

CAPÍTULO 13

Las especies silvestres en el mejoramiento varietal del arroz

César P. Martínez
Jaime Borrero
Silvio J. Carabali
Fernando Correa
Myriam Cristina Duque

Contenido

| | Página |
|--|--------|
| Resumen | 225 |
| Abstract | 226 |
| Introducción | 226 |
| Aumento de la diversidad genética del arroz | 227 |
| Identificación de germoplasma | 229 |
| Que tolere enfermedades | 229 |
| Que tolere factores abióticos | 229 |
| Evaluación de líneas derivadas de cruces interespecíficos | 230 |
| Potencial de rendimiento y buen comportamiento | 230 |
| Efecto de la especie silvestre en la calidad culinaria y nutricional del arroz | 234 |
| Valor nutricional del arroz silvestre | 235 |
| Variabilidad distribuida por los viveros CIAT-ION | 237 |
| Retos y oportunidades futuras | 237 |
| Referencias bibliográficas | 239 |

Resumen

En 1994, el Proyecto de Arroz del CIAT inició un programa de pre-mejoramiento en el que se tomaron las especies *Oryza rufipogon*, *O. barthii* y *O. glaberrima* (recientemente se introdujo *O. latifolia*) para cruzarlas con variedades comerciales de arroz de riego y de secano, mediante un esquema de retrocruzamientos que incorpora genes de interés de las especies silvestres en el arroz cultivado. Los resultados subrayan la importancia de las especies silvestres en el mejoramiento de los cultivares de arroz, tanto por el método convencional como mediante la selección asistida por marcadores. El grado de polimorfismo encontrado en los cruces de especies silvestres con *O. sativa* fue mucho mayor (90%) que el encontrado en los cruces de cultivares indica x cultivares japónica (46%). En conclusión, el uso del nuevo germoplasma exótico en el mejoramiento del arroz puede tener un impacto sustancial en la productividad del arroz, en su resistencia a varias limitantes bióticas y abióticas, y en su calidad nutricional y agroindustrial. La variabilidad genética así generada está a disposición de los programas nacionales de arroz de América Latina en los viveros CIAT-ION. Los programas de Bolivia,

Panamá y Nicaragua, por ejemplo, identificaron algunas líneas derivadas de cruces entre *O. sativa* x *O. glaberrima* y entre *O. sativa* x *O. rufipogon*, con buen potencial de rendimiento, tolerancia a las principales plagas y enfermedades, producción de grano de buena calidad y buena capacidad de adaptación. Algunas de estas líneas fueron liberadas como variedades comerciales en 2009 y 2010.

Abstract

Wild species in varietal improvement of rice

In 1994 the CIAT Rice Project launched a pre-breeding program that crossed the species *Oryza rufipogon*, *O. barthii*, and *O. glaberrima* (*O. latifolia* was recently introduced) with commercial irrigated and upland rice varieties, using a backcrossing scheme that incorporates genes of interest of wild species into cultivated rice. The results emphasize the importance of wild species in improving rice cultivars using both conventional methods and marker-assisted selection. The degree of polymorphism found in crosses of wild species with *O. sativa* was much higher (90%) than that found in crosses of indica x japonica cultivars (46%). In conclusion, the use of new exotic germplasm in rice improvement can have a substantial impact on rice productivity, its resistance to several biotic and abiotic stresses, and its nutritional and agroindustrial quality. National rice programs of Latin America can access the genetic variability thus generated in the CIAT-ION nurseries. Programs in Bolivia, Panama, and Nicaragua, for example, identified several lines derived from crosses between *O. sativa* x *O. glaberrima* and between *O. sativa* x *O. rufipogon* that show good yield potential, tolerance to major pests and diseases, good-quality grain, and good adaptability. Some of these lines were launched as commercial varieties in 2009 and 2010.

Introducción

La variabilidad genética es un requisito esencial para avanzar en un programa de mejoramiento. Se emplean, generalmente, diversas fuentes de recursos genéticos para desarrollar variedades superiores que respondan a las exigencias de los usuarios. Los cruzamientos hechos con progenitores superiores bien caracterizados tienen una alta probabilidad de generar los productos esperados; desafortunadamente, no son muchos los progenitores superiores disponibles. ¿Qué factores o eventos reducen la variabilidad genética del arroz? Se pueden mencionar tres principales:

- El uso continuo de los pocos progenitores superiores trae consigo el reciclaje de un mismo conjunto de genes (y una reducción en variabilidad).

- Los cultivares nativos o tradicionales provienen de selecciones realizadas por los *cultivadores primitivos* a partir de especies silvestres, y este proceso redujo intrínsecamente la variabilidad genética.
- El *mejoramiento moderno*, que es intensivo, redujo aún más esa variabilidad, lo que se manifiesta, en las variedades modernas de arroz, en su vulnerabilidad al estrés biótico y al abiótico y en el llamado ‘techo de rendimiento’ en la productividad del cereal.

Se cree que los programas de *mejoramiento genético* del arroz utilizan alrededor del 25% de la variabilidad genética de la especie. De otro lado, el uso de progenitores no mejorados, como las especies silvestres, es difícil y representa un trabajo lento y costoso para los programas nacionales; es una tarea propia de los programas de

mejoramiento de los centros internacionales de investigación agrícola, porque tienen objetivos estratégicos y más recursos.

Es urgente aumentar la producción de arroz de manera sostenible para poder satisfacer la demanda de este cereal en la región latinoamericana. Numerosos estudios indican que el *potencial de rendimiento* del arroz de riego en América Latina ha alcanzado un techo (CIAT, 1992; Peng et al., 1994; Fedearroz, 1993); por otra parte, en esa región (particularmente en Colombia), el mejoramiento del arroz de riego ha dependido de un núcleo genético compuesto por 12 cultivares (Cuevas-Pérez et al., 1992). Por fortuna, la variación genética del género y la especie es abundante en la naturaleza y se preserva parcialmente en los bancos de germoplasma. Cuatro especies silvestres de arroz se han encontrado en América Latina, las cuales están en peligro de extinción, y pocas accesiones se encuentran en los bancos de germoplasma; es necesario, por tanto, recolectarlas, caracterizarlas y utilizarlas en programas de mejoramiento antes de que desaparezcan.

Se han propuesto diversas *estrategias* para incrementar el rendimiento del arroz: modificar el tipo de planta (NTP), propuesta por Khush (1990); desarrollar híbridos como los obtenidos en China (Yuan y Virmani, 1988); emplear métodos de mejoramiento poblacional (Fujimaki, 1979); hacer mejoramiento molecular o selección asistida por marcadores (Zhang, 2007); y utilizar especies silvestres (Tanskley y Nelson, 1996; Moncada et al., 2001). Esta última opción presenta tres grandes dificultades:

- Identificar genes asociados con el rendimiento y la calidad del grano en el germoplasma silvestre.

- Romper el ligamiento negativo estrecho que existe entre caracteres deseables e indeseables.
- Solucionar el problema de esterilidad que normalmente se presenta en los cruzamientos interespecíficos, especialmente entre especies pertenecientes a distintos genomas.

El género *Oryza* contiene 20 especies silvestres y dos especies cultivadas (*O. sativa* y *O. glaberrima*). Las *especies silvestres* son una fuente adicional de genes para mejorar en el arroz el potencial de rendimiento, la calidad del grano y la tolerancia del estrés debido a factores bióticos y abióticos (Xiao et al., 1998; De Vicente y Tanskley, 1993).

Aumento de la diversidad genética del arroz

La diversidad genética del arroz cultivado se incrementa desarrollando poblaciones interespecíficas resultantes de cruzamientos con el germoplasma exótico (especies silvestres, variedades tradicionales y criollas), mediante la combinación de técnicas moleculares con métodos convencionales de mejoramiento. Se emplean, por tanto, técnicas de biotecnología como el cultivo de anteras, el rescate de embriones y los marcadores moleculares, de un lado; del otro, los métodos convencionales de mejoramiento, como la selección masal modificada, la selección recurrente, el pedigree, el retrocruzamiento y el avance generacional rápido. Con esta estrategia se obtendrán líneas mejoradas de mayor potencial de rendimiento que las actuales, de buena calidad de grano y tolerantes del estrés debido a factores bióticos y abióticos. Es muy difícil que, partiendo del cruzamiento entre una especie silvestre y una línea élite o una variedad mejorada, se obtenga una línea mejorada superior que posea todas las características deseables necesarias para ser liberada como una nueva variedad. Por consiguiente, es

necesario hacer cruzamientos adicionales para corregir los defectos observados en las líneas interespecíficas.

El Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) inició el trabajo de mejoramiento con especies silvestres en 1994, cuando introdujo las especies *O. rufipogon*, *O. barthii* y *O. glaberrima* (pertenecientes al genoma AA) y las cruzó con variedades del sistema con riego (Bg90-2, Morelos A88, Oryzica 3, Oryzica Llanos 5, Jefferson y Lemont) y del sistema de secano (Oryzica Sabana 6, Oryzica Turipana 7, Progreso y Caiapo). El objetivo era generar poblaciones mediante retrocruzamientos (2-3) hacia la variedad mejorada, evaluarlas y seleccionar luego en las estaciones experimentales de CIAT-Palmira y de Santa Rosa, en Villavicencio. Posteriormente se incluyó en el proyecto *O. latifolia* (tetraploide con genoma CCDD) y en la actualidad se están utilizando *O. glumaepatula* y *O. meridionalis*. Estudios recientes desarrollados por Orjuela (2006) en la Unidad de Biotecnología del CIAT indican que el grado de polimorfismo encontrado en cruces entre del tipo especie silvestre x *O. sativa* fue mucho mayor (90%) que el encontrado entre cruces del tipo indica x japónica (46%).

El esquema de retrocruzamiento que se emplea incorpora los genes de interés presentes en las especies silvestres (*O. rufipogon*, *O. glaberrima* y *O. barthii*) en variedades comerciales o en líneas élite mediante dos o tres retrocruces hacia el padre mejorado. Las etapas del esquema son las siguientes:

- Seleccionar cuidadosamente la variedad mejorada o la línea élite que servirá de padre recurrente y de madre en el cruce simple. La especie silvestre seleccionada debe ser portadora del carácter de interés que se quiere 'introgresar' en la nueva población.

Las plantas F_1 presentarán, generalmente, esterilidad alta y se usarán como madre en los siguientes retrocruces. En los cruces con *O. glaberrima*, *O. barthii*, *O. latifolia* y *O. meridionalis* es necesario hacer de dos a cuatro retrocruces con el fin de recuperar progenies de buena fertilidad. El grado de esterilidad de un cruzamiento y las características agronómicas deseables son los criterios que se emplean para seleccionar plantas individuales o para hacer, en la F_1 , un masal modificado del segundo o del tercer retrocruzamiento.

- Las familias F_2 que se obtengan se evalúan en condiciones no favorables, por ejemplo, con alta incidencia de enfermedades, en secano, en suelos de baja fertilidad. Se da más énfasis a las mejores familias y se observa con atención la presencia de segregación transgresiva, es decir, de individuos que presentan caracteres ausentes en los padres.
- La generación F_3 se evalúa en surcos para pedigrí, en condiciones climáticas y de suelo favorables. Se sugiere alternar los ciclos de selección: uno en condiciones favorables y otro en condiciones desfavorables.
- La estación experimental Santa Rosa, manejada por el CIAT, es un sitio ideal para este trabajo. Las condiciones naturales reinantes —como humedad y temperatura altas, las varias horas de rocío diarias, los suelos ácidos de baja fertilidad— favorecen la alta incidencia natural de enfermedades graves como la piricularia, y de otras secundarias como las causadas por *Helminthosporium* sp., *Rhizosporium* sp. y manchado del grano, lo que facilita una apropiada caracterización y selección de las poblaciones.
- La estación CIAT-Palmira, en cambio, está en una localidad de baja presión de enfermedades, pero en ella se facilita la selección por tipo de planta, buen vigor y potencial de rendimiento.

- La evaluación y la selección alternas en ecosistemas contrastantes (Santa Rosa y Palmira, por ejemplo) tiene como objetivo facilitar la identificación de las líneas que tengan buena adaptación general.
- Las mejores líneas, identificadas como tales mediante este proceso de selección alterna, se incluyen en viveros (los viveros internacionales de observación, CIAT-ION), los cuales se ponen a disposición de los programas nacionales de arroz para que las evalúen en diferentes condiciones. Pueden ser usadas como progenitores en programas de mejoramiento o como variedades potenciales.

Identificación de germoplasma

Que tolere enfermedades

- Del cruzamiento entre *Oryza* 3 y *O. rufipogon* se seleccionaron líneas avanzadas que tenían buen tipo de planta y vigor, tallos fuertes, y grano largo y delgado de excelente calidad. Se hicieron ensayos de campo en Saldaña (Tolima) y en condiciones de invernadero en CIAT-Palmira, y se halló que las líneas son tolerantes de la acción de *Rhizoctonia* sp., tolerancia derivada, posiblemente, del progenitor silvestre. Algunas de esas líneas son también tolerantes de las enfermedades causadas por *Sarocladium oryzae* y por *Bipolaris oryzae*. Estas dos enfermedades, que antes eran de menor importancia, ahora causan pérdidas de rendimiento en varias zonas arroceras de Colombia y de América Latina.
- Se han identificado líneas promisorias en esa población de líneas avanzadas, gracias al refinamiento de las técnicas de campo y de invernadero, y a la colaboración científica de Fedearroz, en Colombia. Esas líneas se evalúan actualmente respecto a sus

características agronómicas en varios sitios de Tolima, Colombia (Cuadro 1), y en otros países, como en Bolivia.

- El hongo *Polymyxa graminis* es el transmisor de la enfermedad viral llamada entorchamiento, que fue reportada por primera vez en Costa de Marfil en 1977, luego en Colombia en 1991 y posteriormente en Panamá y en Brasil. Aunque todas las variedades comerciales de arroz son susceptibles, se halló un nivel alto de tolerancia en *O. glaberrima*. Gutiérrez et al. (2010) encontraron en el cromosoma 11 un QTL asociado con la tolerancia al entorchamiento. Los genes de resistencia al entorchamiento presentes en esta especie silvestre fueron transferidos, mediante un programa de retrocruzamientos, a las variedades Caiapo y Bg90-2. Las evaluaciones hechas, tanto en condiciones de campo como de invernadero, en estrecha colaboración con los investigadores de Fedearroz, han permitido identificar y seleccionar líneas avanzadas que toleran el entorchamiento (Cuadro 2).
- Los cruzamientos con la variedad silvestre *O. barthii* dieron progenies con bajo potencial de rendimiento y con esterilidad alta. Sin embargo, tres retrocruces hacia Lemont produjeron líneas avanzadas muy fértiles, de panículas largas, de grano largo y delgado (grano pesado), precoces, tolerantes de la piricularia, del escaldado, del ataque de *Helminthosporium* y del manchado del grano, y con excelente calidad de cocción y de molinería. Aunque son muy susceptibles al ataque del insecto *Tagosodes oryzicolus* y al virus de la hoja blanca, se han hecho nuevos cruzamientos para corregir estas limitantes.

Que tolere factores abióticos

Líneas segregantes y líneas haploides dobles derivadas de las poblaciones

Cuadro 1. Tolerancia de cuatro enfermedades observada en las líneas avanzadas del cruce *Oryzica 3* x *O. rufipogon*, en condiciones de campo, en Saldaña (Tolima), en Colombia.

| Selección por pedigrí | Tolerante (escala 1-9) de enfermedad causada por: | | | |
|-----------------------|---|---------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| | <i>Rhizoctonia</i> ^a | <i>Sarocladium</i> ^a | <i>Helminthosporium</i> ^a | <i>Helminthosporium</i> ^b |
| CT14524-2-M-2-M | 3 | 3 | 5 | 15 |
| CT14524-2-M-3-3 | 3 | 3 | 5 | 15 |
| CT14529-12-M-1-2 | 3 | 1-5 | 5 | 0 |
| CT14529-12-M-2-3 | 3 | 5 | 7 | 30 |
| CT14529-18-M-3-M* | 3 | 3-5 | 3 | 0 |
| CT14529-18-M-4-M* | 3 | 1-5 | 3 | 20 |
| CT14534-12-M-1-3 | 5 | 3 | 7 | 0 |
| CT14534-12-M-3-4* | 3 | 1 | 1 | 0 |
| CT14534-12-M-4-1 | 5 | 3 | 1 | 0 |
| CT14537-8-M-4-M | 3 | 1 | 1 | 0 |
| CT14537-9-M-4-1* | 3 | 5 | 3 | 0 |
| CT14537-21-M-6-3 | 3 | 3 | 3 | 0 |
| CT14539-31-M-1-1* | 3 | 5 | 3 | 0 |
| CT14539-34-M-4-M-2* | 3 | 3 | 3 | 0 |
| Oryzica 3 (Testigo) | 7-9 | 5-7 | 1-3 | 0-20 |
| CT14524-3-M-2-2 | 7-9 | 7 | 5-7 | 40 |

a. Escala 1-9, del Sistema de Evaluación Estándar del IRRI: 1 = resistente, 9 = susceptible.

b. Porcentaje de infección del cuello de la panícula.

* Líneas seleccionadas por Fedearroz.

obtenidas de los cruces Caiapo x *O. glaberrima* y Progreso x *O. barthii* fueron evaluadas en condiciones de suelos ácidos y de secano en la Estación Experimental La Libertad (Meta), en Colombia, en colaboración con el CIRAD y con CORPOICA. Se seleccionaron algunas líneas promisorias de esos ensayos para hacerlas progenitores en el programa de mejoramiento de arroz de secano del CIAT que busca el desarrollo de germoplasma adaptado a las condiciones de los suelos ácidos e infértiles.

Se hizo luego un análisis molecular con marcadores microsatélites en 312 líneas haploides dobles derivadas, por cultivo de anteras, del cruce Caiapo x *O. glaberrima*. Partiendo de esta información molecular, se escogieron inicialmente 110 líneas, las cuales se redujeron más tarde, con base en los nuevos retrocruzamientos dirigidos, a

64 líneas (Gutiérrez et al., 2010); estas líneas representan el 87.6% del genoma de Caiapo y el 7.6 % del de *O. glaberrima*. Cada línea contiene un segmento particular del genoma silvestre, que servirá para localizar y ubicar en un mapa (mapear) genes específicos provenientes de *O. glaberrima* que se asocien con características agronómicas de interés. Estas líneas, conocidas como 'líneas de sustitución de segmentos cromosómicos' (CSSL, en inglés) facilitarán, en general, el mejoramiento varietal del arroz (Gutiérrez et al., 2010).

Evaluación de líneas derivadas de cruces interespecíficos

Potencial de rendimiento y buen comportamiento

Entre 1999 y 2003 se hicieron, en CIAT-Palmira y en otras localidades, ensayos de

Cuadro 2. Tolerancia de la virosis denominada entorchamiento en las líneas avanzadas del cruce Bg90-2 x *O. glaberrima*, bajo condiciones de invernadero.

| Selección por pedigrí | Presencia en plantas (%) del síntoma | | | Plantas (no.) | |
|-------------------------|--------------------------------------|-------------------------|----------|---------------|--------------------|
| | Hojas entorchadas | Bandas o amarillamiento | Enanismo | Muertas | Sanas ^a |
| CT15150-M-21-8-2 | 25 | 40 | 38 | 15 | 39 |
| CT15150-M-50-2-1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 97 |
| CT15150-M-50-2-5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| CT15159-M-79-9-3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| CT15150-M-79-11-2 | 5 | 5 | 8 | 3 | 89 |
| CT15150-M-79-11-4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| CT15150-M-92-3-5 | 23 | 35 | 40 | 0 | 60 |
| CT15150-M-106-5-2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 97 |
| CT15150-M-124-1-2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 97 |
| CT15150-M-129-1-2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 95 |
| CT15150-M-129-1-3 | 0 | 2 | 5 | 0 | 95 |
| CT15150-M-149-1-1 | 2 | 2 | 2 | 0 | 97 |
| CT15150-M-181-4-1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 97 |
| CT15150-M-190-2-1 | 2 | 5 | 2 | 8 | 87 |
| CT15150-M-242-3-1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| CT16053A-6-1-1 | 45 | 55 | 55 | 10 | 32 |
| <i>Oryza glaberrima</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| Oryzica 3 | 55 | 73 | 73 | 8 | 17 |
| Bg90-2 | 42 | 57 | 55 | 8 | 30 |
| Coprosem 1 | 20 | 30 | 35 | 2 | 62 |

a. Porcentaje de sanas respecto a *O. glaberrima* (100% sanas).

rendimiento con líneas derivadas de cruces interespecíficos.

- **Cruces con *O. barthii*.** Se hicieron análisis estadísticos en las poblaciones derivadas de los cruces Bg90-2 x *O. barthii*, Lemont x *O. barthii*, y Oryzica Llanos 5 x *O. barthii*, y no se detectaron diferencias significativas en rendimiento entre las líneas de esas poblaciones y los padres recurrentes Bg90-2, Lemont y Oryzica Llanos 5. Esto sugiere que quizás *O. barthii* no posea genes asociados con rendimiento que sean diferentes de los ya existentes en los padres recurrentes. En estas poblaciones se presentó una esterilidad muy alta, que pudo incidir en la pérdida de progenies

interesantes; esto dio lugar a poblaciones muy sesgadas, que no eran representativas de la variabilidad genética en cuanto al rendimiento, ni apropiadas para hacer inferencias sobre regiones del cromosoma asociadas con el potencial de rendimiento. No obstante, se identificaron y seleccionaron líneas avanzadas de características sobresalientes respecto a vigor y fortaleza de los tallos (como Bg90-2 x *O. barthii*), y líneas de calidad de cocción y calidad industrial excelentes, con buena precocidad y de panículas largas (como Lemont x *O. barthii*).

- **Cruces con *O. glaberrima*.** En los cruzamientos con *O. glaberrima* se presentó también un alto grado de esterilidad, lo que dificultó mucho la

tarea de desarrollar una población con un número adecuado de líneas, que permitiera hacer una evaluación agronómica confiable de la contribución de esta especie silvestre al potencial de rendimiento del arroz. No obstante, mediante el cultivo de anteras fue posible desarrollar líneas haploides dobles a partir del cruce Caiapo x *O. glaberrima*, y se hizo luego su caracterización molecular y agronómica. Si bien algunas líneas superaron en rendimiento a Caiapo, la diferencia no fue significativa. El análisis molecular sugiere que algunas regiones del genoma de *O. glaberrima* están asociadas positivamente con componentes del rendimiento y con la calidad del grano del arroz (Aluko et al., 2004).

- **Cruces con *O. rufipogon*.** Del cruce Bg90-2 x *O. rufipogon* se obtuvieron progenies que fueron ensayadas en la estación CIAT-Palmira para evaluar su potencial de rendimiento. El rendimiento observado en la generación F_2 se mantuvo a través de la selección fenotípica practicada en varias generaciones. Si bien no hubo diferencias significativas en rendimiento entre las progenies y el progenitor recurrente, varias rindieron de 10% a 20% más que la variedad Bg90-2.

Oryza rufipogon es considerada una fuente potencial de variabilidad genética para el mejoramiento del arroz y una fuente de nuevos alelos para mejorar el rendimiento, la calidad del grano y la resistencia a factores bióticos y abióticos en las variedades comerciales (Moncada et al., 2001; Brar et al., 2002; Xiao et al., 1998; Tanksley y McCouch, 1997; Thomson et al., 2003). Ahora bien, en esos trabajos se evaluaron poblaciones segregantes tempranas (F_2BC_2) en uno o dos sitios. Por otra parte, la interacción genotipo por ambiente (G x A) puede inflar el

cálculo de la varianza genética, lo que resulta en una sobreestimación de las ganancias genéticas esperadas con la selección hecha (o sea, que las ganancias reales son inferiores a las previstas). La interacción G x A determina, casi siempre, que los mejores genotipos en una localidad no sean los mejores en otras localidades.

- Se estudió, por tanto, la interacción G x A y el comportamiento de 25 líneas avanzadas F_8 derivadas de la generación F_2 del segundo retrocruzamiento entre Bg90-2 y *O. rufipogon*, y se hicieron ensayos de campo con repeticiones en siete localidades de Colombia (Cuadro 3), bajo la supervisión directa de Fedearroz, de la Universidad del Tolima, en Colombia, y de algunas empresas productoras de semilla. Estos ensayos se ejecutaron del modo siguiente:
 - Se aplicó en las siembras un diseño experimental de bloques completamente al azar, con tres repeticiones. Se establecieron los lotes por trasplante en CIAT-Palmira y en los otros sitios por siembra directa, bien sea en surcos o bien a voleo en el sistema con riego.
 - En cada sitio se aplicaron las prácticas agronómicas recomendadas en la localidad. Se sembraron dos testigos: el progenitor Bg90-2 y la variedad comercial que se cultivaba comúnmente en la localidad.
 - Se tomaron datos de las principales características agronómicas de las plantas, entre ellas el rendimiento en grano.
 - Un análisis de varianza combinado a través de ambientes permitió determinar la magnitud de la contribución de la interacción (G x A) al modelo: el

Cuadro 3. Rendimiento promedio (kg/ha) de las líneas F₈ derivadas del cruce Bg90-2 x *O. rufipogon*, evaluadas en siete localidades de Colombia, y el promedio de todas las localidades.

| Selección por pedigrí | Rendimiento (kg/ha) en la localidad | | | | | | | |
|---------------------------|-------------------------------------|--------|-------|---------|----------|---------|---------------|-----------------|
| | El Aceituno | Armero | CIAT | Jamundi | Montería | Saldaña | Villavicencio | Promedio global |
| 01. CT13941-11-M-25-1-M-M | 11.192 | 4.825 | 5.903 | 7.470 | 11.180 | 6.534 | 6.542 | 7.664 |
| 02. CT13941-11-M-25-4-M-M | 10.552 | 5.121 | 5.153 | 7.796 | 9.819 | 7.100 | 5.625 | 7.309 |
| 03. CT13941-11-M-25-5-M-M | 11.523 | 5.132 | 5.954 | 6.830 | 10.997 | 7.534 | 6.597 | 7.795 |
| 07. CT13941-27-M-19-1-M-M | 10.292 | 4.191 | 4.895 | 6.891 | 9.274 | 5.923 | 4.917 | 6.626 |
| 08. CT13946-26-M-5-3-M-M | 11.693 | 4.949 | 5.457 | 5.326 | 9.939 | 7.898 | 6.069 | 7.434 |
| 09. CT13946-26-M-5-6-M-M | 11.385 | 4.527 | 4.382 | 7.593 | 10.498 | 6.422 | 5.444 | 7.179 |
| 10. CT13956-29-M-14-1-M-M | 10.922 | 4.196 | 5.480 | 6.977 | 10.409 | 5.772 | 5.972 | 7.104 |
| 11. CT13956-29-M-25-7-M-M | 10.695 | 3.314 | 4.623 | 4.360 | 10.348 | 5.928 | 5.514 | 6.397 |
| 12. CT13958-12-M-1-7-M-M | 12.199 | 5.281 | 4.190 | 4.600 | 9.567 | 7.959 | 5.875 | 7.096 |
| 13. CT13958-13-M-17-5-M-M | 11.285 | 5.041 | 4.982 | 7.066 | 11.923 | 7.660 | 6.069 | 7.718 |
| 14. CT13958-13-M-2-1-M-M | 11.164 | 4.623 | 5.485 | 4.345 | 9.845 | 6.627 | 4.653 | 6.794 |
| 15. CT13958-13-M-2-3-M-M | 11.366 | 3.943 | 5.808 | 6.789 | 10.911 | 6.408 | 4.410 | 7.091 |
| 16. CT13958-13-M-2-4-M-M | 11.345 | 3.656 | 5.552 | 6.017 | 9.660 | 6.247 | 4.056 | 6.648 |
| 17. CT13958-13-M-7-5-M-M | 11.944 | 4.782 | 5.261 | 4.923 | 10.037 | 7.733 | 5.139 | 7.227 |
| 18. CT13958-13-M-26-4-M-M | 11.328 | 3.496 | 4.879 | 5.333 | 9.735 | 6.539 | 4.896 | 6.601 |
| 19. CT13958-13-M-26-5-M-M | 11.504 | 4.917 | 5.457 | 6.210 | 8.904 | 6.794 | 4.403 | 6.884 |
| 20. CT13958-13-M-33-1-M-M | 11.955 | 5.422 | 4.938 | 5.348 | 8.816 | 6.269 | 5.278 | 6.861 |
| 21. CT13956-29-M-29-2-M-M | 11.570 | 3.871 | 5.587 | 5.925 | 9.500 | 7.256 | 5.521 | 7.088 |
| 22. CT13956-29-M-8-3-M-M | 10.962 | 5.309 | 3.907 | 5.326 | 10.198 | 7.352 | 5.389 | 7.088 |
| 23. CT13959-3-M-10-4-M-M | 11.344 | 5.649 | 3.886 | 5.533 | 9.098 | 7.252 | 5.028 | 6.827 |
| 24. CT13959-3-M-10-5-M-M | 12.200 | 4.657 | 5.040 | 5.326 | 9.358 | 7.988 | 5.035 | 7.086 |
| 25. CT13976-7-M-14-1-M-M | 11.128 | 4.584 | 4.807 | 4.680 | 8.754 | 7.595 | 4.479 | 6.670 |
| 26. Bg90-2 | 10.757 | 3.785 | 4.902 | 5.686 | 9.435 | 7.837 | 4.340 | 6.677 |
| 27. Fedearroz 50 | 10.466 | 6.469 | 5.372 | 8.621 | 9.953 | 7.811 | 5.000 | 7.670 |
| Otros testigos locales | 10.235 | 4.322 | 2.927 | 6.504 | 8.212 | 6.144 | 5.042 | 6.426 |
| GLOBAL | 11.240 | 4.642 | 4.993 | 6.155 | 9.792 | 6.962 | 5.252 | 7.032 |

- análisis AMMI (additive main effects and multiplicative interaction). Este análisis ayuda a representar los resultados en un plano, de manera que puedan detectarse las adaptaciones específicas; analiza además los efectos principales aditivos de los genotipos y de los ambientes; separa, finalmente, la variabilidad debida a G x A en componentes principales (CP), mostrando con claridad los genotipos y ambientes que más contribuyen a la interacción.
- El modelo AMMI identificó diferencias altamente significativas de los efectos de A, de G y de la interacción G x A. El análisis estadístico por localidad indicó que varios genotipos interespecíficos superaron estadísticamente en rendimiento a su progenitor Bg90-2 en El Aceituno y en Jamundi, aunque en los demás ambientes esas diferencias no fueron significativas.
 - Se emplearon la metodología de Eberhart y Russell (1966) para identificar los genotipos más estables (Cuadro 4) y el índice de superioridad (IS) de Lin & Bins (1988); este último indica el grado de superioridad de los genotipos a través de las localidades.
 - Se hizo además el análisis molecular (Martínez et al., 2003) de las líneas BC2F8, el cual reveló que todas las progenies tenían introgresiones derivadas de *O. rufipogon* (entre 2 y 18 por progenie). Éste sugiere que segmentos pequeños derivados de *O. rufipogon* fueron introgresados a las progenies y podrían estar asociados con efectos positivos observados en ellas como el rendimiento y adaptación.
 - Algunas líneas interespecíficas superaron a Bg90-2, a los testigos

locales y a Fedearroz 50 en algunos ambientes.

- Estas líneas no presentaron diferencias estadísticas en estabilidad, y pueden considerarse, por tanto, como materiales estables.
- El modelo metodológico AMMI ayudó a identificar líneas especialmente adaptadas a cada ambiente.
- Estos resultados destacan la importancia de los cruzamientos interespecíficos en la generación de una amplia variabilidad genética.

Efecto de la especie silvestre en la calidad culinaria y nutricional del arroz

Aunque se ha incrementado la producción de alimentos en el mundo (especialmente en algunas regiones), se ha prestado poca atención al mejoramiento de la calidad nutricional de los cultivos de grano, uno de ellos el arroz. Los estudios realizados en el Instituto Internacional de Investigaciones sobre el Arroz (IRRI) y en la Asociación para el Desarrollo del Arroz en África Occidental (WARDA) han encontrado variación genética en el contenido de micronutrientes (hierro [Fe] y zinc [Zn], principalmente) del grano de arroz. Además, el cruzamiento de variedades tradicionales con especies silvestres ha producido líneas cuyo valor nutritivo es mayor que el de sus progenitores. Para estudiar esta oportunidad de mejoramiento se hicieron los siguientes trabajos preliminares en el CIAT:

- Se cosechó semilla de las líneas avanzadas CT14938-30-5-M-3 y CT14938-36-1-M-1. Estas líneas provenían del cruzamiento entre la variedad mejorada Lemont y la silvestre *O. barthii*.

Cuadro 4. Índice de estabilidad de Eberhart y Russell para los genotipos interespecíficos derivados del cruce Bg90-2 x *O. rufipogon* y evaluados en siete ambientes en Colombia, en el 2001.

| Línea no. | Línea | Coefficiente de regresión | Error estándar | Prueba t $H_0: \beta_1=1$ | Promedio | Desviaciones S_{di}^2 |
|-----------|------------------------|---------------------------|----------------|------------------------------|----------|----------------------------|
| 1 | CT13941-11-M-25-1-M-M | 0.950 | 0.129 | -0.39 | 7.664 | 0.242 |
| 2 | CT13941-11-M-25-4-M-M | 0.838 | 0.099 | -1.64 | 7.309 | -0.025 |
| 3 | CT13941-11-M-25-5-M-M | 0.962 | 0.066 | -0.58 | 7.795 | -0.233 |
| 7 | CT13941-27-M-19-1-M-M | 0.893 | 0.092 | -1.16 | 5.554 | -0.073 |
| 8 | CT13946-26-M-5-3-M-M | 0.997 | 0.102 | -0.03 | 5.980 | -0.002 |
| 9 | CT13946-26-M-5-6-M-M | 1.065 | 0.122 | 0.53 | 6.462 | 0.180 |
| 10 | CT13956-29-M-14-1-M-M | 0.963 | 0.132 | -0.28 | 6.626 | 0.276 |
| 11 | CT13956-29-M-25-7-M-M | 1.108 | 0.140 | 0.77 | 7.434 | 0.360 |
| 12 | CT13958-12-M-1-7-M-M | 1.095 | 0.166 | 0.57 | 7.179 | 0.678** |
| 13 | CT13958-13-M-17-5-M-M | 1.076 | 0.122 | 0.62 | 7.104 | 0.176 |
| 14 | CT13958-13-M-2-1-M-M | 1.038 | 0.128 | 0.30 | 6.397 | 0.233 |
| 15 | CT13958-13-M-2-3-M-M | 1.118 | 0.129 | 0.91 | 7.096 | 0.243 |
| 16 | CT13958-13-M-2-4-M-M | 1.090 | 0.103 | 0.87 | 7.718 | 0.007 |
| 17 | CT13958-13-M-7-5-M-M | 1.102 | 0.108 | 0.94 | 6.794 | 0.050 |
| 18 | CT13958-13-M-26-4-M-M | 1.115 | 0.058 | 1.98 | 7.091 | -0.273 |
| 19 | CT13958-13-M-26-5-M-M | 0.962 | 0.094 | -0.40 | 6.648 | -0.057 |
| 20 | CT13958-13-M-33-1-M-M | 0.981 | 0.125 | -0.15 | 7.227 | 0.204 |
| 21 | CT13956-29-M-29-2-M-M | 1.024 | 0.082 | 0.29 | 6.601 | -0.140 |
| 22 | CT13956-29-M-8-3-M-M | 1.026 | 0.116 | 0.22 | 6.884 | 0.125 |
| 23 | CT13959-3-M-10-4-M-M | 0.981 | 0.124 | -0.15 | 6.861 | 0.199 |
| 24 | CT13959-3-M-10-5-M-M | 1.096 | 0.113 | 0.85 | 7.088 | 0.093 |
| 25 | CT13976-7-M-14-1-M-M | 0.993 | 0.124 | -0.06 | 7.088 | 0.196 |
| 26 | Bg90-2 | 1.029 | 0.105 | 0.28 | 6.827 | 0.023 |
| 27 | Fedearroz 50 | 0.755 | 0.168 | -1.46 | 7.086 | 0.699** |
| | Otros testigos locales | 0.907 | 0.140 | -0.66 | 6.670 | 0.357 |

- Se tomaron muestras de estos granos molinados y se evaluó su calidad en un laboratorio.
- Se repartieron luego muestras de semilla de 2 kg entre 64 personas seleccionadas al azar, quienes harían una evaluación culinaria de ese arroz. Cocinaban el arroz, lo comparaban con el que consumían habitualmente, y respondían una encuesta sobre la apariencia, la textura, el color y el sabor de la muestra.

Los datos del laboratorio indican que estas líneas tienen grano largo y translúcido (0.2 de centro blanco), un contenido de amilosa entre 26% y 29%, y

un excelente rendimiento de molinería (60% de arroz entero).

Estos y otros datos preliminares sugieren que la especie silvestre *O. barthii* no afectó en forma negativa las características culinarias de las líneas mejoradas con que se cruzó; antes bien, las muestras de grano de los cruzamientos exhibían características que interesaron a los consumidores.

Valor nutricional del arroz silvestre

Se escogieron 11 cultivares de arroz, entre ellos los silvestres *O. barthii*,

O. glaberrima y *O. rufipogon*, para determinar el contenido de Fe y de Zn de su grano. Se tomaron muestras de arroz blanco y de arroz integral en las parcelas cultivadas con esos materiales en el CIAT. Se enviaron submuestras de 5 g al laboratorio para hacerles un análisis químico según el método propuesto por Isaac y Kerber (1971). El experimento, que fue replicado tres veces, se resume en el Cuadro 5. Para el estudio estadístico se usó la prueba del Rango Múltiple de Duncan al 5% de nivel de significancia. Los principales resultados se comentan a continuación:

- Hubo diferencias significativas entre los cultivares en relación con el contenido de Fe y de Zn del grano, tanto en el arroz integral como en el arroz pulido.
- El efecto de la molinería en el contenido de dichos elementos también varió según el cultivar.
- El arroz integral tenía mayor contenido de Fe y de Zn que el arroz pulido, un resultado ya esperado. Hubo una correlación alta ($R^2 = 82.09$) entre el contenido de Zn del arroz integral y el del arroz pulido; no la hubo, sin embargo, respecto al contenido de Fe. Se puede concluir que el contenido de Zn del arroz integral es un buen indicador de ese contenido en el arroz pulido.
- Los tres primeros valores de contenido de Fe en el arroz integral fueron, en ese orden, los de *O. glaberrima*, de Fedearroz 50 y de *Oryzica 1*.
- Los tres primeros valores de contenido de Zn en el arroz integral fueron, en ese orden, los de *O. barthii*, de Fedearroz 50 y de las accesiones de *O. glaberrima*.
- El pulimento dado a los granos de arroz (molinería) para obtener arroz blanco redujo el contenido de Fe en 59% y el de Zn en 26%.

Cuadro 5. Efecto del ‘molinado’ (o molinería) en el promedio del contenido de hierro (Fe) y de zinc (Zn) de los cultivares de arroz seleccionados en el ensayo de caracteres nutricionales.

| Línea | Contenido de Fe (%) en grano | | | Contenido de Zn (%) en grano | | |
|-------------------------|---------------------------------|--------|-------------------|---------------------------------|--------|-------------------|
| | Integral | Pulido | Red. ^a | Integral | Pulido | Red. ^a |
| Bg90-2 | 7.2 f | 5.1 h | 29.1 | 17.3 i | 13.9 p | 19.5 |
| <i>O. barthii</i> | 10.4 e | 4.2 ij | 60.1 | 27.9 a | 22.0 d | 21.1 |
| CG-14 | 10.8 e | 6.3 g | 41.3 | 24.8 c | 19.7 f | 20.4 |
| CT13956-29-M-3-M | 10.8 e | 3.0 k | 72.1 | 18.4 h | 11.9 m | 35.3 |
| Fedearroz 50 | 14.0 b | 4.8 hi | 65.9 | 25.6 b | 16.7 j | 35.0 |
| IG10 | 12.3 d | 3.7 jk | 70.1 | 24.8 c | 18.1 h | 27.0 |
| <i>O. glaberrima</i> | 30.4 a | 3.6 jk | 88.0 | 25.0 c | 19.2 g | 23.3 |
| <i>Oryzica 1</i> | 13.5 bc | 6.1 g | 61.8 | 16.5 j | 11.0 n | 24.2 |
| <i>Oryzica Llanos 4</i> | 13.0 cd | 4.9 hi | 54.4 | 20.8 e | 15.7 k | 33.3 |
| P1274-6-8-m-1-3-M4452 | 12.3 d | 3.2 k | 74.2 | 13.7 p | 10.5 n | 23.3 |
| <i>O. rufipogon</i> | 10.5 e | 6.2 g | 41.3 | 20.5 e | 15.7 k | 23.6 |
| Promedio líneas | 13.2 | 4.6 | 59.3 | 21.4 | 15.9 | 26.0 |

a. Red. = Reducción.

CME = 0.2311

CV = 5.389

GL = 44

CME = 0.1113

CV = 1.805

GL = 44

- Algunos genotipos respondieron en forma diferente: *O. glaberrima* perdió el 88% del Fe del grano en la molinería, seguida por las líneas CT13956-29-M-3-M y P1274-6-8-M-1-M.
- La accesión CG14, *O. rufipogon* y Oryzica 1 tuvieron mejor comportamiento en molinería que las otras y un contenido de Fe aceptable en el grano pulido; por tanto, pueden recomendarse como progenitores cuando se quiera incrementar el contenido de Fe del grano de otras variedades.
- Por su parte, *O. barthii*, CG14, IG10 y *O. glaberrima* presentaron, en ese orden, el mayor contenido de Zn en los granos de arroz pulidos.

Los resultados anteriores permiten sugerir el uso de las especies silvestres de arroz como progenitores en el mejoramiento de la calidad nutricional del arroz. Hay que mencionar, sin embargo, que las variedades Fedearroz 50 y Oryzica 1, liberadas en Colombia por el convenio ICA-CIAT-Fedearroz, tienen un contenido aceptable de Fe y de Zn en el grano y son productos de un programa de mejoramiento en que no se hizo esfuerzo alguno para mejorar su calidad nutricional. Se puede concluir, por tanto, que no sería difícil mejorar, en general, la calidad nutricional del arroz.

Variabilidad distribuida por los viveros CIAT-ION

Para poner a disposición de los mejoradores y otros usuarios toda la variabilidad genética producida por el proyecto de arroz del CIAT, y para facilitar la selección de materiales relevantes que podrían ser líneas promisorias o progenitores potenciales, se crearon los viveros internacionales de observación, CIAT-ION (International Observation Nursery).

Estos viveros fueron distribuidos entre diferentes entidades y Programas Nacionales de Arroz en América Latina, incluyendo los de Colombia. Los informes recibidos hasta ahora indican que los viveros tuvieron buena acogida, y que los interesados identificaron varias líneas promisorias y las están empleando en los programas nacionales de mejoramiento de arroz. Bolivia y Nicaragua están próximos a lanzar como variedades comerciales líneas interespecíficas derivadas de cruzamientos entre *O. sativa* x *O. rufipogon* y *O. sativa* x *O. glaberrima*.

Retos y oportunidades futuras

Los principales resultados obtenidos en el período 1999-2003 pueden resumirse en los puntos siguientes:

1. Se amplió la base genética del arroz cultivado en Colombia, mediante la *introgresión*, en variedades mejoradas, de partes del genoma de especies silvestres; dichos fragmentos genómicos están asociados con características agronómicas de importancia económica.
2. Evaluación de más de 37,000 líneas provenientes de cruces interespecíficos, en el que se obtuvieron los siguientes logros:
 - a. Desarrollo de *líneas avanzadas* derivadas del cruzamiento Bg90-2 x *O. rufipogon*, cuyo potencial de rendimiento es mayor, en un rango de 10% a 24%, que el de Bg90-2.
 - b. Otras características evaluadas en las líneas avanzadas: estabilidad y adaptabilidad buenas a través de distintos ambientes, buen vigor inicial y tallos fuertes.
 - c. Desarrollo de líneas avanzadas derivadas del cruzamiento Oryzica 3 x *O. rufipogon*, que son tolerantes del ataque de *Rhizoctonia* sp. Esta tolerancia se observó tanto

en el campo como en el invernadero.

3. Hubo *transferencia* de la resistencia al entorchamiento de *O. glaberrima* a líneas derivadas de cruzamientos con Bg90-2 y Caiapo.
4. Los datos preliminares sugieren que las especies silvestres *O. glaberrima*, *O. rufipogon*, *O. barthii* y *O. latifolia* pueden contribuir al mejoramiento de la calidad nutricional y culinaria del arroz.
5. Se mejoró el germoplasma del arroz mediante cruzamientos con especies silvestres, y se obtuvieron *líneas promisorias* de buen potencial de rendimiento, tolerantes de las principales enfermedades, y de buena calidad de grano. Se identificaron además algunas líneas aptas para procesos agroindustriales.
6. Se distribuyó *germoplasma mejorado* a las distintas zonas arroceras de Colombia y a los programas de arroz de otros países mediante los viveros CIAT-ION.
7. Se dio *capacitación* y entrenamiento sobre los métodos empleados al recurso humano colombiano y latinoamericano.

El proyecto presentado en este capítulo debe enfrentar tres retos:

- La incidencia de varias enfermedades —principalmente, pircularia y las causadas por *Rhizoctonia* sp. y por *Sarocladium* sp.— en la producción de arroz.
- Los costos altos de la producción de arroz.
- La urgencia de mejorar la competitividad del sector arrocerero.

Para superarlos, es preciso capitalizar los logros obtenidos en el período considerado (1999-2003), es decir, trasladar al desarrollo de mejores

variedades los avances obtenidos. Se proponen, por tanto, dos estrategias:

- *Incorporar*, en variedades mejoradas como Fedearroz 50, *genes* de interés asociados con estabilidad ambiental, tolerancia a enfermedades y estrés abiótico, y los relacionados con los componentes del rendimiento, con el fin de incrementar la productividad y la competitividad del arroz. Este trabajo se facilitaría mediante un programa de selección asistida por *marcadores moleculares* confiables, estrechamente ligados a las características de interés, y capaces de funcionar bien en poblaciones segregantes de composición genética distinta. Se espera obtener así variedades cuyo potencial de rendimiento sea mayor que el de Fedearroz 50, que toleren mejor las enfermedades mencionadas, que tengan grano de buena calidad, y que se adapten mejor a diversos ambientes.
- Usar la *variabilidad genética* obtenida en las distintas poblaciones de líneas interespecíficas que se desarrollaron en el proyecto. En el proceso de evaluación y selección de más de 37,000 materiales segregantes de esas poblaciones, se identificaron varias *líneas avanzadas* (derivadas de cruzamientos interespecíficos). Cada línea posee fortalezas que pueden aumentarse y debilidades que es preciso corregir. Mediante un programa selectivo de cruzamientos entre esas líneas y algunos progenitores élite, y gracias a la disponibilidad de marcadores moleculares confiables, es posible ‘piramidar’ (o sea, reunir en genotipos superiores) las características agronómicas que interesan a los mejoradores. Se espera que los resultados sean similares a los de la estrategia anterior.

En resumen, en la fase 1999-2003 se demostró que las especies silvestres poseen características agronómicas de

interés, y que éstas pueden transferirse al arroz cultivado; en la fase siguiente habrá que consolidar esos logros mediante la recombinación y la concentración de la diversidad genética en genotipos élite que puedan convertirse en variedades comerciales. Puede predecirse un aumento del potencial de rendimiento y una mayor tolerancia de enfermedades en esas variedades, dos características que se traducirán en menores costos de producción del arroz y en mayor competitividad del cultivo en comparación con otras variedades.

Referencias bibliográficas

- Aluko, G.; Martínez, C.; Tohme, J.; Castaño, C.; Bergman, C.; Oard, J.H. 2004. QTL mapping of grain quality traits from the interspecific cross *Oryza sativa* x *O. glaberrima*. Theoretical and Applied Genetics 109:630-639.
- Brar, D.S.; Bui-Chi-Bun; Nguyen, B.; Li, Z.; Jones, M.; Khush, G.S. 2002. Gene transfer from wild species and molecular characterization of alien introgression in rice. Resúmenes del International Rice Congress, 16-20 de septiembre de 2002, Beijing, China. p. 69.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1992. CIAT-Medium Term Plan 1993-1998. Program plans and resource requirements. Cali, Colombia. 124 p.
- Cuevas-Pérez, F.E.; Guimarães, E.P.; Berrío, L.E.; González, D.I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971 to 1989. Crop Science 32:1054-1059.
- De Vicente, M.C.; Tanksley, S.D. 1993. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. Genetics 134:585-589.
- Eberhart, S.A.; Russell, W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. Crop Science 6:36-40.
- Fedearroz (Federación Nacional de Arroceros). 1993. Arroz en Colombia, 1980-1993. Santa Fé de Bogotá, D.C. 88 p.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. Japan Agricultural Research Quarterly 13(3):153-156.
- Gutiérrez, A.G.; Carabali, S.J.; Giraldo, O.X.; Martínez, C.P.; Correa, F.; Prado, G.; Tohme, J.; Lorieux, M. 2010. Identification of a rice stripe necrosis virus resistance locus and yield component QTLs using *Oryza sativa* x *O. glaberrima* introgression lines. BMC Plant Biology 2010, 10:6.
- Hargrove, T.R.; Coffman, W.R.; Cabanilla, V.L. 1980. Ancestry of improved cultivars of Asian rice *Oryza sativa*. Crop Science 20:721-727.
- Isaac, R.D.; Kerber, J.D. 1971. Atomic absorption and flamephotometry: Techniques and uses in soil, plant and water analysis. In: Walsh, L.M. (ed.). Instrumental methods for analysis of soils and plant tissue. Soil Science Society of America (SSSA), Madison, WI, EE.UU. p. 17-37.
- Khush, G.S. 1990. Varietal needs for different environments and breeding strategies. In: Muralidharan, K.; Siddiq, E.A. (eds.). New frontiers in rice research. Directorate of Rice Research, Hyderabad, India. p. 68-75.
- Lin, C.S.; Binns, M.R. 1988. A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data. Canadian Journal of Plant Science 68:193-198.

- Martínez, C.P.; Borrero, J.; Almeida, A.; Duque, M.C.; Giraldo, O.; Silva, J.; Tohme, J. 2003. Utilization of new alleles from wild rice species to improve cultivated rice in Latin America. In: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Annual report 2003.
- Moncada, P.; Martínez, C.P.; Borrero, J.; Châtel, M.; Gauch, H.; Guimarães, E.P.; Tohme, J.; McCouch, S.R. 2001. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa*/*O. rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment. *Theoretical and Applied Genetics* 102:41-52.
- Orjuela, J.A. 2006. Primera aproximación hacia la creación de un mapa genético universal en arroz (*Oryza sativa* L.) usando marcadores microsatélites. Tesis (pregrado). Universidad del Tolima. Facultad Ciencias Básicas. Ibagué, Colombia. 112p.
- Peng, S.; Khush, G.S.; Cassman, K.G. 1994. Evolution of the new plant ideotype for increased yield potential. In: Cassman, K.G. (ed.). *Breaking the yield barrier. Proceedings of the Workshop on Rice Yield Potential in Favorable Environments*, IRRI, 29 noviembre-4 diciembre, 1993. International Rice Reseach Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 5-20.
- Tanksley, S.D.; Nelson, J.C. 1996. Advanced backcross QTL analysis: A method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theoretical and Applied Genetics* 92:191-203.
- Tanksley, S.A.; McCouch, S.R. 1997. Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. *Science* 277:1063-1066.
- Thomson, M.J.; Tai, T.H.; McClung, A.M.; Lai, X-H; Hinga, M.E.; Lobos, K.B.; Xu, Y.; Martínez, C.; McCouch, S.R. 2003. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components, and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theoretical and Applied Genetics* 107:479-493.
- Watson, S.L.; DeLacey, I.H.; Podlich, D.W.; Basford, K.E. 1999. GEBEL: An analysis package using agglomerative hierarchical classificatory and SVD ordination procedures for genotype x environment data.
- Xiao, J.; Li, J.; Grandillo, S.; Ahn, S.N.; Yuan, L.; Tanksley, S.D.; McCouch, S.R. 1998. Identification of trait improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. *Genetics* 150:899-909.
- Yuan, L.P.; Virmani, S.S. 1988. Status of hybrid rice research and development. In: *Hybrid rice. Proceedings of the International Symposium on Hybrid Rice*, Changsha, Hunan, China, octubre 6-10, 1986. International Rice Reseach Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 8-24.
- Zhang, Q. 2007. Strategies for developing green super rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:16402-16409.