

Efectos recíprocos y aptitud combinatoria en caracteres relacionados al vigor temprano y al rendimiento en grano en maíz

de la Torre, M.V. y C.A. Biasutti

RESUMEN

El vigor temprano es considerado un componente esencial del desarrollo de los cultivos bajo condiciones limitantes. Este término se utiliza tanto para definir una prueba en laboratorio como también el vigor temprano a campo. Experiencias previas han mostrado resultados contrapuestos y en el caso de los efectos recíprocos, no existe suficiente información sobre los efectos génicos que regulan el vigor temprano en maíz. El objetivo de este trabajo fue estimar los efectos de aptitud combinatoria y efectos recíprocos para vigor en laboratorio y a campo, incluyendo el rendimiento. Se utilizaron 20 híbridos simples y recíprocos provenientes de la cruce dialélica de 5 líneas endocriadas. En laboratorio se realizó un test simulando estrés hídrico a -1,4 MPa. Se evaluaron variables relacionadas con el vigor en laboratorio y a campo. Los resultados mostraron la importancia de los efectos no aditivos en las variables de vigor a campo, a diferencia de los ensayos en laboratorio donde la expresión estuvo gobernada predominantemente por efectos aditivos. Los efectos recíprocos fueron importantes para todas las variables, lo que indica la necesidad de determinar las líneas maternas con alta expresión que contribuyan al incremento en la mejora genética del vigor temprano.

Palabras clave: vigor temprano, efectos génicos, maíz.

de la Torre, M.V. and C.A Biasutti, 2015. Reciprocal effects and combining ability in characters related to early vigor and grain yield in maize. Agriscientia 32 (1): 41-53

SUMMARY

Early vigor is considered an essential component of crop plant development under limiting conditions. This term is used to define both a laboratory test and what is called field early vigor. Previous experiences have shown contradictory results and in the case of the reciprocal effects, sufficient information is lacking on gene action and reciprocal effects that regulate early maize vigor. The objective of this work was to evaluate the combining ability and reciprocal effects for early vigor, including grain yield, under laboratory and field conditions. Twenty hybrids resulting from a diallel cross among five inbred lines including reciprocal crosses were used. In laboratory a test simulating drought stress

was performed at -1,4 MPa. Characters related to early vigor were evaluated both under laboratory and field conditions. The results showed the importance of non additive effects in the variables evaluated in the field tests, while in the laboratory tests the expression was predominantly governed by additive effects. The reciprocal effects were important for all the variables, indicating the necessity to determine the maternal inbred lines with high expression that contribute to the improvement of early vigor.

Key words: early vigor, genetics effects, corn

M.V. de la Torre y C.A. Biasutti: Mejoramiento Genético Vegetal, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, C.C. 509, 5000 Córdoba, Argentina. Correspondencia a: mvdeltorre@agro.unc.edu.ar

INTRODUCCIÓN

En los programas de mejoramiento genético es importante considerar el vigor inicial de la plántula para asegurar la germinación, la emergencia y desarrollo inicial del cultivo (Cervantes Ortiz *et al.*, 2007). El conocimiento del tipo de acción génica responsable de la regulación en la expresión de los caracteres de vigor en maíz, será importante para determinar la modalidad de selección más eficiente en líneas parentales (Sprague & Tatum, 1942; Rojas & Sprague, 1952).

Se han realizado trabajos de investigación sobre la acción génica de caracteres cuantitativos bajo condiciones de frío (Maryan & Jones, 1983); sin embargo, son escasos los que examinaron la acción génica del vigor temprano y sus efectos recíprocos bajo condiciones de estrés hídrico. En maíz se ha encontrado que el vigor de plántula está determinado principalmente por los efectos de aptitud combinatoria general (ACG), aunque los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) y efectos recíprocos (ER) también fueron importantes (Revilla *et al.*, 1999). Otros autores observaron que la varianza de dominancia posee un importante efecto sobre caracteres de calidad fisiológica de la semilla, y la varianza aditiva influye sobre los caracteres de tipo agronómico, aunque aún no se ha encontrado asociación entre las variables de calidad y las agronómicas (Ajala & Fakorede, 1988; Cervantes Ortiz *et al.*, 2007). Teruel *et al.* (2008) indicaron que los caracteres relacionados al vigor de plántula en maíz, en condiciones limitantes de humedad en laboratorio, estuvieron gobernados mayoritariamente por efectos aditivos.

En relación a los estudios mencionados, se torna necesario profundizar la investigación sobre los efectos génicos y recíprocos para vigor de plántula

en condiciones controladas y la relación con el vigor temprano en experimentos de campo.

El objetivo de este trabajo fue estimar los efectos de aptitud combinatoria general, aptitud combinatoria específica ACE y efecto recíproco para vigor temprano evaluado en laboratorio bajo estrés hídrico y rendimiento a campo en híbridos de maíz.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se emplearon 20 híbridos simples de maíz provenientes de la cruce dialélica de 5 líneas endocriadas, incluyendo las cruces recíprocas. Las líneas parentales L71, L83 y L3 fueron obtenidas por selección genealógica a partir de una población de polinización libre, en el marco del programa de mejoramiento de la cátedra de Mejoramiento Genético Vegetal de la Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba (Biasutti *et al.*, 2006). Estas líneas constituyen genotipos en avanzada homocigosis (S7-8) y han sido seleccionadas por su buen comportamiento *per se* y por poseer buena aptitud combinatoria general. Las líneas C4A y C4F, de origen subtropical, fueron seleccionadas por su tolerancia al estrés hídrico e introducidas desde el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, CIMMYT (Biasutti *et al.*, 1997). Para los ensayos en laboratorio y a campo se utilizó semilla obtenida durante el período 2007/2008. En ese momento se obtuvieron las 20 cruces F1 entre las 5 líneas de acuerdo a un sistema de apareamiento dialélico. Para disponer de semilla suficiente para los ensayos se recolectó polen de aproximadamente 20-25 plantas. Con esta mezcla de polen se polinizaron los estigmas de 20-25 plantas de la línea hembra. Las espigas se mantuvieron tapadas con bolsas para

cruzamientos, antes y después de la polinización, para evitar cruzamientos no deseados. A cosecha se mezcló la semilla de cada espiga cosechada de cada cruce. En el caso de las líneas, la semilla de cada una se obtuvo por autofecundación de entre 30-40 plantas, se cosechó individualmente y se mezcló la semilla cosechada. La totalidad de las semillas utilizadas en los ensayos se mantuvo acondicionada a 4 °C hasta el momento de la siembra.

Evaluación en laboratorio

En laboratorio, la prueba de vigor se llevó a cabo a través del ensayo de osmolitos, donde la simulación del estrés hídrico se logró utilizando una solución de polietilén glicol (PEG) 8000 al -1,4 MPa (Teruel *et al.*, 2008; Alemano, 2009). Se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados con 4 repeticiones de 50 semillas por híbrido, en bandejas plásticas sobre papel humedecido y con 30 ml de solución de PEG (ISTA, 2010). Las semillas se desinfectaron previamente con hipoclorito de sodio al 5% durante 1 minuto. Las bandejas se cubrieron con bolsas de polietileno transparente y se colocaron en cámaras de germinación, con humedad controlada y alternancia de temperatura entre 20-30°C y ciclos de luz y oscuridad de 8 y 16 horas, respectivamente, durante 7 días. Se utilizaron dos testigos comerciales (CO7 y 806).

Se cuantificó el porcentaje de plántulas normales emergidas (PG en %) sobre el total de semillas sembradas (ISTA, 2010; Teruel *et al.*, 2008; Alemano, 2009) al término de los siete días desde la siembra. Como criterio se consideró un mínimo de 5 milímetros de desarrollo en longitud de la parte aérea de la plántula y presencia de raíz primaria normal para plántulas normales.

En forma paralela se realizó el ensayo de germinación estándar y se evaluó el poder germinativo en condiciones no limitantes de humedad, con el fin de ajustar el PG bajo estrés hídrico en cada híbrido. El ajuste del % en PEG se realizó considerando el % de PG del tratamiento control para cada híbrido como valor máximo (100%) de germinación. Se trabajó con dos repeticiones de 50 semillas cada una de acuerdo a las normas estándares de pruebas de germinación (ISTA, 2010). Como sustrato se utilizaron dos hojas de papel saturadas con agua destilada. A los 7 días desde la siembra se evaluó el porcentaje de germinación.

Inmediatamente después del conteo de germinación se procedió, sobre muestras de 5 plántulas por bandeja al azar (Mroginski *et al.*, 2010), a evaluar otros caracteres asociados al vigor temprano

bajo estrés hídrico: longitud de la parte aérea de la plántula (LPA) en milímetros (Biasutti y Galiñanes, 2001; Teruel *et al.*, 2008; Alemano, 2009), desde el extremo de la primera hoja hasta el cuello de la plántula, sólo en aquellas en las que la longitud del coleóptilo resultó igual o mayor a 5 milímetros; longitud de raíz principal de plántula (LR) en centímetros, desde el cuello de la plántula hasta el extremo de la raíz primaria (Teruel *et al.*, 2008; Alemano, 2009); y peso seco de plántulas (PS) en gramos/planta (Trawatha *et al.*, 1990; Alemano, 2009), colocando las plántulas en bolsas de papel y llevándolas a estufa a 65 °C hasta peso constante.

Evaluación a campo

Los experimentos se llevaron a cabo en el Campo Escuela de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina (31° 29' S; 64° 00' O). La siembra temprana se realizó el 8/10/2008 bajo condiciones de secano, y se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados con dos repeticiones. El tamaño de parcela fue de 5 m² y la densidad final fue de 70.000 plantas ha⁻¹. Los datos se recolectaron sobre una muestra de cinco plantas por parcela al azar (Mirabilio *et al.*, 2010; Palmieri *et al.*, 2010). Se evaluaron las siguientes variables: EAC1 (emergencia a campo a los 12 días desde la siembra) y EAC2 (a los 19 días desde la siembra), midiendo el número total de plantas emergidas en cada parcela (CIMMYT, 1985; Mihura, 2008); vigor al estado de V5 (V1) y V7 (V2) mediante una escala visual de vigor 1 a 5 (1: pobre, 5: excelente), donde se evaluó uniformidad en la emergencia, apariencia general y altura de plantas (Peter *et al.*, 2009; Heathcliffe & Kenneth, 2010); altura de planta ALT1 (a los 23 días desde la siembra) y ALT2 (a los 30 días desde la siembra) en centímetros, desde la superficie hasta la última hoja desplegada con lígula visible; peso seco de planta (PSPTA) a los 40 días (V5) desde la siembra (Revilla *et al.*, 1999; Peter *et al.*, 2009; González Carmielutti *et al.*, 2010). La extracción de plantas se realizó mediante corte del tallo a la altura del primer nudo por encima de las raíces adventicias y luego secado en estufa a 65 °C hasta peso seco constante. Se crearon dos índices de vigor (IV1 e IV2), resultantes de la relación entre vigor (V1 y V2) y altura (ALT1 y ALT2), de acuerdo a la fórmula de Kharb *et al.* (1994) modificada. La EF (elongación foliar) se calculó por diferencia entre ALT2 – ALT1 en cm y el rendimiento en grano (RTO) se estimó sobre el total de plantas cosechadas por parcela ajustado al 14% de humedad.

Análisis estadístico

Se utilizó el programa Diallel-SAS (Zhang & Kang, 2003), donde la variación debida a las cruza simples (F1) se particionó en efectos de ACG, ACE y efectos recíprocos (ER) de acuerdo al modelo de efectos fijos, método III, modelo 1 de Griffing (1956) para cruza dialélicas.

RESULTADOS

Laboratorio

Existieron diferencias altamente significativas entre los híbridos para las variables PG y PS (Tabla 1). Se encontraron diferencias significativas para efectos de ACG en PG, LR y PS, mientras que, para los de ACE, sólo se detectó significancia en PS. Los ER fueron altamente significativos para PG y PS.

De acuerdo a Baker (1978) la relación entre ACG y ACE fue, para las variables PG, LR y PS de 59,2%, 64,6% y 42,7% respectivamente, lo que indica que la tolerancia de los híbridos a condiciones de estrés hídrico en laboratorio asociada a PG y LR estuvo controlada principalmente por acción génica aditiva; sin embargo, en PS fueron importantes ambos efectos génicos.

La línea C4F (Tabla 2) exhibió valores altamente significativos ($P < 0,01$) y positivos de ACG para los caracteres PG y LR y negativos para PS. La línea L71 mostró valores negativos en LR y PS, siendo significativos ($P < 0,05$) en la primera y altamente significativos ($P < 0,01$) en la segunda. Las líneas

Tabla 1. Cuadrados medios de 20 cruza dialélicas incluyendo recíprocos, provenientes de 5 líneas endocriadas de maíz para porcentaje de germinación, longitud de raíz principal, longitud de la parte aérea y peso seco de plántulas, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956).

Fuente de variación	G.L.	PG	LR	LPA	PS
Híbridos	19	846,57**	2,88 ns	1,87 ns	0,107**
ACG	4	854*	6,35*	2,15 ns	0,1154**
ACE	5	588,38 ns	3,47 ns	1,31 ns	0,155**
Efecto recíproco	10	972,69**	1,2 ns	2,04 ns	0,0797**
Error	61	296,77	1,86	1,7	0,0027
Proporción ACG/ACE (%)		59,2	64,6		42,7

Referencias

G.L.: grados de libertad. ACG: Aptitud combinatoria general. ACE: aptitud combinatoria específica. PG: porcentaje de germinación. LR: longitud de raíz principal. LPA: longitud de la parte aérea. PS: peso seco de plántulas. *, ** Significativo a 0,05 y 0,01 nivel de probabilidad, respectivamente. ns: no significativo.

Tabla 2. Cuadrados medios de efectos de aptitud combinatoria general para porcentaje de germinación, longitud de raíz principal, longitud de la parte aérea y peso seco de plántulas, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956).

LÍNEAS	PG	LR	LPA	PS
C4F	8,34**	0,75**	0,23 ns	-0,08**
L71	-0,2 ns	-0,51*	-0,46 ns	-0,05**
C4A	-6,3*	-0,08 ns	0,29 ns	0,03**
L83	3,04 ns	-0,4 ns	-0,06 ns	0,09**
L3	-4,88 ns	0,24 ns	-0,006 ns	0,0003 ns

Referencias

PG: porcentaje de germinación. LR: longitud de raíz principal. LPA: longitud de la parte aérea. PS: peso seco de plántulas. *, ** Significativo a 0,05 y 0,01 nivel de probabilidad, respectivamente. ns: no significativo.

C4A y L83 tuvieron efectos altamente significativos de ACG ($P < 0,01$) para PS; sin embargo, la primera mostró influencia significativa y negativa respecto del PG bajo estrés hídrico.

Para PG los ER fueron más importantes que los efectos de ACE (Tabla 3). La línea L83 actuó mejor como madre al incrementar la variable PG en las cruza en las cuales intervino, seguida por la línea C4A. En LPA, la línea C4A también mostró efectos significativos y positivos cuando se la utilizó como madre. En la variable PS fueron importantes y altamente significativos tanto los efectos de ACE como los ER (excepto para la cruz C4AxL3). Sólo las cruza simples C4FxL71, L71xL3 y C4AxL83 contribuyeron a incrementar dicha variable mientras que, por el contrario, el resto de las cruza la disminuyeron. Los ER, además de ser significativos para las cruza C4FxL3, L71xC4A, L71xL83 y C4AxL83, no mostraron comportamientos diferentes respecto de las cruza simples, lo que indica que los roles maternos no son importantes para lograr altos valores de PS en las plántulas evaluadas en laboratorio. La línea L83 actuando como progenitor femenino en la cruz específica con la línea C4A, presentó efectos altamente significativos y positivos para el incremento de PS.

Campo

En la tabla 4 se observa que las diferencias entre los híbridos fueron significativas para todas las variables evaluadas. En cuanto a ACG y ACE, se destacó la importancia tanto de los efectos aditivos como no aditivos en la mayoría de los caracteres evaluados a campo, excepto para V2, IV2, ALT2 y EF.

Diferencias significativas se detectaron en ACG para las variables V1, PSPTA, EAC2 y ALT1, mien-

Tabla 3. Cuadrados medios de efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para porcentaje de germinación, longitud de raíz principal, longitud de la parte aérea y peso seco de plántulas, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956).

HÍBRIDOS	PG		LR		LPA		PS	
	F1	E. R.	F1	E.R.	F1	E.R.	F1	E.R.
C4F x L71	-2,04 ns	20,54**	-0,55 ns	0,33 ns	-0,24 ns	0,51 ns	0,11**	0,01 ns
C4F x C4A	9,8*	17,72**	0,89**	0,5 ns	0,49 ns	0,88**	-0,05**	0 ns
C4F x L83	-2,25 ns	11,33**	0,11 ns	0,48 ns	0,04 ns	0,65 ns	-0,08**	0,01 ns
C4F x L3	-5,51 ns	5,1 ns	-0,45 ns	0,45 ns	-0,29 ns	0,42 ns	0,02 ns	-0,04**
L71 x C4A	0,85 ns	9,12*	-0,3 ns	0,53 ns	-0,25 ns	0,82**	-0,14**	-0,03**
L71 x L83	4,7 ns	12,36**	0,46 ns	-0,45 ns	0,37 ns	-0,29 ns	-0,05**	-0,04**
L71 x L3	-3,5 ns	0,71 ns	0,38 ns	0,15 ns	0,12 ns	0,29 ns	0,07**	-0,01 ns
C4A x L83	-11*	-5,88 ns	-0,62 ns	-0,28 ns	-0,42 ns	0,1 ns	0,2**	0,31**
C4A x L3	0,4 ns	-5,95 ns	0,03 ns	0,03 ns	0,17 ns	-0,17 ns	-0,02 ns	0,001 ns
L83 x L3	8,61*	4,3 ns	0,04 ns	0,34 ns	-0,0008 ns	-0,11 ns	-0,07**	0,002 ns

Referencias

F1: Efectos de ACE. E.R: efectos recíprocos.

PG: porcentaje de germinación. LR: longitud de raíz principal. LPA: longitud de la parte aérea. PS: peso seco de plántulas.

*, ** Significativo a 0,05 y 0,01 nivel de probabilidad, respectivamente. ns: no significativo.

Tabla 4. Cuadrados medios de 20 cruza dialélicas incluyendo recíprocos, provenientes de 5 líneas endocriadas para emergencia a campo 1, vigor 1, índice de vigor 1, peso seco de planta, emergencia a campo 2, vigor 2, índice de vigor 2, altura de planta 1, altura de planta 2, elongación foliar y rendimiento, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956).

FTE. DE VAR.	G.L.	EAC 1	V 1	IV 1	PSPTA	EAC 2	V 2	IV 2	ALT 1	ALT 2	EF	RTO
Híbridos	19	19,91**	0,71**	643,95**	0,0000066**	15,16**	1,79*	1378,55**	1,13**	9,54**	6,22*	572,33**
ACG	4	4,43 ns	0,6**	242,97 ns	0,0000046**	20,44**	1,11 ns	1135,11 ns	0,83*	7,02 ns	6,12 ns	122,28 ns
ACE	5	18,36*	0,33**	338,77*	0,0000038**	11,67 ns	0,63 ns	649,56 ns	0,93**	3,44 ns	2,32 ns	900,77**
Er	10	26,87**	0,95**	956,92*	0,0000087**	14,8**	2,65**	1840,42**	1,36**	13,6**	8,11*	588,14*
Error	23	5,3	0,07	114,38	0,0000005	4,48	0,74	479,91	0,24	2,86	2,6	200,42
Proporción ACG/ACE (%)		19,4	64,5	41,7	54,7	63,6			47,6			12

Referencias

FTE. DE VAR.: fuente de variación. G.L.: grados de libertad. ACG: aptitud combinatoria general. ACE: aptitud combinatoria específica. ER: efecto recíproco

EAC1: emergencia a campo a los 12 días desde la siembra. V1: vigor en escala visual 1-5 en estado V5. IV1: índice de vigor 1. PSPTA: peso seco de planta. EAC2: emergencia a campo a los 19 días desde la siembra. V2: vigor en escala visual 1-5 en estado V7. IV2: índice de vigor 2. ALT1: altura de planta a los 23 días. ALT2: altura de planta a los 30 días. EF: elongación foliar. RTO: rendimiento.

*, ** Significativo a 0,05 y 0,01 nivel de probabilidad, respectivamente. ns: no significativo.

tras que para los efectos de ACE se destacaron las siguientes variables, EAC1, V1, IV1, PSPTA, ALT1 y RTO. La proporción de ACG en relación a ACE para EAC1 fue de 19,4%; para V1, 64,5%; IV1, 41,7%; PSPTA, 54,7%; EAC2, 63,6%; ALT1, 47,6% y para RTO, 12%. Por este sentido, se puede apreciar que las variables asociadas al vigor temprano en secano a campo estuvieron gobernadas tanto por acción génica aditiva como no aditiva. Los ER se mostraron altamente significativos para el total de los caracteres evaluados.

Aptitud combinatoria general

La línea C4A mostró efectos positivos de ACG para los caracteres V1 y ALT1, y negativos para

IV2; mientras que la línea L83 mostró efectos negativos para V1, IV1 y PSPTA (Tabla 5). La línea L3 tuvo efectos significativos y positivos de V1, PSPTA, EAC2 e IV2. La línea C4F mostró sólo efectos negativos para PSPTA, ALT1 y ALT2, al igual que la línea L71 que influyó desfavorablemente en EAC2; sin embargo, esta última contribuyó en incrementar el PSPTA de las plantas en etapas tempranas de desarrollo del cultivo. Para EAC1, V2, EF y RTO, las líneas no presentaron efectos significativos de ACG.

Aptitud combinatoria específica (ACE) y efectos recíprocos (ER).

La mayoría de las cruza simples exhibieron efectos de ACE significativos para los diferentes

Tabla 5. Cuadrados medios de efectos de aptitud combinatoria general para emergencia a campo 1, vigor 1, índice de vigor 1, peso seco de planta, emergencia a campo 2, vigor 2, índice de vigor 2, altura de planta 1, altura de planta 2, elongación foliar y rendimiento, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956).

LÍNEAS	EAC 1	V 1	IV 1	PSPTA	EAC 2	V 2	IV 2	ALT 1	ALT 2	EF	RTO
C4F	0,18 ns	0,063 ns	1,34 ns	-0,00059**	0,87 ns	0,03 ns	4,63 ns	-0,38**	-1,08**	-0,7 ns	-5 ns
L71	-0,98 ns	-0,07 ns	-3,62 ns	0,00067**	-1,47**	0,2 ns	-1,12 ns	0,09 ns	0,67 ns	0,57 ns	0,39 ns
C4A	0,02 ns	0,21**	3,72 ns	0,00026 ns	-0,72 ns	-0,38 ns	-11,7*	0,35**	-0,46 ns	-0,81 ns	3,67 ns
L83	0,1 ns	-0,35**	-5,78*	-0,00073**	-0,47 ns	-0,22 ns	-5,53 ns	-0,02 ns	0,19 ns	0,21 ns	1,4 ns
L3	0,68 ns	0,15*	4,34 ns	0,00039*	1,78**	0,37 ns	13,72**	-0,03 ns	0,68 ns	0,72 ns	-0,47 ns

Referencias

G.L.: grados de libertad. ACG: aptitud combinatoria general.

EAC1: emergencia a campo a los 12 días desde la siembra. V1: vigor en escala visual 1-5 en estado V5. IV1: índice de vigor 1. PSPTA: peso seco de planta. EAC2: emergencia a campo a los 19 días desde la siembra. V2: vigor en escala visual 1-5 en estado V7. IV2: índice de vigor 2. ALT1: altura de planta a los 23 días. ALT2: altura de planta a los 30 días. EF: elongación foliar. RTO: rendimiento.

*, ** Significativo a 0,05 y 0,01 nivel de probabilidad, respectivamente. ns: no significativo.

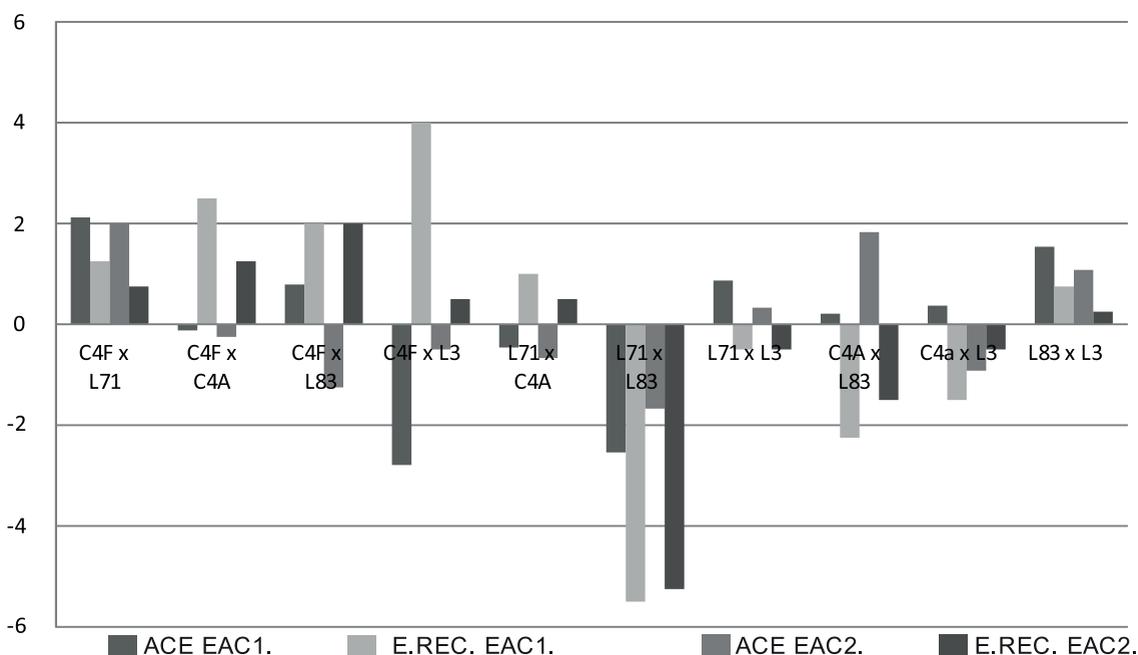


Figura 1. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para emergencia a campo 1 y emergencia a campo 2, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas con efectos génicos (ACE y ER) significativos. Los círculos indican el efecto recíproco promedio para las cruzas en las variables EAC1 y EAC2.

caracteres cuantitativos evaluados a campo (Figuras 1 a 7).

Para la variable EAC1 (Figura 1) cuatro cruzas tuvieron efectos altamente significativos ($P < 0,01$), de las cuales se destacaron C4FxL71 y L83xL3, con efectos positivos; mientras que C4FxL3 y L71xL83 tuvieron efectos negativos. Los ER que involucran a la línea C4F tuvieron altos valores de EAC1 cuando participó en los cruzamientos, mientras que los recíprocos de las líneas C4A y L71 disminuyeron los valores de EAC1 respecto a sus cruzas simples. En EAC2, los efectos no aditivos fueron altamente significativos y positivos para C4FxL71 y C4AxL83; y negativos para C4FxL83 y

L71xL83. Cuatro cruzas mostraron valores significativos de ER, donde C4FxL71 y C4FxL83 denotan el rol materno de la línea C4F en el incremento de la variable, mientras que L71xL83 y C4AxL83 resultaron disminuidas por influencia de la línea L83.

En el caso de V1 (Figura 2), C4FxL71 y C4AxL83 tuvieron efectos de ACE positivos y significativos, mientras que C4FxL3, L71xC4A y L71xL83 efectos significativamente negativos. La variable V2 mostró una marcada ausencia de efectos de ACE para las cruzas evaluadas; a pesar de ello, los ER fueron altamente significativos y positivos para C4FxL71, C4FxL83, C4FxL3 y L71xC4A.

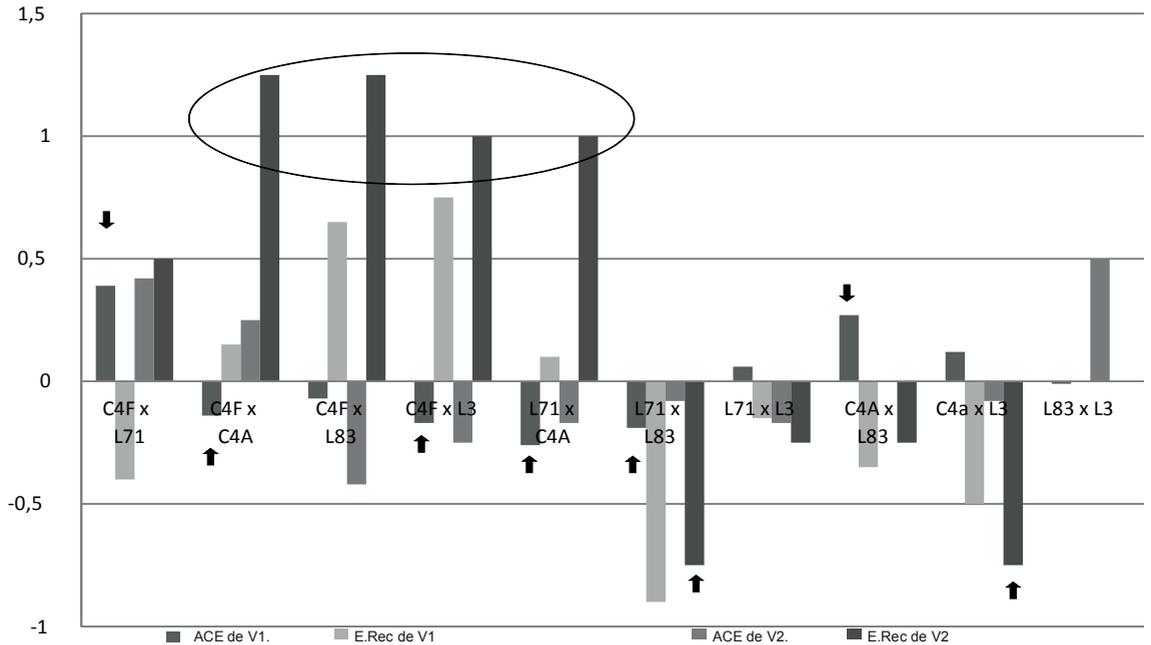


Figura 2. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para vigor 1 y vigor 2, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas que tienen efectos genéticos (ACE y ER) significativos. El círculo indica el efecto recíproco promedio para las cruzas en la variable V2.

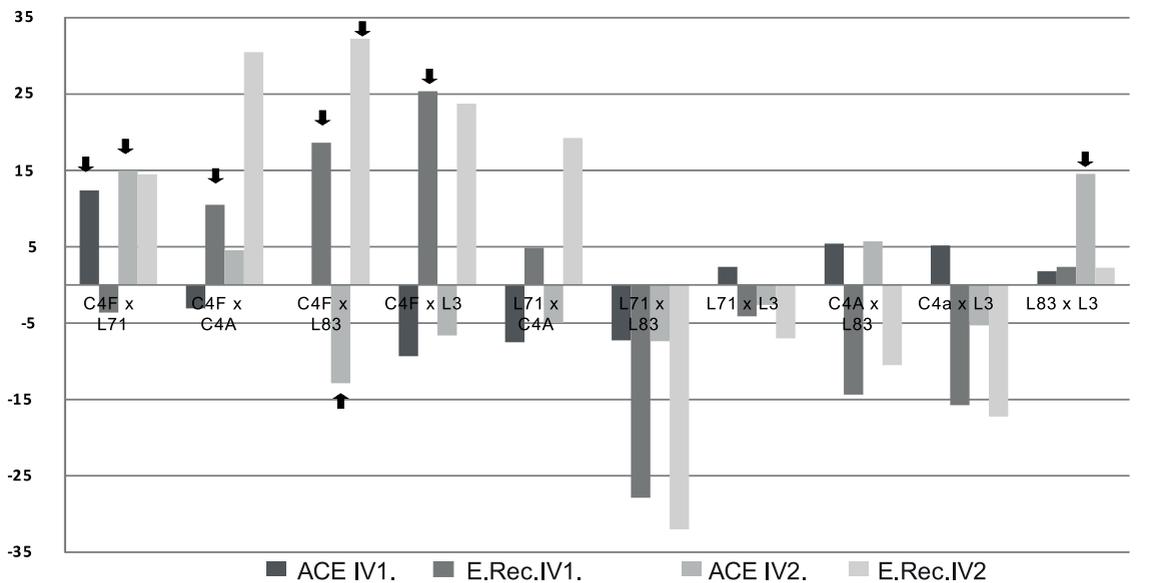


Figura 3. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para índice de vigor 1 e Índice de vigor 2, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas que tienen efectos genéticos (ACE y ER) significativos.

Por el contrario, las cruzas L71xL83 y C4AxL3 tuvieron ER negativo.

Para IV1 cuatro cruzas presentaron valores de

ACE significativos, donde sólo C4FxL71 se mostró altamente positiva (Figura 3). Los ER, además de ser relevantes y significativos en V1 e IV1 (Figuras 2 y 3), no mostraron comportamientos diferentes al

de las cruzas simples, a excepción de las cruzas específicas C4FxC4A y C4FxL3, donde el aporte de los progenitores femeninos C4A y L3 es notable. En la variable IV2 sólo tres cruzas tuvieron ACE significativos, positivos para C4FxL71 y L83xL3 y negativos para C4FxL83. Al igual que en V2, los ER de IV2 fueron muy importantes; se destaca C4FxL83, que presentó efectos de ACE negativos y la línea L83 manifestó su rol materno por ER altamente significativo.

Para PSPTA (Figura 4), la mayoría de las cruzas fueron significativas para ACE; sin embargo, sólo tres tuvieron efecto positivo (C4FxL3, L71xL83 y C4AxL83). Así mismo, los ER fueron más importantes. Las líneas L83 y L3 utilizadas como madres disminuyeron el PSPTA; no así para los híbridos C4FxL83, C4FxL3 y L71xL3, donde los efectos del rol materno tornaron positivos los valores de dicha variable. También las líneas C4A y L71 incrementaron el PSPTA como madres.

En ALT1 y ALT2 (Figura 5) los ER han sido más importantes que los de ACE. Los híbridos C4FxL3 y C4AxL83 mostraron incrementos en la altura de plantas a los 30 días; sin embargo, C4FxL83, L71xL83, C4AxL3 y L83xL3 exhibieron efectos negativos en ALT1. Para ambas variables, tuvieron significancia siete cruzas, donde las líneas L3 y L83 contribuyeron a incrementar la altura cuando fueron utilizadas como madres, a excepción de L71xL83 y C4AxL3 donde se disminuye la ALT2. Es importante destacar que los efectos maternos de la línea L83 en la craza C4FxL83 son opuestos

a los efectos de ACE, dado que en el primero se incrementa la ALT2. De la misma manera, C4FxL83 y L71xL3 tuvieron el mismo comportamiento, lo que indica la influencia favorable de las líneas maternas C4A, L3 y L83.

Se detectaron ACE negativos para EF (Figura 6), exhibidos sólo por las cruzas C4FxL83 y L71xL3, contrastado con los ER donde se destacaron seis cruzas, cuatro de las cuales mostraron efectos positivos cuando C4A, L83 y L3 estuvieron presentes. El resto de las cruzas con ER negativos involucran a la línea L83 como progenitor femenino, lo cual indica que su aporte no favorecerá la elongación foliar. Con respecto al RTO se observaron marcados efectos tanto de ACE como de ER destacándose las cruzas C4FxL3, C4AxL83 y C4AxL3 que mostraron altos rendimientos con las líneas descriptas en sus roles maternos (C4F y C4A) (Figura 7).

DISCUSIÓN

Las diferencias observadas para PG y PS entre los híbridos en laboratorio corroboran la existencia de variación genética para vigor, en coincidencia con Fakorede & Ojo (1981), como así también los efectos génicos que fueron importantes, en concordancia con Ajala & Fakorede (1988).

Varios investigadores estudiaron la emergencia y vigor de plántulas en laboratorio, y encontraron que los efectos aditivos fueron más importantes que los de dominancia bajo condiciones de frío

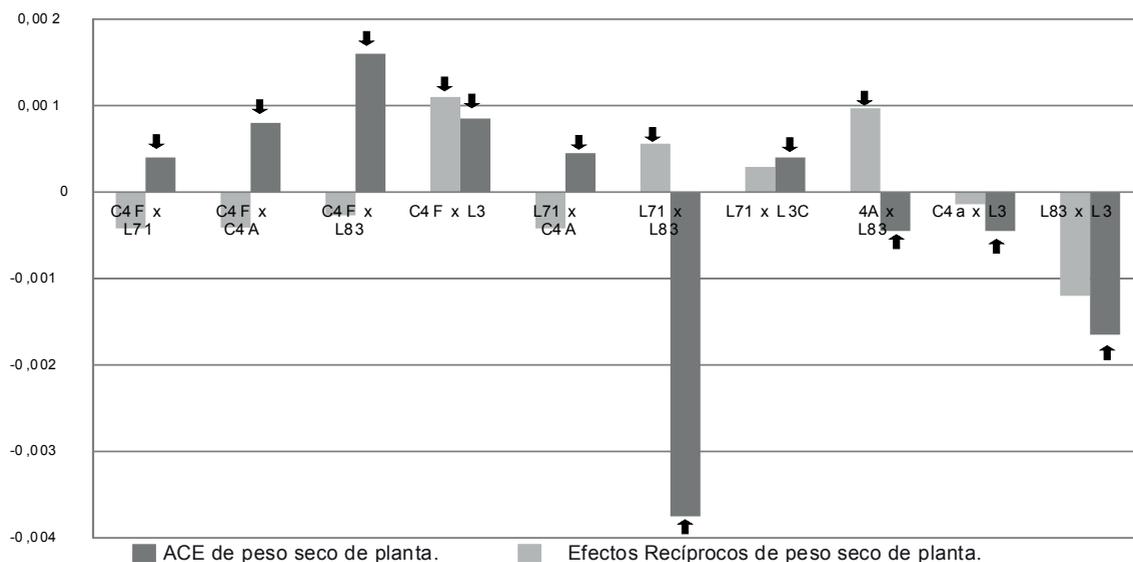


Figura 4. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos de peso seco de planta, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas que tienen efectos génicos (ACE y ER) significativos.

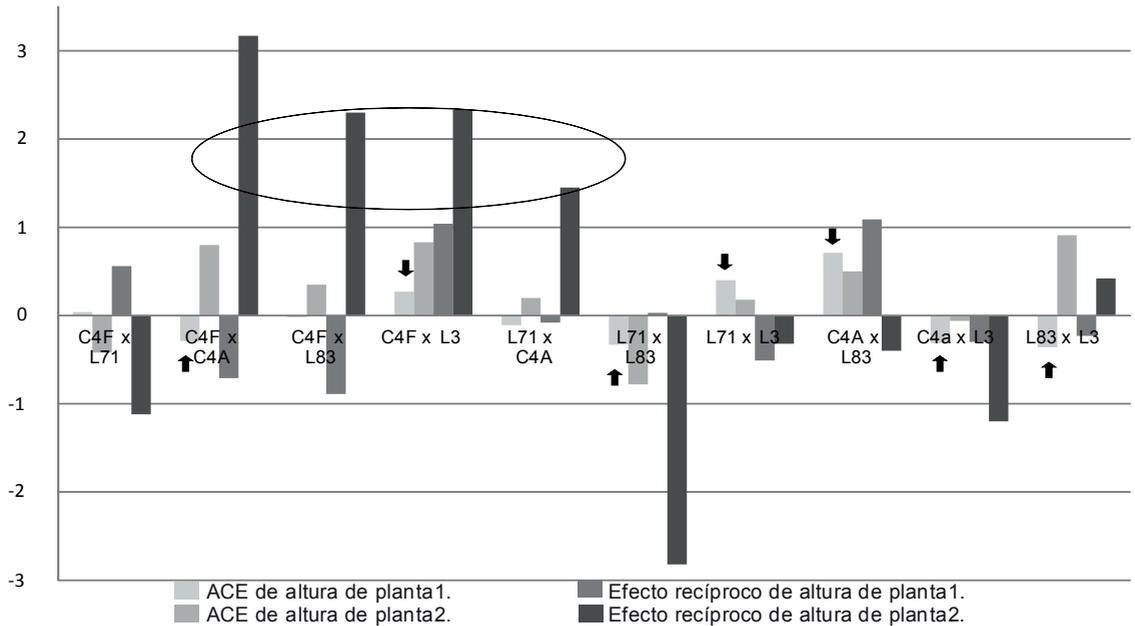


Figura 5. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para altura de planta 1 y altura de planta 2, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas que tienen efectos genéticos (ACE y ER) significativos. El círculo indica el efecto recíproco promedio para las cruzas en la variable ALT 2.

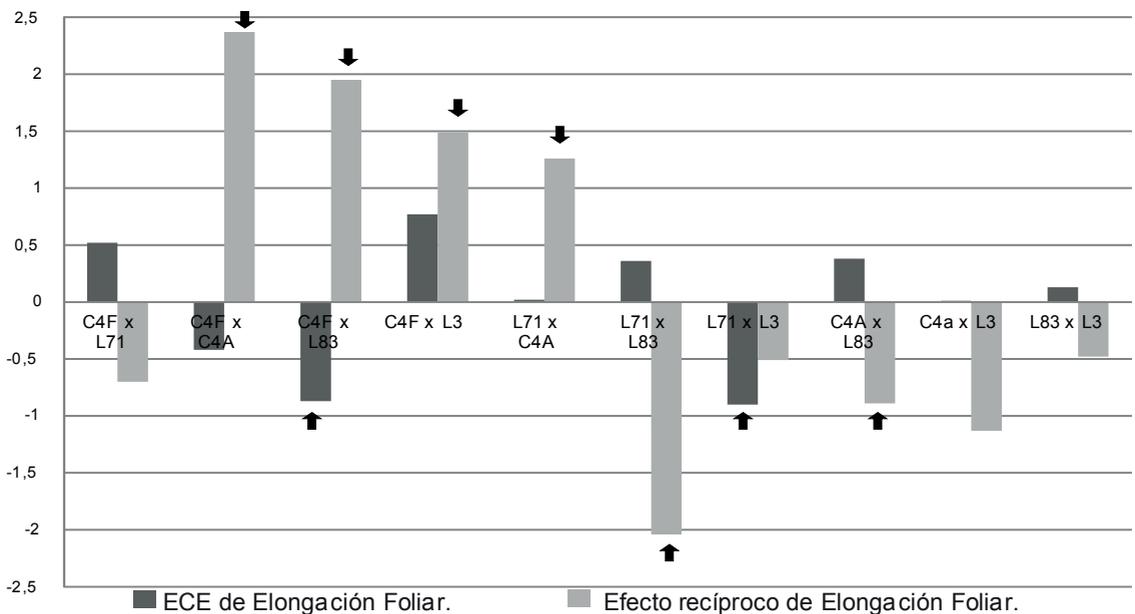


Figura 6. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para elongación foliar, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas que tienen efectos genéticos (ACE y ER) significativos.

(Eagles, 1982; Ajala & Fakorede, 1988); además, se reportaron efectos recíprocos significativos (Eagles, 1982), tal como en este trabajo.

Los efectos de ACG obtenidos fueron predomi-

nantes sobre los efectos de ACE para caracteres de vigor temprano evaluados en laboratorio bajo estrés hídrico. Coincidentemente, Moreno-González (1988) no encontró efectos de ACE para el vi-

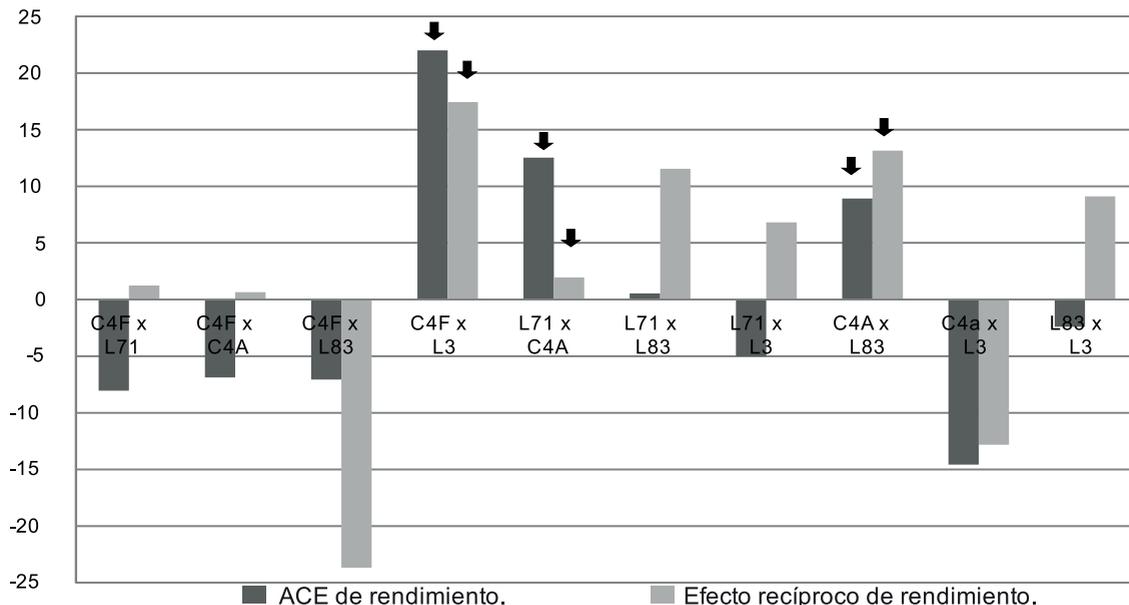


Figura 7. Efectos de aptitud combinatoria específica y efectos recíprocos para rendimiento, de acuerdo al método III, modelo 1 de Griffing (1956). Las flechas indican las cruzas que tienen efectos génicos (ACE y ER) significativos.

gor inicial en maíz; a su vez, Revilla *et al.* (1999) y Antuna *et al.* (2003) señalaron que los efectos aditivos son más importantes que los no aditivos para seleccionar caracteres de vigor de plántula.

Estas consideraciones concuerdan con Revilla *et al.* (2000), quienes concluyeron que el comportamiento de los híbridos de maíz puede ser predicho a partir de los padres, donde los efectos aditivos resultan más importantes para la regulación genética de la tolerancia a estrés, sea bajo sequía, a campo o a bajas temperaturas en laboratorio.

Estudios de Teruel *et al.* (2008) muestran que trabajando con caracteres similares, las variables de vigor de plántula en maíz como PG, LPA, LRP, NRS (número de raíces secundarias) y RR (radio radical) bajo condiciones limitantes de humedad, están controladas principalmente por efectos aditivos; aunque los no aditivos son importantes, sobre todo para longitud de coleoptilo. Sin embargo, este reporte difiere respecto a las variables LPA y LR, ya que las diferencias entre los híbridos no resultaron significativas, pero los efectos génicos de ACG coincidieron para PG, LR y PS.

Existe discrepancia con lo reportado por Anja *et al.* (2010) para el carácter longitud de la raíz (LR), puesto que indicaron que el rol que cumple el desarrollo temprano del sistema radical de la plántula (longitud de raíz, densidad de raíces laterales y número de raíces seminales) es clave en la manifestación de la heterosis, lo cual se torna crucial

en la determinación del vigor temprano y que al mismo tiempo provee a los híbridos de una ventaja respecto de las líneas endocriadas homocigotas. Esto difiere de los resultados obtenidos en el presente trabajo, debido a que la variable LR está controlada básicamente por acción génica aditiva. No se descarta la existencia de algún grado de heterosis ante valores de ACE (dominancia) que no resultaron significativos y que podrían dar origen a nuevas líneas de investigación.

Por otra parte, Guo *et al.* (2006) mostraron la existencia tanto de expresión genética no aditiva como aditiva en caracteres de raíz. Ruta *et al.* (2009) encontraron que los cambios en la arquitectura de las raíces y el mantenimiento del crecimiento de la raíz en suelos con déficit hídrico, son caracteres claves para la adaptación del maíz a ambientes con sequía. Para ello, simularon el estrés hídrico en líneas endocriadas tolerantes y susceptibles; en las tolerantes, la longitud de las raíces axilares se incrementaba linealmente, mientras la raíz lateral lo hacía en forma exponencial. El mapeo genético mostró que los QTLs para tasa de elongación de raíces axilares respondieron más significativamente al estrés hídrico que la longitud de raíz, por lo que concluyeron que algunos loci podrían tener efectos pleiotrópicos sobre caracteres relacionados con el rendimiento bajo estrés hídrico. Esto último contradice esta investigación, si se tienen en cuenta que no existe asociación en-

tre la longitud de la raíz en situaciones de estrés hídrico y el rendimiento real de los híbridos a campo, como así tampoco lo demuestran los efectos génicos encontrados.

La existencia de efectos recíprocos significativos para PG y PS demuestra la importancia de la selección parental en el mejoramiento genético en pruebas de estrés hídrico.

Si bien Falconer & Mackay (1996) sostienen que el mayor grado de heterosis puede ser observado para caracteres en planta adulta, aquella puede ser detectada durante estadios tempranos del embrión y durante el desarrollo de las plántulas (Hoecker *et al.*, 2006). A diferencia de estos reportes, aquí se asociaron los efectos de dominancia a etapas tempranas del desarrollo a campo y particularmente al rendimiento obtenido.

A campo se observó que las diferencias entre los híbridos fueron altamente significativas para todas las variables y que los efectos de ACE tuvieron más relevancia que los de ACG para caracteres de planta joven en condiciones de secano, por lo que la selección durante la endocria de las líneas parentales no sería efectiva, sobre todo para EAC1, V2, EF y RTO, cuyo efecto génico es estrictamente de dominancia. Sin embargo, los resultados son contrarios a los de Cervantes Ortiz *et al.* (2007), quienes indicaron que la varianza de dominancia predomina en caracteres de plántula como PG, vigor inicial, índice de vigor y altura de plántula; no así para caracteres de planta adulta donde la varianza aditiva fue mayor; además, ésta se expresó en la altura de planta, contrario a lo observado en el presente trabajo donde la predominancia fue para efectos de ACE.

Edmeades *et al.* (1994) sostienen que la EF es un carácter relacionado con el vigor temprano a campo y utilizada para clasificar por tolerancia a sequía. La selección de líneas parentales para EF lleva a obtener híbridos con un mayor crecimiento de la parte aérea en condiciones de estrés hídrico en PEG (Sánchez *et al.*, 1993; Revilla & Tracy, 1995). El comportamiento de la variable EF en este estudio no tuvo significancia para ningún efecto génico en particular; sin embargo, se detectaron diferencias significativas entre los híbridos como así también en los efectos recíprocos.

En RTO se observó que los efectos de ACE fueron altamente significativos, tal como lo señalaron reportes de Betrán *et al.* (2003). A pesar de ello, sus estudios mostraron valores negativos de ACE y éstos se debían al cruzamiento de líneas con el mismo germoplasma de origen. No obstante en este trabajo (Fig.7), la influencia tanto las líneas de origen templado como tropical no necesariamente

mostraron el mismo efecto (positivo o negativo) en las cruza simples.

En adición, Revilla *et al.* (1999) detectaron la existencia de efectos de ACG, ACE y ER para caracteres de planta como vigor temprano, días a floración y altura de planta; excepto para peso seco e indicaron un mayor avance genético al seleccionar combinaciones híbridas específicas para vigor inicial de plántula, y no así seleccionando líneas sobre la base de sus efectos de ACG. Estos resultados coinciden parcialmente a los presentados, ya que se encontraron efectos altamente significativos de ACG, ACE y ER para variables de vigor temprano a campo, como ALT1, PSPTA y V1; y no significativos para V2. Esto indica que la selección para una mayor ganancia genética dependerá, no sólo de la mejora en ambas líneas parentales, sino también de la evaluación de las cruza híbridas, teniendo en cuenta la posibilidad de encontrar diferencias entre los materiales debido a los roles maternos de las líneas a la hora de los cruzamientos. Reyes *et al.* (2004) señalaron que la cruza simple tendrá alto valor de ACE si al menos una de sus líneas es de alta ACG.

Cervantes Ortiz *et al.* (2007) observaron que los ER del Vi (vigor inicial de plántulas) se relacionaron con los de porcentaje de emergencia, índice de vigor y altura de plántula. Esto sugiere que las líneas endogámicas con buen vigor inicial de plántula, tienen potencial para usarlas como progenitores femeninos en la producción de semilla híbrida y generar semilla vigorosa (alto índice de vigor inicial, IVI; porcentaje de emergencia, PE; y altura de planta, APL). En los resultados obtenidos, la existencia de ER significativos probó que, para PG, PS y todas las variables de campo, existieron efectos maternos en la expresión de estos caracteres y, por lo tanto, resalta la importancia de la selección parental en laboratorio al igual que en etapas tempranas a campo.

En función del análisis genético realizado y considerando los antecedentes mencionados, los resultados encontrados muestran similitud con los obtenidos por Eagles (1982), Ajala & Fakorede (1988), Revilla *et al.* (1999), Antuna *et al.* (2003) y Teruel *et al.* (2008) respecto al comportamiento aditivo de las variables de vigor en plántula. Al mismo tiempo, los ER observados coinciden con Vindhivarman (2000, 2001), Cervantes Ortiz *et al.* (2007) y Hariprasanna *et al.* (2007). En cambio, las diferencias encontradas con estos autores se deben tanto a los diferentes materiales genéticos utilizados como a las condiciones ambientales a las cuales estuvieron expuestos, además de la me-

tecnologías aplicadas en el análisis de las variables asociadas al vigor temprano.

CONCLUSIONES

Debido a que acción génica preponderante en la expresión de los caracteres evaluados en laboratorio fue mayoritariamente aditiva, éstos podrán seleccionarse durante el desarrollo de las líneas parentales, independientemente de la existencia del efecto recíproco. La acción génica no aditiva tuvo un rol igualmente importante en PS, por lo que se deberá observar sus efectos en los híbridos.

El rol materno de las líneas en la selección parental para PG y PS estuvo explicado por la alta significancia de los efectos recíprocos. Para el vigor temprano a campo, la selección en las variables V1, PSPTA y ALT1 dependerá de las líneas parentales maternas como así también de los híbridos empleados. En las variables EAC1, IV1 y RTO, gobernadas sólo por efectos de dominancia, la evaluación será más eficiente al aplicarla en las cruces. La EAC2 sólo se mejorará en base a los valores estimados de ACG.

La línea C4A, en cruces específicas como progenitor materno, incrementa el V1 y ALT1 siendo clave en etapas tempranas a campo, así como el PG bajo condiciones de estrés en laboratorio. Influye, además, en la obtención de rendimientos superiores con valores altamente significativos de ACE, cuando intervino en cruzamientos con la línea L83.

No necesariamente las líneas con alta ACG produjeron buenas combinaciones híbridas para caracteres de plántula y de planta adulta.

BIBLIOGRAFÍA

- Ajala, S.O. and M.A. Fakorede, 1988. Inheritance of seedling-vigor and its association with mature plant traits in a population at two levels of inbreeding. *Maydica* 33: 121-129.
- Aleman, G., 2009. Relaciones entre la calidad de semilla de híbridos simples de maíz (*Zea mays* L.) y las características adaptativas a condiciones adversas presentes en las líneas parentales. Tesis Magister en Ciencias Agropecuarias. Mención Tecnología de Semillas. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 145 pp.
- Anja, P., M. Caroline, H. Nadine and H. Frank, 2010. Molecular dissection of heterosis manifestation during early maize root development. Tuebingen, Germany, *Theor. Appl. Genet.* 120: 383-388.
- Antuna, G.O., F.S. Rincón, E. Gutiérrez Del R., N.A.T. Ruiz y L.G. Bustamante, 2003. Componentes genéticos de caracteres agronómicos y de calidad fisiológica de semillas en líneas de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 26(1): 11-17.
- Baker, R.J., 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Science* 18: 533-536.
- Betrán, F.J., J.M. Ribaut, D. Beck y D. Gonzalez de León, 2003. Genetic diversity, specific combining ability and heterosis in tropical maize under stress and no stress environments. *Crop Science.* 43:797-806.
- Biasutti, C.A., C. Tedin, D.A. Peiretti y M.C. Nazar, 1997. Evaluación de agrupamientos de líneas adaptadas y no adaptadas de maíz seleccionadas por su tolerancia al estrés hídrico. VI Congreso Argentino de Maíz. Pergamino. Tomo I: 14-19.
- Biasutti, C.A. y V. Galiñanes, 2001. Influencia del ambiente de selección sobre la germinación de semillas de maíz (*Zea mays* L.) bajo estrés hídrico. Relaciones entre caracteres de plántula con el rendimiento a campo. *AgriScientia* 18: 37-44.
- Biasutti, C.A., D.A. Peiretti, M.C. Nazar, J.J. Carreras, M.E. Teruel, G.A. Alemán y B. Ciacci, 2006. Comportamiento de híbridos entre líneas selectas de maíz con distintos niveles de endocría. III Jornadas Integradas de Investigación y Extensión. FCA-UNC, pp: 43.
- Cervantes Ortiz, F., G. García De los Santos, A. Carballo-Carballo, D. Bergvinson, J.L. Crossa, M. Mendoza-Elos y E. Moreno-Martínez, 2007. Herencia del vigor de plántula y su relación con caracteres de planta adulta en líneas endogámicas de maíz tropical. *Agrociencia.* 41: 425-433.
- CIMMYT Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, 1985. Manejo de ensayos e informe de los datos para el Programa de Ensayos Internacionales de Maíz del CIMMYT. México, pp: 13-17. Publicado en: <http://repository.cimmyt.org/xmlui/bitstream/handle/10883/764/68309.pdf> Consultada el 18/07/2008.
- Eagles, H.A, 1982. Inheritance of emergence time and seedling growth at low temperatures in four lines of maize. *Theor. Appl. Genet.* 62: 81-87.
- Edmeades, G.O., H.R. Lafitte, J. Bolaños, S.C. Chapman, M. Bazinger and J.A. Deutsch, 1994. Developing maize that tolerates drought or low nitrogen conditions. En: *Stress tolerance breeding: Maize that resists insects, drought, low nitrogen and acid soils*, Edmeades G. O. and J. A. Deutsch (eds.), CIMMYT, México. D. F, México, pp: 21-84.
- Fakorede, M.A.B. and D.K. Ojo, 1981. Variability for seedling vigour in maize. *Exptal Agric.* 17: 195-201.
- Falconer D.S. and T.F. Mackay, 1996. Introduction to quantitative genetics. Fourth Edition. Pearson Prentice Hall, Malaysia, Logman Group Ltd, pp. 253-260.
- González Carmielutti, E., M. Ruiz, C. Doña, W. Tanaka y S. Uhart, 2010. Variables morfológicas asociadas con la tolerancia al estrés hídrico en híbridos de maíz. IX Congreso Nacional de Maíz, Simposio Nacional de

- Sorgo, Rosario, Santa Fe, Argentina, pp: 84-86.
- Griffing, B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:465-493.
- Guo M., M.A. Rupe, X.F. Yang, O. Crasta, C. Zinselmeier, O.S. Smith and B. Bowen, 2006. Genome-wide transcript analysis of maize hybrids: allelic additive gene expression and yield heterosis. *Theor. Appl. Genet.* 113: 831-845.
- Hariprasanna Chuni La, K., T. Radhakrishnan, H.K. Gor and B.M. Chikani, 2007. Analysis of cross for some physical-quality traits in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Euphytica* 160: 49-57.
- Heathcliffe, R. and A.A. Kenneth, 2010. Registration of Kura 1 *Trifoliumambiguun* (M. Bieb) Germplasm *Journal of Plant Registrations.* 4 (1): 80-85.
- Hoecker, N., B. Keller, H.P. Piepho and F. Hochholdinger, 2006. Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theor. Appl. Genet.* 112: 421-429.
- ISTA, 2010. International Seed Testing Association. Rules Proposals for the International Rules for Seed Testing 2010 Edition. Secretariat, Zürichstrasse, Bassersdorf, Switzerland, p, 30.
- Kharb, R.P.S., B.P.S. Lather and D. P. Deswal, 1994. Prediction of field emergence through heritability and genetic advance of vigour parameters. *Seed Science & Technology* 22: 461-466.
- Maryan, B.D. and A. Jones, 1983. The genetics of maize (*Zea mays* L.) growing at low temperatures. I. Germination of inbred lines and their F1s. *Euphytica* 32: 535-542.
- Mihura, E.J., 2008. Calidad fisiológica de semillas de maíz en relación con la emergencia a campo en siembras tempranas en la zona núcleo maicera argentina. Tesis Magister en Ciencias Agropecuarias. Mención Tecnología de Semillas. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, pp.57
- Mirabilio, V., K.E. D Andrea, M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G.H. Eyherabide, 2010. Variabilidad genotípica en líneas endocriadas recombinantes de maíz: I- Estudio de la heredabilidad para los determinantes ecofisiológicos del rendimiento. IX Congreso Nacional de Maíz, Simposio Nacional de Sorgo, Rosario, Santa Fe, Argentina. pp. 353-355.
- Moreno-Gonzalez J., 1988. Diallel crossing system in sets of flint and dent inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 33: 37-49.
- Mroginski, E., G. Eyherabide y M. Toledo, 2010. Germinación de diferentes genotipos de maíz a bajas temperaturas. IX Congreso Nacional de Maíz, Simposio Nacional de Sorgo, Rosario, Santa Fe, Argentina, pp. 347-349.
- Palmieri, E., K.E. D'Andrea, M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G.H. Eyherabide, 2010. Variabilidad genotípica en líneas endocriadas recombinantes de maíz: II- Estudio de la heredabilidad para los determinantes numéricos del rendimiento. IX Congreso Nacional de Maíz, Simposio Nacional de Sorgo, Rosario, Santa Fe, Argentina, pp. 358-360.
- Peter, R., T.W. Eschholz, P. Stamp and M. Liedgens, 2009. Swiss Flint maize landraces – A rich pool of variability for early vigor in cool environments. *Field Crop Research* 110: 157-166.
- Revilla, P. and W.F. Tracy, 1995. Morphological Characterization and Classification of Open-pollinated Sweet Corn Cultivars. *J. Amer. Soc. Hor. Sc.* 120 (1): 112-118.
- Revilla, P., A. Butrón, R.A. Malvar and A. Ordás 1999. Relationships among Kernel Weight, Early Vigor, and Growth in Maize. *Crop Science* 39: 654-658.
- Revilla, P., R.A. Malvar, M.E. Cartea, A. Butrón and A. Ordás, 2000. Inheritance of cold tolerance at emergence and during early season growth in maize. *Crop Science* 40:1579-1585.
- Reyes, D.L., J.D. G. Molina, M.A.R. Oropeza y E.C.P. Moreno, 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza tuxpeño. *Rev. Fitotec. Mexico* 27 (1): 49-56.
- Rojas, B.A. and G.F. Sprague, 1952. A comparison of various components in corn yield traits. General and specific combining ability and their interaction with locations and years. *Agronomy Journals* 44: 462-466.
- Ruta, N., M. Liedgens, Y. Fracheboud, P. Stamp and A. Hund, 2009. QTLs for elongation of axile and lateral roots of maize in response to low water potential. *TAG Theor. App. Gen.* 120 (3): 621-631.
- Sánchez, G.J.J., M.M. Goodman and J.O. Rawlings, 1993. Appropriate characters for radical classification in maize. *Econ. Bot.* 47: 44-59.
- Sprague, G.F. and L.A. Tatum, 1942. General vs. Specific combining ability in single cross of corn. *J. Am. Soc. Of Agron.* 34: 923-932.
- Teruel, M.E., C.A. Biasutti, M.C. Nazar y D.A. Peiretti, 2008. Efectos de aptitud combinatoria para vigor de plántula bajo estrés hídrico en maíz. *AgriScientia* 25 (1): 27-34.
- Trawatha, S. E.; J.J. Steiner, and K.J. Bradford, 1990. Laboratory Vigor test used to predict seedling field emergence performance. *Crop Science* 30: 713-717.
- Vindhiyavarman, P., 2000. Combining ability estimates in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Madras Agric. J.* 87: 462-466.
- Vindhiyavarman, P., 2001. Genetic analysis of recovery percentage and maturity index in groundnut. *Madras Agric. J.* 88: 119-122.
- Zhang Y. and M.S. Kang, 2003. Diallel-SAS: A program for Griffing's diallel methods. En: *Handbook of Formulas and Software for Plant Geneticist and Breeders*, Kang M. S. (ed). FPP. New York, London, Oxford, pp. 1-9.