

SELECCIÓN POR TAMAÑO DE SEMILLA Y SU EFECTO EN LA GERMINACIÓN DE SEMILLA Y VIGOR DE PLÁNTULA DE LÍNEAS MANTENEDORAS DE SORGO

SELECTION FOR SEED SIZE AND ITS EFFECTS ON SEED GERMINATION AND SEEDLING VIGOR OF SORGHUM MAINTAINER LINES

Juan Valadez-Gutiérrez^{1*}, Leopoldo E. Mendoza-Onofre², Fernando Castillo-González³,
Leobigildo Córdova Téllez², Ma. del Carmen Mendoza-Castillo³

¹Campo Experimental Las Huastecas-CIRNE-INIFAP. 89610, Km. 55, Carretera Tampico-Mante, Altamira, Tamaulipas. (juanvg58@hotmail.com). ²Semillas, ³Genética, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. 56230, Km. 36.5, Carretera México-Texcoco, Montecillo, Estado de México.

RESUMEN

La primera generación de líneas mantenedoras (líneas B) de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) adaptadas a los Valles Altos Centrales de México producían semilla pequeña, lo que propiciaba un crecimiento lento de plántulas en el campo. Estas líneas se cruzaron con fuentes genéticas de semilla grande, y por retrocruza y selección visual se obtuvo la segunda generación de líneas con mayor tamaño de semilla. En este estudio se evaluaron seis pares de líneas isogénicas A/B y sus cruzamientos directos y recíprocos representativos de la primera generación y ocho pares y sus cruzamientos directos y recíprocos representativos de la segunda generación. En las líneas B y en las cruza A×B se calculó el peso promedio de semilla (PS) y de sus componentes: endospermo (PE), embrión (PEM=PS-PE) y la relación PE: PEM (REE). La semilla se sometió a dos pruebas: 1) germinación estándar, y 2) velocidad de emergencia en cama de arena. En la prueba de cama de arena se midió la longitud de plúmula, radícula y mesocotilo de cinco plántulas por genotipo; así como el peso seco de plúmula, radícula y restos de semilla; y el porcentaje de emergencia. Se aplicó el Método 1 de Griffing para estimar los efectos de ACG, ACE y los maternos y recíprocos de cada diallelo. El PS, PE y PEM de las líneas de la segunda generación fueron mayores que los de la primera. En ambas generaciones hubo efectos de heterosis para PS y PE. Los efectos significativos de ACG y ACE para PS, PE y REE indican que la selección, en combinación con la hibridación, incrementa el tamaño de semilla. El porcentaje de germinación de semillas de las líneas de la segunda generación fue mayor que la de la primera, en la prueba estándar,

ABSTRACT

The first generation of maintainer lines (B-lines) of sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) adapted to the Mexican Highlands produced small seeds, which caused a slow growth of seedlings in the field. These lines were crossed to genetic sources of large seed, and after eight cycles of backcrossing to cold tolerant A-lines and visual selection, the second generation of B-lines with a greater seed size was obtained. Six pairs of isogenic A/B lines and their direct and reciprocal A×B crosses representatives of the first generation and eight pairs and their direct and reciprocal A×B crosses representatives of the second generation were evaluated. In the B-lines and in the A×B crosses the average seed weight (PS) and that of its components were calculated: endosperm (PE), embryo (PEM=PS-PE), and the PE: PEM ratio (REE). The seed was subjected to two tests: 1) standard germination, and 2) emergence rate in sand bed. In the sand bed test the length of plumule, radicle and mesocotyl of five seedlings per genotype were also measured, as well as the dry weight of plumule, radicle and seed remnants. Griffing's Method 1 was applied to estimate GCA, SCA and the maternal and reciprocal effects of each diallel array. The PS, PE and PEM of lines of the second generation were greater than those of the first. Heterotic effects for PS and PE were found in both generations. The significant effects of GCA and SCA for PS, PE and REE indicate that selection, in combination with hybridization, increases seed size. The percentage of germination of the lines of the second generation was greater than that of the first in the standard test, but not in the sand bed test. In the variables associated with germination and dry weight of the seedling components or the seedling length, not always high GCA effects corresponded with high SCA effects.

*Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: agosto, 2011. Aprobado: octubre, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 893-909. 2011.

pero no en la prueba de emergencia en arena. En las variables relacionadas con la germinación y el peso de las partes de la plántula o de la longitud de ésta, no siempre altos efectos de ACG correspondieron con altos efectos de ACE.

Palabras clave: efectos maternos, establecimiento de plántulas, tolerancia al frío, progenitores de sorgo, *Sorghum bicolor* L. Moench.

INTRODUCCIÓN

En la década de 1980, en el Programa de Fisiotecnia del Sorgo (PFS) conducido en el Colegio de Postgraduados se generaron líneas A, B y R adaptadas a los Valles Altos Centrales de México, lo que permitió producir los primeros sorgos híbridos experimentales tolerantes al frío (Mendoza y Mora, 1992; Osuna-Ortega *et al.*, 2000, 2003). Sin embargo, en los lotes experimentales y en las parcelas de demostración de las líneas mantenedoras (líneas B) se observaba una lenta emergencia de las plántulas, lo que en parte se atribuyó al tamaño pequeño de las semillas producidas por esas líneas. Adicionalmente, en el PFS existe interés en producir híbridos trilineales de sorgo en los cuales el progenitor femenino es una cruza simple androestéril, resultado del cruzamiento de una línea A con una línea B no isogénica.

Con objeto de incrementar el tamaño de semilla de las líneas B, en 1991, en Montecillo, Texcoco, Estado de México (2240 m de altitud y 8 °C promedio de temperatura mínima diurna durante la estación de crecimiento), se hicieron cruza de líneas B tolerantes al frío con líneas B de mayor tamaño de semilla generadas en el Campo Experimental Bajío del Instituto de Investigaciones Agrícolas, Pecuarias y Forestales pero susceptibles al frío. Para obtener las nuevas líneas B, se efectuaron ocho ciclos de retrocruzas en condiciones de campo, en las que se usó como macho (progenitor donador) a los mejores segregantes androfértiles seleccionados visualmente por su mayor tamaño de semilla y tolerancia al frío (producción de grano en panojas autofecundadas). Como hembra (progenitor recurrente) se emplearon plantas A (donadoras de androesterilidad citoplásmica y tolerancia al frío) que en cada ciclo se iban generando. Al final de los ocho ciclos, se obtuvieron nuevos pares isogénicos A/B. Los avances de la selección para rendimiento de grano y adaptación se encuentran en Mendoza-Onofre *et al.* (1998) y León-Velasco *et al.* (2009a,b).

Key words: maternal effects, seedling establishment, cold tolerance, sorghum parental lines, *Sorghum bicolor* L. Moench.

INTRODUCTION

In the decade of the 1980's, in the Sorghum Crop Physiology Program (PFS) carried out at the Colegio de Postgraduados, A-, B- and R- lines adapted to the Mexican Highlands were generated, from which the first experimental cold-tolerant sorghum hybrids were produced (Mendoza and Mora, 1992; Osuna-Ortega *et al.*, 2000, 2003). However, in the experimental plots and field demonstrations of the maintainer lines (B-lines) a slow seedling emergence was observed, which was partly attributed to the small seed size produced by these lines. In addition, in the PFS there is interest in producing three-way sorghum hybrids in which the female parent is a male-sterile single cross, a result of crossing an A-line with a non-isogenic B-line.

In order to increase the seed size of the B-lines, in 1991, at Montecillo, Texcoco, México State (2240 m altitude and 8 °C average minimum temperature during the growing season), cold tolerant B-lines were crossed to cold-sensitive B-lines of larger seed size generated by the Bajío Experimental Field Station of the Instituto de Investigaciones Agrícolas, Pecuarias y Forestales. To obtain the new B-lines, eight cycles of backcrosses were performed under field conditions, in which, the best male-fertile plants visually selected by their larger seed size and cold tolerance (grain production in self-pollinated panicles) were used as males (donor parent). As female (recurrent parent) A-plants (donors of cytoplasmic male-sterility and cold tolerance) generated in each cycle were used. At the end of the eight backcross cycles, new isogenic pairs A/B were obtained. The progress of selection for grain yield and adaptation are in Mendoza-Onofre *et al.* (1998) and León-Velasco *et al.* (2009a,b).

As for the three-way sorghum hybrids development, there is not information about the behavior of male-sterile single crosses between A×non-isogenic B-lines which will be the female parent of such hybrids. The estimation of the general (GCA) and specific combining ability (SCA), as well as the maternal and reciprocal effects of the A×non-isogenic B crosses, is necessary to select the best combinations of male-sterile single cross hybrids that

En cuanto a la formación de híbridos trilineales de sorgo, no existe información acerca del comportamiento de cruza simples androestériles entre líneas A×B no isogénicas que fungirán como progenitor femenino de tales híbridos. La estimación de la aptitud combinatoria general y específica, así como de los efectos maternos y recíprocos de las cruza A×B no isogénicas, es necesaria para seleccionar las mejores combinaciones de los híbridos simples androestériles que se combinarán posteriormente con las líneas restauradores para formar el híbrido trilineal.

El tamaño de la semilla es un carácter con variación genética de tipo aditivo, de baja heredabilidad (Bittinger *et al.*, 1981; Patil y Thombre, 1986a,b; Biradar *et al.*, 1996; Peña *et al.*, 2004), influenciado por la competencia intra e interplanta y por factores del ambiente (Valadez-Gutiérrez *et al.*, 2006); sin embargo, Chhina y Phul (1988) y Biradar *et al.* (1996) mencionan que los efectos de dominancia también son importantes.

El propósito del presente estudio fue evaluar los avances en la selección visual por tamaño de semilla de dos generaciones de líneas B, con base en su comportamiento *per se* y en cruza isogénicas y no isogénicas A×B; así como su relación con germinación de la semilla y vigor de la plántula.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron pares isogénicos representativos de dos generaciones de líneas A/B. La primera generación (líneas antiguas, de tamaño de semilla pequeño) fue representada por seis líneas A (A1, A3, A5, A7, A9, A11) y sus mantenedoras respectivas (B1, B3, B5, B7, B9, B11), con las que se obtuvieron 36 cruzamientos directos y recíprocos (Diallelo 1, D1, 6×6). La segunda generación (líneas avanzadas, de tamaño de semilla grande) fueron ocho líneas A (A16, A132, A260, A308, A400, A518, A532, A548), sus mantenedoras respectivas (B16, B132, B260, B308, B400, B518, B532, B548) y sus 64 cruzamientos (Diallelo 2, D2, 8×8). La semilla de los progenitores y sus cruza se obtuvo mediante polinización manual en el ciclo Primavera-2004, en Montecillo, Estado de México. La siembra de las líneas fue el 15 de mayo, en parcelas de 2 surcos separados a 0.90 m y 5 m de longitud. La distancia entre plantas fue de 10 cm. Se fertilizó con la dosis 140-60-00, la mitad de N y todo el P a la siembra y el resto del N en el primer cultivo.

Para cada cruza A×B la polinización se hizo en dos ocasiones; la primera al 50 % de floración, y la segunda una semana después, con mezcla abundante de polen de plantas de la línea B en ambos casos.

will be later combined with restorer lines to produce the three-way hybrid.

The seed size is a trait with genetic variation of additive type, low heritability (Bittinger *et al.*, 1981; Patil and Thombre, 1986a,b; Biradar *et al.*, 1996; Peña *et al.*, 2004), influenced by intra- and inter-plant competition, and by environmental factors (Valadez-Gutiérrez *et al.*, 2006); however, Chhina and Phul (1998) and Biradar *et al.* (1996) mention that the dominance effects are also important.

The aim of this study was to evaluate the progress of visual selection for seed size of two generations of B-lines, based on their *per se* behavior and on isogenic and non-isogenic A×B crosses, as well as their relationship with seed germination and seedling vigor.

MATERIALS AND METHODS

Isogenic pairs of A/B lines representatives of two generations were used. The first generation (old lines, of small seed size) was represented by six A-lines (A1, A3, A5, A7, A9, and A11) and their respective maintainer lines (B1, B3, B5, B7, B9, and B11), with which 36 direct and reciprocal single crosses were obtained (Diallel 1, D1, 6×6). The second generation (advanced lines, of larger seed size) was represented by eight A-lines (A16, A132, A260, A308, A400, A518, A532, and A548), their respective maintainers (B16, B132, B260, B308, B400, B518, B532, and B548) and their 64 single crosses (Diallel 2, D2, 8×8). The seed of the parents and their crosses was obtained by hand pollination in the Spring-2004 season, in Montecillo, State of México. Sowing was on May 15, in field plots of two rows, 0.90 m wide and 5 m long with one plant every 10 cm along the row. Fertilization dose was 140-60-00, half the N and all the P was applied at sowing and the rest of N at hilling.

Hand pollination was made twice for each A×B cross; the first at 50 % of bloom, and the second one week later, with abundant mixture of pollen from plants of each B-line in both cases.

A week after harvest, the weight of five seeds (PS, in three replicates) of each B-line of both generations and from A×B crosses for each diallel array was measured. Then the embryo of each seed was removed so the weight of the endosperm (PE), of the embryo (PEM=PS-PE) and the endosperm: embryo ratio (REE) was obtained. In an additional sample, also of five seeds per experimental unit the moisture content was determined (ISTA, 2004). The final data of PS, PE and PEM (average data per seed, mg) were adjusted to 12 % of moisture.

From April to September 2005, F1 seed of the crosses from each diallel array was subjected to two tests: 1) standard

Una semana después de la cosecha se determinó el peso de cinco semillas (PS, en tres repeticiones) de cada línea B de ambas generaciones y de las cruas A×B de cada dialelo, luego se eliminó el embrión de cada semilla obteniéndose el peso del endospermo (PE), del embrión (PEM=PS-PE) y la relación endospermo-embrión (REE). En una muestra adicional, también de cinco semillas por unidad experimental se determinó el contenido de humedad (ISTA, 2004). Los datos finales de PS, PE y PEM (datos promedio por semilla, en mg) se ajustaron a 12 % de humedad.

De abril a septiembre del 2005, la semilla F1 de las cruas de cada dialelo se sometió a dos pruebas: 1) germinación estándar (ISTA, 2004) y 2) velocidad de emergencia en cama de arena, con 25 semillas por unidad experimental y cuatro repeticiones, en un diseño completamente al azar para la prueba de germinación estándar y de bloques completos al azar para la prueba en arena. En la prueba estándar, las semillas se colocaron en una cámara germinadora, a 25 °C y sin restricciones de humedad; al sexto día, ante el rápido crecimiento de las plántulas, se registró el número de plántulas normales, anormales y semillas muertas. En la prueba en arena, las semillas se colocaron en surcos de 1.0 m de longitud, 3.5 cm entre surcos y 5 cm de profundidad. Al iniciar la emergencia, se efectuaron conteos diarios de las plántulas emergidas hasta que el número se mantuvo constante en tres conteos consecutivos. En esta prueba, las variables fueron: 1) velocidad de emergencia: $VE = \sum_i^n X_i / N_i$ (Copeland, 1979), donde X_i = número de plántulas emergidas en el i -ésimo día y N_i = número de días después de la siembra incluyendo el día i ; 2) longitud promedio de la plúmula, radícula y mesocotilo de cinco plántulas por genotipo, seleccionadas al azar; 3) peso seco de plúmula, radícula y restos de semilla de plántulas emergidas, después de que cada componente se secó en estufa durante 48 h a 95 °C; 4) porcentaje de plántulas emergidas respecto al total de semillas sembradas.

Las variables porcentaje de germinación (de la prueba estándar) y porcentaje de plántulas emergidas (de la prueba de arena) (Y_i) se transformaron mediante la función $[\arcsen(Y_i)]^{1/2}$. La comparación del peso de semilla y de sus componentes (PE, PEM y REE) de las líneas B *per se* entre ambas generaciones fue mediante la prueba *t* de Student ($p \leq 0.05$).

El análisis de los grupos de cruas directas y recíprocas de cada dialelo fue mediante GLM (SAS, 1989), y para comparar las medias se aplicó la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$). En cada dialelo se aplicó el Método 1 de Griffing (1956) con efectos fijos, para dividir la variación entre cruas en sus componentes debidos a aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), así como analizar la variación correspondiente a efectos maternos y recíprocos.

germination (ISTA, 2004), and 2) emergence rate in a sand bed, with 25 seeds per experimental unit and four replicates in a completely randomized design for the standard germination test and a randomized complete block design for the sand bed test. In the standard germination test, seeds were placed in a germination chamber at 25 °C without water restriction; then, at the sixth day, due to the fast growth of seedlings, the number of normal and abnormal seedlings, and dead seeds were recorded. In the sand bed test, seeds were placed in rows of 1.0 m long, 3.5 cm between rows and 5 cm deep. During the first days of emergence daily counts of emerged seedlings were made until the number remained constant in three consecutive counts. In this test, variables were: 1) emergence rate: $VE = \sum_i^n X_i / N_i$ (Copeland, 1979), where X_i = number of emerged seedlings in the i^{th} day and N_i = number of days after sowing including the day i ; 2) average length of the plumule, radicle and mesocotyl of five seedlings per genotype, randomly selected; 3) dry weight of plumule, radicle and seed remnants of emerged seedlings, after each component was dried in an oven for 48 h at 95 °C; and 4) emerged seedlings (%) in regard to the total of seeds sown.

The variables: percentage of germination (of the standard test) and percentage of emerged seedlings (of the sand bed test) (Y_i) were transformed by the function $[\arcsen(Y_i)]^{1/2}$. Comparison of seed weight and its components (PE, PEM and REE) of B-lines *per se* between both generations was done by a Student's *t*-test ($p \leq 0.05$).

The analysis of groups of direct and reciprocal crosses for each diallel array was made according to GLM (SAS, 1989). The Tukey test ($p \leq 0.05$) was applied for comparisons among means. In each diallel array the Griffing Method 1 (1956) with fixed effects was applied, to divide the variation among crosses in their components due to the general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) as well as to analyze the variation for maternal and reciprocals effects.

RESULTS AND DISCUSSION

Effect of visual selection

Weight of seed, endosperm, and embryo

The PS, PE and PEM of B-lines *per se* of the 2nd generation (G2) were higher ($p \leq 0.05$) in 25, 19 and 57 % than those of B-lines *per se* of the 1st generation (G1) (Table 1). This means that the use of a source of large seed and the visual selection applied for eight backcross cycles to derive new cold tolerant A- and B-lines of larger seed size were effective and that this increase of seed size led to increases in the embryo

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la selección visual

Peso de semilla, endospermo y embrión

El PS, PE y PEM de las líneas B *per se* de 2ª generación (G2) superaron ($p \leq 0.05$) en 25, 19 y 57 % a los de las líneas B *per se* de 1ª generación (G1) (Cuadro 1). Esto significa que el uso de una fuente de semilla grande y la selección visual aplicada por ocho ciclos para derivar nuevas líneas A y B tolerantes al frío de mayor tamaño de semilla fue efectiva y que ese incremento en el tamaño de semilla conllevó incrementos en el peso de embrión y de endospermo. Además, la REE de las líneas de 2ª generación fue menor ($p \leq 0.05$) que en las de 1ª generación; es decir, en las líneas de 2ª generación hubo una mayor contribución del peso del embrión al peso total de semilla que en las de 1ª generación.

Al comparar los dialelos de las cruza A×B de ambas generaciones (Cuadro 2) sólo hubo diferencias para peso de embrión, a favor de la 1ª generación ($D1 = 4.66$, $D2 = 4.36$ mg semilla⁻¹) y para la REE, a favor de la 2ª generación ($D2 = 6.22$, $D1 = 5.73$); es decir, los resultados de las cruza A×B difirieron del comportamiento de las líneas B *per se* (Cuadro 1). Esto se atribuye a que en las retrocruzas, la selección visual se aplicó directamente en las líneas B (plantas androfértiles), para así asegurar la autofecundación y evitar que el tamaño de semilla fuera afectado por fallas de la polinización. En cambio, en las cruza A×B de los arreglos dialélicos, la polinización manual de las líneas A es obligada y a pesar de haberse efectuado en dos ocasiones, la cantidad de polen quizás no fue suficiente para fecundar todos los óvulos, por lo que el peso de semillas de las cruza A×B fue mayor que el de las líneas B *per se* pues el menor número de semillas se compensó con un mayor tamaño (Valadez-Gutiérrez *et al.*, 2006). Por ello, los resultados de los análisis genéticos que aquí se discuten tienen como premisa que las eventuales fallas de polinización fueron aleatorias dentro de cada dialelo.

En sorgo, las estimaciones de los efectos de ACG, ACE, maternos y heredabilidad se realizan en cruza-mientos A×R, es decir, mediante el comportamiento de las F1 y de sus progenitores B y R, todos ellos

weight and that of the endosperm. In addition, REE of 2nd generation lines was lower ($p \leq 0.05$) than those of the 1st generation; that is, in the lines of the 2nd generation there was a higher contribution of the embryo weight to the total seed weight than in those of 1st generation.

When comparing the diallels of the A×B crosses of both generations (Table 2) there were only differences for embryo weight, in favor of the 1st generation ($D1 = 4.66$, $D2 = 4.36$ mg seed⁻¹) and for REE, in favor of the 2nd generation ($D2 = 6.22$, $D1 = 5.73$); that is, results of the A×B crosses differed from that of the B-lines *per se* (Table 1). This is attributed to the fact that in the backcross process, visual selection was applied directly on the B-lines (male-fertile plants), to ensure self-fertilization and prevent that the seed size were affected by pollination failures. In contrast, in the A×B crosses of the diallel arrays, hand pollination of the A-lines is required and despite having been performed twice, perhaps the amount of pollen was not enough to fertilize all the ovules, thus the seed weight of the A×B crosses was higher than that of the B-lines *per se* as the lower seed number was compensated by a larger size (Valadez-Gutiérrez *et al.*, 2006). Therefore, the results of the genetic analysis discussed hereafter have as a premise that any pollination failure were at random within each diallel array.

In sorghum, estimates of GCA, SCA, maternal and heritability effects are usually obtained from

Cuadro 1. Valores promedio (mg semilla⁻¹) para peso de semilla y sus componentes, de dos generaciones de líneas B *per se* de sorgo.

Table 1. Means (mg seed⁻¹) for seed weight and its components, of two generations of sorghum B- lines *per se*.

Variable	G1	G2	G2/G1 (%)
Semilla	20.52 b	25.74 a	125
Endospermo	17.04 b	20.25 a	119
Embrión	3.48 b	5.48 a	157
REE	4.95 a	4.53 b	92

G1, G2 = líneas B *per se* correspondientes a la 1ª y 2ª generación, respectivamente; REE = relación endospermo: embrión. Valores con diferente letra entre generaciones para la misma variable no son diferentes (t , $p \leq 0.01$) ❖ G1, G1 = 1st and 2nd generation of B- lines *per se*, respectively; REE = endosperm: embryo ratio. Values with different letter between generations for the same variable are different (t , $p \leq 0.01$).

Cuadro 2. Valores promedio (mg semilla^{-1}) del peso de semilla, endospermo, embrión y relación endospermo: embrión (REE), en cruza A×B directas y recíprocas de dos generaciones de líneas de sorgo.

Table 2. Means (mg seed^{-1}) for seed, endosperm, and embryo weights, and endosperm: embryo ratio (REE), in direct and reciprocal A×B crosses in two generation of sorghum lines.

Genotipos	Semilla	Endospermo	Embrión	REE
Primera generación				
Progenitores	29.02 b (100)	24.64 b (100)	4.38 b (100)	5.68 b (100)
C. directas	31.71 a (109)	27.12 a (110)	4.59 ab (105)	5.96 a (105)
C. recíprocas	30.99 a (107)	26.14 a (106)	4.85 a (111)	5.52 b (97)
DSH	1.46	1.29	0.26	0.27
Segunda generación				
Progenitores	28.72 c (100)	24.59 c (100)	4.13 b (100)	6.34 a (100)
C. directas	31.93 a (111)	27.40 a (111)	4.53 a (110)	6.21 a (98)
C. recíprocas	29.87 b (104)	25.61 b (104)	4.26 b (103)	6.20 a (98)
DSH	1.15	1.01	0.27	0.50
Primera vs. segunda generación				
D1	30.96 a	26.30 a	4.66 a	5.73 b
D2	30.63 a	26.27 a	4.36 b	6.22 a
DSH	0.66	0.59	0.13	0.15

Valores entre paréntesis corresponden a porcentajes con respecto a los progenitores. D1 y D2 corresponden a las cruza A×B de las líneas de primera y segunda generación ✧ Values between parentheses correspond to percentages with respect to parents. D1 and D2 correspond to A×B crosses of lines of first and second generation.

androfértiles (Can *et al.*, 1997; Jianming y Tuinstra, 2001; Peña *et al.*, 2004). No se conocen estudios en los que tales estimaciones provengan de cruza A×B no isogénicas, donde por la naturaleza androestéril de la línea A, la polinización manual es necesaria para generar los híbridos simples, también androestériles, indispensables para crear híbridos experimentales tri-lineales.

Dentro de cada generación en general hubo superioridad de las cruza ($p \leq 0.05$) sobre los progenitores para tamaño de semilla y sus componentes, con excepción de la REE en D2 (Cuadro 2). Esto significa que hubo efectos de heterosis de las cruza directas y recíprocas en el peso de semilla y del endospermo en ambas generaciones, con valores entre 4 y 11 %. En estas dos variables, en la 2ª generación la magnitud de la superioridad de las cruza directas fue mayor que las recíprocas. Los pesos de embrión y de endospermo de las cruza siempre fueron mayores que los de los progenitores, aunque en algunos casos las diferencias no fueron significativas.

A×R crosses, that is, by the performance of the F1 and their parental B- or R-lines, all of them male-fertile parents (Can *et al.*, 1997; Jianming and Tuinstra, 2001; Peña *et al.*, 2004). There are no studies in which these estimates arise from A×non-isogenic B crosses, where due to the male-sterility condition of the A-line, hand pollination is necessary to generate single cross hybrids, also male-sterile, needed to create three-way experimental hybrids.

Within each generation crosses were superior ($p \leq 0.05$) than the parental lines for seed size and its components, except for the REE in D2 (Table 2). This means that there were heterosis effects (between 4 and 11 %) in the direct and reciprocal crosses for seed and endosperm weights in both generations. In these two variables, in the 2nd generation the magnitude of the superiority of direct crosses was greater than the reciprocal. The weights of embryo and endosperm of the crosses were always higher than those of the parents, although in some cases the differences were not significant.

Germinación y vigor

Hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre generaciones para germinación estándar: las cruza correspondientes a la 2ª generación presentaron mejor germinación que las de la 1ª generación (87.99 *vs.* 78.17 %) (Cuadro 3), lo que indica que el uso de una fuente de mayor tamaño de semilla y la selección hacia tamaño de semilla que se aplicó en las líneas B, repercutió favorablemente en la capacidad germinativa del total de cruza, isogénicas y no isogénicas. Sin embargo, dentro del Diallelo 1 no hubo diferencias para germinación entre cruza directas y recíprocas (ambas, no isogénicas) y progenitores (cruza isogénicas); pero sí hubo superioridad de las cruza sobre los progenitores en el Diallelo 2 con heterosis promedio de 7.4 %. Estos resultados revelan la naturaleza poligénica asociada con la germinación de semillas en ambas generaciones de líneas B.

En cuanto a la prueba en arena (Cuadro 3), hubo diferencias entre ambas generaciones (D1 *vs.*

Germination and vigor

There were significant differences ($p \leq 0.05$) between generations for standard germination: crosses corresponding to 2nd generation had better germination than those of 1st generation (87.99 *vs.* 78.17 %) (Table 3); so the use of a genetic source of larger seed size and the selection process oriented to increase seed size applied to the B-lines, impacted positively on the germination ability of all the crosses, either isogenic or non-isogenic ones. However, within Diallel 1 there were no differences for germination between direct and reciprocal crosses (both non-isogenic) and parental lines (isogenic crosses); but there was superiority of the crosses over parents in the Diallel 2 with an average heterosis of 7.4 %. These results reveal the polygenic nature associated with seed germination in both generations of B-lines.

As for the sand bed test (Table 3), there were differences between the two generations of crosses

Cuadro 3. Promedios de las variables en las pruebas de germinación estándar y emergencia en arena de dos generaciones de cruza A×B de sorgo.

Table 3. Means for the variables of the standard germination test and that of the seed bed test of two generations of A×B crosses in sorghum.

Tipos	G	PPA	PR	PRS	LPA	LR	LM	VE	PPE
Primera generación (Dialelo 1)									
P	76.35 a	14.38 b	3.46 a	6.22 ab	11.32 b	5.73 ab	4.50 a	10.71 a	82.73 a
CD	78.02 a	15.28 ab	3.38 a	6.05 b	11.57 ab	6.10 a	4.56 a	10.98 a	78.04 ab
CR	79.04 a	15.92 a	3.35 a	6.94 a	11.87 a	5.48 b	4.74 a	9.42 b	74.13 b
DSH	5.431	1.670	0.503	1.058	0.506	0.411	0.462	0.874	6.196
Segunda generación (Dialelo 2)									
P	82.64 b	20.90 b	4.10 b	5.04 a	13.73 b	6.79 b	3.75 a	7.44 a	67.62 a
CD	88.90 a	23.48 a	4.98 a	5.36 a	16.78 a	7.26 a	3.09 b	7.90 a	71.29 a
CR	88.60 a	19.66 b	3.56 b	5.48 a	14.09 b	6.22 c	3.53 ab	6.49 b	62.29 b
DSH	4.62	2.494	0.584	1.619	0.472	0.398	0.473	0.638	4.561
Contraste de primera <i>vs.</i> segunda generación									
D1	78.17	15.42 b	3.38 b	6.44 a	11.66 b	5.79 b	4.63 a	10.29 a	75.10 a
D2	87.99	21.49 a	4.25 a	5.37 b	15.22 a	6.75 a	3.37 b	7.23 b	66.89 b
DSH	4.37	1.879	1.269	0.587	0.257	0.669	0.857	0.751	3.697

P = progenitores; CD = cruza directas; CR = cruza recíprocas; G = germinación estándar (%); peso seco (mg plántula⁻¹) de plúmula (PPA), radícula (PR) y restos de semilla (PRS); longitud (cm) de plúmula (LPA), radícula (LR) y mesocotilo (LM); velocidad de emergencia (número de plántulas emergidas/días después de la siembra, VE); y porcentaje de plántulas emergidas (PPE). Valores con diferente letra para misma variable en cada sección, son diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ P = parents; CD = direct crosses; CR = reciprocal crosses; G = standard germination (%); dry weight (mg seedling⁻¹) of plumule (PPA), radicle (PR) and seed remnants (PRS); length (cm) of plumule (LPA), radicle (LR) and mesocotyl (LM); emergence rate (number of emerged seedlings/days after sowing, VE); and percentage of emerged seedlings (PPE). Values with different letter for same variable in each section, are different (Tukey, $p \leq 0.05$).

D2) de cruza y al interior de cada diallelo, en las variables relacionadas con los pesos de los componentes de las plántulas (plúmula, radícula y resto de semilla), las que consideran las longitudes (plúmula, radícula y mesocotilo) y de germinación (velocidad de emergencia, VE, y porcentaje de plántulas emergidas, PEE). Al contrastar las generaciones, el grupo de cruza de 2^a generación superó ($p \leq 0.05$) al de la 1^a en peso y longitud de plúmula y radícula; en cambio, el grupo de cruza de 1^a generación superó a la 2^a en las demás variables, *i. e.*, PRS, VE, PPE y LM. El menor peso del resto de semillas en las líneas de 2^a generación es un indicio que las reservas depositadas en el endospermo de sus semillas se utilizaron de manera más integral, pero la mayor velocidad de emergencia parece ser conferida esencialmente por su mayor longitud de mesocotilo, característica deseable (Maiti y Carrillo, 1989) que no fue transferida a los genotipos de la 2^a generación. Respecto al porcentaje de plántulas emergidas, el promedio de las cruza del D1 (75.10 %) es semejante al de la prueba de germinación estándar (78.17 %); en cambio, el de las cruza del D2 es inferior (66.89 *vs.* 87.99 %), lo que se atribuye a que las plántulas de la segunda generación emergieron más lentamente, ya que al término de la prueba, al extraer a las demás plántulas de la arena, se observó que aún estaban en proceso de emergencia. Destaca que en todas las variables y en ambas generaciones, los progenitores quedaron a la zaga con excepción de LR, LM, VE y PPE, variables que presentaron inconsistencias en sus respuestas. Esto significa que la herencia de la germinación y vigor es compleja y que el mejoramiento genético para tamaño de semilla debe incluir otras características, como tamaño del embrión, relación endospermo: embrión y velocidad de emergencia (Pandey *et al.*, 1992; Rao y Singh, 1996; Padmaja *et al.*, 2003).

Análisis genético-estadístico

Análisis de varianza

Peso de semilla, endospermo y embrión

Hubo efectos significativos ($p \leq 0.05$) para cruza y para los efectos de ACG y ACE en todas las variables y en ambas generaciones de líneas, con excepción de la ACE para la REE en D1 (Cuadro 4). Esto

(D1 *vs.* D2) and within each diallel, in the variables related to the weight of the seedling components (plumule, radicle and seed remnants), as well as those that consider seedling lengths (plumule, radicle and mesocotyl), and germination (emergence rate, VE, and percentage of emerged seedlings, PEE). By contrasting both generations, the group of crosses of 2nd generation exceeded ($p \leq 0.05$) that of 1st in weight and length of plumule and radicle, whereas the group of crosses of 1st generation outperformed the 2nd in other variables, *i. e.*, PRS, VE, PPE and LM. The lower weight of seed remnants in the 2nd generation lines is an indication that the endosperm reserves were used in a more integral way, but the faster emergence rate appears to be conferred mainly by their greater length of mesocotyl, a desirable trait (Maiti and Carrillo, 1989) that was not transferred to the genotypes of the 2nd generation. Regarding the percentage of emerged seedlings, the average of crosses of D1 (75.10 %) is similar to that of the standard germination test (78.17 %); however, that of the D2 crosses is lower (66.89 *vs.* 87.99 %), which is attributed to the fact that in the second generation seedlings emerged more slowly, as could be seen at the end of the test when seedlings were removed from the sand, other were still in the emergence process. It is worth noting that in all variables and in both generations, parents were left behind crosses except for LR, LM, VE and PPE, variables that showed inconsistencies in their responses. This means that heritability of germination and vigor is complex and that breeding for seed size should include other traits, such as embryo size, endosperm: embryo ratio and emergence rate (Pandey *et al.*, 1992; Rao and Singh, 1996; Padmaja *et al.*, 2003).

Genetic-statistical analysis

Analysis of variance

Weight of seed, endosperm, and embryo

There were significant effects ($p \leq 0.05$) for crosses and for GCA and SCA effects in all variables and in both generations of lines, except SCA for REE in D1 (Table 4). This means, according to Reyes *et al.* (2004), that recurrent selection for large seed size, endosperm and embryo, in combination with hybridization, would lead to weight gains in such

Cuadro 4. Cuadrados medios de los análisis de varianza de los efectos genéticos para peso de semilla y sus componentes, en la prueba de germinación estándar (G) y prueba de emergencia en arena en dos generaciones de cruza $A \times B$ de sorgo.

Table 4. Mean squares of the analysis of variance of genetic effects for seed weight and its components, in the standard germination test (G) and emergence test in sand bed of two generations of $A \times B$ crosses of sorghum.

F. V.	Peso semilla			Germinación			Emergencia en arena							
	G. L.	Semilla	Endospermo	Embrión	REE	G. L.	G	PPA	PR	LPA	LR	LM	VE	PPE
	Dialéctico de líneas A de primera generación (D1)													
Rep.	2	2.711	2.174	0.249	0.287	3	22.14	0.037	0.041	0.391	0.497	0.070	3.949	121.217
Cruzas	35	42.033 **	29.660 **	1.905 **	1.340 **	35	236.63 **	0.153 **	0.078 **	4.962 **	2.250 **	0.980 ns	30.978 **	289.694 **
ACG	5	39.842 **	32.344 *	3.195 **	5.218 **	5	743.40 **	0.309 **	0.091 **	12.634 **	2.941 **	0.688 ns	77.256 **	604.337 **
ACE	15	34.440 **	24.150 **	1.090 **	0.330 ns	15	172.28 **	0.160 **	0.080 *	3.180 **	1.380 **	0.990 ns	8.140 **	118.120 ns
EM	5	103.519 **	67.928 **	0.240 ns	2.788 **	5	72.12 ns	0.184 **	0.094 **	8.656 **	5.420 **	2.261 *	63.917 **	291.777 **
ER	10	23.776 **	17.441 **	0.638 **	0.190 ns	10	162.02 **	0.051 ns	0.063 ns	1.950 **	1.619 **	0.466 ns	25.624 **	388.698 **
Error	70	5.569	4.358	0.183	0.196	105	57.31	0.034	0.037	0.824	0.544	0.688	2.463	70.171
	Dialéctico de líneas A de segunda generación (D2)													
Rep.	2	5.028	3.987	0.061	0.126	3	509.23 **	0.155	2.018	1.647	13.282	22.551	13.395	108.940
Cruzas	63	49.992 **	34.458 **	2.087 **	3.036 **	63	205.54 **	0.188 **	0.199 **	34.223 **	4.498 **	1.510 ns	21.188 **	380.881 **
ACG	7	105.585 **	69.313 **	6.351 **	10.676 **	7	235.61 *	0.283 **	0.520 **	98.196 **	12.275 **	0.890 ns	66.535 **	470.842 **
ACE	28	34.530 **	25.620 **	1.010 **	2.350 **	28	189.90 **	0.120 **	0.090 ns	12.180 **	1.840 **	1.460 ns	7.420 **	312.450 **
EM	7	149.434 **	100.480 **	5.482 **	2.648 **	7	236.65 **	0.615 **	0.581 **	150.877 **	16.055 **	3.332 *	73.297 **	660.849 **
ER	21	18.930 **	12.620 **	0.960 **	1.540 ns	21	205.99 **	0.110 *	0.110 ns	3.400 **	1.600 *	1.180 ns	7.060 **	348.820 **
Error	126	5.374	4.130	0.291	0.999	189	90.15	0.062	0.069	1.220	0.866	1.225	2.229	47.818

F. V. = fuente de variación; G. L. = grados de libertad; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; REEE = relación endospermo: embrión; peso seco de la plúmula (PPA) y radícula (PR); longitud de la plúmula, (LPA), radícula (LR) y mesocotilo (LM); velocidad de emergencia (VE) y porcentaje de plántulas emergidas (PPE); *, ** ns = significativos ($p \leq 0.05$, 0.01) y no significativos $\diamond$ F. V. = source of variation, G. L. = degrees of freedom, GCA = general combining ability; SCA = specific combining ability; EM = maternal effects; ER = paternal effects; PPE = emergence rate (VE) and percentage of emerged seedlings (PPE); *, ** ns = significant ($p \leq 0.05$, 0.01) and non significant.

significa, de acuerdo con Reyes *et al.* (2004), que la selección recurrente para mayor tamaño de semilla, endospermo y embrión, en combinación con la hibridación, conduciría a la ganancia de peso en tales caracteres. En el primer caso es posible que la selección aplicada durante las retrocruzas haya capitalizado la variación aditiva del carácter y en el segundo caso, las ganancias de peso de las cruzas con respecto a sus progenitores, son un indicio del potencial heterótico de estos caracteres. Los efectos maternos y los efectos recíprocos fueron significativos ($p \leq 0.05$) para el peso de semilla y sus componentes en ambos dialelos, excepto para los efectos maternos de PE en D1 y los recíprocos de REE en D1 y D2; es decir, el comportamiento de las líneas fue diferente cuando se emplean como hembras o como machos en el diallelo, mientras que al parecer REE dependerá de los valores de las líneas que intervengan en una cruce en particular (Cuadro 4).

Germinación y vigor

En general, en ambas generaciones de líneas hubo efectos significativos ($p \leq 0.01$) de ACG y ACE para la mayoría de las variables asociadas con estas características (Cuadro 4), lo cual indica que es deseable seleccionar genotipos que combinen altos valores de ACG y ACE para mejorar la germinación de las semillas y el vigor de las plántulas de las nuevas generaciones. Para ello convendría explotar la varianza aditiva mediante selección para generar líneas, en forma previa a la explotación de la variación de dominancia para formar híbridos. Los efectos maternos y recíprocos fueron en general significativos ($p \leq 0.05$) para germinación y vigor, con excepción de G para maternos en D1 y recíprocos para PPA, PR y LM en D1, y PR y LM en D2, lo que ratifica que la respuesta de la germinación y el vigor es diferente según la línea intervenga como hembra o como macho.

Efectos de aptitud combinatoria general y específica

Peso de semilla y sus componentes

Reyes *et al.* (2004) recomiendan que para obtener la máxima expresión de los caracteres agronómicos de interés (como rendimiento y peso de grano) debe

traits. In the first case it is possible that the selection applied during the backcrosses had exploited the additive variation of the traits and in the second event, weight gains of the crosses in regard to their parents, are an indication of the heterotic potential of these traits. Maternal effects and reciprocal effects were significant ($p \leq 0.05$) for seed weight and its components in both diallel arrays, except for PE in maternal effects of D1 and reciprocal effects for REE in D1 and D2; *i. e.*, the performance of the lines was different when using them as females or males in the diallel, while REE appear to depend on the values of the lines involved in a particular cross (Table 4).

Germination and vigor

In general, in both generations of lines there were significant effects ($p \leq 0.01$) of GCA and SCA for most of the variables associated with these traits (Table 4), indicating that it is desirable to select genotypes that combine high GCA and SCA values to improve seed germination and seedling vigor of the new generations. To this end, additive variance should be exploited by selection to generate lines, prior to the exploitation of the variation of dominance to develop hybrids. The maternal and reciprocal effects were generally significant ($p \leq 0.05$) for germination and vigor, with exception of G for maternal effects in D1 and reciprocal effects for PPA, PR and LM in D1, and PR and LM in D2, which confirms that the responses of the germination and the vigor is different depending upon the line functioning as female or male.

Effects of general and specific combining ability

Seed weight and its components

Reyes *et al.* (2004) recommend that in order to obtain the maximum expression of agronomic traits of interest (such as grain yield and grain weight) it should be used the parent with the greatest effect of GCA provided that at least one of the crosses in which that parent is involved, expresses high effects of SCA. Accordingly, in the group of lines of the 1st generation in order to obtain a large seed size it would be advisable to choose A1-line because it had the highest GCA ($1.143 \text{ mg seed}^{-1}$) (Table 5) with the B9-line, as the A1 × B9 cross had the highest and

emplearse el progenitor de mayor efecto de ACG siempre y cuando al menos una de las cruzas en que ese progenitor intervenga, exprese altos efectos de ACE. Por tanto, en el grupo de líneas de la 1^a generación, para obtener un mayor tamaño de semilla sería recomendable elegir a la línea A1 por ser la que presentó la más alta ACG ($1.143 \text{ mg semilla}^{-1}$) (Cuadro 5) con la línea B9, ya que la crusa A1×B9 presentó el valor de ACE más alto y significativo ($4.124 \text{ mg semilla}^{-1}$) (Cuadro 6). Este mismo par de líneas fue el más destacado para peso de endospermo. Para PEM y la REE, los efectos de ACG fueron en general muy bajos aunque significativos.

En el grupo de líneas de la 2^a generación (Cuadro 7) las cruzas recomendables para incrementar el peso de semilla y del endospermo son: A16×B308, A518×B548 y A132×B518. En el caso del peso de embrión, de manera semejante a lo observado en las cruzas de 1^a generación, también se presentaron valores significativos.

significant value of ACE ($4.124 \text{ mg seed}^{-1}$) (Table 6). This same pair of lines was the most outstanding for endosperm weight. As for PEM and REE, the GCA effects were generally very low but significant.

In the group of lines of the 2nd generation (Table 7) crosses recommended to increase seed and endosperm weights are A16×B308, A518×B548 and A132×B518. As for the case of embryo weight, similar to that observed in crosses of the 1st generation, also significant values were showed.

Germination and vigor

In the 1st generation, A11- and A3-lines stand out for their positive and significant GCA effects (8.472 and 3.222) in their standard germination (Table 8). A3-line generated two crosses of high SCA (Table 9) A3×B5 (6.861) and A3×B7 (8.528). When breaking down GCA effects of parents and SCA effects of crosses, it is noteworthy that A3-and A5-

Cuadro 5. Efectos de aptitud combinatoria general para peso de semilla (mg semilla^{-1}) y sus componentes en dos generaciones de progenitores androestériles de sorgo.

Table 5. General combining ability effects for seed weight (mg seed^{-1}) and its components in two generations of male-sterile parents of sorghum.

Genotipos	Semilla	Endospermo	Embrión	REE
Primera generación				
A1	1.143	1.144	-0.002	0.318
A3	-0.402	-0.278	-0.124	0.091
A5	-1.730	-1.389	-0.341	0.079
A7	-0.374	-0.611	0.237	-0.401
A9	0.737	0.283	0.454	-0.515
A11	0.626	0.850	-0.224	0.427
DSH	1.495	1.316	0.272	0.280
Segunda generación				
A16	1.784	1.702	0.082	0.227
A132	-0.024	0.040	-0.064	-0.008
A260	0.139	-0.123	0.261	-0.525
A308	-0.074	-0.085	0.011	-0.057
A400	-1.424	-0.877	-0.547	0.884
A518	1.493	0.906	0.586	-0.652
A532	0.805	0.698	0.107	-0.013
A548	-2.699	-2.260	-0.439	0.144
DSH	1.366	1.270	0.318	0.589

REE = relación endospermo: embrión; DSH = diferencia significativa honesta (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ REE = endosperm: embryo ratio; DSH = honest significant difference (Tukey, $p \leq 0.05$).

Cuadro 6. Efectos de aptitud combinatoria específica para peso de semilla (mg semilla^{-1}) y sus componentes, en cruza A×B de líneas de sorgo de la primera generación.

Table 6. Specific combining ability effects for seed weight (mg seed^{-1}) and its components in A×B crosses of sorghum lines of the first generation.

Genotipos	Semilla	Endospermo	Embrión	PEE
Cruzas isogénicas				
A1×B1	-5.315	-4.589	-0.726	-0.263
A3×B3	-2.559	-2.011	-0.548	0.261
A5×B5	0.696	0.611	0.085	0.046
A7×B7	-1.681	-1.411	-0.270	-0.056
A9×B9	-3.704	-3.000	-0.704	0.200
A11×B11	0.919	0.467	0.452	-0.487
DSH	4.727	4.181	0.857	0.887
Cruzas no isogénicas				
A1×B3	2.263	1.967	0.296	0.091
A1×B5	-1.009	-0.722	-0.287	0.165
A1×B7	1.935	1.367	0.569	-0.274
A1×B9	4.124	3.472	0.652	-0.048
A1×B11	-1.998	-1.494	-0.504	0.328
A3×B5	-1.331	-1.200	-0.131	-0.129
A3×B7	0.113	-0.111	0.224	-0.326
A3×B9	1.469	1.194	0.274	-0.094
A3×B11	0.046	0.161	-0.115	0.197
A5×B7	-1.593	-1.267	-0.326	0.118
A5×B9	2.230	1.806	0.424	-0.077
A5×B11	1.007	0.772	0.235	-0.124
A7×B9	-1.459	-1.072	-0.387	0.235
A7×B11	2.685	2.494	0.191	0.303
A9×B11	-2.659	-2.400	-0.259	-0.217
DSH	5.904	5.223	1.070	1.108

REE = relación endospermo: embrión; DSH = diferencia significativa honesta (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ REE = endosperm: embryo ratio; DSH = honest significant difference (Tukey, $p \leq 0.05$).

Germinación y vigor

En la 1ª generación destacan las líneas A11 y A3 por presentar efectos de ACG positivos y significativos (8.472 y 3.222) en su germinación estándar (Cuadro 8). La línea A3 generó dos cruza de alta ACE (Cuadro 9) A3×B5 (6.861) y A3×B7 (8.528). Al desglosar los efectos de ACG de los progenitores y de ACE de las cruza, llama la atención que las líneas A3 y A5 presentaron los mayores valores de ACG (Cuadro 8) para VE y REE, y la línea A3 destaca también por su mayor ACG para peso de plúmula. Esta línea, en cruza con la B5, mostró una alta ACE (Cuadro 9)

lines showed the highest values of GCA (Table 8) for VE and REE, and A3-line also stands out for its greatest GCA for plumule weight. This line crossed to B5, showed high SCA (Table 9) for percentage of germination, second only to A1×B9, A3×B7 and A1×B11 crosses. These four crosses also stood out for their high values of SCA for VE. A3-line was also one of the best in the standard germination test (Table 8), which means it is an outstanding line, for its values of GCA, within this group of parents. Similarly, cross A1×B9, stands out for its high values of SCA in both tests of germination within this generation of crosses.

Cuadro 7. Efectos de aptitud combinatoria específica para peso de semilla (mg semilla^{-1}) y sus componentes en cruza A×B de líneas de sorgo de la segunda generación.

Table 7. Specific combining ability effects for seed weight (mg seed^{-1}) and its components in A×B crosses of sorghum lines of the second generation.

Cruza	Semilla	Endospermo	Embrión	PEE
Cruzas isogénicas				
A16×B16	-4.197	-3.673	-0.524	-0.161
A132×B132	-1.580	-1.748	0.168	-0.625
A260×B260	1.028	0.844	0.184	0.131
A308×B308	-4.614	-4.098	-0.516	-0.395
A400×B400	-3.914	-2.715	-1.199	2.814
A518×B518	0.320	0.319	0.001	0.212
A532×B532	-0.705	-0.598	-0.107	-0.148
A548×B548	-1.630	-1.748	0.118	-0.847
DSH	5.109	4.479	1.189	2.203
Cruzas no isogénicas				
A16×B132	-0.589	-0.677	0.089	-0.283
A16×B260	1.149	0.985	0.164	-0.002
A16×B308	3.428	3.081	0.347	0.067
A16×B400	-0.222	-0.060	-0.161	0.496
A16×B518	-3.339	-2.810	-0.528	0.032
A16×B532	1.116	0.765	0.351	-0.125
A16×B548	2.653	2.390	0.264	-0.024
A132×B260	-0.609	-0.285	-0.324	0.410
A132×B308	1.770	1.877	-0.107	0.562
A132×B400	1.586	1.435	0.151	-0.002
A132×B518	3.036	2.352	0.684	-0.225
A132×B532	-1.309	-0.940	-0.370	0.270
A132×B548	-2.305	-2.015	-0.291	-0.108
A260×B308	-0.993	-1.127	0.134	-0.389
A260×B400	3.257	2.731	0.526	-0.357
A260×B518	-2.159	-1.819	-0.341	0.160
A260×B532	-0.872	-0.610	-0.261	0.235
A260×B548	-0.801	-0.719	-0.082	-0.188
A308×B400	2.670	2.260	0.409	-0.362
A308×B518	2.486	2.010	0.476	-0.125
A308×B532	-2.659	-2.415	-0.245	-0.345
A308×B548	-2.089	-1.590	-0.499	0.987
A400×B518	-4.130	-3.531	-0.599	-0.442
A400×B532	1.491	0.777	0.714	-1.222
A400×B548	-0.739	-0.898	0.159	-0.925
A518×B532	0.907	0.960	-0.053	0.309
A518×B548	2.878	2.519	0.359	0.079
A532×B548	2.032	2.060	-0.028	1.026
DSH	6.320	5.541	1.471	2.725

REE = relación endospermo: embrión; DSH = diferencia significativa honesta (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ REE = endosperm: embryo ratio; DSH = honest significant difference (Tukey, $p \leq 0.05$).

Cuadro 8. Efectos de aptitud combinatoria general de progenitores androestériles de la primera y segunda generación de sorgo en la prueba de germinación estándar y emergencia en arena.**Table 8. General combining ability effects of sorghum male-sterile parents of the first and second generations in the standard germination test and sand bed test.**

Progenitor	Germinación	PPA	PR	LPA	LR	LM	VE	PPE
Primera generación								
A1	-1.778	-2.21	-0.05	-0.91	0.25	0.10	-0.78	-6.10
A3	3.222	1.15	0.23	0.16	-0.06	0.08	1.54	3.82
A5	-5.528	0.13	-0.03	0.42	0.35	-0.05	1.39	5.69
A7	-0.694	0.65	-0.22	0.13	-0.10	-0.22	-0.70	-0.31
A9	-3.694	0.29	0.21	0.45	-0.27	0.07	0.17	1.57
A11	8.472	-0.02	-0.14	-0.25	-0.18	0.02	-1.62	-4.68
DSH	4.718	0.045	0.047	0.219	0.178	0.200	0.379	2.021
Segunda generación								
A16	1.719	-0.08	0.82	2.90	0.99	-0.08	0.32	1.48
A132	0.344	1.25	0.14	-0.07	0.18	-0.01	0.94	3.05
A260	-3.156	1.22	0.05	-0.08	-0.11	-0.04	-0.57	2.05
A308	0.406	-0.49	0.04	-0.36	-0.23	-0.14	0.24	2.11
A400	0.469	1.52	-0.10	0.05	-0.12	0.17	1.80	-1.58
A518	3.094	0.81	0.06	-0.51	-0.27	0.17	-1.02	5.42
A532	-2.719	-2.42	-0.51	-0.76	-0.41	-0.11	-0.57	-5.08
A548	-0.156	-1.81	-0.50	-1.17	-0.02	0.04	-1.14	-7.45
DSH	4.644	0.125	0.131	0.554	0.466	0.555	0.748	3.465

Peso seco (mg plántula⁻¹) de plúmula (PPA) y radícula (PR); longitud (cm) de plúmula (LPA), radícula (LR) y mesocotilo (LM); velocidad de emergencia (número de plántulas emergidas/días después de la siembra, VE); y porcentaje de plántulas emergidas (PPE). DSH = diferencia significativa honesta (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ Dry weight (mg seedling⁻¹) of plumule (PPA) and radicle (PR); length (cm) of plumule (LPA), radicle (LR) and mesocotyl (LM), emergence rate (number of emerged seedlings/day after sowing, VE); and percentage of emerged seedlings (PPE). DSH = honest significant difference (Tukey, $p \leq 0.05$).

para porcentaje de germinación, sólo superada por las cruces A1×B9, A3×B7 y A1×B11. Estas cuatro cruces además sobresalieron por sus altos valores de ACE para VE. La línea A3 también fue de las mejores en la prueba de germinación estándar (Cuadro 8), lo que significa que es una línea destacada, por sus valores de ACG, dentro de este grupo de progenitores. De manera similar, la cruce A1×B9 sobresale por sus altos valores de ACE en ambas pruebas de germinación dentro de esta generación de cruces.

Al hacer un análisis similar con los progenitores (Cuadro 8) y las cruces (Cuadro 10) de la 2^a generación (D2), destacan las líneas A132 y A518 por sus altos valores de ACG para germinación y velocidad de emergencia; estas líneas también están en el grupo superior de peso de plúmula. Sin embargo, ninguna de estas líneas intervino en las cruces de mayor valor de ACE para porcentaje de germinación ni velocidad de emergencia. Las cuatro cruces de

By a similar analysis with the parental lines (Table 8) and crosses (Table 10) of the 2nd generation (D2), the A132- and A518-lines stand out for their high GCA values for germination and emergence rate. These lines are also in the top group of plumule weight. However, none of these lines was involved in the crosses of higher value of SCA for germination percentage or emergence rate. The four crosses of higher SCA for germination were A260×B548, A308×B518, A260×B532, and A308×B400 (Table 10).

These results confirm the importance of maternal inheritance on seed germination and seedlings vigor traits in sorghum and show that not always high GCA effects of parents give rise to crosses with high SCA, given the independent nature of these effects. This also reveals the complex nature of the inheritance of attributes related with seed vigor, rate of emergence and germination (Mohammed and Francis, 1984; Singh, 1985).

Cuadro 9. Efectos de aptitud combinatoria específica de cruzas A×B de líneas de sorgo de la primera generación en las pruebas de germinación estándar y emergencia en arena.**Table 9. Specific combining ability effects of A×B crosses of first generation sorghum lines in the standard germination test and sand bed test.**

Genotipo	Germinación	PPA	PR	LPA	LR	LM	VE	PPE
Cruzas isogénicas								
A1×B1	3.111	-1.88	-0.57	-1.45	-1.00	0.00	-0.57	-1.90
A3×B3	-0.889	-1.38	0.14	0.34	0.27	0.00	-0.06	4.26
A5×B5	-9.389	3.22	0.68	0.84	-0.08	0.00	1.85	8.51
A7×B7	-14.056	4.16	0.98	-0.24	-0.09	0.00	1.15	6.51
A9×B9	1.944	-1.21	-0.33	0.18	-0.12	0.00	0.66	7.76
A11×B11	3.611	-2.65	0.06	-1.35	0.43	0.00	-1.18	2.26
DSH	12.920	0.315	0.328	1.549	1.259	1.416	2.678	14.296
Cruzas no isogénicas								
A1×B3	-8.889	-2.74	0.26	-0.13	-0.43	0.57	-0.38	0.68
A1×B5	-4.639	-0.28	0.01	-0.40	0.61	-0.15	-0.60	-2.69
A1×B7	5.528	-0.72	-0.12	0.53	0.42	-0.17	0.08	1.31
A1×B9	7.028	2.13	0.11	0.63	0.35	-0.17	0.62	3.43
A1×B11	-2.139	3.49	0.31	0.81	0.05	-0.08	0.86	-0.82
A3×B5	6.861	2.82	0.58	-0.55	0.46	0.02	0.71	2.39
A3×B7	8.528	-1.81	-0.66	-0.35	0.20	0.26	-1.21	-9.61
A3×B9	-4.972	1.37	0.00	0.51	-0.12	0.05	1.17	4.01
A3×B11	-0.639	1.75	-0.32	0.18	-0.38	0.25	-0.22	-1.74
A5×B7	3.778	-1.89	-0.40	-0.08	-0.69	-0.02	-1.24	-1.74
A5×B9	4.778	-2.57	-0.35	-0.55	0.03	-0.05	-0.74	-6.86
A5×B11	-1.389	-1.30	-0.51	0.73	-0.34	-0.07	0.02	0.39
A7×B9	-6.556	0.91	0.16	-0.13	-0.12	0.15	-0.51	-2.36
A7×B11	2.778	-0.65	0.04	0.27	0.28	-0.07	1.73	5.89
A9×B11	-2.222	-0.63	0.42	-0.63	-0.03	-0.02	-1.20	-5.99
DSH	9.317	0.227	0.237	1.117	0.907	1.020	1.931	10.306

Peso seco (mg plántula⁻¹) de plúmula (PPA) y radícula (PR); longitud (cm) de plúmula (LPA), radícula (LR) y mesocotilo (LM); velocidad de emergencia (número de plántulas emergidas/días después de la siembra, VE); y porcentaje de plántulas emergidas (PPE). DSH = diferencia significativa honesta (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ Dry weight (mg seedling⁻¹) of plumule (PPA) and radicle (PR); length (cm) of plumule (LPA), radicle (LR) and mesocotyl (LM), emergence rate (number of emerged seedlings /day after sowing (VE); and percentage of emerged seedlings (PPE). DMSH = honest significant difference (Tukey, $p \leq 0.05$).

mayor ACE para germinación fueron A260×B548, A308×B518, A260×B532 y A308×B400 (Cuadro 10).

Estos resultados ratifican la importancia de la herencia materna de caracteres relacionados con la germinación de semillas y vigor de plántulas en sorgo y muestran que no siempre altos efectos de ACG de los progenitores dan origen a cruzas con alta ACE, dada la naturaleza independiente de los efectos. Esto también revela la naturaleza compleja de la herencia de atributos relacionados con el vigor, velocidad de emergencia y la germinación de semillas (Mohammed y Francis, 1984; Singh, 1985).

CONCLUSIONS

The highest weights of seed, endosperm and embryo of the second generation of B-lines, with regard to the first, indicate that the use of parents of large seed size and the subsequent visual selection were effective. There are heterotic effects for seed weight and endosperm weight, in the germplasm of both generations. The significant response of the effects of GCA and SCA for whole seed weight and its components, confirm that the selection, in combination with hybridization, allows seed size increases. The second-generation germplasm showed

Cuadro 10. Efectos de aptitud combinatoria específica para cruza A×B de líneas de sorgo de segunda generación en las pruebas de germinación estándar y de emergencia en arena.**Table 10. Specific combining ability effects for A×B crosses of second generation sorghum lines in the standard germination test and sand bed test.**

Genotipo	Germinación	PPA	PR	LPA	LR	LM	VE	PPE
Cruzas isogénicas								
A16×B16	-7.594	-7.16	-0.79	-6.39	-0.66	0.00	2.45	-0.86
A132×B132	4.156	3.85	1.57	-2.26	0.04	0.00	0.36	13.02
A260×B260	-3.844	5.13	-0.76	-0.41	0.70	0.00	-0.26	-9.98
A308×B308	-5.969	-0.64	-0.26	-1.92	-0.39	0.00	0.77	-19.11
A400×B400	-16.719	-4.13	-0.01	-0.83	0.08	0.00	-1.07	20.27
A518×B518	1.656	2.50	0.37	-0.54	0.58	0.00	-2.84	12.27
A532×B532	-6.719	-2.32	-0.57	-0.56	-0.26	0.00	0.20	2.27
A548×B548	-1.844	-1.96	-0.77	0.99	0.24	0.00	2.09	-11.98
DSH	17.804	0.467	0.493	2.071	1.745	2.075	2.800	12.967
Cruzas no isogénicas								
A16×B132	4.281	-1.33	0.60	1.38	0.96	-0.51	-1.04	6.08
A16×B260	-1.219	-1.12	0.25	0.68	0.36	-0.10	0.03	-11.42
A16×B308	2.219	0.74	0.26	1.97	0.31	0.13	-1.06	5.02
A16×B400	1.656	6.11	-0.04	0.68	-0.16	0.12	-0.85	-14.80
A16×B518	2.031	1.37	-0.12	1.31	-0.34	-0.10	0.62	6.20
A16×B532	2.844	1.17	-0.05	1.79	0.25	0.16	0.86	1.70
A16×B548	-4.219	0.20	-0.11	-1.43	-0.72	0.29	-1.00	8.08
A132×B260	-0.344	0.14	-0.30	-0.42	0.13	0.02	-0.31	0.52
A132×B308	-2.406	-2.19	-0.89	0.25	0.23	-0.39	0.58	-5.05
A132×B400	-1.469	0.92	-0.14	-0.02	0.26	0.11	1.25	-4.36
A132×B518	-3.094	-1.59	-0.52	0.17	-0.29	-0.29	0.78	-0.86
A132×B532	-3.281	0.30	0.02	0.56	-0.60	0.14	-0.44	-11.36
A132×B548	2.156	-0.09	-0.32	0.34	-0.73	-0.11	-1.17	2.02
A260×B308	-4.906	-4.70	-0.89	0.31	-0.10	-0.58	1.23	0.45
A260×B400	8.031	1.59	0.82	0.24	0.26	-0.02	0.02	4.14
A260×B518	-6.094	-2.70	-0.08	-0.17	-0.20	1.19	-0.19	-6.36
A260×B532	0.719	0.12	0.54	-0.41	-0.60	-0.24	-0.58	10.14
A260×B548	7.656	1.53	0.42	0.19	-0.55	-0.44	0.06	12.52
A308×B400	-3.031	0.20	0.16	0.48	-0.28	-0.15	-0.57	8.08
A308×B518	6.344	-0.47	0.26	-0.91	-0.45	-0.42	-0.55	10.58
A308×B532	5.156	3.78	0.54	-0.41	0.47	-0.01	-0.61	-4.42
A308×B548	2.594	3.28	0.82	0.24	0.20	-0.25	0.21	4.45
A400×B518	0.781	-2.00	-0.51	0.21	0.10	-0.12	0.37	-14.73
A400×B532	7.094	-0.79	0.16	-0.46	-0.31	0.02	0.58	2.27
A400×B548	3.031	-1.91	-0.45	-0.30	0.05	0.15	0.28	-0.86
A518×B532	0.969	0.85	-0.22	-0.27	0.06	0.01	1.14	3.27
A518×B548	-2.594	2.05	0.83	0.21	0.53	0.26	0.67	-10.36
A532×B548	-6.781	-3.11	-0.41	-0.23	0.99	0.09	-1.14	-3.86
DSH	12.717	0.333	0.352	1.478	1.245	1.481	1.998	9.254

Peso seco (mg plántula^{-1}) de plúmula (PPA) y radícula (PR); longitud (cm) de plúmula (LPA), radícula (LR) y mesocotilo (LM); velocidad de emergencia (número de plántulas emergidas/días después de la siembra, VE); y porcentaje de plántulas emergidas (PPE). DSH = diferencia significativa honesta (Tukey, $p \leq 0.05$) ♦ Dry weight (mg seedling^{-1}) of plumule (PPA) and radicle (PR); length (cm) of plumule (LPA), radicle (LR) and mesocotyl (LM); emergence rate (number of emerged seedlings/day after sowing, VE); and percentage of emerged seedlings (PPE). DSH = honest significant difference (Tukey, $p \leq 0.05$).

CONCLUSIONES

Los mayores pesos de semilla, endospermo y embrión de las líneas B de la segunda generación, respecto a la primera, indican que el empleo de progenitores de tamaño de semilla grande y la posterior selección visual fue eficaz. Existen efectos de heterosis para peso de semilla y endospermo, en el germoplasma de ambas generaciones. La respuesta significativa de los efectos de ACG y ACE, para peso de semilla completa y sus componentes, ratifican que la selección, en combinación con la hibridación, permite incrementar el tamaño de semilla. El germoplasma de segunda generación presentó mayores valores de germinación que el de la primera generación en la prueba de germinación estándar.

LITERATURA CITADA

- Biradar, B. D., R. Parameswarappa, S. S. Patil, and P. Parameswargoud. 1996. Inheritance of seed size in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Crop Res. Hissar* 11(3): 331-337.
- Bittinger, T. M., R. P. Cantrell, J. D. Axtell, and W. E. Nyquist. 1981. Analysis of quantitative traits in PP9 random mating sorghum population. *Crop Sci.* 21: 664-669.
- Can, N. D., S. Nakamura, and T. Yoshida. 1997. Combining ability and genotype $\times$ environmental interaction in early maturing grain sorghum for summer seeding. *Japan J. Crop Sci.* 66(4): 698-705.
- Chhina, B. S., and P. S. Phul. 1988. Heterosis and combining ability studies in grain sorghum under irrigated and moisture stress environments. *Crop Improv.* 15(2): 151-155.
- Copeland, L. O. 1979. *Principles of Seed Science and Technology*. Burgess Pub. Co. U.S.A. 369 p.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relations to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
- International Seed Testing Association (ISTA). 2004. *International rules for seed testing*. Chapter 5: 5-1, 5-3, 5-5.
- Jianming, Y., and M. R. Tuinstra. 2001. Genetic analysis of seedling growth under cold temperature stress in grain sorghum. *Crop Sci.* 41: 1438-1443.
- León-Velasco, H., L. E. Mendoza-Onofre, F. Castillo-González, T. Cervantes-Santana, and A. Martínez-Garza. 2009a. Evaluation of two generations of cold tolerant sorghum hybrids and parental lines. I. Genetic variability and adaptability. *Agrociencia* 43: 483-496.
- León-Velasco, H., L. E. Mendoza-Onofre, F. Castillo-González, T. Cervantes-Santana, and A. Martínez Garza. 2009b. Evaluation of two generations of cold sorghum hybrids and parental lines. II. Combining ability, heterosis and heterobeltiosis. *Agrociencia* 43: 609-623.
- Maiti, R. K., and G. M. Carrillo. 1989. Effect of planting depth on seedling emergence and vigor in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Seed Sci. Technol.* 174: 83-90.
- Mendoza, O., L. E., y R. Mora A. 1992. Rendimiento de grano de los primeros híbridos de sorgo tolerantes al frío formados en México. *In: Resúmenes XIV Congreso Nacional de Fitogenética*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 367 p.
- Mendoza-Onofre, L. E., V. A. González-Hernández, I. Aburto-Rizo, and S. Osada-Kawasoe. 1998. Response of cold tolerant sorghum lines to *Fusarium moniliforme* (Sheldon). *Agrociencia* 32: 233-239.
- Mohammed, S., and C. A. Francis. 1984. Association of weather variable with genotype $\times$ environmental interactions in grain sorghum. *Crop Sci.* 24: 13-16.
- Osuna-Ortega, J., L. E. Mendoza-Onofre, V. A. González-Hernández, F. Castillo-González, M. del C. Mendoza-Castillo, and H. Williams-Alanís. 2000. Potential of cold tolerant germoplasm in the adaptation and adaptability of sorghum in México. I: High Valleys. *Agrociencia* 34: 561-572.
- Osuna-Ortega, J., M. del C. Mendoza-Castillo, and L. E. Mendoza-Onofre. 2003. Sorghum cold tolerance, pollen production, and seed yield in the Central High Valleys of México. *Maydica* 48: 125-132.
- Padmaja. V. V., B. G. Singh., V. Balasubramanian, and L. M. Rao. 2003. Genetic variation and association of embryo to endosperm ratio on seedling vigour index in rice. *Seed Res.* 31: 243-245.
- Pandey, M. P., D. Y. Seshu, and M. Akbar. 1992. Genetic variation and association of embryo size to rice seed and seedling vigor. *Indian J. Gen.* 52(3): 310-320.
- Patil, R. C., and M. V. Thombre. 1986a. Genetic analysis of grain yield and its components in sorghum. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 11:17-19.
- Patil, R. C., and M. V. Thombre. 1986b. Inheritance of grain yield components of rabi $\times$ Khafir combinations in sorghum. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 11: 20-22.
- Peña R., A., S. D. Kachman, J. D. Easting y D. J. Andrews. 2004. Herencia del rendimiento, número y tamaño del grano en sorgo. *Rev. Fitotec. Mex.* 27: 149-156.
- Rao, P. R., and B. G. Singh. 1996. Effects of variation in embryo to endosperm on seedling vigor in maize (*Zea mays*). *Indian J. Agric. Sci.* 6: 658-660.
- Reyes L., D., J. D. Molina G., M. A. Oropeza R. y E. del C. Moreno P. 2004. Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Rev. Fitotec. Mex.* 27: 49-56.
- SAS. 1989. *Statistical Analysis System*. Version 8. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA. 943 p.
- Singh, S. 1985. Sources of cold tolerance in grain sorghum. *Can. J. Plant Sci.* 65: 251-257.
- Valadez-Gutiérrez J., L. E. Mendoza-Onofre, H. Vaquera-Huerta, L. Córdova-Téllez, Ma. del C. Mendoza-Castillo and G. García-de los Santos. 2006. Flowers thinning, seed yield and post-anthesis dry matter distribution in sorghum. *Agrociencia* 40: 303-314.

—End of the English version—

