glutinoso (sticky rice, sweet rice, waxy rice)

El origen de la mutación responsable del arroz glutinoso está en un gen del arroz tipo *japonica* del Sudeste Asiático, desde donde pasó al arroz tipo *indica* a través de procesos de introgresión y selección (Olsen y Purugganan, 2002), y se diseminó a otras regiones. Se ha señalado también que el probable origen geográfico del arroz semi-glutinoso *japonica* templado podría estar ubicado en la región del río Amarillo, en China. En ese caso, el verdadero arroz glutinoso habría evolucionado durante o después de la diseminación temprana del arroz *japonica* desde China hacia el Sudeste Asiático, alrededor de 5 mil a 4 mil años atrás (Fuller y Castillo, 2015).

El tipo glutinoso se produce en la región del este de Asia, parte oriental del sur de Asia y en el sudeste de Asia. Se sugiere que la tradición de la cocción al vapor de los alimentos como las preferencias culturales en el este de Asia, proveyeron las bases para la preferencia del consumo de los arroces glutinosos (Yamanaka et al., 2004; Fuller y Rowlands, 2011; Fuller y Castillo, 2015; Fuller et al., 2016a).

Los principales países y regiones productoras de arroz glutinoso están en la parte suroeste de China (provincia de Yunan y Guangxi), Corea, Japón, noreste de Myanmar, noroeste de Vietnam, parte norte de Camboya y el norte y noreste de Tailandia, República Democrática Popular de Laos, Camboya, India y Bangladesh (Calingacion et al., 2014; Figura 10). A pesar de esta situación, hoy día el arroz glutinoso se cultiva en mayor o menor medida en 37 países alrededor del mundo, donde existe un número importante de variedades tradicionales y mejoradas genéticamente. Los países que poseen el mayor número de variedades de arroz glutinoso son la RPD de Laos (2.470), Tailandia (1.289) e Indonesia (529).

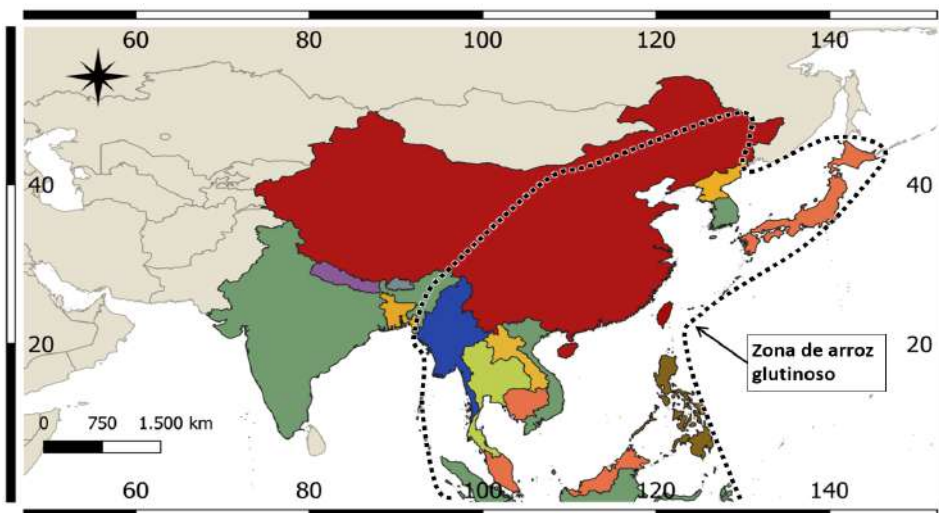


Figura 10. Distribución del arroz glutinoso (Adaptado de Fuller y Castillo, 2016).

Los arroces glutinosos presentan las siguientes características: 1) bajo contenido o ausencia de amilosa y un mayor contenido de amilopectina; 2) baja temperatura de gelatinización, baja absorción de agua durante el remojo o cocción, bajo volumen de expansión y menor tiempo de cocción; 3) bajos contenidos de humedad en granos que da un color blanco lechoso-opaco debido a la presencia de espacios de aire entre los gránulos de almidón; 4) pérdida de la forma del grano durante la cocción, ya que los gránulos de amilosa y la amilopectina se lixivian del grano, lo que afecta la viscosidad y consistencia del arroz que da origen al carácter glutinoso (Ong y Blanshard, 1995; Zhou et al., 2002; Schiller et al., 2006).

La característica glutinosa del grano está presente, tanto en el arroz tipo *indica*, como *japonica*. En los países orientales los productos provenientes del arroz glutinoso son considerados ‘delicatessen’ y se consumen en ocasiones especiales. En Asia, el arroz *indica* se usa para ‘tamales’ y ‘pudding’ por su suavidad, mientras que el arroz *japonica* se usa para postres dulces debido a su pegajosidad (Villareal et al., 1993). En otros países como Tailandia, Myanmar, Camboya, India, China y Vietnam, este tipo de arroz se usa también como un cereal al desayuno o cocido con hojas de banana o combinado con otros productos, tales como salsas, aderezos para ensaladas, postres, masas de pizzas y batidos para frituras (Juliano, 1985). Los arroces glutinosos con pericarpio negro o rojo se usan como alimentos funcionales, medicinales y cosméticos, y también como bebidas (Sarkarung et al., 2000; Lourith y Kanlayavattanukul, 2012; Banterng y Joralee, 2015). El mayor consumo de arroz glutinoso está en la RPD de Laos, donde más del 90 % de la población consume este tipo de arroz (Schiller et al., 2006; Sattaka, 2016).

## Arroz pigmentado o de colores

El arroz blanco es el más consumido mundialmente. Sin embargo, en varios países se produce y consume arroz con pericarpio rojo, púrpura-negro (Oikawa et al., 2015). La gran mayoría de las variedades de arroz posee un pericarpio blanco o crema, aunque varias especies silvestres poseen un pericarpio rojo (Sweeney et al., 2006; 2007). Por ejemplo, el arroz silvestre (*O. rufipogon*), progenitor de arroz *japonica*, presenta pericarpio rojo, aristas y hojas con márgenes púrpuras debido a la acumulación de flavonoides. Pero debido a que no se han encontrado arroces de color negro en las poblaciones silvestres de *O. rufipogon*, se plantea que esta característica ha sido adquirida o incorporada durante o después del proceso de domesticación del arroz. Es así como el arroz negro ha sido usado desde muchos siglos atrás en la China ancestral, como un alimento muy valioso o como trofeo debido su rareza, por lo cual se le llamaba el ‘arroz del emperador’ o el ‘arroz prohibido’ (Sweeney et al., 2007).

El pericarpio negro y púrpura es el resultado de la acumulación de antocianos y el pericarpio rojo de proantocianidinas (Gunaratne et al., 2013; Maeda et al., 2014; Samyor et al., 2017). El genoma del arroz posee, al menos, dos genes que codifican la enzima chalcona sintasa que contribuye a la síntesis de flavonoides (Shih et al., 2008; Cheng et al., 2014). Sin embargo, para la producción de proantocianidinas es necesario la presencia de tres flavanona hidroxilasas, *F3H-1*; *F3H-2* y *F3H-3* (Park et al., 2016; Kim et al., 2018) y dos antocianidina sintasa (*ANS1* y *ANS2*) para la producción de antocianinas (Shih et al., 2008).

Como una manera de inferir las bases genéticas de la pigmentación del grano (Butardo et al., 2017; Xu et al., 2017; Yang et al., 2018b) y para determinar los patrones bioquímicos que están involucrados en estas características, se han realizado varios estudios de QTLs y de asociación (Kim et al., 2018; Oh et al., 2018; Sun et al., 2018).

El color de los granos está controlado por varios genes, *Ra*, *Rc*, y *Rd* (Zhang et al., 2006; Sweeney et al., 2007; Furukawa et al., 2007). El color blanco o crema del grano de arroz es producto de una mutación que produce la pérdida de la función del gen *Rc* y que resulta en el cambio del pericarpio de color rojo al blanco (Sweeney et al., 2006; Furukawa et al., 2007). El origen del gen mutado que confiere el pericarpio blanco fue identificado en el arroz *japonica*, desde donde fue

introgresado a las poblaciones de arroz *indica* y *aus* (Sweeney et al., 2007) y al *japonica* templado (Oikawa et al., 2015), al comienzo del proceso de la domesticación y mantenido en ellas, debido a su carácter recesivo y a la fuerte y positiva presión de selección (Sweeney et al., 2007). El gen *Rc* está estrechamente asociado con el desgrane y la dormancia del grano y fue seleccionado durante el proceso de domesticación (Sweeney et al., 2006).

El pericarpio rojo es controlado por dos loci, *Rc* que codifica el factor de transcripción (bHLH) y el gen *Rd* que codifica la enzima dihidroflavonol reductasa (DFR) (Sweeney et al., 2006; 2007; Furukawa et al., 2007). El pericarpio púrpura o arroz negro que acumula antocianos es controlado por tres alelos, *Kala1*, *Kala3* y *Kala4* (Maeda et al., 2014). Estos alelos pueden corresponder a otros alelos y genes descritos anteriormente (Maeda et al., 2014). Es así como *Kala1* puede corresponder a los alelos *Pp* (Wang y Shu, 2007), *Rd* (Furukawa et al., 2007), *A* (Nagao y Takahashi, 1963) y *DFR* (Furukawa et al., 2007); *Kala3* a los alelos *P* (Nagao y Takahashi, 1963), *MYB* (Saitoh et al., 2004; Gao et al., 2011), y al alelo *Kala4* le pueden corresponder los alelos *Pb* (Wang y Shu, 2007), *PI* (Kinoshita y Maekawa, 1986), *C* (Nagao y Takahashi, 1963), y *bHLH* (Sakamoto et al., 2001) y corresponde al gen (*Os04g0557500*) que codifica el factor de transcripción bHLH, el que a su vez activa la síntesis de antocianos y da origen al color negro (Oikawa et al., 2015).

Se ha descrito también que el gen *Rc* posee tres alelos, el tipo silvestre *Rc* y dos alelos mutantes *Rc-s* y *rc*, donde *Rc-s* presenta un codón prematuro de término y *rc* le faltan 14 pares de bases de la secuencia del tipo silvestre que produce una proteína truncada que da origen al pericarpio no pigmentado (Sweeney et al., 2006; Furukawa et al., 2007). Los genotipos que poseen el alelo *rc* tienen pericarpio sin pigmentación y los que poseen *Rc-s* pueden producir varios colores en el pericarpio del grano (Sweeney et al., 2006). La mutación *Rc-s* posiblemente se originó de las variedades tipo *aus*, las que son cultivadas en una zona específica de la India y que no ha tenido una mayor diseminación a otras regiones (Sweeney et al., 2007). En el arroz africano (*O. glaberrima*) se detectó una nueva mutación (*Rc-g*) que posee un codón de término prematuro en el gen *Rc* que resulta en un pericarpio no pigmentado que también ha tenido una distribución restringida a esta especie (Gross et al., 2010). Por otra parte, se ha detectado también un par de variantes alélicas que permiten restaurar el color rojo del pericarpio, como son *Rc-g* (Brooks et al., 2008) y *Rc'* (Ferrari et al., 2015).

Un análisis más detallado del gen *Rc* determinó la presencia de cuatro haplotipos (*Rc*-H1, *Rc*-H2, *Rc*-H3, *Rc*-H4), los que presentaron un nivel de diversidad de 0,71, siendo *Rc*-H3 el haplotipo ancestral. Además, este haplotipo estuvo presente en todas las subpoblaciones silvestres de los grupos *pro-indica*, *pro-japonica* y *pro-aus*, y todas las accesiones silvestres presentaron pericarpio rojo (Singh et al., 2017). Por otro lado, los otros haplotipos presentaron dos rutas independientes en su origen, una desde *Rc*-H3 a *Rc*-H1 y la otra para *Rc*-H3 a *Rc*-H4 a *Rc*-H2, donde *Rc*-H1 es el haplotipo más reciente y compartido en los arroces *indica*, *japonica* y *aromáticos*, a diferencia del haplotipo *Rc*-H2 que está presente en los cultivares *aus*. Los genotipos con el haplotipo *Rc*-H3 presentaron granos con pericarpio rojo, verde y blanco, lo que sugiere la presencia de otros genes que controlan el color del pericarpio u otros polimorfismos en el gen (Singh et al., 2017). Estos resultados señalan que el color blanco del pericarpio presente en los cultivares modernos de arroz provienen de, al menos, dos eventos diferentes de domesticación en el arroz silvestre (Singh et al., 2017).

Recientemente se propuso un sistema de regulación de la coloración del grano en arroz (Sun et al., 2018). Este sistema genético *C-S-A* señala que el gen *C1* (*Os06g0205100*) codifica un factor de transcripción MYB que actúa como productor de color. El gen *S1* (*Os04g0557500*) codifica una proteína (bHLH) que actúa como coloración de tejido específico. En este modelo, *C1* interactúa con *S1* y activa la expresión del gen *A1* (*Os01g0633500*) en la síntesis de antocianos, y el gen *A1* a la enzima DFR. Como resultado de este proceso, la cáscara púrpura se forma por la catálisis del gen *A1* y la acumulación de antocianos y proantocianidinas. La pérdida de la función del gen *A1* implica que la producción de flavonoides se convierta en flavonoles y flavanones específicos (Sun et al., 2018).

En relación a la evolución de los colores, se plantea que el color blanco ha evolucionado del color púrpura debido a una mutación en el gen *C1*, aunque en el caso del arroz *japonica* existen al menos tres formas de evolución del color púrpura al color blanco. Una posibilidad es un cambio de color desde el púrpura al café por mutación en el gen *A1* y posteriormente un cambio al color blanco, debido a una mutación en el gen *C1*. Una segunda posibilidad es un cambio de púrpura a blanco por la pérdida de función del gen *C1*. La tercera posibilidad es un cambio del color púrpura al café, donde todas las mutaciones planteadas podrían haber ocurrido previo a la separación de *indica* y *japonica* (Sun et al., 2018).

Desde el punto de vista nutritivo, las variedades pigmentadas tienden a tener un mayor contenido de proteínas y balance de aminoácidos, índice glicémico y contenido de grasa, fibra y vitamina E (tocoferoles y tocotrienoles) (Gunarathne et al., 2013; Kushwaha, 2016). Los antocianinos presentes en el pericarpio y la gama orizanol del aceite de la cubierta (bran) del grano tienen propiedades antioxidantes, las cuales poseen varios componentes bioactivos que pueden presentar un efecto beneficioso para la salud humana (Maeda et al., 2014; Samyot et al., 2017; Limtrakul et al., 2019) como propiedades anticancerígena, antidiabética y antiinflamatoria (Kumar y Prakash, 2020). Los arroces negros poseen dos o tres veces más cantidad de antocianos y mayores cantidades de orizanol que el arroz blanco (Cicero y Gaddi, 2001; Boonsit et al., 2010). Los arroces de colores pueden ser glutinosos y no glutinosos (Lourith y Kanlayavattanakul, 2012; Banterng y Joralee, 2015). Dado el valor agregado y la demanda de los consumidores por productos con mayor valor nutritivo, existe la oportunidad de desarrollar nuevas variedades que posean estas características (Voss-Fels et al., 2019; Kumar y Prakash, 2020).

## Arroz silvestre

El arroz silvestre (*Zizania aquatica* L.), al igual que el arroz asiático (*O. sativa*) y el arroz africano (*O. glaberrima*) pertenece a la tribu *Oryzaceae*, pero corresponden a diferente género. Es así como el arroz asiático y africano pertenecen al género *Oryza* y el arroz silvestre al género *Zizania* (de Wet y Oelke, 1978). El género *Zizania* incluye a cuatro especies: *Z. aquatica*, *Z. brevis*, *Z. latifolia* y *Z. interior* (de Wet y Oelke, 1978; Grombacher et al., 1997). El arroz silvestre ( $2n=2x=30$ ) es una planta acuática que está ampliamente distribuida en la parte oriental de América del Norte, desde el sur de Ontario y Quebec en Canadá, hasta Louisiana y Florida en U.S.A. (de Wet y Oelke, 1978).

El arroz silvestre y el cultivado, posee un grano con glumas rudimentarias, pero se diferencian fundamentalmente en la estructura de su inflorescencia. El género *Oryza* posee espiguillas bisexuales a diferencia de las de *Zizania* que son unisexuales. En el arroz silvestre las espiguillas estaminales (macho) son laxas y están ubicadas en la parte inferior de la panoja a diferencia de las espiguillas pistiladas (hembras) que son erectas, están ubicadas en la parte superior de la panoja y florecen con anterioridad a las estaminales, lo que favorece la polinización cruzada. El grano es de color café oscuro, posee una longitud variable y está cubierto por la lemma y la palea (de Wet y Oelke, 1978). De acuerdo al largo del grano, éste se puede clasificar en largo (> 12 mm), medio (8-12 mm) y corto (< 8 mm) (Grombacher et al., 1997).

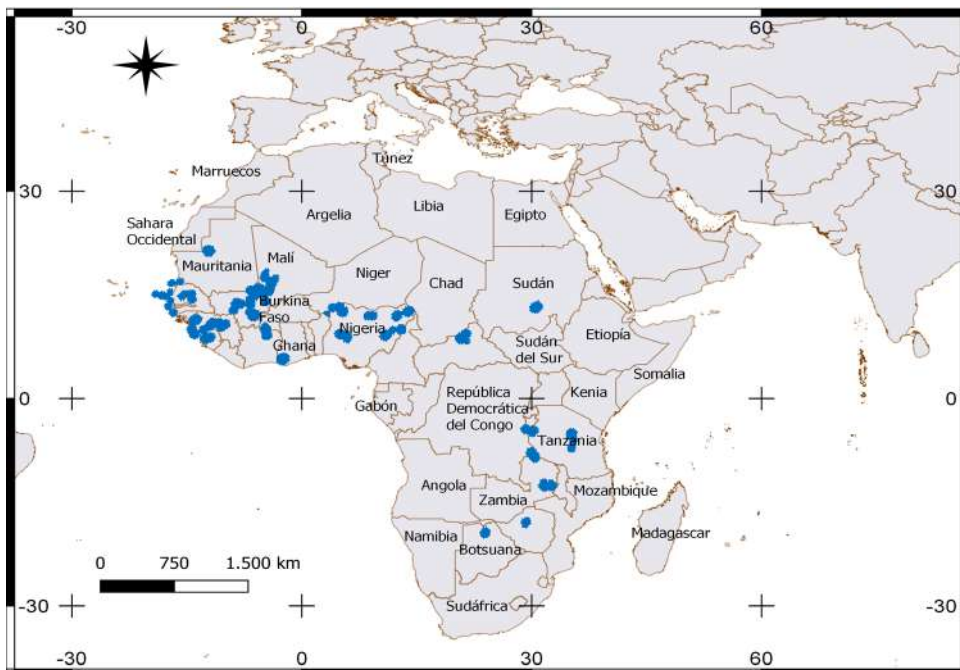
## ORIGEN DEL ARROZ AFRICANO: evidencia genética y arqueológica

El arroz africano, *Oryza glaberrima*, posee un progenitor silvestre (Huang et al., 2015) y una historia de domesticación independiente y en lugar geográfico diferente al arroz asiático (Wang et al., 2014a; Meyer et al., 2016). Esta especie fue descrita por Steudel en el año 1858.

La distribución del área cultivada del arroz africano está ubicada principalmente en África Occidental (Figura 11) que se extiende desde el delta del río Senegal en el oeste hasta el del Lago Chad en el este, África Occidental (Semon et al., 2005), y hacia el sureste bordea las cuencas de los ríos Benue, Logone y Chari, llegando a las islas de Pemba y Zanzíbar y Tanzania (Agnoun et al., 2012).

La producción del arroz africano se realiza en cuatro sistemas de cultivo: suelos bajos y altos de secano, suelo regado y en aguas profundas. Sin embargo, las mayores áreas de cultivo se ubican en los suelos planos inundados del norte de Nigeria, al interior del delta del río Níger en Mali, partes de Sierra Leona y en las colinas del área limítrofe de Gana y Togo. Su cosecha es reducida y no se comercializa en el mercado internacional (Agnoun et al., 2012).

En África existen cinco especies silvestres de arroz: *O. barthii* (AA), *O. longistaminata*, *O. brachyantha* (BB), *O. eichingeri* (CC), y *O. punctata* (BBCC). El análisis genético de estas especies silvestres señaló que *O. barthii* y *O. longistaminata* poseen una mayor cercanía genética, una amplia y abundante distribución en la zona, crecen en sistemas acuáticos permanentes o con inundación temporal, que los hace aparecer como posibles candidatos a progenitores de *O. glaberrima*. A pesar de estas similitudes, *O. barthii* es una especie anual y de autopolinización (Nayar, 2012), a diferencia de *O. longistaminata* que es una planta rizomatosa, de hábito de crecimiento perenne, con una fuerte barrera reproductiva con *O. glaberrima*, lo que se traduce en una diferenciación en su historia temporal y genética con *O. glaberrima* (Vaughan, 1994; Vaughan et al., 2008a). Estos resultados permiten postular que *O. longistaminata*, se pudo separar más temprano de *O. glaberrima*/*O. barthii*, que del grupo *O. sativa*/*O. rufipogon*/*O. nivara* (Zhu y Ge, 2005). Por ello, se postula que el progenitor silvestre de *O. glaberrima* es *O. barthii* (Oka, 1988; Wang et al., 1992; Sarla y Swamy, 2005; Zhu y Ge, 2005; Sweeney y McCouch, 2007; Li et al., 2011; Wang et al., 2014a; Wambugu et al., 2015; Meyer et al., 2016).



**Figura 11.** Distribución del progenitor silvestre (*O. barthii*) del arroz africano (Adaptado de Vincent et al., 2013).

La información existente señala que el tiempo de divergencia entre *O. sativa* y *O. glaberrima* es de aproximadamente 640 a 700 mil años atrás (Ma y Bennetzen, 2004; Zhu y Ge, 2005) o de 900 mil años (Sarla y Swamy, 2005; Huang et al., 2015). Esta situación impidió la existencia de un extenso flujo génico entre *O. sativa* y *O. glaberrima* (Ma y Bennetzen, 2004) que se vio acrecentado por la incompatibilidad genética entre ambas especies. Esta incompatibilidad genética causa esterilidad



en la progenie del cruzamiento de estas especies, lo que impide la recombinación genética causando, finalmente, la muerte de la progenie (Jones et al., 1997; Gavarito et al., 2010). A pesar de esta situación, se han podido detectar bajos niveles de introgresión (~1.0 %) desde *O. sativa* a *O. glaberrima* (Huang et al., 2015), incluso niveles mayores, dependiendo de la presión de selección y de las condiciones ambientales en que se encuentren ambas especies (Semon et al., 2005; Nuijten y van Treuren, 2007; Barry et al., 2007; Nuijten et al., 2009).

El arroz africano tuvo un proceso de domesticación independiente del arroz asiático que finalizó alrededor de 3.000 años atrás (Carney, 2002; Linares, 2002; Li et al., 2011; Wang et al., 2014a; Huang et al., 2015; Tong et al., 2016; Meyer et al., 2016; Maji et al., 2017; Cubry et al., 2018; Veltman et al., 2019), por lo que este proceso de domesticación empezó a ocurrir después del inicio de la domesticación de *O. sativa* que comenzó alrededor del 6.000 a. C. (Chang, 1976; Sarla y Swamy, 2005; Sweeney y McCouch, 2007). A pesar de la información genética disponible, los datos arqueológicos son escasos y no permiten confirmar las hipótesis planteadas (McIntosh, 1995; Klee et al., 2000; 2004; Murray, 2004; Sweeney y McCouch, 2007; Crowther et al., 2016; Orijemie, 2018).

En relación al lugar de domesticación del arroz africano se plantean dos hipótesis. La primera plantea que ocurrió en un lugar específico y la otra señala que no es posible identificar este lugar específico. Una hipótesis propone que la domesticación del arroz africano ocurrió, primero, en una región interior de la cuenca del río Níger (Carney, 2002; Sarla y Swamy, 2005; Li et al., 2011; Wang et al., 2014a; Meyer et al., 2016; Cubry et al., 2018) y luego se habría diseminado a dos centros secundarios de diversidad, uno a lo largo de la costa de Senegal y Gambia, y el otro en las alturas de Guinea (Portères, 1976). Un apoyo a esta hipótesis se encuentra en los resultados que señalan una antigua separación entre las poblaciones de la costa y las del interior, y otra más reciente entre las poblaciones del norte y del sur (Meyer et al., 2016). De acuerdo a esta hipótesis, el inicio del proceso de domesticación coincidió con el cambio de clima en la zona que implicó la transformación del bosque en sabana, alrededor de 4.000 años atrás (Clark, 1967).

La hipótesis del centro de domesticación no específico plantea que este proceso involucró miles de años y que los genotipos proto-domesticados, con algunos alelos de domesticación, se habrían diseminado a regiones con diferentes ambientes y prácticas culturales, las que habrían facilitado la aparición de mutaciones claves para domesticación, favoreciendo de esta manera la diferenciación final de los grupos genéticos identificados en una amplia zona geográfica (Cubry et al., 2018; Choi et al., 2019; Veltman et al., 2019).

La información disponible señala que el genoma de esta especie tiene un tamaño de 316 MB con un total de 33.164 (Zhang et al., 2014) a 51.000 genes (Monat et al., 2016) y un importante número de polimorfismos que pueden ser utilizados en el mejoramiento genético de la especie (Sakai et al., 2011; Wang et al., 2014a; Pariasca-Tanaka et al., 2015; Monat et al., 2016; Ndjiondjop et al., 2018a; 2018b).

Los estudios de diversidad genética realizados en el arroz africano no han permitido determinar una organización clara y definitiva de esta especie (Li et al., 2011; Nabholz et al., 2014). La ausencia de detección de una estructura genética clara en el arroz africano se podría deber a la escasa diversidad genética del material utilizado y al reducido tamaño de la muestra utilizada (Ndjiondjop et al., 2018a; 2019; Veltman et al., 2019). A pesar de esta situación, otros trabajos han identificado la presencia de una clara organización del germoplasma (Orjuela et al., 2014; Wang et al., 2014a; Meyer et al., 2016; Chen et al., 2017; Choi et al., 2019) asociada, en algunos casos, a una adaptación geográfica específica (Huang et al., 2015; Meyer et al., 2016; Ndjiondjop et al., 2017; 2018a; Veltman et al., 2019; Choi et al., 2019), a los sistemas de cultivo utilizados y a la disponibilidad de agua en las subpoblaciones estudiadas (Semon et al., 2005).

Desde el punto de vista agronómico, el arroz africano se caracteriza por tener un bajo potencial de rendimiento, buena respuesta al uso de escasos insumos (Fofana y Rauber 2000; Koide et al., 2013; Pariasca-Tanaka et al., 2014), resistencia a algunas plagas y enfermedades (Linares, 2002; Sarla y Swamy, 2005; Fatakuchi y Sié, 2009; Wambugu et al., 2013; Wang et al., 2014a), tolerancia

a la sequía (Ndjondjop et al., 2012), salinidad (Platten et al., 2013; Meyer et al., 2016), toxicidad de hierro (Sikirou et al., 2018), y buena habilidad para competir con las malezas (Fofana y Rauber 2000; Moukoumbi et al., 2011). Desde el punto de vista de la calidad del grano, posee buen sabor (Carney, 2005), altos contenidos de amilosa y temperatura de gelatinización, lo que podía constituir una fuente natural de baja digestibilidad de almidón con importantes beneficios para la salud y con potencial para mejorar la calidad del arroz asiático (Wanbugu et al., 2013; 2018). Asociado a estas características positivas, posee algunas negativas como su alta susceptibilidad al desgrane, mayor susceptibilidad al quebrado del grano durante la molienda y un bajo rendimiento en grano e industrial (Dingkuhn et al., 1988; Sarla y Swamy, 2005).

Desde el punto de vista morfológico, el arroz africano posee un grano pequeño, con forma de pera, pericarpio rojo y cáscara negra, panículas erectas, con ramificación principal; lígulas cortas y redondeadas y hojas grandes (Linares, 2002; Agnoun et al., 2012; Wu et al., 2017). Debido al color de su pericarpio o cáscara, se le conoce como 'arroz negro' o 'arroz rojo', aunque se han identificado también arroces con pericarpio blanco que puede ser resultado de una mutación en el gen *Rc* que controla el color del pericarpio en el arroz asiático o cruzamientos con arroces de pericarpio blanco introducidos (Gross et al., 2010).

Los estudios de diversidad genética realizados en las especies cultivadas y silvestres señalan que el arroz africano posee una estrecha diversidad genética comparado con el arroz asiático y su progenitor silvestre, *O. barthii* (Semon et al., 2005; Kwon et al., 2006; Dramé et al., 2011; Li et al., 2011; Orjuela et al., 2014; Wang et al., 2014a; Nabholz et al., 2014; Meyer et al., 2016; Ndjondjop et al., 2017; 2019; Cubry et al., 2018), lo que se atribuye a la presencia de: a) severos cuellos de botella ocurridos durante su proceso de domesticación (Li et al., 2011; Nabholz et al., 2014; Wang et al., 2014; Meyer et al., 2016; Cubry et al., 2018; Veltman et al., 2019); b) extensos períodos de sequías que habrían causado una reducción de la población silvestre existente; c) una baja intensidad de cultivo de la especie silvestre antes de la domesticación; d) la introducción masiva del arroz asiático (Linares, 2002); y e) cruzamiento con *O. barthii* (Chang, 1976; Barry et al., 2007; Meyer et al., 2016; Cubry et al., 2018).

Los cambios ocurridos durante la domesticación del arroz africano contribuyeron a cambios en ciertos procesos fisicoquímicos, especialmente en algunas enzimas que catalizan los procesos de maduración y germinación de la semilla, síntesis de celulosa, y procesos de estrés, entre otras, así como en la morfología de la planta, tamaño del grano (Wu et al., 2017), hábito de crecimiento (Hu et al., 2018; Cubry et al., 2018; Choi et al., 2019), desgrane, desarrollo de la raíz, y tolerancia a crecer en aguas profundas (Win et al., 2017; Cubry et al., 2018, Choi et al., 2019).

Aparentemente, los primeros agricultores africanos y asiáticos seleccionaron el mismo grupo de características durante el proceso de domesticación, lo que definió un proceso de evolución independiente y convergente (Wang et al., 2014a; Cubry et al., 2018), donde la base genética y molecular de algunas de estas características es conservada (Wang et al., 2014a; Cubry et al., 2018; Wu et al., 2018) y en otros casos es diferente en ambas especies (Wu et al., 2017; Lv et al., 2018).

La información obtenida en la cuenca del río Níger (Benín, África occidental) ha permitido identificar un posible patrón de desarrollo de una agricultura diversificada en ambientes húmedos y de secano que habría contribuido a promover la urbanización y la formación del Estado. Este trabajo pudo identificar cuatro estados de desarrollo en el sistema agrícola de esta zona. El primero (900 a. C. - d. C. 300) caracterizado por la presencia dominante de mijo y, en forma secundaria, por el sorgo y caupí. El segundo período (d. C. 300 a 900) con una mayor abundancia de arroz africano y, en menor medida, de mijo, sorgo, y caupí, y que fue capaz de sostener un mayor nivel de urbanismo en la región. Un tercer período (d. C. 1.900 a 1.400) en que se observó un aumento del mijo, reducción de arroz africano y un aumento de la población. Un cuarto período donde se observó la desaparición del arroz, disminución del mijo y la aparición de frutales, influido, posiblemente, por la presencia de un mayor comercio, explotación de nuevas áreas de secano y el comercio de esclavos (Champion y Fuller, 2018). Esta disminución de la superficie sembrada del arroz africano (Semon et al., 2005; Van Andel, 2010) ha significado la pérdida de variabilidad genética (Linares, 2002; Semon et al., 2005).

## Diseminación del arroz africano fuera de África

Una vez domesticado el arroz africano desde su(s) centro(s) de origen(es), se empezó a diseminar a otros países de África (Vaughan, 1994; Ndjioudjop et al., 2017) y al Nuevo Mundo en el siglo XVII, principalmente a través del comercio de esclavos (Carney, 2001). Es así como el arroz africano habría llegado a varios países de América como Brasil, Guyana, Surinam, El Salvador, Panamá, Guayana Francesa, Jamaica, Surinam (Portères, 1976; Carney, 1998; Nayar, 2010; Van Andel, 2010) y al Estado de Carolina (Vaughan, 1994; Carney, 2005; van Andel, 2010; van Andel et al., 2016) y Georgia en U.S.A. (Carney, 2015), donde se usaba como alimento y en algunas actividades ceremoniales (Linares, 2002; Van Andel, 2010).

Para América, la incorporación del cultivo del arroz africano constituyó un legado económico y cultural importante de África Occidental. Además, constituyó un alimento de primera necesidad para los esclavos fugitivos de las Guyanas, Brasil, México, Centroamérica y el Caribe, y de autoconsumo para la población del sur de U.S.A., Brasil y Cuba (Carney, 2015).

## Introducción y distribución del arroz asiático en el continente africano

El comercio de Asia con África significó la introducción de plantas y animales que permitieron suplementar la falta de alimentos, medicinas, cosméticos y productos suntuarios, escasos y lujosos.

En este contexto, el arroz y el azúcar fueron considerados como productos alimenticios, medicinales y en algunos casos suntuarios (Figura 12).

El proceso de introducción del arroz asiático al continente africano no está muy clara, por lo cual se plantean varias alternativas en relación a quienes fueron los responsables y el tiempo de introducción: a) al este de África a través del Océano Índico (Crowther et al., 2018) por comerciantes provenientes de India en el siglo I a. C. (Linares, 2002) o en la Edad del Hierro; b) por comerciantes y misioneros árabes provenientes de Egipto (Semon et al., 2005; Boivin et al., 2014) o por misioneros españoles (Maji et al., 2017); c) a la costa occidental de África (Senegal, Guinea-Bissau y Sierra Leona) por portugueses, alrededor del año 1.500 (Portères, 1962; Linares, 2002; Sarla y Swamy, 2005; Sweetney y McCouch, 2007; Nayar, 2012; Maji et al., 2017); d) por inmigrantes provenientes de Malasia e Indonesia entre los siglos VII y XII, o por los comerciantes musulmanes en las costas de Kenia, aunque no lograron que el arroz se diseminara a otros lugares de África (Carney, 2001).

Las primeras introducciones del arroz asiático fueron facilitadas por los propios agricultores africanos que ya tenían un sistema de producción de arroz bien desarrollado en la zona (Carney, 2001). Pero fue hasta el período Medieval/Islámico cuando las introducciones de los cultivos, entre ellos el arroz, empezaron a impactar en la alimentación africana. Por ejemplo, en la costa oriental de África se produjo un aumento considerable del consumo de arroz en la primera parte del 2.000 a. C. (Boivin et al., 2014) y una disminución hasta 1.500 a. C. Esta situación coincidió con el aumento de la producción de frutos oleaginosos y algodón de mayor valor comercial, y del comercio de esclavos que afectó la disponibilidad de mano de obra (Champion y Fuller, 2018).

Actualmente, el Centro Internacional de Arroz Africano (AfricaRice) es una de las instituciones dedicadas a almacenar, caracterizar y mejorar el germoplasma de arroz africano. El banco de germoplasma del AfricaRice contiene alrededor de 20.000 accesiones de arroz, de las cuales alrededor de 3.900 accesiones pertenecen a *O. glaberrima*. Algunas de las accesiones de *O. glaberrima* (Orjuela et al., 2014; Meyer et al., 2016; Ndjioudjop et al., 2017; 2018a; Singh et al., 2019) y de especies silvestres (*O. longistimata*, *O. barthii* y *O. stapfii*) han sido caracterizadas y utilizadas en los programas de mejoramiento genético del arroz africano (Sié et al., 2012), a pesar de la barrera genética existente cuando se realizan cruzamientos interespecíficos entre *O. sativa* y *O. glaberrima* (Jones et al., 1997; Xie et al., 2019; Koide et al., 2008; 2018).

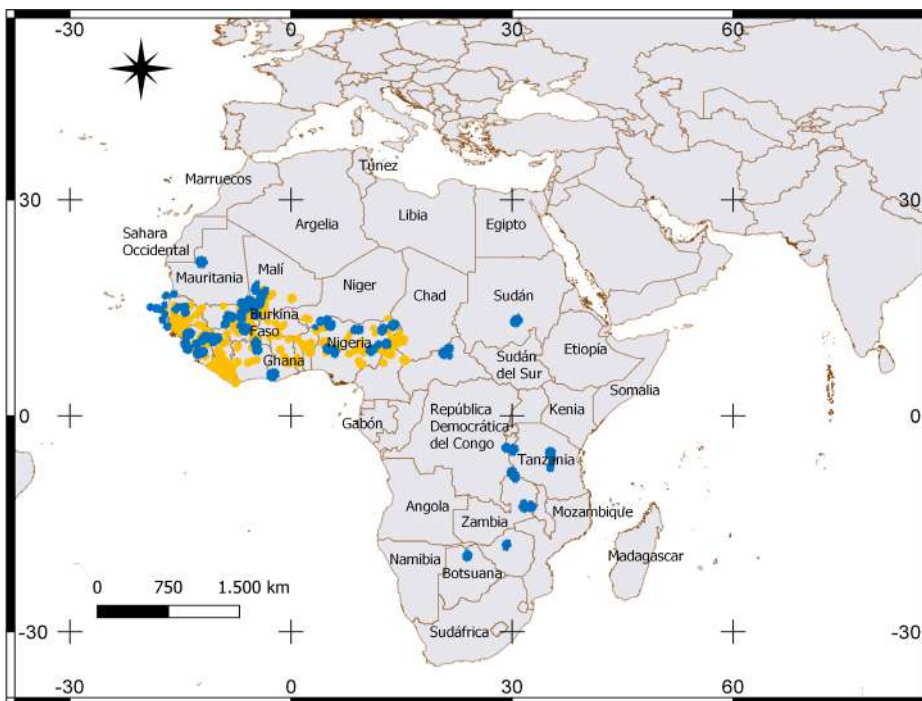
**Camerún** La primera información del cultivo de arroz está fechada en 1930 en la parte norte del país. En 1950 se creó la Estación Experimental de Rizicultura de Pauus, para atender las necesidades del cultivo de arroz en esta zona. En 1954 se creó la Sociedad de Expansión y Modernización del Arroz de Yagouna (en inglés SEMRY) que le dio un importante empuje a la expansión del cultivo del arroz y a la construcción de infraestructura de riego apta para el desarrollo del cultivo (Goufo, 2008).

**Egipto.** Una hipótesis señala que el arroz fue introducido a Egipto desde la India por los comerciantes hindúes a finales del siglo I a. C., quienes habrían usado los puertos de Berenice y Myos Hormos para la entrada y salida de productos provenientes de la India, del Sudeste Asiático y del sur de Arabia. Otra hipótesis plantea que el cultivo del arroz pudo haber sido introducido por los árabes que ocuparon Egipto en 642 a. C., quienes promovieron su cultivo y llegaron a establecer algunas zonas de producción de arroz en el país (Ruf, 1993; Van der Veen, 2011).

**Madagascar y Comoras.** Datos arqueobotánicos indican que el arroz fue introducido a Madagascar y a las islas Comoras por colonizadores provenientes del sur de Asia (Carney, 2001; Fuller et al., 2010b; Crowther et al., 2016) a diferencia de la introducción por comerciantes ocurrida en otras regiones de África (Crowther et al., 2016).

Otros estudios plantean que dos olas de migrantes podrían haber introducido el arroz a Madagascar a través del Océano Índico (Boivin et al., 2013). La primera oleada está asociada con la expansión de los habitantes austronésicos, especialmente desde Malasia y Java, entre d. C. 400 y 1.000 al este de Madagascar, donde se introdujo el arroz del tipo *japonica* tropical por los malasioes provenientes de Indonesia. La segunda migración a Madagascar habría introducido el arroz tipo *indica* en forma más masiva, aproximadamente entre 800 y 1.400 años atrás (Mather et al., 2010).

El arroz encontrado en las islas Comoras, y posiblemente en Madagascar, pertenecía a una mezcla de los tipos *indica* y *japonica*, lo que apoya la hipótesis que los primeros cultivos del arroz introducidos fueron una mezcla de ellos (Crowther et al., 2016), como ocurrió en el sur de Asia (Castillo et al., 2016; Crowther et al., 2016), con presencia de hibridación entre ambos tipos de arroz y reducida diversidad genética y separación de grupos adaptados a zonas específicas de Madagascar (Khush, 1997; Koji, 1997; Mather et al., 2010; Radanielina et al., 2013).



**Figura 12.** Distribución actual del arroz en África (Adaptado de Vincent et al., 2013).

**Tanzania.** Un estudio de restos arqueológicos en el norte de la Isla de Pemba, Tanzania, mostró que sus habitantes dependían fuertemente del cultivo del mijo, pero posteriormente se habían especializado en el cultivo del algodón, arroz y coco, producto del crecimiento del comercio con la ciudad de Chwaka durante los siglos XI y XV, lo cual coincide con el período de mayor urbanización e islamización de la costa este de África (Walshaw, 2010).

## Consideraciones finales

El género *Oryza* está compuesto de 22 especies, de las cuales *O. sativa* (arroz asiático) y *O. glaberrima* (arroz africano) son cultivadas. Las especies silvestres han sido utilizadas como fuentes de genes para mejorar características productivas del arroz asiático. Este último posee una amplia distribución geográfica, a diferencia del arroz africano que está prácticamente reducido a una pequeña superficie en la parte Occidental de África. En el arroz asiático se pueden distinguir varios grupos: *indica*, *japonica* tropical, *japonica* templado, *aus* y *aromatico*. El origen del arroz *japonica* es ubicado en la zona sureste de China, donde actualmente se plantea la presencia de varios centros de domesticación, a diferencia del arroz *indica*, *aus* y *aromatico*, cuyo origen estaría en la India, aunque el origen de cada uno de ellos es diferente. El progenitor silvestre del arroz *japonica* es una población del complejo *O. rufipogon*, a diferencia del arroz *indica* cuyo posible origen está en el cruzamiento y retrocruzamientos del arroz proto-*indica* (*O. nivara*) con el arroz *japonica* proveniente de China. En el del arroz *aus* está en poblaciones del complejo *O. rufipogon* y en el arroz *aromatico* en la descendencia de un cruzamiento entre poblaciones silvestres locales y el arroz *japonica* proveniente de China. Además de estos grupos genéticos diferentes, existen, comercialmente, el arroz glutinoso y el arroz pigmentado que pueden estar presentes en algunos de los grupos mencionados anteriormente. Finalmente, el progenitor silvestre del arroz africano es *O. barthii*.

## Referencias

- Agnoun, Y., Biaou, S., Sié, M., et al. 2012. The African rice *Oryza glaberrima* Steud.: Knowledge distribution and prospects. *Int. J. Biol.* 4:158-180.
- Ali, M., McClung, A., Jia, M., et al. 2012. A rice diversity panel evaluated for genetic and agro-morphological diversity between subpopulations and its geographic distribution. *Crop Sci.* 51:20121-2015.
- Banterng, P., Joralee, A. 2015. Evaluation of black glutinous rice genotypes for stability of gamma oryzanol and yield in tropical environment. *Turk. J. Field Crops* 20:142-149.
- Barker, R. 2011. The origin and spread of early-ripening Champa rice: It's impact on Song Dynasty China. *Rice* 4:184-186.
- Barry, M., Pham, J., Noyer, J., et al. 2007. Genetic diversity of the two cultivated rice species (*O. sativa* & *O. glaberrima*) in Maritime Guinea. Evidence for interspecific recombination. *Euphytica* 154:127-137.
- Barton, L., Newsome, S., Chen, F-H., et al. 2009. Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:5523-5528.
- Bates, J., Petrie, C.A., Singh, R.N. 2017. Approaching rice domestication in South Asia: New evidence from Indus settlements in northern India. *J. Archaeol. Sci.* 78:193-201.
- Bates, J., Singh, R., Petrie, C. 2016. Exploring Indus crop processing: combining phytolith and macrobotanical analyses to consider the organization of agriculture in northwest India c.3200-1500 BC. *Veg. Hist. Archaeol. (special issue)* 26:25-41.

- Bellwood, P. 2005. First farmers: the origins of agricultural societies. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bellwood, P. 2011. The checkered prehistory of rice movement southwards as a domesticated cereal-from the Yangzi to the Equator. *Rice* 4:93-103.
- Bernier, J., Kumar, A., Venuprasad, R., et al. 2009. Characterization of the effect of a QTL for drought resistant in rice, *qt12.1*, over a range of environments in the Philippines and eastern India. *Euphytica* 166:207-217.
- Bin Rahman, A., Zhang, J. 2013. Rayada specialty: the forgotten resource of elite features of rice. *Rice* 6:41.
- Bin Rahman, A., Zhang, J. 2016. Flood and drought tolerance in rice: opposite but may coexist. *Food Energy Sec.* 5:76-88.
- Boivin, N., Crowter, A., Helm, R., et al. 2013. East Africa and Madagascar in the Indian Ocean world. *J. World Prehist.* 26:213-281.
- Boivin, N., Crowther, A., Prendergast, M., et al. 2014. Indian Ocean food globalization and Africa. *Afr. Archaeol. Rev.* 31:547-581.
- Boivin, N., Fuller, D., Crowther, A. 2012. Old world globalization and the Columbian exchange: Comparison and contrast. *World Archaeol.* 44:452-469.
- Boivin, N., Fuller, D., Korisettar, R., et al. 2006. First farmers in South India: the role of internal processes and external influences in the emergence and transformation of South India's earliest settled societies. *Pragdhara* 18:180-199.
- Boonsit, P., Pongpiachan, P., Julsrigival, S., et al. 2010. Gamma oryzanol content in glutinous purple rice landrace varieties. *C.M.U. J. Nat. Sci.* 9:151-157.
- Bourgis, F., Guyot, R., Gherbi, H., et al. 2008. Characterization of the major fragrance gene from an *aromatic japonica* rice and analysis of its diversity in Asian Cultivated rice. *Theor. Appl. Genet.* 117:353-368.
- Bradbury, L., Fitzgerald, T., Henry, R., et al. 2005. The gene for fragrance in rice. *Plant Biotechnol. J.* 3:363-370.
- Bradley, D. 2011. Proto-Tibeto-Burman grain crops. *Rice* 4:134-141.
- Brooks, S., Yan, W., Jackson, A., et al., 2008. A natural mutation in *rc* reverts white pericarp to red and results in a new, dominant, wild type allele: *Rc-g*. *Theor. Appl. Genet.* 117:575-580.
- Brozynska, M., Furtado, A., Henry, R. 2016: Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement. *Plant Biotechnol. J.* 14:1070-1085.
- Butardo, V., Anacleto, R., Parween, S., et al. 2017. Systems genetics identifies a novel regulatory domain of amylose synthesis. *Plant Physiol.* 173:887-906.
- Cai, H., Morishima, H. 2000. Diversity of rice varieties and cropping system in Bangladesh deepwater areas. *JARQ. Jpn. Agron. Res. Q.* 34:225-231.
- Caicedo, A., Williamson, S., Hernandez, R., et al. 2007. Genome-wide patterns of nucleotide polymorphism in domesticated rice. *PLoS Genet.* 3:1745-1756.
- Calingacion, M., Laborte, A., Nelson, A., et al. 2014. Diversity of global rice markets and the science required for consumer-targeted rice breeding. *PLoS ONE* 9:1-12.
- Carney, J. 1998. The role of African rice and slaves in the history of rice cultivation in the Americas. *Human Ecol.* 26:525-545.
- Carney, J. 2001. African rice in the Columbian exchange. *J. Afr. Hist.* 42:377-396.

- Carney, J. 2002. Black rice. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Carney, J. 2005. Rice and memory in the age of enslavement: Atlantic passages to Suriname, slavery and abolition. *Slav. Abol.* 26:1217-1228.
- Carney, J. 2015. El origen africano del cultivo del arroz en las Américas. *Asclepio* 67(1):p077.
- Casartelli, A., Riewe, D., Hubberten, H., et al. 2018. Exploring traditional *aus*-type rice for metabolites conferring drought tolerance. *Rice* 11:9.
- Castillo, C., Tanaka, K., Sato, Y., et al. 2016. Archaeogenetic study of prehistoric rice remains from Thailand and India: Evidence of early *japonica* in South and Southeast Asia. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 8:523-543.
- Catling, H. 1992. Rice in deep water. McMillan Press, London, UK.
- Champion, L., Fuller, D. 2018. New evidence on the development of millet and rice economies in the Niger river basin: archaeological results from Benin. p. 529-547. In Mercuri, A.M., D'Andrea, A.C., Fornaciari, R. (eds.) *Plant and people in the African past*. Springer Nature, Switzerland.
- Chang, 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rices. *Euphytica* 25:425-441.
- Chen, F., Dong, G., Zhang, D., et al. 2015. Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 BP. *Science* 347:248-250.
- Chen, C., He, W., Nassirou, T., et al. 2017. Molecular characterization and genetic diversity of different genotypes of *O. sativa* and *Oryza glaberrima*. *Electron. J. Biotechnol.* 30:48-57.
- Chen, G., Zhou, X., Wang, J., et al. 2020. Kushan Period rice in the Amu Darya Basin: evidence for prehistoric exchange along the southern Himalaya. *Sci. Chin. Earth Sci.* 63: 841.
- Cheng, A., Han, X., Wu, Y., et al. 2014. The function and catalysis of 2-oxoglutarate-dependent oxygenases involved in plant flavonoid biosynthesis. *Int. J. Mol. Sci.* 15:1080-1095.
- Cheng, C., Motohashi, R., Tsuchimoto, S., et al. 2003. Polyphyletic origin of cultivated rice: based on the interspersed pattern of SINEs. *Mol. Biol. Evol.* 20:67-75.
- Choi, J., Groen, S., Zaaijer, S., et al. 2018. Nanopore sequence-based genome assembly of the basmati rice. Preprint at <https://doi.org/10.1101/396515>.
- Choi, J., Platts, A., Fuller, D., et al. 2017. The rice paradox: Multiple origins but single domestication in Asian rice. *Mol. Biol. Evol.* 34:969-979.
- Choi, J., Purugganan, M. 2018. Multiple origin but single domestication led to *Oryza sativa*. *G3-Genes Genom. Genet.* 8:797-803.
- Choi, J., Zaidem, M., Gutaker, R. 2019. The complex geography of domestication of the African rice *Oryza glaberrima*. *PLoS Genet.* 15(3):e1007414.
- Cicero, A., Gaddi, A. 2001. Rice bran oil and gamma-oryzanol in the treatment of hyperlipoproteinaemias and other conditions. *Phytother. Res.* 15:277-289.
- Civán, P., Ali, S., Batista-Navarro, R., et al. 2019. Origin of the aromatic group of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) traced to the Indian Subcontinent. *Genome Biol. Evol.* 11:832-843.
- Civán, P., Brown, T. 2016. Diversity patterns across 1,800 chloroplast genomes of wild (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*O. sativa* L.) Preprint at <http://dx.doi.org/10.1101/094482>.
- Civán, P., Brown, T. 2017. Origin of rice (*Oryza sativa* L.) domestication genes. *Genet. Res. Crop Evol.* 64:1125-1132.
- Civán, P., Brown, T. 2018. Role of genetic introgression during the evolution of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) *BMC Evol. Biol.* 18:57.

- Civán, P., Graig, H., Cox, C., et al. 2015. Three geographical separate domestications of Asian rice. *Nat. Plants* 1:15164.
- Clark, J. 1967. The problem of Neolithic culture in Sub-Saharan Africa. p. 601-627. In Bishop, W., Clark, J. (eds.) *Background to evolution in Africa*. Chicago University Press, Chicago, USA.
- Cobo, J., Fort, J., Isern, N. 2019. The spread of domesticated rice in Eastern and Southeastern Asia was mainly demic. *J. Archaeol. Sci.* 101:123-130.
- Cohen, D.J. 2011. The beginnings of agriculture in China: a multiregional view. *Curr. Anthropol.* 52(Suppl. 4):S273-S293.
- Constantini, L. 2008. The first farmers in western Pakistan: the evidence of Neolithic agro-pastoral settlement of Mehrgarh. *Pragdhara* 18:167-178.
- Cooke, M., Fuller, D. 2015. Agricultural continuity and change during the Megalithic and Early Historic Period in South India. p. 445-476. In Basa, K., Mohanty, R., Ota, S. (eds.) *Megalithic traditions in India. Archaeology and Ethnography. Vol II. Application of Scientific Techniques & Ethnographic Studies*. Indira Gandhi Rasthriya Manav Sangrahalaya, Aryan Books International, New Delhi, India.
- Crawford, G., Chen, X., Luan, F., et al. 2016. People and plant interaction at the Houli culture Yuezhuan site from Shandong province, China. *The Holocene* 26:1594-1604.
- Crawford, G., Chen, X., Wang, J. 2006. Houli culture rice from the Yuezhuan site, Jinan. *East Asia Archaeol.* 3:247-251.
- Crawford, G., Underhill, A., Zhao, Z., et al. 2005. Late Neolithic plant remains from Northern China: preliminary results from Liangchengzhen, Shandong. *Curr. Anthropol.* 46:309-317.
- Crowther, A., Lucas, L., Helm, R., et al. 2016. Ancient crops provide first archaeological signature of the westward Austronesian expansion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 113:6635-6640.
- Crowther, A., Prendergast, M., Fuller, D., et al. 2018. Subsistence mosaics, forager-farmer interactions, and the transition to food production in eastern Africa. *Quat. Int.* 489:101-120.
- Cubry, P., Tranchant-Dubreuil, C., Thuillet, A., et al. 2018. The rise and fall of African rice cultivation revealed by analysis of 246 new genomes. *Curr. Biol.* 28:1-9.
- D'Alpoim Guedes, J. 2011. Millet, rice, social complexity, and the spread of agriculture to the Chengdu Plain and Southern China. *Rice* 4:104-113.
- D'Alpoim Guedes, J., Butler, E. 2014. Modeling constraints on the spread of agriculture to the Southwest China with thermal niche models. *Quat. Int.* 349:29-41.
- D'Alpoim Guedes, J., He, K., We, X., et al. 2013. Site Baodun yield earliest evidence for the spread of rice and foxtail millet agriculture to south-west China. *Antiquity* 87:758-771.
- D'Alpoim Guedes, J., Jin, G., Bocinnsky, K. 2015. The impact of climate on the spread of rice to north-eastern China: A new look at the data from Shandong Province. *PLoS ONE* 10:e0130430.
- Dal Martello, R., Min, R., Stevens, C., et al. 2018. Early agriculture at the crossroads of China and Southeast Asia: Archaeobotanical evidence and radiocarbon dates from Baiyangcun, Yunnan. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 20:711-721.
- De Wet, L., Oelke, E. 1978. Domestication of American wild rice (*Zizania aquatic* L., Gramineae). *J. d'Agric. Trad. Bot. Appl.* 25:67-74.
- Deng, Z., Hung, H-C., Carson, M., et al. 2018. The first discovery of Neolithic rice remains in eastern Taiwan: phytolith evidence from Chaolaiqiao site. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 10:1477-1484.



- Deng, Z., Qin, L., Gao, Y., et al. 2015. From early domesticated rice of the Middle Yangtze basin to millet, rice and wheat agriculture: archaeobotanical macro-remains from Baligang, Nayang Basin, Central China (6700-500 BC). *PLoS ONE* 10(10):e0139885.
- Dingkuhn, N., Jones, M., Johnson, E., et al. 1988. Growth and yield potential of *Oryza sativa* and *O. glaberrima* upland rice cultivars and their interspecific progenies. *Field Crops Res.* 57:57-69.
- Dramé, K., Sanchez, I., Gregorio, G., et al. 2011. Suitability of a selected set of simple sequence repeats (SSR) markers for multiplexing and rapid molecular characterization of African rice (*Oryza glaberrima* Steud.). *Afr. J. Biotechnol.* 10:6675-6685.
- Duan, S., Lu, B., Li, Z., et al. 2007. Phylogenetic analysis of AA-genome *Oryza* species (Poaceae) based on chloroplast, mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Biochem. Genet.* 45:113-129.
- Fatakuchi, K., Sié, M. 2009. Better exploitation of African rice (*Oryza glaberrima* Steud.) in varietal development for resource-poor farmers in West and Central Africa. *Agric. J.* 4:96-102.
- Ferrari, B., Gianinetti, A., Finocchiaro, F., et al. 2015. *Rc* gene sequence and expression evaluation in a red-kernel rice. *J. Rice Res.* 3:145.
- Fitzgerald, M., Sackville, H., Calingacion, M., et al. 2008. Is there a second fragrance gene in rice? *Plant Biotechnol. J.* 6:416-423.
- Fofana, B., Rauber, R. 2000. Weed suppression ability of upland rice under low-input conditions in West Africa. *Weed Res.* 40:271-280.
- Fujino, K., Yamanouchi, U., Yano, M. 2013. Roles of the *Hd5* gene controlling heading date for adaptation to the northern limits of rice cultivation. *Theor. Appl. Genet.* 126:611-618.
- Fuller, D. 2006. Agricultural origins and frontiers in South Asia: A working synthesis. *J. World Prehist.* 20:1-86.
- Fuller, D. 2007. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Ann. Bot.* 100:903-924.
- Fuller, D. 2011a. Finding plant domestication in the Indian subcontinent. *Curr. Anthropol.* 52: S347-S362.
- Fuller, D. 2011b. Pathways to Asian civilizations: tracing the origins and spread of rice and rice cultures. *Rice* 4:78-92.
- Fuller, D., Allaby, R., Stevens, C. 2010a. Domestication as innovation: the entanglement of techniques, technology and chance in the domestication of cereals crops. *World Archaeol.* 42:13-28.
- Fuller, D., Asouti, E., Purugganan, M. 2012a. Cultivation as slow evolutionary entanglement: comparative data on rate and sequence of domestication. *Veg. Hist. Archaeobot.* 21:131-145.
- Fuller, D., Boivin, N., Korisettar, R. 2007a. Dating the Neolithic of South India: new radiometric evidence for key economic, social and ritual transformations. *Antiquity* 81:755-778.
- Fuller, D., Castillo, C. 2015. Diversification and cultural construction of a crop: The case of glutinous rice and waxy cereals in the food cultures of Eastern Asia. In Lee-Thorp, J., Katzenberg, A. (eds.) *The Oxford Handbook of the Archaeology of diet.* doi:10.1093/oxfordhb/9780199694013.013.8.
- Fuller, D., Castillo, C., Murphy, C. 2016a. How rice fail to unify Asia. Globalization and regionalism of early farming traditions in the monsoon world. p. 711-729. In Hodos, T., Stark, M. (eds.) *The Routledge handbook of archaeology and globalization.* Routledge, London, UK.
- Fuller, D., Denham, T., Arroyo-Kalin, M., et al. 2014. Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111:6147-61-52.

- Fuller, D., Harvey, E., Qin, L. 2007b. Presumed domestication? Evidence for rice cultivation and domestication in the fifth millennium BC of the lower Yangtze region. *Antiquity* 81:316-331.
- Fuller, D., Murphy, C. 2014. Overlooked but not forgotten: India as a Center for agricultural domestication. *Gen. Anthropol.* 21:4-8.
- Fuller, D., Qin, L. 2009. Water management and labor in the origins and dispersal of Asian rice. *World Archaeol.* 41:88-111.
- Fuller, D., Qin, L. 2010. Declining oaks, increasing artistry, and cultivating rice: the environmental and social context of the emergence of farming in the lower Yangtze region. *Environ. Archaeol.* 15:139-159.
- Fuller, D., Qin, L., Harvey, E. 2008. A critical assessment of early agriculture in East Asia, with emphasis on Lower Yangtze rice domestication. *Pradghara* 18:17-52.
- Fuller, D., Qin, L., Zheng, Y., et al. 2009. The domestication process and domestication rate in rice: spikelet bases from the lower Yangtze. *Science* 341:65-67.
- Fuller, D., Rowlands, M. 2011. Ingestion and food technologies: Maintaining differences over the long-term in West, South and East Asia. p. 37-60. In Wilkinson, T., Sherratt, S., Bennet, J. (eds.) *Interweaving worlds: Systemic interactions in Eurasia, 7th to the 1st Millennia BC.* Oxbow Books, Oakville, Oxford, UK.
- Fuller, D., Sato, Y. 2008. *Japonica* rice carried to, not from, Southeast Asia. *Nat. Genet.* 40:1264-1265.
- Fuller, D., Sato, Y., Castillo, C., et al. 2010b. Consilience of genetics and archaeobotany in the entangled history of rice. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2:115-131.
- Fuller, D., van Etten, J., Manning, K., et al. 2011. The contribution of rice agriculture and livestock pastoralism to prehistoric methane levels. An archaeological assessment. *The Holocene* 21:1-17.
- Fuller, D., Weisskopf, A. 2011. The early rice project: from domestication to global warming. *Archaeol. Int.* 13:44-51.
- Fuller, D., Weisskopf, A., Castillo, C. 2016b. Pathways of rice domestication across Asia. *Archaeol. Int.* 19:84-96.
- Fuller, D., Willcox, G., Allaby, R. 2012b. Early agricultural pathways: moving outside the 'core area' hypothesis in southwest Asia. *J. Exp. Bot.* 63:617-633.
- Furukawa, T., Maekawa, M., Oki, T., et al. 2007. The *Rc* and *Rd* genes are involved in proanthocyanidin synthesis in rice pericarp. *Plant J.* 49:91-102.
- Gamuyao, R., Chin, J., Pariasca-Tanaka, J., et al. 2012. The protein kinase Psto11 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature* 488:535-539.
- Gao, Y., Dong, G., Yang, X., et al. 2020. A review on the spread of prehistoric agriculture from southern China to mainland Southeast Asia. *Sci. China Earth Sci.* 65:615-625.
- Gao, D., He, B., Zhou, Y., et al. 2011. Genetic and molecular analysis of a purple sheath somaclonal mutant in *japonica* rice. *Plant Cell Rep.* 30:901-911.
- Gao, L., Innan, H. 2008. Non-independent domestication of the two rices subspecies, *Oryza sativa* ssp. *indica* and ssp. *japonica*, demonstrated by multilocus microsatellites. *Genetics* 179:965-976.
- Garris, A., McCouch, S., Kresovich, S. 2003. Population structure and its effects on haplotype diversity and linkage disequilibrium surrounding the *Xa5* locus of rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics* 165:759-769.

- Garris, A., Tai, T., Cobun, J., et al. 2005. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics* 169:1631-1638.
- Gaur, A., Wani, S., Oandita, D., et al. 2016. Understanding the fragrance in rice. *J. Rice Res.* 4:e125.
- Gavarito, A., Guyot, R., Lozano, J., et al. 2010. A genetic model for the female sterility barrier between Asian and African cultivated rice species. *Genetics* 185:1425-1440.
- Ge, S., Sang, T., Lu, B., et al. 1999. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96:14400-14405.
- Glaszmann, J. 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor. Appl. Genet.* 74:21-30.
- Goufo, P. 2008. Rice production in Cameroon: a review. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 4:745-756.
- Grombacher, A., Porter, R., Everett, L. 1997. Breeding wild rice. *Plant Breed. Rev.* 14:237-265.
- Gross, B., Steffen, F., Olsen, K. 2010. The molecular basis of white pericarps in African domesticated rice: novel mutations at the *Rc* gene. *J. Evol. Biol.* 23:2747-2753.
- Gross, B., Zhao, Z. 2014. Archaeological and genetics insights into the origins of domesticated rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111:6190-6197.
- Gunaratne, A., Wu, K., Li, D., et al. 2013. Antioxidant activity and nutritional quality of traditional red-grained rice varieties containing proanthocyanidins. *Food Chem* 138:1153-1161.
- Gutaker, R., Groen, S., Bellis, E., et al. 2020. Genomic history and ecology of the geographic spread of rice. *Nat. Plants* 6:492-502.
- Harushima, Y., Nakagahra, M., Yano, S., et al., 2002. Diverse variation of reproductive barriers in three intraspecific rice crosses. *Genetics* 160:313-322.
- Harvey, E., Fuller, D., Mohanty, R., et al. 2006. Early agriculture in Orissa: Some archaeobotanical results and field observations on the Neolithic. *Man Environ.* 31:21-32.
- Hattori, Y., Nagai, K., Furukawa, S., et al. 2009. The ethylene response factor *SNORKEL 1* and *SNORKEL 2* allow rice adapt to deep water. *Nature* 460:1026-1030.
- He, K., Lu, K., Zhang, J., et al. 2017. Prehistoric evolution of the dualistic mixed rice and millet farming in China. *Holocene* 27:1885-1898.
- He, Z., Zhai, W., Wen, H., et al. 2011. Two evolutionary histories in the genome of rice: the role of domestication genes. *PLoS Genetics* 7(6):e1002100.
- Hsieh, J., Hsing, T., Hsu, P., et al. 2011. Studies in ancient rice-where botanists, agronomists, archaeologists, linguistics, and ethnologist meet. *Rice* 4:178-183.
- Hu, M., Lv, S., Wu, W., et al. 2018. The domestication of plant architecture in African rice. *Plant J.* 94:661-668.
- Hu, H., Mu, J., Zhang, H-J., et al. 2006. Differentiation of a miniature inverted transposable element (MITE) system in Asian rice cultivars and its inference for a diphyletic origin of two sub-species of Asian cultivated rice. *J. Int. Plant Biol.* 48:260-267.
- Hua, L., Wang, D., Tan, L., et al. 2015. *LABA1*, a domestication gene associated with long, barbed awns in wild rice. *Plant Cell* 27:1875-1888.
- Huang, X., Han, B. 2016. Rice domestication occurred through single origin and multiple introgressions. *Nat. Plants* 2:15207.

- Huang, X., Kurata, N., Wei, X., et al. 2012. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature* 490:497-501.
- Huang, X., Zhao, Q., Han, B. 2015. Comparative population genomics reveals strong divergence and infrequent introgression between Asian and African rice. *Mol. Plant* 8:958-960.
- Hung, H. 2019. Prosperity and complexity without farming: the south China coast, c.5000-3000 BC. *Antiquity* 93:325-341.
- Hung, H., Carson, M. 2014. Foragers, fishers and farmers: origins of Taiwanese Neolithic. *Antiquity* 88:1115-1131.
- Ikehashi, H. 2014. Domestication and long-distance dissemination of rice: a revised version. *J. Rice Res.* 3:128.
- Jain, S., Jain, K., McCouch, S. 2004. Genetic analysis of Indian aromatic and quality rice (*Oryza sativa* L.) germplasm using panels of fluorescently-labeled microsatellites markers. *Theor. Appl. Genet.* 109:965-977.
- Jiang, L., Liu, L. 2006. New evidence for the origins of sedentism and rice domestication in the lower Yangzi River, China. *Antiquity* 80:355-361.
- Jin, G., Wagner, M., Tarasov, P., et al. 2016. Archaeobotanical records of Middle and Late Neolithic agriculture from Shandong Province, East China, and a major change in regional subsistence during the Dawenkou Culture. *The Holocene* 26:1605-1615.
- Jin, G., Wu, W., Zhang, K., et al. 2014. 8000-year old rice remains from the north edge of the Shandong highlands, East China. *J. Archaeol. Sci.* 51:34-42.
- Jones, M., Dingkuhn, M., Aluro, K., et al. 1997. Interspecific *O. sativa* L. x *O. glaberrima* Steud: progenies in upland rice improvement. *Euphytica* 92:237-246.
- Juliano, B. 1972. Physicochemical properties of starch and protein in relation to grain quality and nutrition value of rice. p. 389-404. In *Rice breeding*. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Manila, Philippines.
- Juliano, B. 1985. *Rice: Chemistry and technology*. American Association of Cereal Chemists, St. Paul, Minnesota, USA.
- Juliano, B., Villareal, C. 1993. Grain quality evaluation of world rices. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Manila, Philippines.
- Kawakami, S., Ebana, K., Nishikawa, T., et al. 2007. Genetic variation in the chloroplast genome suggests multiple domestication of cultivated Asian rice (*Oryza sativa* L.) *Genome* 50:180-187.
- Khush, G. 1997. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Mol. Biol.* 35:25-34.
- Kim, H., Jung, J., Singh, N., et al. 2016. Population dynamics among six major groups of the *Oryza rufipogon* species complex, wild relative of cultivated Asian rice. *Rice* 9:56.
- Kim, D., Park, J., Lee, J., et al. 2018. A rice B-Box protein, OsBBX14, finely regulates anthocyanin biosynthesis in rice. *Int. J. Mol. Sci.* 9:E2190.
- Kingwell-Banham, E. 2019. Dry, rainfed or irrigated? Reevaluating the role and development of rice agriculture in Iron Age Historic South India using archaeobotanical approaches. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 11:6485-6500.
- Kingwell-Banham, E., Fuller, D. 2012. Shifting cultivators in South Asia: Expansion, marginalization and specialization over the long term. *Quat. Int.* 249:84-95.
- Kingwell-Banham, E., Harvey, K., Mohanty, R., et al. 2018. Archaeological investigations into Golbai Sasa and Gopalpur, two Neolithic-Chalcolithic settlements of Odisha. *Ancient Asia* 9:1-14.

- Kingwell-Banham, E., Petrie, C., Fuller, D. 2015. Early agriculture in South Asia. p. 261-288. In Barker, G., Goucher C. (eds.) In The Cambridge world history. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kinoshita, T., Maekawa, M. 1986. Genetical studies on rice plants. XCIV. Inheritance of purple leaf color found in *indica* rice. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 62:453-467.
- Klee, M., Zach, B., Bliss, H. 2004. Four thousand years of plant exploitation in the Lake Chad Basin (Nigeria), Part III: plant impressions in potsherds from the final Stone Age Gajiganna Culture. Veg. Hist. Archaeobot. 13:131-142.
- Klee, M., Zach, B., Neumann, K. 2000. Four thousand years of plant exploitation in the Chad Basin of northeast Nigeria. I. The archaeobotany of Kursakata. Veg. Hist. Archaeobot. 9:223-237.
- Koide, Y., Ogino, A., Yoshikawa, T., et al. 2018. Lineage-specific gene acquisition or loss is involved in interespecific hybrid sterility in rice. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 115:E1955-E1962.
- Koide, Y., Onishi, K., Nishimoto, D., et al. 2008. Sex-independent transmission ratio distortion system responsible for reproductive barriers between Asian and African rice species. New Phytol. 179:888-900.
- Koide, Y., Pariasca-Tanaka, J., Rose, T., et al., 2013. QTLs for phosphorus deficiency tolerance detected in upland NERICA varieties. Plant Breed. 132:259-265.
- Koji, T. 1997. Malayan cultivated rice and its expansion. Agric. Archaeol. 1:73-78.
- Kovach, M., Calingacion, F., Fitzgerald, M., et al. 2009. The origin and evolution of fragrance in rice (*Oryza sativa* L.) Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106:14444-14449.
- Kovach, M., Sweeney, M., McCouch, S. 2007. New insights into the history of rice domestication. Trends Genet. 23:578-587.
- Kumar, D., Prakash, P. 2020. Bioactive compound of rice (*Oryza sativa* L.): review on paradigm and its potential benefit in human health. Trend Food Sci. Technol. 97:355-365.
- Kushwaha, U. 2016. Black rice. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Kwon, S., Lee, J., Hong, S., et al. 2006. Genetic diversity and phylogenetic relationship in AA *Oryza sativa* species as revealed by Rim2/Hipa CACTA transposon display. Genes Genet. Syst. 81:93-101.
- Lanehart, R., Tykot, R., Underhill, A., et al. 2011. Dietary adaptation during the longshank period in China: stable isotope analyses at Liangchengzhen (southern Shandong). J. Archaeol. Sci. 38:2171-2181.
- Lee, G., Crawford, G., Lu, L., et al. 2007. Plants and people from the Early Neolithic to Shang periods in north China. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104:1087-1092.
- Li, X., Liu, H., Wang, M., et al. 2015. Combinations of *Hd2* and *Hd4* genes determine rice adaptability to Heilongjiang province, northern limit of China. J. Integr. Plant Biol. 57:698-707.
- Li, C., Zhang, D., Ge, S., et al. 2000. Identification of genomic constitution of three tetraploid *Oryza* species through two-probe genomics *in situ* hybridization. Int. Rice Res. Notes (IRRN) 25:19-22.
- Li, Z., Zheng, X., Ge, S. 2011. Genetic diversity and domestication history of African rice (*Oryza glaberrima*) as inferred from multiple gene sequences. Theor. Appl. Genet. 123:21-31.
- Li, C., Zhou, A., Sang, T. 2006a. Genetic analysis of rice domestication syndrome with the wild annual species, *Oryza nivara*. New Phytol. 170:185-193.
- Li, C., Zhou, A., Sang, T. 2006b. Rice domestication by reducing shattering. Science 311:1936-1939.

- Li, X, Zhou, X., Zhou, J., et al. 2007. The earliest archaeological evidence of the broadening agriculture in China recorded at Xishanping site in Gansu province. *Sci. China D-Earth Sci.* 50:1707-1714.
- Li, H., Zuo, X., Kang, L., et al. 2016. Prehistoric development in the Yunnan-Guizhou Plateau, Southwest China: archaeobotanical evidence. *Sci. China Earth Sci.* 59:1562-1573.
- Limtrakul, P., Semmarath, W., Mapoung, S. 2019. Anthocyanins and proanthocyanidins in natural pigmented rice and their bioactivities. doi:10.5772/intechopen.86962.
- Linares, O. 2002. African rice (*Oryza glaberrima*): History and future potential. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:16360-16365.
- Lipson, M., Cheronet, O., Mallick, S., et al. 2018. Ancient genomes document multiples waves of migrations in Southeast Asian prehistory. *Science* 361:92-95.
- Liu, R., Zheng, X., Zhou, L., et al. 2015. Population genetic structure of *Oryza rufipogon* and *Oryza nivara*: implications for the origin of *O. nivara*. *Mol. Ecol.* 24:5211-5228.
- Londo, J., Chiang, Y., Hung, K., et al. 2006. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:9578-9583.
- Lourith, N., Kanlayavattanukul, M. 2012. Antioxidant color of purple glutinous rice (*Oryza sativa*) color and its stability for cosmetic applications. *Adv. Sci. Letter* 5:1-4.
- Lu, B., Zheng, K., Qian, H., et al. 2002. Genetic differentiation of wild relatives of rice as assessed by RFLP analysis. *Theor. Appl. Genet.* 106:101-106.
- Luo, W., Yang, Y., Yao, L., et al. 2016. Phytolith records of rice agriculture during the Middle Neolithic in the middle reaches of Huai river region, China. *Quat. Int.* 426:133-140.
- Lv, S., Wu, W., Wang, M. et al. 2018. Genetic control of seed shattering during African rice domestication. *Nat. Plants* 4:331-337.
- Ma, J., Bennetzen, J. 2004. Rapid recent growth and divergence of rice unclear genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:12404-12410.
- Maeda H., Yamagushi, T., Omoteno, M., et al. 2014. Genetic dissection of black grain rice by the development of a near isogeneic line. *Breed. Sci.* 64:134-141.
- Maji, A., Ukwungwu, M., Nahemiah, D., et al. 2017. Rice: history, research and development in Nigeria. p. 1-2. In Nahemiah, D., Nkama, I., Maji, A., et al. (eds.) *Rice in Nigeria. Traditional recipes and research needs.* National Rice Research Institute, Badeggi/Niger State, Nigeria.
- Marcott, S., Shakun, J., Clark, P., et al. 2013. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. *Science* 339:1198-1201.
- Mather, K., Molina, J., Flowers, J., et al. 2010. Migration, isolation and hybridization in island crop populations: the case of Madagascar rice. *Mol. Ecol.* 19:4892-4905.
- McColl, H., Racimo, F., Vinner, L., et al. 2018. The prehistoric peopling of Southeast Asia. *Science* 361:88-92.
- McIntosh, S.K. 1995. Excavations at Jenne-Jeno, Hambarketolo, and Kaniana (Inland Niger Delta, Mali); the 1981 Season. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- McNally, K., Childs, K., Bohnert, R., et al. 2009. Genome wide SNP variation reveals relationships among landraces and modern varieties of rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:12273-12278.
- Meyer, R., Choi, J., Sanches, M., et al. 2016. Domestication history and geographical adaptation inferred from a SNP map of African rice. *Nat. Genet.* 48:1083-1088.

- Ministry of Agriculture and Cooperatives. 2008. Thai aromatic rice. Thai Agricultural Standard TAS 4001-2008. National Bureau of Agricultural Commodity and Food Standards. Ministry of Agriculture and Cooperatives, Thailand. ICS 67.060 Published in the Royal Gazette Vol. 125 Section 139 D, Bangkok, Thailand.
- Misra, S. 2009. Farming system in Jeypore tract of Orissa, India. *Asian Agr. Hist.* 13:271-292.
- Molina, J., Sikora, M., Garud, N., et al. 2011. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108:8351-8356.
- Monat, C., Pera, B., Ndjiondjop, M., et al. 2016. *De novo* assemblies of three *Oryza glaberrima* accessions provide first insights about pan-genome of African rices. *Genomes Biol. Evol.* 9:1-6.
- Morishima, H., Oka, H. 1970. A survey of genetic variations in the populations of wild *Oryza* species and their cultivated relatives. *Jpn. J. Genet.* 45:371-385.
- Moukoubi, Y., Sie, M., Vodouhe, R., et al., 2011. Screening of rice varieties for their weed competitiveness. *Afr. J. Agric. Res.* 6:5446-5456.
- Murphy, C., Fuller, D. 2016. The transition to agricultural production in India: South Asian entanglements of domestication. p. 344-357. In Schung, G.R., Walimbe, S.R. (eds.) *A companion to South Asian in the past*. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey, USA.
- Murray, S. 2004. Searching for the origins of African rice domestication. *Antiquity* 78:300.
- Nabholz, B., Sarah, G., Sabot, F., et al. 2014. Transcriptome population genomics reveals severe bottleneck and domestication cost in the African rice (*Oryza glaberrima*). *Mol. Ecol.* 23:2210-2227.
- Nagao, S., Takahashi, M. 1963. Genetical studies on rice plants. XXVII. Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. *J. Fac. Agri. Hokkaido Univ.* 58:72-130.
- Naik, S., Patnaik, J., Kingwell-Banham, E., et al. 2019. Archaeobotanical studies at Suabarei, Puri district, Odisha, India. *Curr. Sci.* 116:1373-1380.
- Nakamura, S. 2010. The origin of rice cultivation in the Lower Yangtze region, China. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2:107-113.
- Nasu, H., Gu, H., Momohara, A., et al. 2011. Land-use change for rice and foxtail millet cultivation in the Chengtoushan site, central China, reconstructed from weed seed assemblages. *Anthropol. Sci.* 4:1-14.
- Nayar, N. 2010. The history and genetics transformation of the African rice, *Oryza glaberrima* Steud. (Gramineae). *Curr. Sci.* 99:1681-1689.
- Nayar, N. 2012. Evolution of the African rice: a historical and biological perspective. *Crop Sci.* 52:505-512.
- Ndjiondjop, M-N., Alachiotis, N., Pavlidis, P., et al. 2019. Comparisons of molecular diversity indices, selective sweeps and population structure of African rice with its wild progenitor and Asian rice. *Theor. Appl. Genet.* 132:1145-1158.
- Ndjiondjop, M., Seck, P., Lorieux, M., et al. 2012. Effect of drought on *Oryza glaberrima* rice accessions and *Oryza glaberrima* derived-lines. *Asian J. Agric. Res.* 6:144-157.
- Ndjiondjop, M-N., Semagn, K., Gouda, A., et al. 2017. Genetic variation and population structure of *Oryza glaberrima* and development of a mini-core collection using DArTseq. *Front. Plant Sci.* 8:1748.
- Ndjiondjop, M-N., Semagn, K., Sow, M., et al. 2018a. Assessment of genetic variation and population structure of diversity rice genotypes adapted to lowland and upland ecologies in Africa using SNPs. *Front. Plant Sci.* 9:446.

- Ndjiondjop, M., Semagn, K., Zhang, J., et al. 2018b. Development of species diagnostic SNP markers for quality control genotyping in four rice (*Oryza* L.) species. *Mol. Breed.* 38:131.
- Nuijten, E., van Treuren, R. 2007. Spatial and temporal dynamics in genetic diversity in upland rice and late millet in The Gambia. *Genet. Res. Crop Evol.* 54:989-1009.
- Nuijten, E., van Treuren, R., Struk, P., et al. 2009. Evidence for the emergence of new rice types of interspecific hybrid origin in West African farmers' fields. *PLoS ONE* 4:e7335.
- OECD. 1999. Consensus document on the biology of *Oryza sativa* (Rice). Series on harmonization of regulatory oversight in biotechnology N° 14. ENV/JM/MONO (99)26. 52 p. Organization for Economic Cooperation and Development (OECD), Paris, France.
- Oh, H., Lee, Y., Byeon, E., et al. 2018. Whole-genome resequencing and transcriptomic analysis of genes regulating anthocyanin biosynthesis in black rice plants. *3 Biotech.* 8:115.
- Oikawa, T., Maeda, H., Oguchi, T., et al. 2015. The birth of a black rice gene and its local spread by introgression. *Plant Cell* 27:2401-2414.
- Oka, H.I. 1988. Origin of cultivated rice. 254 p. Japan Scientific Societies, Tokyo, Japan/Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- Oka, H.I., Morishima, H. 1982. Phylogenetic differentiation of cultivated rice. XXIII. Potentiality of wild progenitors to evolve the *indica* and *japonica* types of rice cultivars. *Euphytica* 31:41-50.
- Olsen, K.M., Caicedo, A.L., Polato, N., et al. 2006. Selection under domestication: evidence for a sweep in the *waxy* genomic region. *Genetics* 173:975-983.
- Olsen, K., Purugganan, M. 2002. Molecular evidence on the origin and evolution of glutinous rice. *Genetics* 162:941-950.
- Ong, M.H., Blanshard, J.M.V. 1995. Texture determinant of cooked, parboiled rice. II: Physicochemical properties and leaching behavior of rice. *J. Cereal Sci.* 21:261-269.
- Orijemie, E. 2018. The archaeology of the later Stone Age (LSA) in Nigeria: A review. p. 362-379. In Mercuri, A., D'Andrea, A.C., Fornaciari, R., et al. (eds.) *Plant and people in the African past*. Springer Nature, Cham, Switzerland.
- Orjuela, J., Sabot, F., Chéron, S., et al. 2014. An extensive analysis of the African rice genetic diversity through a global genotyping. *Theor. Appl. Genet.* 127:2211-2223.
- Pachauri, V., Singh, M., Singh, A., et al. 2010. Origin and genetic diversity of aromatic rice varieties, molecular breeding and chemical and genetic basis of rice aroma. *J. Plant Biochem. Biotechnol.* 19:127-143.
- Pariasca-Tanaka, J., Chin, J., Dramé, K., et al. 2014. A novel allele of the P-starvation tolerance gene *OsPSTOL1* from African rice (*Oryza glaberrima* Steud) and its distribution in the genus *Oryza*. *Theor. Appl. Genet.* 127:1387-1398.
- Pariasca-Tanaka, J., Lorieux, M., He, C., et al. 2015. Development of a SNP genotyping panel for detecting polymorphisms in *Oryza glaberrima*/*O. sativa* interspecific crosses. *Euphytica* 201:67-78.
- Park, S., Choi, M., Lee, J., et al. 2016. Molecular and biochemical analysis of two rice flavonoid 3'-hydroxylases to evaluate their roles in flavonoid biosynthesis in rice grain. *Int. Mol. Sci.* 17:1549-1562.
- Petrie, C., Bates, J. 2017. 'Multi-cropping', intercropping and adaptation to variable environments in Indus South Asia. *J. World Prehist.* 30:81-130.



- Petrie, C., Bates, J., Higham, T., et al. 2016. Feeding ancient cities in South Asia: dating the adoption of rice, millet and tropical pulses in the Indus civilization. *Antiquity* 90:1489-1504.
- Petrie, C., Singh, R., Bates, J., et al. 2017. Adaptation to variable environments, resilience to climate change. Investigating land, water and settlement in Indus northwest India. *Curr. Anthropol.* 58(1):1-30
- Platten, J., Egdane, J., Ismail, A., et al., 2013. Salinity tolerance, Na<sup>+</sup> exclusion and allele mining of HKT1; 5 in *Oryza sativa* and *Oryza glaberrima*: many sources, many genes, one mechanism? *BMC Plant Biol.* 13:32.
- Pokharia, A., Sharma, S., Tripathi, D., et al. 2016. Neolithic-Early historic (2500-200 BC) plant use: the archaeobotany of Ganga Plain, India. *Quat. Int.* 443 (Part B):223-237.
- Portères, R. 1962. Primary cradles of agriculture in the African continent. *J. Afr. Hist.* 3:195-210.
- Portères, R. 1976. African cereals: Eleusine, fonio, black fonio, teff, *Brachiaria*, *Paspalum*, *Pinnisetum*, and African rice. p. 409-452. In Harlan, J., de Wet, J. (eds.) *Origins of African plant domestication*. Mouton, The Hague, The Netherlands.
- Purugganan, M., Fuller, D. 2009. The nature of selection during plant domestication. *Nature* 457:843-848.
- Purugganan, M., Fuller, D. 2011. Archaeological data reveals slow rates of evolution during plant domestication. *Evolution* 65:171-183.
- Radanielina, T., Ramanantsoanirina, A., Raboin, L-M., et al. 2013. The original features of rice (*Oryza sativa* L.) genetic diversity and the importance of within-variety diversity in the highlands of Madagascar build a strong case for in situ conservation. *Genet. Res. Crop Evol.* 60:311-323.
- Rakshit, S., Rakshi, A., Matsumara, H., et al. 2007. Large-scale DNA polymorphism study of *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon* reveals the origin and divergence of Asian rice. *Theor. Appl. Genet.* 114:731-743.
- Randhawa, M. 1962. *Agriculture and animal husbandry in India*. Indian Council for Agricultural Research, New Delhi, India.
- Ray, A., Ray, R. 2018. The birth of *aus* agriculture in the southern-eastern highlands of India- an exploratory synthesis. *Ancient Asia* 9:1-7.
- Rosen, A., Macphail, R., Liu, L., et al. 2017. Rising social complexity, agricultural intensification, and the earliest rice paddies on the Loess Plateau of northern China. *Quat. Int.* 437:50-59.
- Roy, S., Banerjee, A., Mawkhlieng, B., et al. 2015. Genetic diversity and population structure in aromatic and quality rice (*Oryza sativa* L.) landraces from North-Eastern India. *PLoS ONE* 10(6):e0129607.
- Ruddiman, W., Guo, X., Zhou, H., et al. 2008. Early rice farming and anomalous methane trends. *Quat. Sci. Rev.* 27:1291-1295.
- Ruf, T. 1993. The history of agricultural development. p. 188-208. In Gaig, G. (ed.) *The agriculture in Egypt*. Centre for Agricultural Strategy, University of Reading. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Sagart, L., Hsu, T., Tsai, Y., et al. 2018. A northern Chinese origin of Austronesian agriculture: new evidence on traditional Famosan cereals. *Rice* 11:57.
- Saitoh, K., Onishi, K., Mikami, I., et al. 2004. Allelic diversification at the C (*OsC1*) locus of wild and cultivated rice: nucleotide changes associated with phenotypes. *Genetics* 168:997-1007.
- Sakai, H., Ikawa, H., Tanaka, T., et al. 2011. Distinct evolutionary patterns of *Oryza glaberrima* deciphered by genome sequencing and comparative analysis. *Plant J. Cell Mol. Biol.* 66:796-805.

- Sakamoto, W., Ohmori, T., Kageyama, K., et al. 2001. The Purple leaf (*Pl*) locus of rice: the *Plw* allele has a complex organization and includes two genes encoding basic helix-loop-helix proteins involved in anthocyanin biosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 42:982-991.
- Samyori, D., Baran, A., Chandra, S. 2017. Pigments rice a potential source of bioactive compounds: a review. *Int. Food Sci. Technol.* 52:1073-1081.
- Sang, T., Ge, S. 2007a. Genetics and phylogenetics of rice domestication. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 17:533-538.
- Sang, T., Ge, S. 2007b. The puzzle of rice domestication. *J. Integr. Plant Biol.* 49:760-768.
- Saraswat, K., Pokharia, A. 2003. Palaeoethnobotanical investigations at early Harappan Kunal. *Pragdhara* 13:105-140.
- Sarkarung, S., Somrith, B., Chitrakorn, S. 2000. Aromatic rices of Thailand. p. 180-183. In Sing, R., Singh, U., Kush, G. (eds.) *Aromatic rices*. Oxford & IBH Publishing, New Delhi, India.
- Sarla, N., Swamy, B. 2005. *Oryza glaberrima*: a source for the improvement of *Oryza sativa*. *Curr. Sci.* 89:955-963.
- Sattaka, P. 2016. Geographical distribution of glutinous rice in the Greater Mekong Sub-region. *J. Mekong Soc.* 12:27-48.
- Schatz, M., Maron, L., Stein, J., et al. 2014. Whole genome de novo assemblies of three divergent strains of rice, *Oryza sativa*, document novel gene space of *aus* and *indica*. *Genome Biol.* 15:506.
- Schiller, J., Appa Rao, S., Inthapanya, P., et al. 2006. Glutinous rice in Laos. p. 197-214. In Schiller, J., Chanphengxay, M., Linqvist, B., et al. (eds.) *Rice in Laos*. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines.
- Second, G. 1982. Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): study of the polymorphism scored at 40 isoenzyme loci. *Jpn. J. Genet.* 57:25-57.
- Semon, M., Nielsen, R., Jones, M., et al. 2005. The population structure of African cultivated rice *Oryza glaberrima* (Steud.): Evidence for elevated levels of linkage disequilibrium caused by admixture with *O. sativa* and ecological adaptation. *Genetics* 169:1639-1647.
- Shakiba, E., Eizenga, G. 2014. Unraveling the secrets of rice wild species p. 1-58. In Yan, W.; Bao, J. (eds.) *Rice: Germplasm, genetics and improvement*, IntechOpen. doi:10.5772/58393.
- Shaw, J., Sutcliffe, J. 2003. Ancient dams, settlement archaeology and Buddhist propagation in Central India: the hydrological background. *Hydrol. Sci. J.* 48:277-291.
- Shi, W., Yang, Y., Chen, S., et al. 2008. Discovery of a new fragrance allele and the development of functional markers for the breeding of fragrance rice varieties. *Mol. Breed.* 22:185-192.
- Shih, C., Chu, H., Tang, L., et al. 2008. Functional characterization of key structural genes in rice flavonoid biosynthesis. *Planta* 228:1043-1054.
- Si, L., Chen, J., Hiuang, X., et al. 2016. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice. *Nat. Genet.* 48:447-457.
- Siddiq, E., Vemireddy, J., Nagaraju, J. 2012. Basmati rices: genetics, breeding and trade. *Agric. Res.* 1:25-36.
- Sié, M., Sanni, K., Futakuchi, K., et al. 2012. Towards a rational use of African rice (*Oryza glaberrima* Steud.) for breeding in Sub-Saharan Africa. *Genes, Genome Genomics* 6 (Special Issue 1):1-7.
- Sikirou, M., Shittu, A., Konaté, K., et al. 2018. Screening African rice (*Oryza glaberrima*) for tolerance to abiotic stresses: I. Fe toxicity. *Field Crops Res.* 220:3-9.

- Silva, F., Stevens, C.J., Weisskopf, A., et al. 2015. Modeling the geographical origin of rice cultivation in Asia using the rice archeological database. *PLoS ONE* 10(9):e0137024.
- Silva, F., Weisskopf, A., Castillo, C., et al. 2018. A tale of two rice varieties: Modeling the prehistoric dispersal of *japonica* and proto-*indica* rices. *The Holocene* 28(1):1-14.
- Singh, S. 2014. Early centres of origin of agriculture in the Middle Ganga Plain. *Am. Int. J. Res. Hum. Arts Social Sci.* 6:247-251.
- Singh, N., Singh, B., Rai, V., et al. 2017. Evolutionary insights based on SNP haplotypes of red pericarp, grain size and starch synthase genes in wild and cultivated rice. *Front. Plant Sci.* 8:972.
- Singh, N., Wu, S., Raupp, W., et al. 2019. Efficient curation of genebanks using next generation sequencing reveals substantial duplication of germplasm accessions. *Sci. Rep.* 9:650.
- Song, J., Wang, L., Fuller, D. 2019. A regional case in the development of agriculture and crop processing in northern China from the Neolithic to Bronze Age: archaeobotanical evidence from the Sushi River survey, Shanxi province. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 11:667-682.
- Stein, J., Yu, Y., Copetti, D., et al. 2018. Genomes of 13 domesticated and wild rice relatives highlight genetic conservation, turnover and innovation across the genus *Oryza*. *Nat. Genet.* 50:285-296.
- Stevens, C., Fuller, D. 2017. The spread of agriculture in Eastern Asia: Archaeological bases for hypothetical farmers/language dispersal. *Lang. Dynam. Change* 7:152-186.
- Stevens, C., Murphy C., Roberts, R., et al. 2016. Between China and South Asia: A middle Asian corridor of crop dispersal and agricultural innovation in the Bronze Age. *The Holocene* 26:1-15.
- Sun, C., Wang, X., Yoshimura, A., et al. 2002. Genetic differentiation for nuclear, mitochondrial and chloroplast genomes in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*Oryza sativa* L.) *Theor. Appl. Genet.* 104:1335-1345.
- Sun, X., Zhang, Z., Chen, C., et al. 2018. The C-S-A gene system regulates hull pigmentation and reveals evolution of anthocyanin biosynthesis pathway in rice. *J. Exp. Bot.* 69:1485-1498.
- Sweeney, M., McCouch, S. 2007. The complex history of the domestication of rice. *Ann. Bot.* 100:951-957.
- Sweeney, M., Thomson, M., Cho, Y., et al. 2007. Global dissemination of a single mutation conferring white pericarp in rice. *PLoS Genet.* 3:e133.
- Sweeney, M., Thomson, M., Pfeil, B., et al. 2006. Caught red-handed: *Rc* encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice. *Plant Cell* 18:283-294.
- Szareski, V., Carvalho, I., da Rosa, T., et al. 2018. *Oryza* wild species: an alternative for rice breeding under abiotic stress conditions. *Am. J. Plant Sci.* 9:1093-1104.
- Tan, L., Li, X., Sun, X., et al. 2008. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nat. Genet.* 40:1360-1364.
- Thakur, B., Saxena, A., Singh, I. 2018. Paddy cultivation during early Holocene: evidence from diatoms in Lahuradewa lake sediments, Ganga Plain. *Curr. Sci.* 114:2106-2115.
- Thomas, G., Joseph, L., Varghese, G., et al. 2001. Discrimination between *Oryza malampuzhaensis* Krish et Chand and *Oryza officinalis* Wall ex Watt based on RAPD markers and morphology traits. *Euphytica* 122:181-189.
- Tiwari, R., Srivastava, R., Saraswat, K., et al. 2008. Early farming at Lahuradewa. *Pragdhara* 18:347-373.
- Tong, W., Kim, T., Park, Y. 2016. Rice chloroplast genome variation architecture and phylogenetic dissection in diverse *Oryza* species assessed by whole-genome resequencing. *Rice* 9:57.

- Travis, A.J., Norton, G.J., Datta, S., et al. 2015. Assessing the genetic diversity of rice originating from Bangladesh, Assam and West Bengal. *Rice* 8:35.
- Tsang, C. 2005. Recent discoveries at the Tapenkeng culture sites in Taiwan: implications for the problem of Austronesian origins. p. 63-73. In Blench, R., Sagart, L., Sanchez-Mazas, A. (eds.) *The peopling of East Asia: putting together archaeology, linguistics and genetics*. Routledge, London, UK.
- Van Andel, T. 2010. African rice (*Oryza glaberrima* Steud.): Lost crop of the enslaved African discovered in Suriname. *Econ. Bot.* 64:1-10.
- Van Andel, T., Meyer, R., Aflitos, S., et al. 2016. Tracing ancestor rice of Suriname Maroons back to its African origins. *Nat. Plants* 2:16149.
- Van der Veen, M. 2011. Consumption, trade and innovation: exploring the botanical remains from the Roman and Islamic ports at Quseir-al-Qadim, Egypt. *J. Afric. Archaeol. Monograph series* 6. Frankfurt, Africa Magna Verlag, Germany.
- Vaughan, D. 1994. *The wild relatives of rice: a genetic resources handbook*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.
- Vaughan, D., Lu, B., Tomooka, N. 2008a. Was Asian rice (*Oryza sativa*) domesticated more than once? *Rice* 1:16-24.
- Vaughan, D., Lu, B., Tomooka, N. 2008b. The evolving story of rice evolution. *Plant Sci.* 174:394-408.
- Vaughan, D., Morishima, H. 2003. Biosystematics of the genus *Oryza*. p. 27-65. In Smith, C.W., Dilday, R.H. (eds.) *Origin, history, technology and production*. John Willey & Son, Hoboken, New York, USA.
- Vaughan, D., Morishima, H., Kadowaki, K. 2003. Diversity in the *Oryza* genus. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6:139-146.
- Veltman, M., Flowers, J., van Andel, T., et al. 2019. Origins and geographical diversification of African rice (*Oryza glaberrima*). *PLoS ONE* 14(3):e0203508.
- Vincent, H., Wiersema, J., Kell, S., et al. 2013. A prioritized crop wild relative inventory to help underpin global food security. *Biol. Conser.* 157:265-275.
- Villareal, C., Juliano, O., Hizukuri, S. 1993. Varietal differences in amylopectin staling of cooked waxy milled rices. *Cereal Chem.* 70:753-758.
- Vitte, C., Ishii, T., Lamy, F., et al. 2004. Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Genet. Genomics* 272:504-511.
- Voss-Fels, K., Stahl, A., Hickey, L. 2019. Q&A: modern crop breeding for future food security. *BMC Biol.* 17:18.
- Walshaw, S. 2010. Converting to rice: Urbanization, islamization and crops on Pemba Island, Tanzania, AD 700-1500. *World Archaeol.* 42:137-154.
- Wambugu, P., Brozynska, M., Furtado, A., et al. 2015. Relationships of wild and domesticated rice (*Oryza* AA genome species) based upon whole chloroplast genome sequence. *Sci. Rep.* 5:13957.
- Wambugu, P., Furtado, A., Waters, D., et al. 2013. Conservation and utilization of African *Oryza* genetic resources. *Rice* 6:29.
- Wambugu, P., Ndjioudjop, M., Furtado, A., et al. 2018. Sequencing of bulks of segregants allows dissection of the genetic control of amylose content in rice. *Plant Biotechnol.* 16:100-110.
- Wang, C., Lu, H., Gu, W., et al. 2017. Temporal changes of mixed millet and rice agriculture in Neolithic-Bronze Age Central Plain, China. *Archaeobotanical evidence from Zhuzhai site. The Holocene* 24:738-754.

- Wang, W., Mauleon, R., Hu, Z., et al. 2018a. Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. *Nature* 557:43-49.
- Wang, Z., Second, G., Tanksley, S.D. 1992. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. *Theor. Appl. Genet.* 83:565-581.
- Wang, G., Shu, Q. 2007. Fine mapping and candidate gene analysis of purple pericarp gene *Pb* in rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Sci. Bull.* 52:3097-3104.
- Wang, H., Viera, F., Crawford, J., et al. 2018b. Asian wild rice is a hybrid swarm with extensive gene flow and feralization from domesticated rice. *Genome Res.* 27:1029-1038.
- Wang, M., Yu, Y., Haberer, G., et al. 2014a. The genome sequence of African rice (*Oryza glaberrima*) and evidence for independent domestication. *Nat. Genet.* 46:982-988.
- Wang, C., Zheng, X., Xu, Q., et al. 2014b. Genetic diversity and classification of *Oryza sativa* with emphasis on Chinese rice germplasm. *Heredity* 112:489-496.
- Wang, M., Zhu, Z., Tan, L., et al. 2013. Complexity of *indica-japonica* varietal differentiation in Bangladesh rice landraces revealed by microsatellites markers. *Breed. Sci.* 63:227-232.
- Wei, X., Xu, J., Guo, H., et al. 2010. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously. *Plant Physiol.* 153:1747-1758.
- Weisskopf, A. 2017. A wet and dry story: distinguishing rice and millet arable system using phytoliths. *Veg. Hist. Archaeobot.* 26:99-109.
- Weisskopf, A., Deng, Z., Qin, L., et al. 2015. The interplay of millets and rice in the Neolithic central China: Integrating phytoliths into the archaeobotany of Baligang. *Archaeol. Res. Asia* 4:36-45.
- Weisskopf, A., Harvey, E., Kingwell-Banham, E., et al. 2014. Archaeological implications of phytolith assemblages from cultivated rice systems, wild rice stands and macro-regional patterns. *J. Archaeol. Sci.* 51:43-53.
- Win, K., Yamagata, Y., Doi, K., et al. 2017. A single base change explains the independent origin of and selection for the nonshattering gene in African rice domestication. *New Phytol.* 213:1925-1935.
- Wu, W., Liu, X., Wang, M., et al., 2017. A single-nucleotide polymorphism causes smaller grain size and loss of seed shattering during African rice domestication. *Nat. Plants* 3:17064.
- Wu, X., Zhang, C., Goldberg, P., et al. 2012. Early pottery at 20,000 years ago in Xianrendong Cave, China. *Science* 336:1696-1700.
- Wu, Y., Zhao, S., Li, X., et al. 2018. Deletions linked to *PROG1* gene participate in plant architecture domestication in Asia and African rice. *Nat. Commun.* 9:4157.
- Wu, W., Zheng, X., Lu, G., et al. 2013. Association of functional nucleotide polymorphism at *DTH2* with the northward expansion of rice cultivation in Asia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110:2775-2780.
- Xie, Y., Shen, R., Chen, L., et al. 2019. Molecular mechanisms of hybrid sterility in rice. *Sci. China Life Sci.* 62:737-743.
- Xu, X., Liu, X., Ge, S., et al. 2012. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nature Biotechnol.* 30:105-111.
- Xu, T., Sun, J., Chang, H., et al. 2017. QTL mapping for anthocyanin and proanthocyanidin content in red rice. *Euphytica* 213:243

- Xu, J., Tsuchimoto, S., Ohtsubo, H., et al. 2007. Phylogenetic analysis of *Oryza rufipogon* and their relations to *Oryza sativa* strains by insertion polymorphism of rice SINEs. *Genes Genet. Syst.* 82:217-229.
- Xu, K., Xu, X., Fukao, T., et al. 2006. *Sub 1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence to rice. *Nature* 442:705-708.
- Xue, W., Xing, Y., Weng, X., et al. 2008. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat. Genet.* 40:761-767.
- Yamanaka, S., Nakamura, I., Watanabe, K., et al. 2004. Identification of SNPs in the *waxy* gene among glutinous rice cultivars and their evolutionary significance during the domestication process of rice. *Theor. Appl. Genet.* 108:1200-1204.
- Yang, X., Barton, Z., Wan, Q., et al. 2013. Sago-type palms were an important plant food prior to rice in southern subtropical China. *PLoS ONE* 8(5):e63148.
- Yang, X., Chen, Q., Ma, Y., et al. 2018a. New radiocarbon and archaeobotanical evidence reveal the timing and route of southward dispersal of rice farming in south China. *Chin. Sci. Bull.* 63:1495-1501.
- Yang, X., Fuller, D., Huan, X., et al. 2015. Barnyard grasses were processed with rice around 10000 years ago. *Sci. Rep.* 5:16251.
- Yang, C-C., Kawahara, Y., Mizuno, H., et al. 2012a. Independent domestication of Asian Rice followed by gene flow from *japonica* to *indica*. *Mol. Biol. Evol.* 29:1471-1479.
- Yang, X., Wang, W., Zhuang, Y., et al. 2016. New radiocarbon evidence on early rice consumption and farming in South China. *The Holocene* 27(7):1-7.
- Yang, X., Xia, X., Zeng, Y., et al. 2018b. Identification of candidate genes for gelatinization temperature, gel consistency and pericarp color by GWAS in rice based on SLAF-sequencing. *PLoS Genet.* 13:e0196690.
- Yang, J., Zhao, X., Cheng, K., et al. 2012b. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science* 337:1336-1340.
- Zhang, M., Guo, B., Zhang, R., et al. 2006. Separation, purification and identification of antioxidant composition in black rice. *Agric. Sci. China* 5:431-440.
- Zhang, C., Hung, H-C. 2008. The Neolithic of southern China-origin, development, and dispersal. *Asian Perspect.* 47:299-329.
- Zhang, C., Hung, H-C. 2010. The emergence of agriculture in southern China. *Antiquity* 84:11-25.
- Zhang, C., Hung, H-C. 2012. Later hunter-gathers in southern China, 18000-3000 BC. *Antiquity* 86:11-29.
- Zhang, C., Hung, H-C. 2013a. Jiayahu 1: earliest farmers beyond the Yangtze river. *Antiquity* 87:46-63.
- Zhang, C., Hung, H-C. 2013b. East Asia: Archaeology. p. 209-216. In Ness, I., Bellwood, P. (eds.) *Encyclopedia of Human Migration*. Vol. 1. Prehistory. Willey-Blackwell, New York, USA.
- Zhang, J., Lu, H., Gu, W., et al. 2012b. Early mixed farming of millet and rice 7800 years ago in the Middle Yellow River region, China. *PLoS ONE* 7(12):e52146.
- Zhang, J., Lu, H., Wu, N et al. 2010. Phytolith evidence for rice cultivation and spread in Mid-Late Neolithic archaeological sites in Central North China. *Boreas* 39:592-602.
- Zhang, D., Wang, M., Qi, Y., et al. 2012a. Genetic structure and eco-geographical differentiation of cultivated Keg rice (*Oryza sativa* L. subsp. *japonica*) in China revealed by microsatellites. *J. Integr. Agr.* 11:1755-1766.

- Zhang, Q., Zhu, T., Xia, E., et al. 2014. Rapid diversification of five *Oryza* AA genomes associated with rice adaptation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111:E4954-E4962.
- Zhao, Z. 1998. The middle Yangtze region in China is one place where rice was domesticated: phytolith evidence from the Diaotonghuan cave, northern Jiangxi. *Antiquity* 278:885-897.
- Zhao, Z. 2010. New data and new issues for the study of origin of rice agriculture in China. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2:99-105.
- Zhao, Z. 2011. New archaeobotanic data for the study of the origins of agriculture in China. *Curr. Anthropol.* 52:S295-S306.
- Zhao, Z., Piperno, D.R. 2000. Late Pleistocene/Holocene environments in the middle Yangtze River valley, China and rice (*Oryza sativa* L.) domestication: the phytolith evidence. *Geoarchaeology* 15:203-222.
- Zhao, K., Tung, C-W., Eizenga, G., et al. 2011. Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*. *Nat. Commun.* 2:467.
- Zheng, Y., Crawford, G., Jiang, L., et al. 2016. Rice domestication revealed by reduced shattering of archaeological rice from the lower Yangtze valley. *Sci. Rep.* 6:28136.
- Zhou, X., Li, X., Zhao, K., et al. 2011. Early agricultural development and environmental effects in the Neolithic Longdong basin (Eastern Gansu). *Chin. Sci. Bull.* 56:762-771.
- Zhou, Z., Robards, K., Helliwell, S., et al. 2002. Aging of stored rice: Changes in chemical and physical attributes. *J. Cereal Sci.* 35:65-78.
- Zhou, H., Xie, Z., Ge, S. 2003. Microsatellites analysis of genetic diversity and population genetic structure of a wild rice (*O. rufipogon* Griff.) in China. *Theor. Appl. Genet.* 107:332-339.
- Zhu, Q., Ge, S. 2005. Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequence of four nuclear genes. *New Phytol.* 167:249-265.
- Zhu, Q., Zheng, X., Luo, J., et al. 2007. Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives. Severe bottleneck during domestication of rice. *Mol. Biol. Evol.* 24:857-888.
- Zong, Y., Chen, Z., Innes, J., et al. 2007. Fire and flood managements of coastal swamp enable first rice paddy cultivations in east China. *Nature* 449:459-462.
- Zuo, X., Lu, H., Jiang, L., et al. 2017. Dating rice remain through phytolith carbon-14 study reveals domestication at the beginning of the Holocene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 14:6486-6491.