

HETEROSE EM ARROZ HÍBRIDO

HETEROSIS IN HYBRID RICE

Jefferson Luís Meirelles Coimbra¹; Antônio Costa de Oliveira²; Fernando Irajá Felix de Carvalho²; Ariano Martins de Magalhães Júnior³; Paulo Ricardo Reis Fagundes³; Maurício Marini Kopp⁴

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

Vigor híbrido em arroz é resultante de heterose, este vigor híbrido explorado comercialmente é uma das mais importantes aplicações técnicas da genética na agricultura. Este fenômeno contribui não somente para segurança alimentar, mas também beneficia diretamente o ambiente. O arroz híbrido é cultivado em 15 milhões de hectares (50% da área total) na China, produzindo 103,5 milhões de toneladas anualmente (rendimento médio de grãos 6.900 kg ha⁻¹). A produção comercial de arroz híbrido, dados pertinentes sobre a técnica, heterose em arroz, base genética da heterose, interações alélicas, interações não alélicas, interações entre genes do núcleo e do citoplasma e finalmente, metodologias apropriadas para estimar a heterose com suas respectivas vantagens e desvantagens são abordadas no presente trabalho.

Palavras-chave: *Oryza sativa* L., rendimento, macho esterilidade citoplasmática.

ABSTRACT

Hybrid vigour in rice is a result of heterosis. The commercial exploitation of hybrid vigor is one of the most important applications of genetics in agriculture. This practice increases the yield and contributes to food and environment safety. Hybrid rice is cultivated in 15 million ha in China (50% of cultivated area), producing 103.5 million tons annually, with a medium yield of 6,900 kg ha⁻¹. In the present study, it will be discussed the commercial production of hybrid rice, heterosis, technology used in rice, genetic base of heterosis, allelic and no allelic interactions, nuclear and cytoplasmic gene interactions and advantages/disadvantages of methodologies to estimate the heterosis.

Key words: *Oryza sativa* L., yield, male cytoplasmic sterility.

INTRODUÇÃO

A produção comercial de arroz híbrido na China representa uma das maiores realizações para o melhoramento de plantas do último século. O impacto da heterose no melhoramento de arroz híbrido tem sido revisado extensamente por CHANG et al. (1973), VIRMANI (1996) e LI & YUAN (2000); dando ênfase, principalmente a genética, ao melhoramento e a produção de sementes de arroz híbrido; abordando itens como: melhoramento de arroz híbrido por meio do sistema de três linhas (A, B e R), melhoramento de arroz híbrido para o sistema de duas linhas, macho esterilidade sensível à temperatura ou fotoperíodo (T/P-GMS) - *temperature sensitive and/or photoperiod-sensitive genic male sterile* e o melhoramento clássico e/ou convencional.

Relatos sobre heterose em arroz (*Oryza sativa* L.) têm sido feitos por vários autores ao longo da história. O autor JONES (1926) foi o primeiro a indicar e a elaborar a hipótese da dominância, como a genética básica da heterose; depois disso o assunto vem sendo discutido por vários autores (KADAM et al., 1937; YOUNG & VIRMANI, 1990).

A Produção comercial de semente híbrida (F₁) pela emasculação manual é impraticável em arroz. Diante disto, o descobrimento, a utilização das linhas que expressam a macho esterilidade citoplasmática, genética ou Mendeliana e macho esterilidade não herdável (resultante de agentes químicos ou físicos denominados de gameticidas) é fundamental para a exploração da heterose da cultura de arroz em nível comercial. Algumas linhas macho-estéreis da sub-espécie *japônica* foram desenvolvidas na década de 1950, como por exemplo, 'Fujisaka 5 A' (KATSUO & MIZUSHIMA, 1958). Erickson foi um dos primeiros pesquisadores a trabalhar com a macho esterilidade em arroz, o que somente foi possível em virtude do descobrimento de uma espécie selvagem (*O. glaberrima*) portadora do citoplasma macho estéril, onde foram feitos vários cruzamentos com cultivares de arroz *japônica*, como por exemplo 'Calrose', 'Caloro' e 'Calusa' (YABUNA, 1977). Contudo, estas linhas macho estéreis nunca foram lançadas dentro de uma escala comercial de produção.

DESENVOLVIMENTO

Dados pertinentes sobre a tecnologia proposta

A China foi o primeiro país a produzir e usar comercialmente o arroz híbrido (LI & YUAN, 2000). A pesquisa sobre a macho esterilidade em arroz teve início em 1964 (VIRMANI, 1996). Contudo a heterose em arroz somente foi explorada com sucesso a partir da descoberta do citoplasma macho estéril, denominado de WA (*wild abortive*), encontrado nas espécies selvagens (*O. rufipogon* Griff ou *O. sativa* f. *Spontanea*) na ilha de Hainan em 1970 (LI, 1977). O primeiro sistema de produção comercial de cultivares híbridas em arroz foi descrito por YUAN & VIRMANI (1988), denominado sistema três linhas (a macho estéril ou linha A com citoplasma macho estéril -CME-, a mantenedora ou linha B e a restauradora ou linha R). Com alguns ajustes no sistema três linhas, principalmente na produção de sementes híbridas (AxB e/ou AxB) em nível comercial, a tecnologia de produção de arroz híbrido culminou com o primeiro cultivar híbrido lançado comercialmente na China no ano de 1976. Desde então, a área destinada à produção de arroz híbrido foi incrementada

¹Eng. Agrônomo, Dr. Professor da Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC). Av. Luiz de Camões, 2090. Bairro Conta Dinheiro. Lages, SC. CEP. 88520-000. E-mail: coimbrajefferson@cav.udesc.br.

²Eng. Agr., PhD. Professor da Universidade Federal de Pelotas (UFPel). Pesquisador do CNPq.

³Eng. Agr., Pesquisador da Embrapa Clima Temperado – CPACT.

⁴Eng. Agr., Doutorando da Universidade Federal de Pelotas (UFPel).

(Recebido para Publicação em 29/11/2004, Aprovado em 29/05/2006)

de 2,1 milhões de hectares em 1977 para 10,9 milhões de hectares em 1987 e para 15,3 milhões de hectares em 1997 (LI & YUAN, 2000). O arroz híbrido normalmente manifesta um rendimento de grãos de 20-30% sobre as cultivares de polinização aberta.

A heterose média e o valor máximo de heterose, sobre o melhor pai, encontrado para o caráter rendimento de grãos segundo DWIVEDI et al. (1998) foi de 18,6 e 146,1 para o grupo *indica-japônica*, 14,4 e 59,3% para o grupo *indica-indica* e 3,3 e 18,5% para o grupo *japônica-japônica*. De 1976 a 1997 com a utilização do arroz híbrido, foi possível aumentar a produção de grãos por unidade de área em mais de 312 milhões toneladas e, recentemente, tem-se obtido um rendimento de grãos em torno de 6.600 kg ha⁻¹; enquanto as cultivares de polinização aberta tem apresentado um potencial de rendimento de grãos em torno de 5.000 kg ha⁻¹. No ano agrícola de 1994 os genótipos híbridos foram cultivados sobre uma área de 15,7 milhões hectares; o qual corresponde a 50% da área total de arroz e 57% da produção total de arroz na China (LI & YUAN, 2000). O maior rendimento de grãos noticiado foi de 11.200 kg ha⁻¹ de um arroz híbrido cultivado sobre uma área de 1.000 hectares e 17.000 kg ha⁻¹ sobre uma área de 0,1 hectares (BAI & LUO, 1996). Além disso, na China e na Índia, principalmente o arroz híbrido requer 4% menos mão de obra e 2% menos serviço de tração animal; enquanto o rendimento de grãos é 10% em média maior do que as cultivares convencionais do tipo moderno (LIN, 1994).

Um alto rendimento de grãos da linha A (AxB) é muito importante para a sustentabilidade da produção de arroz híbrido. Recentemente a produtividade média na multiplicação da linha A passou de 1.000-1.500 kg ha⁻¹ para 2.000-2.400 kg ha⁻¹ na China. Atualmente na China a proporção de área cultivada em relação à multiplicação da linha A, produção de semente híbrida (F₁) e o F₁ cultivado comercialmente está em 1: 50: 5000, respectivamente (MANZHONG & ZAMAN, 1999). Por outro lado, está proporção em relação às linhas A, B e R, em campos experimentais do Brasil é 1: 12: 150; do mesmo modo o rendimento de grãos da linha A é de aproximadamente 500 kg.ha⁻¹ em média; tal fato deve servir para nortear os órgãos de pesquisa no que tange a pesquisas mais relevantes que devem ser desenvolvidas, tanto por órgãos públicos quanto privados. Este fato pode ter reflexo direto no preço da semente híbrida comercial (F₁). Estratégias importantes para reduzir o custo elevado podem estar associadas à criação de novas linhas macho estéreis com alta eficiência na polinização cruzada, estabilidade dos genes do citoplasma que causam a macho esterilidade, redução da interação genótipo x ambiente, facilidade na restauração, boa estrutura floral e hábito de florescimento constante, como por exemplo, tempo e período de abertura da flor, assim elevando de maneira direta a produção de semente híbrida (A/B) e tornando o processo menos oneroso. Além disso, a pesquisa de produção de sementes híbridas no Brasil deve avançar em direção aos esclarecimentos básicos como, por exemplo: época de adubação nitrogenada, principalmente, utilização eficiente de hormônios de crescimento (ácido giberélico) com intuito de melhorar a polinização cruzada, aumentar o rendimento de grãos por panícula da linha A e aumentar relação entre A:B e A:R, coincidência floral entre as linhas (ciclo x escalonamento de plantio).

A China comercializa prosperamente a tecnologia de arroz híbrido desde 1970. Entretanto a primeira patente obtida sobre esta tecnologia surgiu nos Estados Unidos em 1989 (LI & YUAN, 2000). Com o sucesso da China na produção de sementes de arroz híbrido, o *International Rice Research Institute* (IRRI) deu início aos trabalhos com arroz híbrido em

1979 (YUAN & VIRMANI, 1988). Muitos outros países iniciaram suas pesquisas sobre arroz híbrido durante o período de 1970 a 1990, incluindo o Japão (MURAYAMA, 1973), Coreia (KIM & HEU, 1979), Paquistão (CHEEMA et al. 1998), Colômbia (MUNOZ, 1992), Vietnã (YIN, 1993), Filipinas (LARA et al., 1994), Brasil (NEVES et al., 1994), Egito (MÁXIMOS & AIDY, 1994) entre outros países, bem como os órgãos internacionais de pesquisa como: *International Rice Research Institute* (IRRI) e órgão privado como RiceTec, Inc. nos Estados Unidos e Bayer, na Alemanha. A tecnologia do arroz híbrido também chamou a atenção da FAO, a qual deu início a um programa forte de arroz híbrido seguindo as recomendações de 16 sessões da Comissão Internacional de Arroz - *International Rice Commission* (IRC) realizado no IRRI em 1985 (TRINH, 1993).

Na Índia o projeto sobre arroz híbrido teve início em 1980, com potencial para desenvolvimento e comercialização animadores. Desde 1991 a pesquisa na Índia tem sido desenvolvida por 12 Centros de Pesquisa criando mais de 400 híbridos de arroz entre 1990 a 1994. Os melhores (35 híbridos) excederam em mais de 1000 kg ha⁻¹ sobre a melhor variedade de polinização aberta (LI & YUAN, 2000). Na Índia a produtividade da linha A (A x B) por unidade de área está em torno de 1.500 a 2.000 kg ha⁻¹ para produção de sementes híbridas dos cultivares lançados comercialmente. Um total de 1.300 toneladas de sementes híbridas foi produzido em 60.000 hectares de área cultivada com arroz híbrido no ano de 1996 (AHMED, 1997).

Os cultivares comerciais de arroz híbridos chineses são oriundos do sistema de três linhas, no entanto, o potencial de rendimento nivelado destes híbridos tem alcançado o platô de rendimento desde os anos 80 (SHU et al., 1996). Ainda de acordo com este autor uma ameaça adicional é que mais de 95% de todas as linhas A utilizadas comercialmente na constituição do sistema três linhas possuem o mesmo tipo de citoplasma (*wild abortive* – Tipo WA-CMS). Este citoplasma estéril pode ser vulnerável ao ataque de pragas e doenças, por exemplo. PRABHU et al. (2002) testou 39 híbridos de arroz desenvolvidos a partir da linhagem 046I e IR 58025A com citoplasma macho estéril, ambas derivadas do citoplasma WA e seus restauradores, para resistência vertical a *Pyricularia grisea* e o estudo indicou uma natureza específica da resistência parcial.

Para romper o platô de rendimento em arroz estão sendo pesquisados basicamente três sistemas de melhoramento em arroz híbrido com o objetivo comum de alcançar altos níveis de heterose: 1) método de três linhas ou sistema macho estéril (CMS); 2) método de duas linhas ou sistema de macho-esterilidade termossensível, ou sensível ao fotoperíodo (T(P)GMS *Thermo-sensitive or Photoperiod-sensitive Genic Male Sterility*) e; 3) método de uma única linha ou sistema de apomixia. O objetivo maior e comum, entre os sistemas, é aumentar a heterose, a cada ciclo de melhoramento (seleção).

Utilização da heterose em arroz

O arroz (*Oryza sativa* L.) é uma espécie essencialmente autógrama, que consiste no principal alimento para aproximadamente 2,5 bilhões de pessoas, quase todos que moram em países em desenvolvimento. Manter a produção de arroz compatível com o aumento anual da população mundial é um desafio formidável à comunidade científica, que poderá ser superado, provavelmente pelo o emprego da heterose.

O termo "heterose" foi descrito primeiramente por Shull e fazia referência a um incremento no vigor, no tamanho, na frutificação, na velocidade de desenvolvimento, na resistência às doenças e insetos, para as variações climáticas,

características manifestadas pelo cruzamento entre duas populações geneticamente distintas, quando comparados com algum dos pais envolvidos no cruzamento, tal fato ocorrendo especificamente em virtude da união dos gametas paternos diferentes (SHULL, 1908).

A heterose foi explorada primeiramente em 1930 com a produção de híbridos de milho em escala comercial, estimulando assim um amplo debate, por mais de 80 anos, sobre a base genética que governa a heterose, ainda hoje não está totalmente esclarecido qual o efeito genético maior que governa a heterose (XIAO et al., 1995). Contudo, a dificuldade para emasculas as plantas autógamas, provavelmente tenha sido a maior barreira para a utilização da heterose em plantas que possuem exclusivamente este modo de reprodução. Pesquisadores da cultura de cebola (JONES & CLARKE, 1943), encontraram a solução para este problema, identificando em 1925 a macho esterilidade na cultivar de cebola "*Italian Red*", desenvolvendo o sistema da macho esterilidade citoplasmática nessa cultura (VIRMANI, 1996). As mesmas estratégias de melhoramento utilizadas para alcançar o híbrido na cebola foram utilizadas pelos melhoristas de arroz para desenvolver o híbrido em arroz no sistema de três linhas.

O processo de macho esterilidade pode ser uma ferramenta de grande utilidade para o melhorista de plantas em diferentes vias: (1) eliminação da emasculação, facilitando a realização de cruzamentos artificiais necessários no processo de hibridação em plantas autógamas; (b) aumento da taxa de fecundação cruzada; e (c) produção de sementes híbridas em nível comercial (RAO et al., 1990). O aumento do volume da multiplicação de sementes híbridas (AxB), pode viabilizar a comercialização de sementes híbridas (AxR) num preço bem mais acessível aos agricultores; pois teoricamente quanto maior for a taxa de polinização cruzada maior pode ser a relação entre as linhas utilizadas para a multiplicação (AxB) ou mesmo para produção de sementes híbridas (AxR). Por exemplo, para um hectare onde é utilizada uma relação de A:B ou A:R de 2:1 e 4:1 significa que a área útil (somente área destinada à linha A) será cultivada em 67% e 80%, respectivamente. Este fato mostra que quando maior a relação, proporcionalmente será também a área útil com a linha A.

Estimativas da heterose em arroz e seus efeitos sobre os caracteres morfológicos e fisiológicos

A presença de heterose em arroz foi detectada e noticiada por JONES (1926), porém a primeira variedade híbrida surgiu somente muito tempo depois. O desenvolvimento de cultivar híbrido (F_1) foi sugerido por Long-Ping Yuan em 1964. Desde então, muitas atividades de pesquisa revelaram uma forte heterose em arroz híbrido com respeito aos componentes primários e secundários do rendimento de grãos.

O fenômeno da heterose em arroz é geralmente expresso em caracteres quantitativos como, rendimento de grãos, peso de grãos, estatura de planta, número de panículas por planta, número de grãos por panícula entre outros. Portanto, a heterose pode ser calculada através de certos parâmetros. As fórmulas a seguir, representam à maneira mais habitual de estimar os valores da heterose ou vigor híbrido: i) Heterose média ou heterose sobre a média dos pais (MP): $h = h(\%) = ((F_1 - MP) \div MP) \times 100$; ii) Heterobeltiose ou heterose sobre o desempenho do melhor pai (BP): $h(\%) = ((F_1 - BP) \div BP) \times 100$ e; iii)

Heterose padrão ou heterose sobre a melhor variedade (MV): $h(\%) = ((F_1 - MV) \div MV) \times 100$.

De modo geral, a expressão do vigor híbrido (F_1) sobre o desempenho dos pais é denominado de heterose positiva; enquanto que o decréscimo do vigor híbrido é chamado de heterose negativa. Para utilizar a heterose nos híbridos de arroz produzidos comercialmente, é essencial que os híbridos F_1 mostrem superioridade não somente em relação aos seus pais, heterose média, mas principalmente em relação a melhor variedade de polinização aberta (heterose padrão). Sendo a heterose padrão mais útil em virtude da sua relevância em termos práticos (VIRMANI, 1996).

Muitas evidências, tanto no campo da pesquisa quanto nas lavouras comerciais, tem corroborado em muitos aspectos que o arroz híbrido tem mostrado uma heterose significativa, a qual é exibida em caracteres morfológicos ou fisiológicos, entre outros. Normalmente os híbridos em arroz (F_1) tem mostrado alta taxa de crescimento associada com vigor vegetativo maior, em relação aos pais.

Quando cultivado em uma única safra, os híbridos "*Nan-You 2*" e "*Nan-You 6*" mostraram um início do perfilhamento 12 dias depois da sementeira, 6-8 dias mais precoce do que as linhas genitoras. A heterose também se manifestou no número de perfilhos por hectare para o cultivar híbrido "*Nan You 2*" chegando alcançar 4,24 milhões, 0,29-1,25 milhões mais do que as linhas genitoras "*Er-Jiu-Nan 1A*" e "*IR24*", e também sobre a cultivar convencional "*Guang Xuan 3*" (DWIVEDI et al., 1998). A taxa de crescimento e o índice de biomassa do híbrido foram maiores do que as linhas genitoras sobre condições de temperatura e luz moderada.

O número de raízes por planta do cultivar híbrido "*Nan-You 3*" foi de 123,3% maior do que a cultivar de arroz convencional "*Guang-Liu-Ai 4*" para o mesmo número de plântulas avaliadas (LI et al., 1990). Em média, 22 cm e 24 cm de comprimento e espessura do sistema de raízes foi encontrado para o cultivar híbrido "*Shan-You 2*", respectivamente, em comparação com 5-9 cm e 9-10 cm de comprimento e espessura, respectivamente para o cultivar convencional "*Yi Chun Ai 1*" (DWIVEDI et al., 1998). O sistema radicular dos cultivares híbrido também apontou uma grande heterose em relação aos seus genitores (LUO & YUAN, 1990).

Dentre 29 cultivares híbridos, 27 tem evidenciado uma heterose positiva para os caracteres estatura de planta e resistência a doenças, apesar da estatura de planta elevada apresentar alta resistência ao acamamento, comparada aos genitores envolvidos no cruzamento simples "AxR" (DWIVEDI et al., 1998).

A área foliar por planta para o arroz híbrido "*Nan-You 2*" ponderada no estágio de plena floração e no estágio de maturação foi de 6.914 cm² e 4.124 cm², respectivamente, comparado com 4.354 cm² e 2.285 cm² do genitor masculino "*IR24*" (LI et al., 1982). Foi encontrada uma heterose positiva e uma heterobeltiose significativa para a área foliar da folha bandeira (SINGH et al., 1997).

O arroz híbrido "*Nan-You 2*" tem uma alta eficiência fotossintética associado com um baixo índice de respiração e uma baixa intensidade de fotorespiração (LIN & YUAN, 1980). Grande capacidade de síntese de clorofila, juntamente com um alto índice fotossintético da folha bandeira entre os estádios iniciais, até o florescimento pleno, foram observados em arroz híbrido comparativamente ao arroz de polinização aberta (LI et al., 1990).

O arroz híbrido geralmente tem um alto rendimento de grãos. Este fato é devido, principalmente a um maior vigor no

tamanho da panícula e no número de grãos na panícula durante a fase reprodutiva.

O incremento no rendimento de grãos pelos cultivares de porte médio na década de 60 de 31,3-98,5% comparadas com as cultivares de porte alto da década de 50, foi primeiramente devido ao incremento no número de panículas de 67,5-77,7%. Havia uma pequena diferença no número de espiguetas e no peso de mil grãos (LI & YUAN, 2000). O incremento no rendimento de grãos foi de 11,2-32,1% em arroz híbrido na década de 70, em relação às cultivares de polinização aberta de porte médio da década de 60, em virtude do incremento no número de espiguetas por planta de 18,0-30,9% e no peso de mil grãos de 9,2-12,0% (CHINESE ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCE & HUNAN HYBRID RICE RESEARCH CENTER, 1991). O caráter peso de mil grãos de 23 cultivares de arroz híbridos apresentou grande superioridade em relação ao melhor pai (heterobeltiose positiva); e heterose positiva sobre a média dos genitores de 31 entre 34 cultivares de arroz híbrido (ZENG et al., 1979).

O grau de heterose em arroz para o rendimento de grãos varia de 2-157% (SUN, 1976). Existem relatos em que todos os nove caracteres quantificados sobre 15 cultivares híbridos de arroz mostraram heterose acima de 46% para o rendimento de grãos (MANUEL & PALANISAMY, 1989). Na China, entre 29 cultivares de arroz híbrido, 28 expressou um rendimento de grãos superior ao melhor pai (heterobeltiose) e o ganho de 18 híbridos foi estatisticamente significativo. Todos os 29 híbridos de arroz exibiram uma heterose sobre a melhor cultivar de polinização aberta, sendo que o valor médio da heterose foi de 35,5% para o caráter rendimento de grãos (DWIVEDI et al., 1998).

A duração do ciclo reprodutivo para os cultivares de arroz híbridos está altamente correlacionada com o ecotipo das linhas genitoras. Muitos dados indicam heterose negativa para o ciclo vegetativo (CHANG et al., 1973; MALLICK et al., 1978; OLIVEIRA et al., 1993). Os híbridos inter-subespecíficos tem um ciclo total (vegetativo mais reprodutivo) maior do que os híbridos intercultivares. Em geral, os híbridos mostraram maior precocidade em relação às variedades de polinização aberta, as médias estimadas para heterose, heterobeltiose e heterose padrão foram todas negativas, exceto para heterobeltiose no caso dos híbridos indica-indica (DWIVEDI et al., 1998).

O arroz híbrido tem exibido uma boa resistência a doenças, insetos e ao estresse hídrico (YAB & CHANG, 1976; TIAN et al., 1980), a baixa temperatura, baixa fertilidade do solo, alto conteúdo de sal na água (AKBAR & YABUNO, 1975), elevada lâmina de água (SINGH, 1983), entre outras condições adversas de cultivo (LIN & YUAN, 1980). Por essas razões, pode ser cultivado entre 50°N e 18°N, no sul da China, sobre altitudes acima de 1.500 m (CHEN, 1985). Pesquisadores testaram 224 cultivares de arroz híbrido a brusone (*Pyricularia oryzae*) em relação às suas linhas genitoras. Dos 224 híbridos, 102 mostraram dominância para resistência e 15 mostraram uma dominância incompleta (XIAO et al., 1995). Um total de 140 cultivares híbridos avaliados sobre três níveis de nitrogênio (0, 60 e 120 kg ha⁻¹) mostrou heterose positiva para o rendimento de grãos independentemente do ambiente testado (YOUNG & VIRMANI, 1990). A heterose média encontrada em híbridos de arroz testados em quatro locais durante seis anos, sendo 28 ambientes, foi de 108-117% (STUBER et al., 1992).

As principais hipóteses explicativas da heterose e endogamia datam do início do século anterior. Nas últimas décadas, centenas de estudos foram conduzidas visando o melhor entendimento dos princípios genéticos que controlam a

heterose. Em 1910, Andrew B. Bruce apresentou a primeira explicação genética sobre a heterose como uma ação combinada de fatores dominantes ou parcialmente dominantes. Para EAST (1936) a ação interalélica é a base genética da heterose. XIAO et al. (1995) assume que a heterose é consequência, em arroz híbrido, especialmente de três tipos de interação gênica: i) interação alélica; ii) interação não alélica e; iii) a interação entre genes do núcleo e do citoplasma.

Interação alélica entre genes do núcleo

a) *Dominância*

A hipótese da dominância, fundamentada na hipótese da dominância complementar, foi sugerida por KEEBLE & PELLEW (1910) e mais tarde elaborada por JONES (1926). Jones explicou o fenômeno da heterose como sendo uma interação benéfica entre genes dominantes vindos de ambos os genitores, devido ao cancelamento de genes recessivos deletérios e prejudiciais vindos de um dos pais, logo o outro pai contribui com os alelos dominantes para a constituição genética do F₁ heterozigoto. Em análises moleculares recentes, com a técnica de RFLP, para 82% de 37 QTL significativos o heterozigoto foi superior ao seu respectivo homozigoto. No entanto, não houve nenhuma correlação entre a maioria dos caracteres com a heterozigose no genoma total. Algumas linhas recombinantes na população F₈ tiveram valores fenotípicos superiores ao F₁ para todos os caracteres avaliados (XIAO et al., 1995). Além disso, nesse estudo não foi observado epistasia, sugerindo que a dominância complementar (incluindo a dominância parcial), em vez da sobredominância, é o responsável genético mais contundente para explicar a heterose em arroz.

A heterose nos híbridos de arroz para o caráter rendimento de grãos, tanto da linha macho estéril IR 58025A quanto para a linha IR 62829A tem mostrado ser uma complementação dos caracteres entre os pais (LI & YUAN, 2000). Contudo esta hipótese não leva em conta as interações entre os diferentes locos, caracteres como, por exemplo, rendimento de grãos e peso de panícula que são governados por muitos genes, com efeito, aditivo, não há nem genes dominantes nem genes recessivos envolvidos no processo.

b) *Sobredominância*

A hipótese da sobredominância, proposta por SHULL (1908), assumia que a base da heterose era causada pelos genes que em heterozigose eram sempre superiores em relação aos genes em homozigose para o mesmo loco. Dessa forma, os indivíduos F₁ têm um grande número de alelos em heterozigose, podendo expressar assim um vigor maior em relação aos seus genitores. Um estudo recente sobre a base molecular para heterose usando análise de QTL para sete caracteres de importância agrônômica em milho também sugeriu que a sobredominância era responsável por uma parte da heterose observada (STUBER et al., 1992). Embora esta hipótese tenha sido preferida pelos pesquisadores antes dos anos 70, não explica por que algumas características em cultivares híbridas (F₁), são inferiores aos seus genitores. Um estudo recente, realizado por ZHUANG et al. (2001), mostrou que a sobredominância responde por uma grande parte do controle genético da heterose em arroz. Por outro lado, LI et al. (2001) relatam que as principais hipóteses que explicam o acréscimo da produtividade são promovidas pela epistasia e pela sobredominância, em detrimento da hipótese da dominância. YU et al. (1998) já haviam encontrado que a epistasia desempenha um importante papel na herança dos caracteres do rendimento bem como na base genética da heterose. A sobredominância também tem um importante

papel associado à maioria dos *locus* que governam a heterose, particularmente para os caracteres número de panículas por planta e número de grãos por panícula (LUO et al., 2001). Por outro lado, muitos pesquisadores pensam que a sobredominância não tem uma grande contribuição para heterose (CROW, 2000).

Interações não alélicas entre genes do núcleo

Acontece, algumas vezes, que num cruzamento envolvendo dois genes independentes afetando o mesmo caráter, um dos genes mascara a manifestação do outro, sendo denominado assim gene epistático. O gene cuja expressão é encoberta pode ser denominado de gene hipostático. De modo geral, o efeito da epistasia é semelhante aquele da dominância, no entanto, a epistasia se manifesta entre genes localizados em diferentes locos e não entre dois alelos no loco. O fenômeno da epistasia pode ser descrito estatisticamente como: um desvio que acontece quando o efeito aditivo combinado de dois ou mais genes não explicam o fenótipo observado (FALCONER & MACKAY, 1996). No melhoramento de milho, a detecção de uma alta incidência do efeito da epistasia sobre híbridos poderia sugerir que programas de melhoramento deveriam selecionar para efeitos epistáticos (HINZE & LAMKEY, 2003). Uma pequena correlação entre marcador heterozigoto e a expressão do caráter foi detectada, mas freqüentemente com uma interação entre genes não alélicos existentes na geração F_3 derivadas de "Zhen-Shan 97 x Minhui 63" (YU et al., 1998). Este fato sugere que a epistasia afeta significativamente a heterose em arroz.

Interações entre genes do núcleo e do citoplasma

Entre as fontes de genes das plantas está o núcleo, mitocôndria e cloroplastos, sendo que todas estão envolvidas na heterose (SHRIVASTAVA & SESHU, 1983) e, em alguns casos a contribuição do citoplasma é decisiva (WAGNER, 1969). Os cruzamentos recíprocos F_1 em arroz híbrido têm mostrado níveis diferentes de heterose. Além disso, o mesmo genoma nuclear em diferentes *backgrounds* citoplasmáticos tem evidenciado um nível de heterose diferenciado. O citoplasma então, deve desenvolver papel importante na heterose em arroz. SHENG (1987) realizou um estudo sobre oito citoplasmas diferentes em arroz em 12 caracteres de importância agrônômica, indicando que todos os oito citoplasmas afetaram negativamente a maioria dos caracteres como estatura de planta, comprimento de panícula, número de grãos, número de perfilhos férteis, número de panículas, percentagem de pega (*seed set*), peso de mil grãos, peso de grãos por planta, rendimento e ciclo vegetativo.

Tecnologias empregadas para estimar heterose

O desempenho de um híbrido depende fundamentalmente da escolha de seus pais que são influenciados diferentemente pelo ambiente. O desafio mais importante para o melhorista de variedades híbridas é escolher as linhas genitores que expressam maior efeito heterótico possível. Nenhum método atualmente utilizado pode estimar a heterose com grande precisão; no entanto são sugeridos como, por exemplo, métodos genéticos e bioquímicos (LI & YUAN, 2000).

Similaridade genética

A similaridade genética pode ser estimada por meio de diversas tecnologias, como por exemplo: (1) origem geográfica; (2) análises multivariadas, por exemplo, a estatística de Mahalanobis e Euclidiana (COIMBRA et al.,

1999); (3) isoenzimas e polimorfismo – RFLP- (SCHWARTZ & LAUGHNER, 1969); (4) coeficiente de parentesco. A dissimilaridade genotípica ou distância tem sido bastante estudada por ter uma alta correlação com o grau de heterose (MAURYA & SINGH, 1978; XU & WANG, 1980). Para 43 cultivares de arroz híbrido, o potencial de rendimento e o grau de heterose têm sido relatados como positivo e significativos comparativamente com a distância genética para 15 cruzamentos *indica-indica* e seis *japônica-japônica*, no entanto não houve correlação para 22 cruzamentos envolvendo os genótipos *indica-japônica*. Este método parece ser eficiente para estimar a dissimilaridade genotípica dentro da mesma espécie, no entanto, quando esta dissimilaridade genética foi estimada entre espécies diferentes a eficiência desta técnica foi muito baixa (XIAO et al. 1996). Vários outros trabalhos têm relatado uma pequena ou nenhuma correlação (CRESS, 1977; PENG et al. 1991) ou que é somente um indicador da heterose (LIU & WU, 1996).

Capacidade de combinação

São obtidas populações segregantes, mais facilmente, com alto grau de heterose quando pelo menos um dos pais envolvidos no cruzamento tem uma alta capacidade geral de combinação (CGC) (PENG & VIRMANI, 1990). Porém, estimar a heterose com base na CGC (herança genética aditiva) pode nem sempre ser a melhor alternativa (SHRIVASTAVA & SESHU, 1983), pois quando os efeitos genéticos estiverem intimamente relacionados com a herança genética de dominância, tanto parcial quanto completa, a estimativa do vigor híbrido pode não ser obtida com um grau de confiabilidade desejado ou satisfatório.

Análise de Enzimas

a) *Banda complementar da isoenzima esterase*

A isoenzima esterase é comparativamente dependente da indicação bioquímica para estimar a heterose. Se o híbrido F_1 tiver bandas específicas de ambos os pais, por exemplo, uma banda complementar dominante, pode haver heterose para esta combinação (SHI et al., 1988). Mas ainda parece difícil prever a existência de heterose, porque a existência de bandas complementares nem sempre são coincidentes com o desempenho da heterose dos híbridos F_1 . Portanto, alguns pesquisadores não concordam que o grau de heterose pode ser estimado pelo método das bandas isoenzimáticas complementares (PENG et al., 1988).

b) *Índice de isoenzimas*

O índice de diferença entre as isoenzimas utiliza o número de isoenzimas que mostram diferenças nas bandas do F_1 em relação aos seus pais. A diferença entre seis (no máximo) e duas isoenzimas (no mínimo) nos híbridos F_1 foi estudada para 12 cultivares de arroz híbrido em oito isoenzimas. O cultivar híbrido pode mostrar heterose se o índice for maior que quatro (ZHU & ZHANG, 1987). Este método é bastante fraco e requer evidências adicionais (LI & YUAN, 2000).

c) *Atividade enzimática*

Alguns pesquisadores têm relatado que atividade de algumas enzimas, como por exemplo, esterase, redutase de nitrato e dismutase do superóxido estão correlacionados com o nível de heterose. Para melhorar a precisão deste método, deveriam ser testadas outras enzimas (HE, 1990).

Complementação da mitocôndria

Este método foi primeiramente proposto por McDANIEL & SARKISSIAN (1966). O conceito é que a heterose média pode ser estimada através do nível de atividade oxidante em

F₁ em ambos os pais no estágio de plântula. De qualquer modo, a mitocôndria é proveniente da linha fêmea (A) somente. Uma modificação do método da complementação do mitocôndrio é o método de complementação da homogeneidade. O valor de complementação da homogeneidade está correlacionado positivamente com a heterose. A atividade oxidante no F₁ deve ser maior que a média dos pais (LI & YUAN, 2000).

Desempenho dos pais

De modo geral, alto potencial de rendimento de grãos dos pais produz uma proporção maior de cultivares híbridas com alto potencial de rendimento, comparativamente com os cultivares híbridos com baixo potencial de rendimento de grãos (VIRMANI, 1994).

Considerações finais

O sucesso da tecnologia de arroz híbrido na China é principalmente devido a sua rentabilidade. Em países como o Brasil, onde existe uma alta relação terra vs. mão de obra, juntamente com uma grande fração de terra irrigada, é provável que esta tecnologia possa ser utilizada prosperamente num futuro bem próximo. A obtenção de genótipos indica x japonesa tropical poderá ser buscada visando maior heterose, porém esforços ainda precisa ser despendida no sentido de contornar os problemas de esterilidade, acamamento, maturação tardia e qualidade de grãos. Acima de tudo, o potencial dos híbridos deverá ser explorado para transpor aquele que é o maior desafio do terceiro milênio, a tolerância a estresses abióticos, ou seja, condições adversas de temperatura, solo e regime de água. Portanto esta possibilidade deve nortear órgãos de pesquisa, tanto públicos quanto privados, no desenvolvimento de linhas machos estéreis adaptadas as condições agro-ecológicas do Brasil.

REFERÊNCIAS

- AHMED, M. I. Development and use of hybrid rice technology- Lessons learned from the Indian experience. **International Rice Commission Newsletter**, Philippines, v. 46, p.75-83, 1997.
- AKBAR, M.; YABUNO, T.T. Breeding for saline-resistant varieties to rice. III. Response of F₁ hybrids to salinity in reciprocal crosses between Johan 349 and Magnolia. **Journal Breed**, Sapporo, v. 25, p. 215-220, 1975.
- BAI, D.L.; LUO, X.H. Liangyou Peite, a new two line hybrid rice released in China. **International Rice Research Notes**, Philippines, v. 1, p.42-43, 1996.
- CHANG, T. T.; LI, C.C.; TAGUMPAY, O. Genotypic correlation, heterosis, inbreeding depression and transgressive segregation of agronomic traits in a diallel cross of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, Taiwan, v. 2, p. 83-93, 1973.
- CHEEMA, A. A.; AWAN, M.A.; TAHIR, G. R. et al. Heterosis and combining ability studies in rice. **Pakistan Journal Agricultural Research**, Pakistan, v. 1, p.41-45, 1998.
- CHEN, Y. W. Hybrid rice in China. **Journal Human Science Technical University**, Beijing, v. 1, p.1-9, 1985.
- CHINESE ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCES AND HUNAN HYBRID RICE RESEARCH CENTER. The development of hybrid rice in China. **Agriculture Press**, Beijing, 1991.
- COIMBRA, J.L.M.; CARVALHO, F.I.F.; HEMP, S. et al. Divergência genética em feijão preto. **Ciência Rural**. Santa Maria, v.29, n.03, p. 427-431, 1999.
- CRESS, C.E. Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. **Genetics**, Baltimore, v. 53, p. 86-94, 1977.
- CROW, J. F. The rise and fall of overdominance. **Plant Breeding Reviews**, Canada, v.17, p. 270-323, 2000.
- DWIVEDI, D.K. PANDEY, M.P.; PANDEY, S.K. et al. Heterosis in inter and intraspecific crosses over three-environments in rice. **Euphytica**, Netherlands, v. 99, p. 155-165, 1998.
- EAST, E.M. Heterosis. **Genetics**, Baltimore, v. 21, p. 375-397, 1936.
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. England: Longman, 1996. 463 p.
- HE, Z. C. The role of the activity of superoxide dismutase in the prediction of rice heterosis. **Hubei Agronomic Science**, Hangzhou, v. 11, p. 10-12, 1990.
- HINZE, L.L.; LAMKEY, K.R. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. **Crop Science**, Madison, v. 43, p. 46-55, 2003.
- JONES, H. A.; CLARKE, A.E. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. **Proceedings American Society Horticultural Science**, Covallis, v. 43, p.189-194, 1943.
- JONES, J.W. Hybrid vigor in rice. **Journal American Society Agronomic**, Madison, v.18, p. 423-428, 1926.
- KADAM, B. S.; PATIL, G.G.; PATANKAR, V.K. Heterosis in rice. **Indian Journal Agronomic Science**, New Delhi, v 7, p. 118-125, 1937.
- KATSUO, K.; MIZUSHIMA, K. Studies on the cytoplasmic difference among rice varieties, *Oryza sativa* L. I. On the fertility of hybrids obtained reciprocally between cultivated and wild varieties. **Journal Breed**, Sapporo, v. 8, p. 1-5, 1958.
- KEEBLE, F.; PELLEW, C. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). **Genetics**, Baltimore, v. 121, p. 185-199, 1910.
- KIM, K. H.; HEU, M. H. A study on heterosis in cross between semi-dwarf rice cultivars. **Journal Breed**, Sapporo, v.2, p.127-132, 1979.
- LARA, R. J.; DELA CRUZ, M.; ABIAZA, M. S. et al. Hybrid rice research in Philippines. In: S. S. Virmani (ed.), Hybrid rice: New developments and future prospects. **International Rice Research Institute**, Philippines, 1994, p.173-186.
- LI, J.; YUAN, L. Hybrid rice: breeding, and seed production. **Plant Breeding Reviews**, Canada, v. 17, p. 15-158, 2000.
- LI, P. H. How we studied hybrid rice. **Acta Botanica Sinica**, Beijing, v. 19, p.7-10, 1977.
- LI, P.; WANG, Y.; LIU, H. Physiological bases of high yielding heterosis in indica – type F₁ hybrid rice. **Science Agronomica Sinica**, Chunquim, v. 23, p. 357-362, 1990.
- LI, Z.K.; LUO, L.J.; MEI, H.W. et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. **Genetics**, Baltimore, v. 158, n. 4, p. 1737-1753, 2001.
- LI, Z.B.; XIAO, Y.H.; ZHU, Y.G. et al. **Study and practice of hybrid rice**. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1982. 139p.
- LIN, J. Y. Impact of hybrid rice on input demand and productivity. **Agricultural Economics**, Hangzhou, v. 10, n.2, p.153-164, 1994.
- LIN, S.C.; YUAN, L.P. Hybrid rice breeding in China. In: **Innovative Approaches to rice breeding**. **International Rice Research Intitute**, Manilla, 1980, p. 35-51.

- LIU, X.C.; WU, J.L. A novel approach for discovery and exploitation of new male sterile cytoplasm resources for hybrid rice. **Chinese Rice Research Newsletter**, Beijing, v. 3, p.12, 1996.
- LUO, C.S.; YUAN, L.P. Status of research in and utilization of hybrid rice germplasm. **Crop Genetic Research**, Mumbai, v. 1, p. 5-9, 1990.
- LUO, L.J.; LI, Z.K.; MEI, H.W. et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components. **Genetics**, Baltimore, v. 158, n. 4, p. 1755-1711, 2001.
- MALLICK, E. H.; CHOSH, H. N.; BAIRAGI, P. Heterosis in indica rice. **Indian Journal Agronomic Science**. New Delhi, v. 48, p. 384-387, 1978.
- MANUEL, W. W.; PALANISAMY, S. Heterosis and correlation in rice. **Oryza**, Beijing, v. 26, p. 238-242, 1989.
- MANZHONG, L.; ZAMAN, F.V. Optimization of hybrid rice seed production. **Seed Research**, New Delhi, v. 27, p. 7-10, 1999.
- MAURYA, D. M.; SINGH, D. P. Heterosis in rice. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 38, p. 71-76, 1978.
- MAXIMOS, M. A.; AIDY, I.R. Hybrid rice research in Egypt. In: S. S. Virmani (ed.), Hybrid rice: New developments and futur prospects. **International Rice Research Institute**, Philippines, 1994, p. 227-233.
- McDANIEL, R. G.; SARKISSIAN, V. Heterosis complementation by mitochondria. **Science**, Washington, v. 152, p. 1640-1642, 1966.
- MUNOZ, D. B. Hybrid rice research in Colombia. **Arroz**, Colombia, v.379, p.20-28, 1992.
- MURAYAMA, S. The basic studies on utilization of hybrid vigor in rice. I. The degree of heterosis and its phenomenon. **Japanese Journal of Breeding**, Kannondai, v. 23, p. 22-26, 1973.
- NEVES, P.C.F.; CASTRO, E.M.; RANGEL, P.H.N. et al. Hybrid rice research in Brazil. In: S.S. Virmani (ed), Hybrid rice: New developments and future prospects. **International Rice Research Institute**, Philippines, 1994, p.249-252.
- OLIVEIRA, A.C.; DERBYSHIRE, E.; CARVALHO, M.T.V. et al. Perfis protéico de variedades parentais e híbridos de arroz e sua correlação com a heterose. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.28, n. 3, p. 313-322, 1993.
- PENG, J. Y.; CLASZMANN, J.C.; VIRMANI, S.S. Heterosis and isozyme divergence in indica rice. **Crop Science**, Madison, v. 28, p.561-563, 1988.
- PENG, J. Y.; VIRMANI, S.S. Combining ability for yield and four related traits in relation to hybrid breeding in rice. **Oryza**, Beijing, v. 27, p. 1-10, 1990.
- PENG, J. Y.; VIRMANI, S.S.; JULFIQUAR. A.W. Relationship between heterosis and genetic divergence in rice. **Oryza**, Beijing, 28:129-133, 1991.
- PRABHU, A.; GUIMARÃES, E.P.; FILIPPI, M.C. et al. Expression of resistance in rice hybrids to *Pyricularia grisea*. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 27, n. 5, p. 454-460, 2002.
- RAO, M.K.; DEVI, K.U.; ARUNDHATI, A. Applications of genic male sterility in plant breeding. **Plant Breeding**, Berlin, v. 105, p. 1-25, 1990.
- SCHWARTZ, D.; LAUGHNER, W. J. A molecular basis for heterosis. **Science**, Washington, v 166, p. 626-627, 1969.
- SHENG, X. B. Genetic effects of cytoplasm on agronomic characteristics in hybrid rice. **Chinese Journal of Rice Science**, Beijing, v. 3, p 155-170, 1987.
- SHI, S.Y.; LIU, A.M.; YI, Q.H. et al. Application of isozyme analysis to selection for restorer lines in hybrid rice. **Jiangsu Journal of Agricultural Science**, Xangai, v. 3, p. 9-14, 1988.
- SHU, Q.; WANG, S.S.; YI, Q.M. et al. Marker-assisted elimination of contamination in two line hybrid rice seed production and multiplication. **Journal of Zhejiang Agricultural University**, Tianjin, v. 22, n. 1, p. 56-60, 1996.
- SHULL, G. H. The composition of a field of maize. **American Breeding Association Reports**, Madison, v. 4, p. 296-301, 1908.
- SINGH, G. B.; RANDHAWA, A.S.; MAGNAT, G. S. et al. Studies on relative sced set and seed yield in different CMS lines of rice. **Journal Research**, New Delhi, v. 2, 125-130, 1997.
- SINGH, U. S. Hybrids excel standard cultivar. **Deep Water Rice**, Myanmar, v, 1, p.1, 1983.
- SHRIVASTAVA, M.N.; SESHU, D.V. Combining ability for yield and associated characters in rice. **Crop Science**, Madison, v.23 n.4 p.741-744, 1983.
- STUBER, C. W.; LINCOIN, S.E.; WOLFF, D.W. et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. **Genetics**, Baltimore, v.132, p.823-839, 1992.
- SUN, Y. The study of biological characters of "three lines" in crops. III. The comparative research to the formation and embryological characters of pollen cells, metabolic block and development of the vascular bundle in anther septum of several MS types in rice. **Acta Genetic Sinica**, Beijing, v.3, p. 119-127, 1976.
- TIAN, C., CHENG, X.; LIANG, Z. Several views on popularization of Xian (indica) hybrid rice. **Yunnan Agricultural Science Technical**, Zhejiang, v.2, p. 12-18, 1980.
- TRINH. T. T. New developments in hybrid rice. **International Rice Commission Newsletter**, Filippines, v. 42, p.28-34, 1993.
- VIRMANI, S. S. Hybrid rice. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 57, p.377-462, 1996.
- VIRMANI, S. S. Prospects of hybrid rice in the tropics and subtropics. In: S. S. Virmani (ed.), Hybrid rice: New developments and future prospects. **International Rice Research Institute**, Philippines, 1994, p. 7-19.
- WAGNER, R. P. Genetics and phylogenetics of mitochondria. **Science**, Washington, v. 163, p.1026-1031, 1969.
- XIAO, J. H.; LI, J.M.; YUAN, L.P. et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. **Genetics**, Baltimore, v. 140, p.745-754, 1995.
- XIAO, J. H.; LI, J.M.; YUAN, L.P. et al. Genes from wild rice improve yield. **Nature**, London, v. 384, p. 223-224, 1996.
- XU, J.; WANG. L. A preliminary study on heterosis and combining ability of rice. **Hereditas**, Beijing, v. 2, p.17-19, 1980.
- YAB, T. C.; CHANG, S.C. Heterosis of rice hybrids under wetland and dryland conditions. **Sabrao Journal**, Filippines, v.1, p. 35-40, 1976.
- YABUNA, T. Genetic studies on the interspecific cytoplasm substitution lines of japonica varieties of *Oryza sativa* L. and *O. Glaberrima* Steud. **Euphytica**, Netherlands, v. 26, p. 451-463, 1977.
- YIN, H.Q. Progress and recommendations in hybrid rice in northern Vietnam. **Internatinal Rice Commission Newsletter**, Filippines, v. 42, p.39-41, 1993.
- YOUNG, J. B.; VIRMANI, S. S. Heterosis in rice over environments. **Euphytica**, Netherlands, v. 51, p. 87-93, 1990.
- YU, S.B; McCOUCH, S.R.; KINOSHILA, T. et al. Epistasis plays an important role as genetic basis of heterosis in rice. **Science in China Series C-Life Sciences**, Beijing, v. 41, n. 3, p. 293-302, 1998.

YUAN, L. P.; VIRMANI, S. S. Status of hybrid rice research and development. In: Hybrid rice (Proc. Int. Symp. on Hybrid Rice, October 6-10, 1986, Changsha, China). **International Rice Research Institute**, Philippines, 1988, p. 7-24.

ZENG, S. X.; YUAN, S.R.; TANKSLEY, S.D. et al. Studies on the heterosis of F₁ hybrids in rice and its relation to the parents. **Acta Agronomica Sinica**, Beijing, v. 3, p. 23-24, 1979.

ZHU, Y. G.; ZHANG, W.C. Studies on isozymes with heterosis in the seedlings of hybrid rice. **Acta Agronomica Sinica**, Beijing, v. 2, p. 89-96, 1987.

ZHUANG, J. Y.; GAO, Y.J.; LI, X.H. et al. Importance of overdominance as the genetic basis of heterosis in rice. **Science in China Series C-Life Sciences**, Beijing, v. 44, n. 3, p. 327-336, 2001.