

Capítulo 18

Selección Recurrente para la Producción de Arroz Híbrido



Péricles C. F. Neves

*Péricles C. F. Neves, Paulo Hideo N.
Rangel y Veridiano dos A. Cutrim*

Investigadores del Centro Nacional de
Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAPF),
de la Empresa Brasileira de Pesquisa
Agropecuária (EMBRAPA), Caixa
Postal 179, 74001-970 Goiânia,
Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Ventajas del Arroz Híbrido

Obtención de Arroz Híbrido por el Método de Tres Líneas

Alternativas Aplicables a la Tecnología de Híbridos

Obtención de híbridos por el método de dos líneas

Exploración de la variabilidad genética entre grupos

Utilización del gen 'eui' y del estigma largo

Selección Recurrente en el Mejoramiento de Híbridos

Selección Recurrente Recíproca en EMBRAPA-CNPAPF

Obtención de las poblaciones mantenedoras y restauradoras

Descripción del esquema de selección recurrente recíproca

Referencias

Introducción

Las variedades híbridas de arroz se han cultivado desde 1976 en la República Popular de la China. Las 140,000 ha cultivadas inicialmente con híbridos aumentaron a 17.6 millones de hectáreas en 1992, lo que representa un 53.9% del área total. Mientras el área sembrada con arroz en ese período se redujo de 35 a 32.6 millones de hectáreas, la producción total cambió de 121.5 a 185.4 millones de toneladas; el 63.3% de esta producción proviene de las variedades híbridas (Xizhi y Mao, 1994a).

El progreso obtenido por los chinos en la adopción de esa nueva tecnología ha llevado a algunos países a invertir en el desarrollo de híbridos de arroz. En Brasil, el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), perteneciente a la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), está desarrollando, desde 1983, tecnologías para la producción de semillas y el mejoramiento de híbridos de arroz. Ese trabajo se inició en colaboración con el Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières (IRAT), hoy Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), de Francia.

Ventajas del Arroz Híbrido

La principal ventaja de los híbridos está en el incremento de la productividad, debido al efecto de la heterosis. Según Xizhi y Mao (1994a), los híbridos producen, en promedio, 2 t/ha más que las variedades convencionales. Esta ventaja se debe principalmente a la superioridad en características agronómicas, morfológicas y fisiológicas.

En relación con las características agronómicas y morfológicas, los híbridos poseen un sistema radical más vigoroso, mejor habilidad de macollaje, panículas mayores, mayor número de espiguillas y mayor peso de los granos, en comparación con las variedades tradicionales. En las características fisiológicas, los híbridos presentan mayor actividad radical, mayor transporte y traslocación de nutrimentos y menor intensidad respiratoria, lo que puede aumentar la eficiencia en el uso de energía.

El arroz híbrido posee también mayor área foliar y mayor intensidad fotosintética; algunos estudios muestran que este arroz es superior a las variedades convencionales en cuanto a la tasa neta de fotosíntesis y a la intensidad en el aumento del peso de la materia seca. En función de estas características, los híbridos pueden tener una mayor adaptabilidad y mayor resistencia a los estreses ambientales (Xizhi y Mao, 1994a).

Obtención de Arroz Híbrido por el Método de Tres Líneas

Un híbrido de arroz resulta del cruzamiento entre dos líneas progenitoras: una línea es portadora de un citoplasma que produce esterilidad masculina, comúnmente de citoplasma WA (línea A) y otra posee genes nucleares de restauración de la fertilidad (línea R); éstos son los componentes del sistema de esterilidad masculina conocido como genético-citoplasmático. Todavía se necesita una línea más, la B, de genotipo similar al de la línea A, pero con citoplasma normal, lo que permite multiplicar las semillas de la línea A correspondiente.

En un programa de desarrollo de híbridos, las líneas A, B y R se

proviene de líneas puras, las cuales se obtienen, a su vez, por medio del método genealógico de mejoramiento. El proceso se inicia con la identificación de líneas restauradoras, o sea, las que poseen los genes de restauración de la fertilidad, y líneas mantenedoras, o sea, las que no poseen esos genes. Eso se hace por medio de cruzamientos de prueba, en los cuales el probador es una línea con citoplasma androestéril. El nivel de fertilidad en las progenies de esos cruces indica la capacidad de la línea evaluada para restaurar la fertilidad; si la fertilidad es menor que el 1%, la línea se considera mantenedora, pero si la fertilidad es restaurada, la línea es una restauradora (Yuan y Fu, s.f.).

Aunque no siempre las líneas se ubican en esos extremos, es posible obtener una cierta cantidad de líneas mantenedoras y restauradoras, en función de las interacciones genético-citoplasmáticas, dependiendo del citoplasma utilizado. Virmani y Banghui (1988) presentaron una serie de ellos. Es ampliamente conocido que las líneas chinas, en casi su totalidad, poseen el citoplasma WA. En Brasil también ha sido más fácil encontrar, en el grupo indica, mantenedoras y restauradoras para ese citoplasma. La gran cantidad observada de tipos intermedios puede ser causada por la condición oligogénica de la restauración, como lo informaron Govinda-Raj y Virmani (1988). De las 432 líneas evaluadas en EMBRAPA-CNPAF, desde el inicio de sus trabajos con híbridos, 42 (9.7%) fueron consideradas mantenedoras y 88 (20.3%) restauradoras.

En el programa de EMBRAPA-CNPAF, una vez identificadas las líneas mantenedoras se busca transferir a ellas el estigma largo originario de la especie silvestre *Oryza longistaminata*; así se obtienen las líneas B. La transferencia del

estigma largo se hace con el objetivo de elevar la tasa de cruzamiento en el campo y aumentar la producción de semillas híbridas (Taillebois y Guimarães, 1988). En la secuencia se trasfiere el citoplasma WA a las respectivas líneas B, por medio de retrocruces, originando así las líneas A. Las líneas restauradoras son nombradas líneas R.

Obtenidos los progenitores, la próxima fase es el desarrollo de todas las combinaciones híbridas posibles, las cuales se evalúan en ensayos en diferentes localidades, en el programa nacional de mejoramiento.

Alternativas Aplicables a la Tecnología de Híbridos

El desarrollo de líneas progenitoras de híbridos, a partir de líneas puras mejoradas por su comportamiento per se, ha dependido de la eventualidad de encontrar líneas mantenedoras y restauradoras entre los materiales disponibles, y también de la probabilidad de que estas líneas presenten considerable capacidad de combinación entre sí.

Esta situación se vuelve más grave por el hecho de que, en China, los híbridos han alcanzado un cierto techo de productividad (Xizhi y Mao, 1994b). También son conocidas las dificultades y los altos costos involucrados en el proceso de producción de semillas híbridas en aquel país. Mientras tanto, se han desarrollado nuevas alternativas para buscar oportunidades de generar mejores híbridos y para perfeccionar la tecnología de producción de semillas.

Obtención de híbridos por el método de dos líneas

Una metodología que se ha utilizado con éxito en China es el desarrollo de líneas A con

androesterilidad genética inducida por sensibilidad al fotoperiodo (PGMS) (Jin et al., 1988), o por temperatura (TGMS) (Yuan, 1992).

En el primer caso, la androesterilidad está controlada por uno o dos pares de genes recesivos modificados por genes menores (Zhu et al., citado por Yuwei y Mingwei, 1992), y se induce cuando la duración del día sobrepasa las 13 horas y 45 minutos, en el estado inicial de diferenciación de la panícula (Yuwei y Mingwei, 1992). En el segundo caso, la esterilidad está controlada por genes recesivos simples (Yuan, 1992), y se induce por medio de temperaturas ambientales elevadas; dependiendo de la línea, la temperatura crítica puede variar de 23 a 29 °C, en el período correspondiente a la formación de la célula madre del grano de polen hasta el estado de la meiosis (Yuan, 1992).

La utilización de estos sistemas de inducción de androesterilidad presenta varias ventajas, como las siguientes:

1. No se necesita una línea B. En la inducción por medio de días largos o por temperatura elevada, las líneas presentan esterilidad completa de los granos de polen y, por lo tanto, se pueden utilizar como hembras en la producción de semillas híbridas. En días cortos o con temperaturas bajas, ellas presentan fertilidad normal, y se pueden multiplicar por autofecundación.
2. La oportunidad de encontrar combinaciones heteróticas no está limitada al grupo de mantenedoras o restauradoras, como acontece en el caso del sistema genético-citoplasmático. Teóricamente se puede utilizar cualquier línea como progenitora.
3. No existen efectos negativos, como el causado por el citoplasma WA, y serían eliminados los riesgos de

utilizar únicamente un citoplasma (Yuan, 1992). Un efecto negativo extremadamente importante del citoplasma WA es la excersión incompleta de la panícula.

En Brasil, donde las áreas cultivadas con arroz están distribuidas en latitudes que varían de 0° a 35° S, en las más diversas condiciones de fotoperiodo y temperatura, se puede pensar en la posibilidad de usar cualquiera de los genes mencionados para el desarrollo de híbridos.

Exploración de la variabilidad genética entre grupos

El grado de heterosis presentado por un híbrido depende, básicamente, de la divergencia genética entre las líneas progenitoras de esta variedad. La heterosis media entre líneas del grupo indica, para la característica productividad, es cerca de un 20% superior a la de las variedades testigo. Yuan (1992) considera que, teóricamente, híbridos indica/japónica pueden producir 30% más que los mejores híbridos indica/indica. De acuerdo con el mismo autor, el grado de heterosis aumenta en el siguiente sentido: japónica/japónica < indica/indica < japónica/javánica < indica/javánica < indica/japónica. En este contexto el gen 'wc', de amplia compatibilidad y descrito por Ikehashi y Araki (1986), aumenta la fertilidad en los cruzamientos entre los grupos indica y japónica (Senadhira et al., 1988) y representa una alternativa adicional que facilitaría el desarrollo de híbridos superiores.

Utilización del gen 'eui' y del estigma largo

Un elemento complementario que se puede utilizar en la producción de semillas híbridas, es el gen 'eui'. Este gen recesivo, que produce una planta

alta, y que casi dobla el largo del entrenudo superior (Rutger y Carnahan, 1981), se puede incorporar a la línea progenitora donante de polen.

Una línea alta de ese tipo puede ser deseable para la dispersión del polen sobre plantas hembras semienanas, cuyo híbrido F_1 debe ser semienano, diferente de los híbridos altos resultantes de los cruzamientos entre plantas semienanas y plantas altas (Virmani, 1991). En el mismo sentido, el estigma largo puede ser incorporado a líneas receptoras de polen, para buscar un aumento en el porcentaje de cruzamiento natural (Taillebois y Guimarães, 1988).

Selección Recurrente en el Mejoramiento de Híbridos

En la mayoría de los programas de mejoramiento de arroz del mundo, la obtención de líneas puras se basa tradicionalmente en la selección genealógica o en el método masal modificado. Esos métodos presentan las siguientes desventajas: a) no favorecen la recombinación génica; b) producen pérdidas grandes de alelos favorables durante el proceso de autofecundación, debido a la alta intensidad de selección que se utiliza; y c) requieren ciclos de selección bastante largos. Sin embargo, a corto plazo, esos métodos han probado ser de gran eficiencia.

La selección recurrente es una estrategia que permite explorar mejor la variabilidad genética, a un plazo más largo. Este método es considerado por Gallais (1990) como la alternativa más eficiente para el mejoramiento de líneas e híbridos, y se ha utilizado experimentalmente en cultivos autógamos como avena, trigo, cebada, sorgo, soya, algodón y tabaco (Kervella et al., 1991). El método

incrementa la recombinación entre loci y, mediante la selección de alelos favorables a cada ciclo, aumenta la frecuencia de éstos en la población. Pero, para la preservación de la variabilidad se debe mantener elevado el tamaño efectivo de la población.

Adicionalmente, la selección recurrente permite trabajar con varias características simultáneamente, a partir de un conjunto génico amplio y constituido de manera correcta.

Un programa tradicional de mejoramiento se puede comparar con un esquema muy lento de selección recurrente. Por ejemplo, en cebada, McProud (1979) informa que el tiempo requerido para la selección, evaluación y reincorporación de recombinantes genéticos mejorados en el programa de mejoramiento varía de 6.5 hasta 10.5 años; por su parte, el tiempo necesario para completar un ciclo de selección recurrente puede variar de 6 meses a 2 años. En arroz, Guimarães et al. (1996) informaron que, utilizando el método genealógico, el programa de mejoramiento de arroz de secano del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) necesitó entre 4 y 6 años para completar cada ciclo de selección realizado.

La selección recurrente se ha utilizado ampliamente en EMBRAPA-CNPAP para la obtención de líneas puras (Morais, 1995; Rangel, 1995), debido al descubrimiento que Singh e Ikehashi (1981) hicieron de un gen recesivo 'ms'. Ese gen produce la esterilidad masculina y facilita el intercrucamiento natural en una población de arroz.

Considerando las alternativas aplicables en la tecnología de híbridos de arroz, la selección recurrente se puede tener como una herramienta para integrarlas. Esta posibilidad ya fue sugerida, aunque de manera menos amplia, por Jin et al. (1988). En este caso, las dificultades

inherentes al mejoramiento per se de los progenitores de híbridos, que se observan en los procedimientos actuales, se podrían mejorar cuando las características más importantes se relacionen con su comportamiento superior en cruzamiento.

Aunque ya se haya informado sobre la relación positiva entre el rendimiento de los progenitores y la heterosis del híbrido (Virmani et al., 1982), en algunos casos no se observó esa relación (Veillet y Neves, s.f.; Gravois y McNew, 1993). Veillet y Neves (s.f.), estudiando una población de progenitores múltiples de arroz, concluyeron que el valor de las líneas no se puede utilizar para predecir eficientemente el valor del híbrido o de la heterosis, para rendimiento.

El comportamiento superior en los cruzamientos se puede mejorar por medio de la selección recurrente recíproca, de la manera desarrollada inicialmente por Doggett (1972), Gilmore (1969) y Comstock et al. (1949). Eso significa que en lugar de mejorar la población buscando sus propias características, el objetivo debe ser el comportamiento de la misma en combinación con otra población considerada como recíproca. Las líneas extraídas de esas poblaciones presentarían, en cruzamientos, mejor capacidad de combinación, o sea, mayor heterosis. Comparada con la metodología convencional de producción de híbridos, mediante

líneas puras desarrolladas para otros objetivos, este método permitiría explorar mejor la variabilidad, lo que daría como resultado la obtención de mejores híbridos.

Eso mismo se puede decir para aprovechar al máximo el potencial heterótico de los futuros híbridos indica/japónica. Adicionalmente se puede incluir la selección integrada de genes restauradores de la fertilidad del sistema genético-citoplasmático, genes TGMS, PGMS, 'eui' y 'wc', y genes para el estigma largo, con el objetivo de obtener progenitores de híbridos para las más diversas situaciones de cultivo y ambiente. Para eso se deben crear dos poblaciones y someterlas a la selección recurrente recíproca (Figura 1).

Selección Recurrente Recíproca en EMBRAPA-CNPAF

En el programa de desarrollo de híbridos del tipo indica/índica, se está empleando un esquema de selección recurrente recíproca, utilizando familias de medios hermanos (Figura 2), con el objetivo de aumentar la capacidad de combinación para productividad en dos poblaciones, una mantenedora para el citoplasma WA, la cual es fuente de líneas A y B, y otra restauradora, fuente de líneas R (Neves et al., 1990).

Población fuente de líneas progenitoras femeninas

- Ausencia de genes de restauración para el citoplasma WA
- Gen TGMS
- Gen PGMS
- Genes para el estigma largo

Acervo genético predominantemente tipo indica

Población fuente de líneas progenitoras masculinas

- Genes de restauración para el citoplasma WA
- Gen 'wc'
- gen 'eui'

Acervo genético predominantemente tipo japónica

Figura 1. Poblaciones hipotéticas para selección recurrente recíproca.

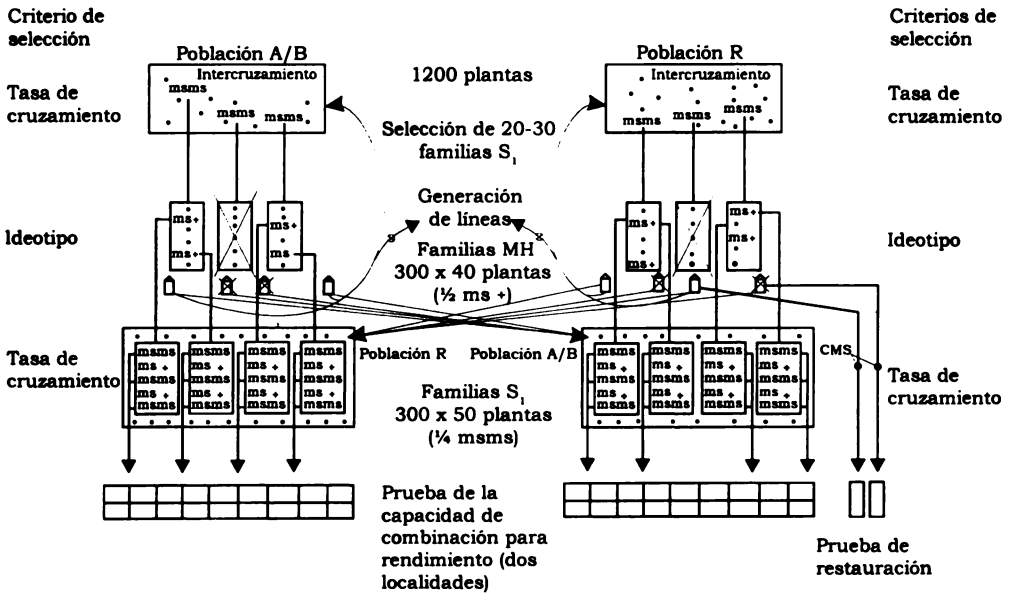


Figura 2. Selección recurrente recíproca en familias de medios hermanos, para rendimiento, restauración y alogamia, utilizando el gen recesivo de androesterilidad.

La creación de una población mantenedora se puede hacer de dos maneras: 1) por la introducción del gen 'ms' de androesterilidad en nuevas líneas mantenedoras, y el posterior inter cruzamiento; 2) mediante la selección y mezcla de semillas de plantas mantenedoras de una población ya existente, donde segrega el gen 'ms'. El segundo caso parece ser el más práctico, toda vez que ya se dispone de poblaciones sintetizadas. Las mismas consideraciones se pueden hacer para la población recíproca restauradora, donde la capacidad de restauración debe estar presente en las plantas escogidas.

Obtención de las poblaciones mantenedoras y restauradoras

En EMBRAPA-CNPAF se optó por seleccionar plantas mantenedoras de la población CNA-IRAT 4, donde el

porcentaje promedio de cruzamiento en las plantas androestériles es de 34%, después de cuatro ciclos de inter cruzamientos. Para permitir la selección, algunas plantas fértiles de esta población se cruzaron inicialmente con un probador con el citoplasma WA. Las progenies se sembraron separadamente, 10 plantas de cada una, e inmediatamente antes de la floración se protegió una panícula de cada planta con un sobre de papel, para impedir el cruzamiento. Se observó el porcentaje de producción de semillas para cada progenie, lo cual permitió determinar la capacidad de restauración de la fertilidad de cada planta evaluada.

Se consideraron mantenedoras las plantas cuyas progenies presentaron entre 0 y 10% de producción de semillas, en promedio, y como restauradoras aquellas plantas cuyas progenies presentaron más del 50%. Las semillas de las plantas fértiles

evaluadas se agruparon como mantenedoras o restauradoras en igual número, según su comportamiento, conformando de esa manera las nuevas poblaciones. Para aumentar la base genética de éstas se introdujeron, respectivamente, líneas mantenedoras y restauradoras. Como la alogamia es una característica de elevado interés, el estigma largo será introducido en la población mantenedora.

Descripción del esquema de selección recurrente recíproca

En cada una de las poblaciones mencionadas se deben seleccionar 300 plantas androestériles, basándose en la tasa de alogamia observada según el porcentaje de producción de semillas. Cada progenie se siembra en una hilera de, por lo menos, 50 plantas, y de cada hilera se escogen individualmente las mejores plantas fértiles. En esta etapa se debe utilizar el trasplante para garantizar la identidad del material, y una baja densidad de siembra para posibilitar la observación de las plantas individuales.

Las semillas cosechadas en cada planta se deben dividir en tres partes, la primera de las cuales se utilizará como reserva; por lo tanto, se debe almacenar. La segunda parte se debe sembrar en un bloque de cruzamiento, donde las plantas fértiles polinicen las líneas de la población recíproca. La tercera será sembrada en otro bloque de cruzamiento y sus plantas androestériles serán polinizadas por

aquellas originarias de la población recíproca. En este último bloque se deben identificar y eliminar las plantas S_1 fértiles originarias de esa población, antes de que ocurra la liberación del polen.

Las semillas de los cruzamientos cosechadas en las plantas androestériles en los dos bloques, o sea, las familias de medios hermanos, serán evaluadas por su capacidad de combinación para productividad, en dos sitios. Las 50 mejores familias S_1 se inter cruzan, utilizando la porción de semillas que se había almacenado como reserva para iniciar una nueva etapa de selección.

Para aumentar el valor intrínseco de cada población, se podrá realizar una prueba de progenies S_2 . Serán necesarias cuatro generaciones, en 2 años, para completar un ciclo de selección recurrente.

Las líneas progenitoras de los híbridos se generarán en cada ciclo por el método genealógico, basado en su valor per se; las líneas mantenedoras serán hechas estériles con el citoplasma WA, para obtener de esta manera las líneas A.

En el esquema presentado, las dos poblaciones que desarrolló EMBRAPA-CNPAF fueron nombradas CNA 2M y CNA 3R, mantenedora y restauradora, respectivamente (Cuadros 1 y 2). De cada una de esta poblaciones se evaluaron 300 familias de medios hermanos, y de las 150 mejores familias se seleccionaron dos plantas. Estas progenies serán llevadas al campo de cruzamiento para la obtención de los cruzamientos recíprocos.

Selección Recurrente para la Producción de Arroz Híbrido

Cuadro 1. Constitución de la población mantenedora CNA 2M.

Progenitor	Cruce	Participación (%)
IR36 (msms)	-	12.50
BG90-2 ^a	IR262/Remadja	4.16
CNA 7 ^a	T141/IR665-1-175-3	4.16
CNA 3815 ^a	CICA 4/BG90-2//SML 5617	4.16
CNA 3848 ^a	3451//IR36/CICA 7	4.16
CNA 3887 ^a	BG90-2/Tetep//4440	4.16
Colombia 1 ^a	Napal/Takao Iku 18	4.16
Eloni ^a	IR454/SML Kapuri//SML 66410	4.16
Nanicão ^a	Cultivar tradicional - Brasil	4.16
UPR 103-80-1-2 ^a	IR24/Cauvery	4.16
CNA 5598	5749//2940/3210	3.13
CNA 5932	6062/IR262/Costa Rica	3.13
CNA 4081	IR24/Cauvery	3.13
CNA 5247	BG374-1//Camponi/K 8	3.13
CNA 1613 (IR841)	-	3.13
CNA 1002 (Dawn)	-	3.13
CNA 4279	IR10110-23-1	3.13
OR62-252-2	-	3.13
IET 4094	-	3.13
IR74753B	-	3.13
IR74754B	-	3.13
CNA 5551	5738//3224/Costa Rica	3.13
CNA 5758	17330//7152/5006	3.13
IAC 120	-	3.13
#24Z	V41B//IRAT 10/ <i>O. logistamanata</i> //IR36	3.13

a. Citoplasmas representados en la población.

Cuadro 2. Constitución de la población restauradora CNA 3R.

Progenitor	Cruce	Participación (%)
IR36 (msms)	-	12.50
BG90-2 ^a	IR262/Remadja	4.16
CNA 7 ^a	T141/IR665-1-175-3	4.16
CNA 3815 ^a	CICA 4/BG90-2//SML 5617	4.16
CNA 3848 ^a	3451//IR36/CICA 7	4.16
CNA 3887 ^a	BG90-2/Tetep//4440	4.16
Colombia 1 ^a	Napal/Takao Iku 18	4.16
Eloni ^a	IR454/SML Kapuri//SML 66410	4.16
Nanicão ^a	Cultivar tradicional - Brasil	4.16
UPR 103-80-1-2 ^a	IR244/Cauvery	4.16
CNA 5524	IR5853/IR7963//IR9828	2.77
CNA 4943	CNA 2476//IR11-452/Camponi	2.77
CNA 5148	2473//Ceysvoni/IAC 25	2.77
CNA 5041	Eloni//CNA 5863/CICA 8	2.77
CNA 5709	5838//IR262/Tapuripa	2.77
CNA 5213	-	2.77
CNA 3454	IR665/Tetep/IR22	2.77
CNA 3472	-	2.77
CNA 5682	5685//3250/IRAT 9	2.77
CNA 5679	5854//3224/Costa Rica	2.77
CNA 3461	-	2.77
CNA 4279	-	2.77
CNA 4900	-	2.77
CNA 4995	-	2.77
CNA 4934	-	2.77
BR-IRGA 408	-	2.77
CNA5557	5754//2940/3210	2.77
CNA 3411 (CICA 8)	-	2.77

a. Citoplasmas representados en la población.

Referencias

- Comstock, R. E.; Robinson, H. F.; y Harvey, P. H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-367.
- Doggett, H. 1972. Recurrent selection in sorghum populations. *Heredity* 28:9-29.
- Gallais, A. 1990. Application of the test value and the varietal value to the study of genetic advance in recurrent selection: A synthesis. *Euphytica* 48:197-209.
- Gilmore, E. C. 1969. Suggested method of using reciprocal recurrent selection in some naturally self-pollinated species. *Crop Sci.* 4:323-325.
- Govinda-Raj, K. y Virmani, S. S. 1988. Genetics of fertility restoration of 'WA' type cytoplasmic male sterility in rice. *Crop Sci.* 28:787-792.
- Gravois, K. A. y McNew, R. W. 1993. Combining ability and heterosis in US southern long-grain rice. *Crop Sci.* 33:83-86.
- Guimarães, E. P.; Borrero, J. y Ospina-Rey, Y. 1996. Genetic diversity of upland rice germplasm distributed in Latin America. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 31(3):187-194.
- Ikehashi, H. y Araki, H. 1986. Genetics of F_1 sterility in remote crosses of rice. En: *Rice genetics. Proceedings of the International Rice Genetics Symposium, 1985. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas.* p. 119-130.
- Jin, D.; Li, Z.; y Wan, J. M. 1988. Use of photoperiod-sensitive genic male-sterility in rice breeding. En: *Hybrid rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas.* p. 267-268.
- Kervella, J.; Goldringer, I.; y Brabant, P. 1991. Sélection récurrente chez les autogames par l'amélioration des variétés lignées pures: Une revue bibliographique. *Agronomie* 11:335-352.
- McProud, W. L. 1979. Repetitive cycling and simple recurrent selection in traditional barley breeding programs. *Euphytica* 28:473-480.
- Morais, O. P. de. 1995. Fatores ecofisiológicos e genéticos que afetam o melhoramento do arroz (*Oryza sativa* L.) para maior produtividade. En: *Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. Memórias de la IX Conferencia Internacional de Arroz para América Latina y el Caribe y V Reunión Nacional de Investigación sobre Arroz (RENAPA), Goiânia, Brasil, marzo de 1994. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA/CNPAF), Goiânia, Brasil.* p. 83-91.
- Neves, P. C. F.; Taillebois, J. E.; y Veillet, S. A. 1990. Strategy for hybrid rice breeding using recurrent selection. *Int. Rice Comm. Newsl.* 39:146-151. (Entrega especial.)
- Rangel, P. H. N. 1995. Seleção recorrente e híbridos, alternativas para aumentar o potencial produtivo das variedades de arroz. En: *Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. Memórias de la IX Conferencia Internacional de Arroz para América Latina y el Caribe y V Reunión Nacional de Investigación sobre Arroz (RENAPA), Goiânia, Brasil, marzo de 1994. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA/CNPAF), Goiânia, Brasil.* p. 37-48.
- Rutger, J. N. y Carnahan, H. L. 1981. A fourth genetic element to facilitate hybrid cereal production: A recessive tall in rice. *Crop Sci.* 21:373-376.
- Senadhira, D.; Herrera, R. M.; y Roxas, J. P. 1988. Efficiency of wide compatibility gene. *Int. Rice Res. Notes* 13(5):5-6.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. J. 1981. Monogenic male-sterility in rice: Induction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Taillebois, J. E. y Guimarães, E. P. 1988. Improving outcrossing rate in rice (*Oryza sativa* L.). En: *Hybrid rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas.* p. 175-180.

- Veillet, S. A. y Neves, P. C. F. s.f. Combined genetic analysis of grain yield in a rice population and recurrent selection for line and hybrid values. *Theor. Appl. Genet.* (En impresión.)
- Virmani, S. S. 1991. Hybrid rice breeding and seed production: An overview. (Curso sobre producción de semilla de arroz híbrido.) International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. 39 p.
- _____; Aquino, R. C.; y Khush, G. S. 1982. Heterosis breeding in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 63:373-380.
- _____. y Banghui, W. 1988. Development of CMS lines in hybrid rice breeding. En: Hybrid rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 104-114.
- Xizhi, L. y Mao, C. X. 1994a. Success story of hybrid rice in China. Hunan Hybrid Rice Research Center, Changsha, China. 24 p.
- _____ y _____. 1994b. Hybrid rice in China: A success story. APAARI Publication, Bangkok, Tailandia. 26 p.
- Yuan, L. P. 1992. Recent breakthroughs in hybrid rice research and development in China. *Int. Rice Comm. Newsl.* 41:7-13.
- _____ y Fu, X. Q. s.f. Hybrid rice production: A manual for rice seed production specialists. Programa de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). 108 p.
- Yuwei, S. y Mingwei, G. 1992. Current status of environment-induced genic male sterile rice (EGMS) in China. *Int. Rice Comm. Newsl.* 41:41-46.