



EFFECTOS GENÉTICOS SOBRE LA EXPRESIÓN DE LA CALIDAD DE LA SEMILLA DEL PIMIENTO GUAJILLO †

[GENETIC EFFECTS ON THE EXPRESSION OF THE QUALITY OF THE SEED OF PEPPER GUAJILLO]

Fanny Hernández Mendoza^{1*}, Tarsicio Corona Torres¹, Víctor García-Gaytán², Víctor Heber Aguilar Rincón¹, Fernando C. Gómez-Merino³, Irma Sánchez-Cabrera¹, Aquiles Carballo Carballo¹, Gabino García de los Santos¹ and Salvador Miranda Colin¹

¹Colegio de Postgraduados Campus Montecillo-Recursos Genéticos y Productividad. Carretera México-Texcoco, km 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México, C. P. 56230, Mexico. Email: *fan298a@hotmail.com

²El Colegio de Michoacán A.C (LADiPA) – Cerro de Nahuatzen 85, La Piedad, Michoacán, México C.P. 59699, México.

³Colegio de Postgraduados Campus Córdoba, Carretera Córdoba-Veracruz km 348, Manuel León, Amatlán de los Reyes, Veracruz, C. P. 94946, México.

*Corresponding author

SUMMARY

Background. Even though many studies have been done in agronomic characters, there is no knowledge about studies that address the genetic effects on the physical and physiological quality of seeds in native populations of Guajillo chile (*Capsicum annuum* L.). **Objective.** The objective of this research was to identify the effects of general combining ability (GCA), and specific (SCA) on seed quality variables, as well as to determine the type of gene action in them. **Methodology.** F₁ and F₂ seeds were analyzed from native populations of chili Guajillo through the accelerated aging test and digitization of seed images. **Results.** The results obtained show that: 1) all the variables were significant for the GCA and SCA, which indicates that the additive and non-additive effects are involved in the genetic control of these characters; 2) In the crosses with the highest average, at least one progenitor with a high GCA effect participated; 3) The effects of GCA were more important than the effects of SCA for the physical quality of seed, length and fresh seedling biomass; 4) In general, heritability in the narrow sense varied from low to moderate (0.00-0.30). **Implications.** The information generated about the non-additive genetic effect on the quality of Guajillo seed, can be used in breeding programs applying the hybridization technique. **Conclusions.** There is no relationship between the best crosses and parents with the effects of GCA high. The parents used in this research have acceptable GCA for most traits, crosses with higher SCA values do not necessarily derive from parents with acceptable GCA values.

Keywords: *Capsicum annuum*; crosses; diallelic; native populations.

RESUMEN

Antecedentes. Aun cuando se han hecho muchos estudios en caracteres agronómicos, no existe conocimiento sobre estudios que aborden los efectos genéticos en la calidad física y fisiológica de semillas en poblaciones nativas de Chile Guajillo (*Capsicum annuum* L.). **Objetivo.** El objetivo de esta investigación fue identificar los efectos de aptitud combinatoria general (ACG), y específica (ACE) en variables de calidad de semilla, así como determinar el tipo de acción génica en las mismas. **Metodología.** Se analizaron semillas F₁ y F₂ de poblaciones nativas de Chile Guajillo mediante la prueba de envejecimiento acelerado y digitalización de imágenes de semillas. **Resultados.** Los resultados obtenidos muestran que: 1) Todas las variables fueron significativas para la ACG y ACE, lo que indica que los efectos aditivos y no aditivos están involucrados en el control genético de estos caracteres; 2) En las cruza de mayor promedio participó al menos un progenitor con alto efecto de ACG; 3) Los efectos de ACG fueron más importantes que los efectos de ACE para la calidad física de semilla, longitud y biomasa fresca de plántula; 4) En general la heredabilidad en sentido estrecho, varió de bajo a moderado (0.00-0.30). **Implicaciones.** La información generada sobre el efecto genético no aditivo en la calidad de semilla de Guajillo, puede utilizarse en programas de mejoramiento genético aplicando la técnica de hibridación. **Conclusiones.** No existe relación alguna entre las mejores cruza y los progenitores con efectos de ACG alto. Los progenitores utilizados en esta investigación tienen ACG aceptable para la mayoría de los caracteres, cruza con valores superiores de ACE no necesariamente se derivan de progenitores con valores aceptables de ACG.

Palabras clave: *Capsicum annuum*; cruza; dialélico; poblaciones nativas.

† Submitted January 28, 2021 – Accepted March 2, 2021. This work is licensed under a CC-BY 4.0 International License. ISSN: 1870-0462.

INTRODUCCIÓN

El chile (*Capsicum annuum* L.) es una de las cinco especies domesticadas más importantes desde el punto de vista económico y nutricional en el mundo. Con más de 17 millones de toneladas (1 t= 0.907 megagramos), China es el productor más grande de chiles y pimientos frescos, seguido de México (2.7 t), Turquía (2.5 t) e Indonesia (2.0 t) (FAO, 2018a).

La calidad de semilla es definida como la suma de caracteres genéticos, físicos, fisiológicos y sanitarios, los cuales determinan el potencial de germinación, vigor y longevidad (Goggi *et al.*, 2008). De acuerdo con la FAO (2018b), el uso de semillas de alta calidad de variedades, seleccionadas para los productores, ayuda a garantizar mayor producción agrícola y satisfacer los crecientes desafíos ambientales. Por lo tanto, es importante investigar la relación del efecto genético en la calidad de semilla en este cultivo.

Existen varios factores responsables del bajo rendimiento en plantas cultivadas. Algunos de estos factores son semilla de baja calidad que se traducen en baja germinación y vigor de plántula. Cabe señalar que la germinación y vigor de plántula están influenciados por el tamaño de la semilla, variedad, condiciones de almacenamiento, y aspectos fisiológicos como la reserva del endospermo, por lo que se debe prestar atención a la selección y uso de semillas de buena calidad desde el inicio mismo del programa de mejoramiento genético (Sulewska *et al.*, 2014), como ha ocurrido en otras especies agrícolas.

El análisis dialélico se utiliza como una herramienta para obtener información sobre efectos genéticos y existen métodos para estudiar características de un conjunto de progenitores. Por ejemplo, los diseños dialélicos propuestos por Griffing (1956) facilitan la identificación de las cruas (combinaciones) e individuos superiores. En una población de plantas, la aptitud combinatoria debe determinarse con el objeto de seleccionar progenitores con alta expresión de esta característica (Manjarrez *et al.*, 2014). La aptitud combinatoria general (ACG) describe el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas, en tanto que la aptitud combinatoria específica (ACE) se refiere a la desviación de una crua respecto al comportamiento promedio de los padres (Sprague *et al.*, 1942; León-Velasco *et al.*, 2009).

Estudios sobre aptitud combinatoria para calidad física y fisiológica de semillas, se han reportado en diferentes cultivos como maíz palomero (*Zea mays* L.) (Moterle *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2015; de la Torre & Biasutti, 2015; González-Torres *et al.*, 2017), en quinoa (*Chenopodium quinoa*) Willd. (Mastebroek *et al.*, 2002), caupí (*Vigna unguiculata*) (Ushakumari *et al.*,

2010), mostaza (*Brassica juncea* L.) (Gami & Chauhan, 2013; Saeed *et al.*, 2013) y algodón (*Gossypium arboreum* L.) (Vekariya *et al.*, 2017). Aunque en el género *Capsicum* hay investigaciones para rendimiento y peso de semillas (Do Nascimento *et al.*, 2014; Singh *et al.*, 2014; Bhutia *et al.*, 2015), no existen investigaciones sobre la aptitud combinatoria en calidad física de semillas. Si bien, los estudios sobre el rendimiento y calidad de fruto han sido importantes, no se han evaluado a cabalidad los efectos de la calidad de semilla, la cual es determinante para obtener éxito en el establecimiento del cultivo y la producción de semilla mejorada en chile Guajillo.

Con base en lo anterior, el objetivo de esta investigación fue identificar las variables que se relacionan con calidad física y fisiológica y que tienen mayor aptitud combinatoria general (ACG) al mismo tiempo que identificar las cruas que presentan mayor aptitud combinatoria específica (ACE) para su uso en el desarrollo de variedades; además determinar el tipo de acción génica y heredabilidad para calidad física y fisiológica de semilla de chile Guajillo en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización del sitio experimental

La presente investigación se llevó a cabo en el Laboratorio de Análisis de Semillas del Colegio de Postgraduados (CP) Campus Montecillo, en Texcoco, Estado de México.

Material genético

Los progenitores se formaron por similitud en tamaño y forma del fruto de 144 colectas provenientes de los estados de Durango, Zacatecas, San Luis Potosí y Guanajuato, México (Tabla 1). Con las nueve poblaciones se formó el dialélico parcial: 1 x 1, 2 x 3, 3 x 4...9 x 9, con un total de 36 cruas F₁ y F₂.

La obtención de semillas F₁ se realizó en 2015 (Figura 1) en un invernadero de metal con cubierta plástica en el CP, Campus Montecillo, municipio de Texcoco, Estado de México, ubicado a 19° 20' N, 98° 53' W, a una altitud de 2,250 msnm. La germinación de semillas de cada población se realizó en charolas de poliestireno, usando como sustrato tierra de monte esterilizada y peat-moss (2:1 v/v). Las condiciones ambientales para la germinación y obtención de plántulas fueron: fotoperiodo de 16 h a 23/13 °C (día/noche).

Las plántulas se trasplantaron 60 días después de la germinación en bolsas de polietileno 40 x 40 cm (12 L) que contenían tezontle rojo con tamaño de partículas de 7 mm. Se utilizó un sistema de riego por goteo fertilizando las plantas con solución nutritiva de

Steiner (Steiner, 1966), con las siguientes concentraciones en $\text{mol}_c \text{ m}^{-3}$ 12.0 NO_3^- , $1.0 \text{ H}_2\text{PO}_4^{1-}$, 7.0 SO_4^{2-} , 7.0 K^+ , 9 Ca^{2+} y 4.0 Mg^{2+} en condiciones de invernadero. Las semillas y frutos se obtuvieron en el 2015 (Figura 1).

Tabla 1. Forma de fruto y procedencia de las colectas de las nueve poblaciones de chile Guajillo en México.

Población	Descripción	Origen
P1	Guajillo Rojo Guajón	Dgo. Zac. y Villa de Reyes SLP
P2	Guajillo Rojo Intermedio	Dgo. Zac. y Villa de Reyes SLP
P3	Guajillo Rojo Chico	Dgo. Zac. y Villa de Reyes SLP
P4	Guajillo Rojo Guajón	San Luis Potosí
P5	Guajillo Rojo Intermedio	San Luis Potosí
P6	Guajillo Rojo Chico	San Luis Potosí
P7	Guajillo Rojo Guajón	Guanajuato
P8	Guajillo Rojo Intermedio	Guanajuato
P9	Guajillo Rojo Chico	Guanajuato

Las semillas F_1 de los frutos obtenidos en invernadero en el 2015. Los frutos fueron recolectados y llevados al Laboratorio de Citogenética. Para el proceso de deshidratación, los frutos fueron colocados en mesas

de Laboratorio para eliminar la humedad. Fueron seleccionadas 500 semillas, para su conservación se almacenaron y etiquetaron en sobres amarillos a temperatura ambiente durante dos años.

En 2017 se obtuvieron las semillas F_2 de las 36 cruza y nueve poblaciones. Las semillas fueron recolectadas a partir de 12 frutos de cada cruza y población de una sola cosecha, los frutos fueron cortados del estrato medio de la planta; las semillas F_1 fueron germinadas en charolas de plástico de 200 cavidades, como sustrato se usó turba, la germinación se efectuó en invernadero en el Campo Experimental La Huasteca del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ubicado al sur de Tamaulipas, México. Cuando las plántulas alcanzaron una altura de 20 cm se trasplantaron en campo.

Prueba de envejecimiento acelerado (PEA)

Con el objetivo de evaluar el comportamiento de semillas sometidos a estrés (Tem/HR). Y obtener plántulas normales (mayor vigor), así como plántulas de reducción asenuada (menor vigor). Se evaluó la prueba de envejecimiento acelerado (PEA). La prueba consistió en someter 200 semillas por cruza y población (F_1 y F_2) en una estufa germinadora (marca Thelco, USA) y fue ajustado a $42 \text{ }^\circ\text{C} \pm 1$, 100 % de humedad relativa, por 72 h (ISTA, 2010). Para realizar la PEA se utilizaron cajas de plástico 10 x 10 x 5 cm, a las que se les agregaron 100 mL de agua destilada, colocando una malla de alambre por encima del nivel de agua como medio de soporte de las semillas y así evitar el contacto de las semillas con el agua. Concluida la PEA, las semillas se sumergieron en una solución a 2 % de hipoclorito de sodio comercial (6 %

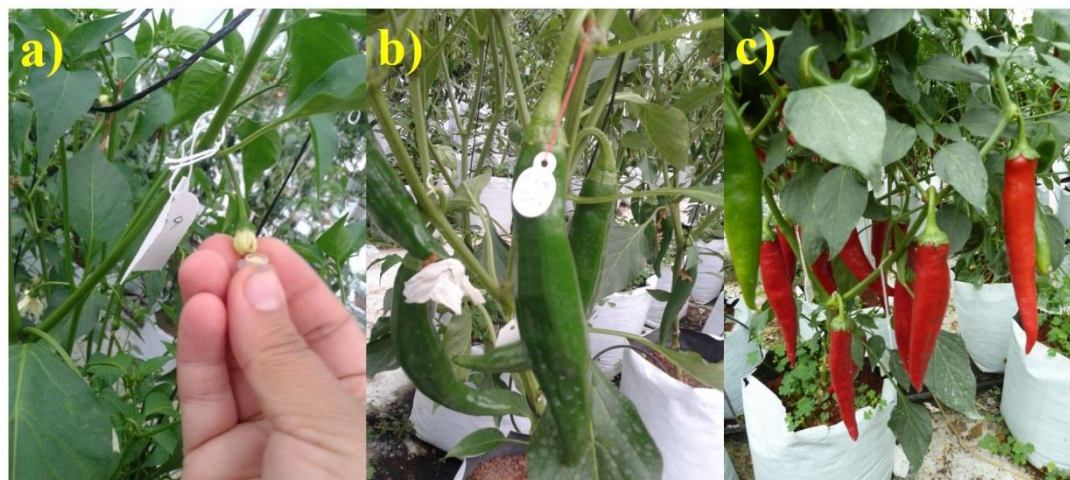


Figura 1. a) Cruzas de las poblaciones de Guajillo para la obtención de semillas crecidas en invernadero y en medio hidropónico. b) Desarrollo de frutos inmaduros de Guajillo. c) Maduración de los frutos (Año 2015).

de ingrediente activo) durante 15 min, y posteriormente se retiró la solución con cloro, se efectuaron cinco enjuagues con agua destilada y las semillas se colocaron en una solución de fungicida Captan® (0.6 g L⁻¹). Pasado las 72 h las semillas se sometieron a germinación.

Germinación de semillas

Se establecieron cuatro repeticiones de 50 semillas por tratamiento distribuidas de acuerdo con un diseño de bloques completos al azar. La germinación de las semillas se efectuó en charolas de plástico 14 x 14 cm sobre toallas sanitas dobladas, humedecidas con agua destilada (Datos no publicados). Las semillas se incubaron en un cuarto de germinación a temperatura de 25 °C±1, bajo un fotoperiodo de 16 h, con luz blanca fría fluorescente de 75 W. Las variables longitud de plántula y raíz (cm), peso fresco y seco de plántula con raíz se registraron en diez plantas seleccionadas al azar por unidad experimental, a los 15 días después de establecido el experimento.

Análisis de imágenes en semillas

De las 36 cruza F₁ y F₂ y los 9 progenitores, se seleccionaron al azar cuatro repeticiones de 100 semillas de cada cruza y población. Estas semillas fueron conservadas y almacenadas a temperatura ambiente antes de la obtención de imágenes. La obtención de las imágenes se realizó con un escáner a color marca Epson Stylus® modelo CX5600, distribuyendo las semillas sobre la cama del mismo. Las imágenes obtenidas se procesaron con el programa ImageJ (versión 1.49 b), del National Institutes of Health, Estados Unidos. Las variables obtenidas, de las semillas, fueron largo (mm), ancho (mm), perímetro (mm) y área (mm²).

Análisis estadístico

El análisis de varianza (ANOVA) para calcular la ACG y ACE se realizó de acuerdo con el Método II de Griffing (1956), usando el programa de computo Diallel-SAS Method II (Zhang & Kang, 2003).

Los componentes de varianzas genéticas se calcularon a partir de los cuadrados medios $\sigma^2_E = CME$, donde σ^2_E : es la varianza ambiental y CME: es el cuadrado medio del error. Las varianzas genéticas aditiva y de dominancia se calcularon de acuerdo con Griffing (1956): $\sigma^2_A = 2(\sigma^2_{ACG}) = \frac{CMG - MSE}{(n+2)}$, $\sigma^2_D = \sigma^2_{ACE} = CMS - CME$, donde CMG es el efecto del cuadrado medio de ACG, CMS es el efecto del cuadrado medio de ACE, CME es el cuadrado medio del error y n es el número de progenitores. Los valores de heredabilidad en sentido estrecho se calcularon de acuerdo con Holland

et al. (2003): $h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_P}$, donde σ^2_A es la varianza aditiva y σ^2_P es la varianza fenotípica, calculada como $\sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_E$.

El análisis de correlación con el método de Pearson fue estimado mediante el programa estadístico SAS versión 9.3.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre genotipos, ACG y ACE para todos los caracteres y generaciones F₁ y F₂ (Tabla 2). Los cuadrados medios para la ACG fueron de mayor magnitud que los de ACE en las variables área (F₁ y F₂), perímetro (F₂), largo de semilla (F₁ y F₂), ancho de semilla (F₁), longitud de plántula (F₂) y biomasa fresca (F₁ y F₂). Para ACE los cuadrados medios fueron de mayor magnitud que en la ACG, lo que se expresó en las variables longitud de planta (F₁) y longitud de raíz (F₁ y F₂), indicando efectos de acción génica no aditiva en estos caracteres. Los resultados expresan que los progenitores y cruza varían en uno o más caracteres en la calidad física y fisiológica de semillas, y que los caracteres del germoplasma analizado se asociaron más con los efectos aditivos que con los no aditivos, lo que indica que se pueden lograr ganancias satisfactorias con los métodos de selección en estos caracteres. El mayor coeficiente de variación (Tabla 2) en la calidad física de semilla se observó en el perímetro de semilla tanto para la F₁, como en la F₂, y en calidad fisiológica en la longitud de raíz en las dos generaciones.

Las varianzas estimadas de los ocho caracteres evaluados de los nueve progenitores y sus cruza F₁ y F₂ se presentan en el Tabla 3. Los efectos génicos no aditivos resultaron ser más pronunciados que los efectos génicos aditivos, ya que los valores de la varianza de ACE (σ^2_{ACE}) fueron más altos que los de ACG (σ^2_{ACG}). Estos resultados están respaldados por la proporción de ACG/ACE, que fue menor a 1. En general, la varianza genética de dominancia (σ^2_D) obtuvo valores superiores a la varianza genética aditiva (σ^2_A) en todos los caracteres evaluados en ambas generaciones.

La heredabilidad se estimó en sentido estrecho para los caracteres estudiados. Las estimaciones de heredabilidad fueron de moderadas a bajas, variando de 0.00 a 0.30 (Tabla 3). El área de la semilla (0.30) y largo de semilla (0.26) obtuvieron el mayor valor de heredabilidad en la calidad física de semillas en F₁.

Para los caracteres de calidad fisiológica solo la longitud de plántula en F₂ registró una heredabilidad de 0.18. Estos resultados indican la presencia de

Tabla 2. Cuadrados medios para características de calidad física y fisiológica de semillas, en generaciones de chile Guajillo.

Caracteres	Bloques				Genotipos				ACG				ACE				C V	
	F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁	F ₂
Calidad física																		
Área (mm ²)	0.19	ns	1.74	***	3.78	***	1.41	***	8.89	***	2.20	***	2.64	***	1.24	***	3.5	3.4
Perímetro (mm)	0.36	ns	1.50	**	1.96	***	1.49	***	1.71	***	1.78	***	2.02	***	1.43	***	3.6	3.7
Largo (mm)	0.01	ns	0.05	*	0.07	***	0.04	***	0.15	***	0.06	***	0.05	***	0.04	***	1.3	2.2
Ancho (mm)	0.01	ns	0.00	ns	0.06	***	0.02	***	0.15	***	0.02	***	0.04	***	0.02	***	1.7	1.9
Calidad fisiológica																		
LP (cm)	0.03	ns	0.10	*	0.19	***	0.16	***	0.12	***	0.29	***	0.21	***	0.13	***	4.4	6.2
LR (cm)	0.69	ns	0.19	ns	4.18	***	9.07	***	2.47	*	8.33	***	4.56	***	9.24	***	10.3	12.7
BF (g)	0.01	ns	0.01	ns	0.01	***	0.01	***	0.01	***	0.02	***	0.01	***	0.01	***	7.5	9.3
BS (g)	0.00	ns	0.00	ns	0.00	***	0.01	***	0.00	***	0.01	***	0.00	***	0.01	***	7.7	10.2

*, **, ***: Significativo a 0.05, 0.01, 0.001 respectivamente; ns: no significativo; ACG: aptitud combinatoria general; ACE: aptitud combinatoria específica; CV: coeficiente de variación; LP: Longitud de plántula; LR: Longitud de raíz; BF: Biomasa fresca; BS: Biomasa seca.

Tabla 3. Estimación de componentes de varianza genética y heredabilidad (h²) para calidad física y fisiológica de semillas de chile Guajillo.

Parámetros	σ^2_E		σ^2_{ACE}		σ^2_{ACG}		σ^2_D		σ^2_A		σ^2_P		h ²		$\sigma^2_{ACG}/\sigma^2_{ACE}$	
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Calidad física																
Área (mm ²)	0.39	0.31	2.25	0.93	0.57	0.09	2.25	0.93	1.14	0.17	3.78	1.41	0.30	0.12	0.25	0.10
Perímetro (mm)	0.35	0.34	1.67	1.09	-0.03	0.03	1.67	1.09	-0.06	0.06	1.96	1.49	0.00	0.04	-0.02	0.03
Largo (mm)	0.004	0.012	0.05	0.028	0.01	0.002	0.046	0.028	0.018	0.004	0.068	0.044	0.26	0.09	0.22	0.07
Ancho (mm)	0.005	0.006	0.15	0.014	0.01	0.00	0.145	0.014	0.02	0.00	0.17	0.02	0.12	0.00	0.07	0.00
Calidad fisiológica																
LP (cm)	0.02	0.03	0.19	0.10	-0.01	0.02	0.19	0.10	-0.016	0.029	0.19	0.16	0.00	0.18	-0.04	0.15
LR (cm)	1.03	1.35	3.53	7.89	-0.19	-0.08	3.53	7.89	-0.38	-0.16	4.18	9.08	0.00	0.00	-0.05	-0.01
BF (g)	0.002	0.003	0.01	0.008	0.00	0.00	0.008	0.008	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
BS (g)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

σ^2_E : varianza del error; σ^2_{ACE} : varianza de la aptitud combinatoria específica; σ^2_{ACG} : varianza de la aptitud combinatoria general; σ^2_D : varianza genética de dominancia; σ^2_A : varianza genética aditiva; σ^2_P : varianza fenotípica; h²: heredabilidad en sentido estrecho; LP: Longitud de plántula; LR: Longitud de raíz; BF: Biomasa fresca; BS: Biomasa seca.

Tabla 4. Comparación de medias para caracteres físicos de semillas en las 9 poblaciones y seis cruzas con mayor rendimiento, en dos generaciones (F₁ y F₂) de chile Guajillo.

Pob. y cruzas	Área (mm ²)		Perímetro (mm)		Largo (mm)		Ancho (mm)	
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Padres								
P1	17.3 b	16.8 a	16.0 c	15.8 a	5.20 c	5.05 a	4.3 c	4.2 a
P2	18.5 a	15.8 d	16.5 b	15.5 b	5.18 d	4.88 b	4.4 b	4.1 a
P3	17.0 c	16.3 b	15.8 c	15.3 b	5.05 g	4.95 b	4.2 e	4.1 a
P4	18.8 a	16.3 b	16.5 b	15.8 a	5.30 a	4.93 b	4.5 a	4.2 a
P5	18.8 a	16.0 b	16.5 b	15.5 b	5.30 a	4.93 b	4.5 a	4.2 a
P6	17.3 b	16.3 b	16.0 c	15.8 a	5.10 e	4.95 b	4.3 c	4.1 a
P7	18.8 a	17.5 a	16.8 b	17.3 a	5.38 a	5.13 a	4.5 a	4.2 a
P8	18.5 a	17.3 a	16.5 b	16.0 a	5.25 b	5.05 a	4.5 a	4.3 a
P9	17.8 b	17.0 a	16.0 c	17.3 a	5.10 e	5.18 a	4.3 c	4.2 a
Cruzas								
	(3 x 8)	(2 x 8)	(1 x 9)	(2 x 9)	(4 x 5)	(2 x 7)	(2 x 4)	(2 x 7)
	19.0 a	18.0 a	18.0 a	16.8 a	5.25 b	5.35 a	4.5 a	4.4 a
	(4 x 7)	(2 x 9)	(2 x 4)	(3 x 4)	(4 x 7)	(2 x 8)	(3 x 8)	(2 x 8)
	20.0 a	17.3 a	18.0 a	16.8 a	5.38 a	5.18 a	4.5 a	4.4 a
	(4 x 8)	(3 x 4)	(4 x 7)	(3 x 5)	(4 x 9)	(2 x 9)	(4 x 7)	(2 x 9)
	18.3 a	17.3 a	17.3 a	15.8 a	5.38 a	5.13 a	4.6 a	4.3 a
	(4 x 9)	(3 x 7)	(4 x 9)	(3 x 8)	(5 x 6)	(3 x 4)	(4 x 9)	(3 x 7)
	20.0 a	17.3 a	17.3 a	16.0 a	5.43 a	5.13 a	4.6 a	4.3 a
	(6 x 8)	(4 x 8)	(5 x 6)	(4 x 8)	(6 x 8)	(3 x 7)	(6 x 8)	(3 x 8)
	18.8 a	17.5 a	18.8 a	17.3 a	5.28 a	5.10 a	4.5 a	4.3 a
	(7 x 8)	(5 x 6)	(7 x 8)	(5 x 6)	(7 x 8)	(5 x 6)	(7 x 8)	(8 x 9)
	20.0 a	17.3 a	17.3 a	16.5 a	5.45 a	5.10 a	4.7 a	4.28 a

Letras distintas en una misma columna indican valores estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$). Las cruzas están representadas dentro del paréntesis.

variabilidad genética en el área y largo de semilla en híbridos F₁. Los valores bajos de heredabilidad, o cero, indican que los efectos aditivos son de poca importancia, lo cual confirma que los efectos de dominancia son más importantes que los efectos aditivos.

En la presente investigación se detectaron asociaciones significativas ($P \leq 0.05$) entre los caracteres mediante el análisis de correlaciones. Para los cuatro caracteres de calidad física de semilla se reportan altas correlaciones positivas (0.54 a 0.81); mientras, que para longitud de plántula (LP), longitud de raíz (LR) y biomasa fresca (BF) fueron moderadas (0.48 a 0.08). El análisis de correlaciones en la variable biomasa fresca mostró mayor asociación con el tamaño de semilla.

Características físicas y fisiológicas de semillas contrastantes entre los progenitores y cruzas

Con base en los resultados de la prueba de Tukey se observaron diferencias significativas entre los

progenitores y las 36 cruzas de cada generación en chile Guajillo para todas las variables (Tabla 4 y Tabla 5). La población siete fue constantes con los valores superiores para todos los caracteres de calidad física en ambas generaciones y la población tres para los valores más bajos (Tabla 4). El mayor valor promedio en la mayoría de las variables, se obtuvo en las cruzas con respecto a los progenitores, excepto para biomasa fresca (P8 en las dos generaciones) y biomasa seca (P6 y P8 en F₁) (Tabla 5), lo que indica que existe una variabilidad alta entre cruza y poblaciones en los caracteres estudiados.

Los valores estimados de la aptitud combinatoria general (ACG) para las variables físicas y fisiológicas de semilla se presentan en el Tabla 6 y Tabla 7. Para ACG en la calidad física de semillas las poblaciones P7 y P8 presentaron valores positivos en el área, largo y ancho de semilla en F₁ y F₂, y en P4 para las cuatro variables evaluadas en F₁, mientras que la población P9 no fue significativa para todas las variables y fue negativa en el área y ancho de semilla (F₁ y F₂) y largo de semilla (F₁) (Tabla 6).

La ACG en la calidad fisiológica de la población siete fue significativa ($P \geq 0.05$) y positiva para la variable longitud de plántula en las dos generaciones (Tabla 7). La longitud de raíz presentó cuatro valores positivos en F_1 y tres en F_2 . La ACG en la biomasa seca las poblaciones P1 y P8 fueron significativas ($P \geq 0.01$) y positivas en las dos generaciones.

Los efectos de la ACE de las seis mejores cruzas se presentan en los Tablas 8 y 9. Las cruzas 1 x 3 y 1 x 9 resultaron significativas ($P \geq 0.001$) para área, perímetro y largo de semilla en F_1 , y las cruzas 3 x 4 y 5 x 6 en la F_2 (Tabla 9).

Las mejores cruzas para la variable longitud de plántula fueron 2 x 8 en F_1 y 1 x 2 en F_2 , para la longitud de raíz en 2 x 7 (F_1) y 1 x 9 (F_2), 1 x 6 en biomasa fresca (F_1) 4 x 5 y 5 x 7 (F_2), para la biomasa seca (F_2) la cruza 3 x 5 (Tabla 9). Estos resultados indican que no es necesario seleccionar las mejores cruzas obtenidas de progenitores que tienen un alto efecto de ACG en ambos padres.

Mediante los experimentos realizados en la presente investigación se lograron los siguientes resultados: a)

Los efectos genéticos no aditivos predominan en la calidad de semilla de chile Guajillo, b) Cruzas con valores superiores de ACE no necesariamente se derivan de progenitores con buena ACG: mismos que se discuten a continuación.

a) Efectos genéticos no aditivos predominan en la calidad de semilla de chile Guajillo. En las cruzas dialélicas entre las nueve poblaciones de este tipo de chile, la acción génica no aditiva tuvo un papel predominante en la expresión de la mayoría de las variables estudiadas, de ambas generaciones, ya que las varianzas genéticas de ACE fueron mayores que las varianzas de la ACG en las generaciones F_1 y F_2 . Asimismo, relaciona la hibridación a partir de la selección de cruzas superiores, como el procedimiento para obtener variedades superiores en chile Guajillo. La importancia de la acción génica aditiva y no aditiva fue reportada por Do Nascimento *et al.* (2014), destacando que los efectos de ACG son más importantes que los de ACE para las variables de rendimiento de frutos, fenológicos y bioquímicos en *Capsicum annuum*: mientras que Nagaraju y Sreelathakumary (2016) reportaron que los efectos genéticos no aditivos fueron más importantes que los

Tabla 5. Comparación de medias para caracteres de calidad fisiológica de semillas en las 9 poblaciones y seis cruzas con mayor rendimiento, en dos generaciones (F_1 y F_2) de chile Guajillo.

Pob.y cruzas	Longitud de plántula (cm)		Longitud de raíz (cm)		Biomasa fresca (g)		Biomasa seca (g)	
	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
Padres								
P1	3.11 d	2.77 b	9.84 a	11.14 a	0.66 a	0.69 a	0.07 a	0.07 a
P2	3.51 a	2.80 b	10.85 a	7.11 h	0.71 a	0.52 c	0.06 c	0.07 a
P3	3.49 a	2.88 a	8.86 b	10.23 a	0.66 a	0.46 g	0.07 a	0.06 a
P4	2.96 i	3.18 a	8.98 b	7.80 e	0.65 a	0.60 a	0.06 e	0.05 c
P5	3.58 a	2.70 d	9.93 a	7.17 g	0.71 a	0.49 e	0.06 c	0.05 b
P6	3.22 b	2.65 f	12.38 a	8.83 c	0.69 a	0.55 a	0.08 a	0.06 a
P7	3.43 a	3.03 a	8.84 a	10.72 a	0.60 b	0.68 a	0.05 g	0.06 a
P8	3.28 b	2.89 a	11.21 a	7.85 d	0.76 a	0.59 a	0.08 a	0.06 a
P9	3.24 b	2.95 a	9.83 a	11.81 a	0.68 a	0.62 a	0.06 c	0.06 a
Cruzas								
(1 x 5)	(3 x 4)	(1 x 6)	(2 x 7)	(1 x 4)	(1 x 4)	(1 x 3)	(1 x 2)	
3.54 a	3.21 a	11.37 a	10.72 a	0.72 a	0.62 a	0.07 a	0.07 a	
(1 x 6)	(3 x 8)	(2 x 6)	(3 x 8)	(1 x 6)	(1 x 8)	(1 x 6)	(1 x 8)	
3.55 a	3.26 a	10.66 a	10.78 a	0.75 a	0.64 a	0.07 a	0.07 a	
(2 x 8)	(4 x 5)	(2 x 7)	(4 x 5)	(2 x 6)	(2 x 4)	(2 x 6)	(1 x 9)	
3.61 a	3.24 a	12.33 a	10.64 a	0.72 a	0.63 a	0.07 a	0.07 a	
(4 x 9)	(4 x 8)	(4x 5)	(5 x 7)	(4 x 9)	(2 x 9)	(2 x 8)	(3 x 5)	
3.73 a	3.19 a	12.38 a	10.84 a	0.75 a	0.65 a	0.07 a	0.07 a	
(6 x 7)	(4 x 9)	(4 x 6)	(6 x 8)	(5 x 8)	(4 x 5)	(3 x 8)	(7 x 9)	
3.57 a	3.37 a	11.12 a	11.59 a	0.71 a	0.67 a	0.07 a	0.07 a	
(7 x 9)	(7 x 9)	(4 x 8)	(7 x 9)	(7 x 9)	(5 x 7)	(5 x 8)	(8 x 9)	
3.55 a	3.28 a	11.38 a	12.43 a	0.71 a	0.66 a	0.07 a	0.07 a	

Letras distintas en una misma columna indican valores estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$). Las cruzas están representadas dentro del paréntesis.

Tabla 6. Aptitud combinatoria general (ACG) en nueve progenitores para variables de calidad física de semillas de Chile Guajillo.

Pob.	Área (mm ²)				Perímetro (mm)				Largo (mm)				Ancho (mm)			
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
P1	-0.67	***	-0.13	ns	-0.32	***	-0.30	***	-0.08	***	-0.02	ns	-0.10	***	-0.02	ns
P2	-0.27	**	-0.09	ns	0.01	ns	-0.05	ns	-0.06	***	0.01	ns	-0.02	*	0.01	ns
P3	-0.36	***	-0.06	ns	-0.26	**	-0.07	ns	-0.06	***	-0.01	ns	-0.04	***	-0.01	ns
P4	0.73	***	0.05	ns	0.31	***	0.09	ns	0.09	***	-0.02	ns	0.09	***	0.00	ns
P5	0.05	ns	-0.24	**	0.20	*	-0.11	ns	0.04	***	-0.05	***	-0.01	ns	-0.02	*
P6	-0.24	**	-0.18	*	0.02	ns	-0.20	**	-0.01	ns	-0.04	**	-0.02	*	-0.02	ns
P7	0.28	**	0.21	**	0.04	ns	-0.30	***	0.04	***	0.05	***	0.05	***	0.01	ns
P8	0.53	***	0.48	***	0.03	ns	0.27	***	0.05	***	0.05	***	0.06	***	0.05	***
P9	-0.06	ns	-0.04	ns	0.04	ns	0.07	ns	-0.01	ns	0.01	ns	-0.01	ns	-0.01	ns

*, **, ***: Significativo a 0.05, 0.01, 0.001, respectivamente; ns: no significativo.

Tabla 7. Aptitud combinatoria general (ACG) en nueve progenitores para variables de calidad fisiológica de semillas de Chile Guajillo.

Pob.	Longitud de plántula (cm)				Longitud de raíz (cm)				Biomasa fresca (g)				Biomasa seca (g)			
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
P1	-0.05	**	-0.01	ns	-0.06	ns	-0.14	ns	0.01	ns	0.02	*	0.002	**	0.003	**
P2	-0.02	ns	-0.11	***	0.23	ns	-0.18	ns	0.00	ns	0.01	ns	-0.000	ns	0.000	ns
P3	0.00	ns	-0.02	ns	-0.25	ns	0.49	**	-0.03	***	-0.03	***	-0.000	ns	-0.003	***
P4	-0.04	*	0.12	***	-0.05	ns	-0.23	ns	0.01	ns	0.02	*	-0.001	ns	-0.003	***
P5	0.04	*	0.00	ns	0.05	ns	-0.56	***	-0.01	ns	-0.02	**	-0.002	***	0.001	ns
P6	-0.04	ns	-0.13	***	0.40	**	-0.28	ns	0.01	ns	-0.02	**	0.003	***	0.000	ns
P7	0.11	***	0.05	*	-0.31	*	0.61	***	0.01	ns	0.02	**	-0.002	**	-0.001	ns
P8	-0.04	ns	0.06	*	0.17	ns	-0.28	ns	0.03	***	0.00	ns	0.004	***	0.002	**
P9	0.02	ns	0.03	ns	-0.18	ns	0.57	***	0.00	ns	0.00	ns	-0.002	***	0.001	ns

*, **, ***: Significativo a 0.05, 0.01, 0.001, respectivamente; ns: no significativo.

Tabla 8. Aptitud combinatoria específica de 6 cruzas sobresalientes de chile Guajillo para variables de calidad fisiológica de semillas de un total de 45 cruzas F₁ y F₂.

Área (mm ²)				Perímetro (mm)				Largo (mm)				Ancho (mm)			
F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁		F ₂	
(1x3)	1.01 ***	(1x2)	0.67 **	(1x3)	0.52 *	(2x9)	0.62 *	(1x3)	0.12 ***	(1x2)	0.08 ns	(1x4)	0.06 ns	(1x3)	0.15 ***
(1x9)	1.30 ***	(2x7)	0.33 ns	(1x9)	2.32 ***	(3x4)	0.88 ***	(1x9)	0.22 ***	(2x3)	0.07 ns	(2x7)	0.15 ***	(1x9)	0.18 ***
(3x8)	1.06 ***	(2x8)	1.06 ***	(2x4)	1.39 ***	(3x7)	0.67 *	(4x9)	0.12 ***	(2x7)	0.28 ***	(2x8)	0.11 **	(3x8)	0.11 ***
(4x7)	1.22 ***	(3x4)	0.72 **	(4x7)	0.59 **	(4x8)	1.04 ***	(5x6)	0.24 ***	(2x8)	0.10 *	(3x4)	0.05 ns	(4x7)	0.11 ***
(4x9)	1.07 ***	(3x7)	0.56 *	(5x6)	2.23 ***	(5x6)	0.97 ***	(5x9)	0.15 ***	(3x4)	0.15 **	(3x7)	0.07ns	(5x9)	0.17 ***
(5x9)	1.62 ***	(5x6)	1.13 ***	(7x8)	0.93 ***	(5x8)	0.74 **	(7x8)	0.21 ***	(5x6)	0.19 ***	(5x6)	0.03 **	(7x8)	0.17 ***

*, **, ***: Significativo a 0.05, 0.01, 0.001, respectivamente; ns: no significativo.

Tabla 9. Aptitud combinatoria específica de 6 cruzas sobresalientes de chile Guajillo para variables de calidad fisiológica de semillas de un total de 45 cruzas F₁ y F₂.

Longitud de plántula (cm)				Longitud de raíz (cm)				Biomasa fresca (g)				Biomasa seca (g)			
F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁		F ₂		F ₁		F ₂	
(1x5)	0.25 ***	(1x2)	0.29 ***	(1x6)	1.18**	(1x9)	3.09 ***	(1x4)	0.04 *	(1x8)	0.04 ns	(1x3)	0.01 ***	(1x9)	0.009 **
(1x6)	0.34 ***	(1x6)	0.22 **	(2x7)	2.57 ***	(2x4)	1.63 **	(1x6)	0.08 ***	(1x9)	0.06 *	(2x6)	0.01 ***	(3x5)	0.010 ***
(2x8)	0.37 ***	(2x5)	0.24 **	(3x8)	0.80 ns	(4x5)	2.25 ***	(2x6)	0.05 *	(2x3)	0.05 *	(3x9)	0.01 ***	(3x8)	0.005 ns
(4x6)	0.31 ***	(3x8)	0.24 **	(4x5)	2.54 ***	(4x8)	1.92 ***	(3x9)	0.04 ns	(4x5)	0.09 ***	(4x5)	0.01 ***	(4x6)	0.006 *
(5x9)	0.25 ***	(5x6)	0.26 **	(4x6)	0.93 *	(6x8)	2.97 ***	(4x9)	0.07 **	(5x7)	0.09 ***	(5x8)	0.01 ***	(7x9)	0.003 **
(8x9)	0.24 **	(6x8)	0.28 ***	(4x8)	1.42 **	(7x9)	2.38 ***	(5x9)	0.04 ns	(7x9)	0.06 *	(5x9)	0.01 ***	(8x9)	0.006 ns

*, **, ***: Significativo a 0.05, 0.01, 0.001, respectivamente; ns: no significativo.

Aunque se observó una ACE significativa ($P \geq 0.01$) para todas las variables, no se encontró ninguna craza que tuviera una ACE significativa ($P \geq 0.01$) en todas las variables estudiadas.

efectos génicos aditivos y que las magnitudes de los efectos de ACG y ACE son indicativos de la importancia relativa de las acciones génicas aditiva y no aditiva en la herencia de un carácter. Respecto al efecto aditivo significativo reportado en esta investigación, indica que se puede adquirir un aumento o disminución efectivo en estas variables a través de generaciones sucesivas de retrocruzas y selección de recombinantes deseados de aquellas poblaciones segregantes, aumentando así la frecuencia de alelos favorables para estas variables (Do Rêgo *et al.*, 2009).

La heredabilidad es un parámetro genético importante para calcular la ganancia esperada por selección. En esta investigación, las estimaciones de heredabilidad en sentido estrecho variaron de nulas a moderadas, lo que indica que la acción génica no aditiva parece ser más importante en la herencia del área y largo de semilla. Por lo tanto, la selección será más efectiva en el tamaño de la semilla que en el vigor de plántula, ya que el área y largo de semilla mostraron mayor heredabilidad. Pahlavani *et al.* (2012) consideran una alta heredabilidad en sentido estrecho para el número de semillas por planta en cártamo, mientras que Pandit y Adhikary (2014) reportan una alta heredabilidad para el peso de 1000 semillas y fruto en chile (*Capsicum annuum* L.).

b) Cruzas con valores altos de ACE y ACG. La estimación de los efectos de ACG en los genotipos parentales para características de importancia agrícola puede guiar a la selección de genotipos de chile Guajillo. En el género *Capsicum* se han reportado efectos significativos de ACG para el rendimiento de fruto por planta (Nagaraju & Sreelathakumary, 2016; Sitaesmi *et al.*, 2010; Do Nascimento *et al.*, 2014; Devi *et al.*, 2018), longitud de fruto y número de semillas por fruto (Singh *et al.*, 2014). La calidad física de semillas mostró una magnitud más amplia en los efectos de la ACG que el vigor de plántula, el análisis de la aptitud combinatoria reveló que ningún progenitor exhibió efectos de ACG para todos los caracteres estudiados. Sin embargo, algunos progenitores mostraron fuertes efectos de ACG para la mayoría de los caracteres, sugiriendo que las poblaciones P7 y P8 pueden ser utilizados como padres donantes importantes en un programa de mejoramiento genético selectivo para mejorar la calidad física y fisiológica de la semilla.

Respecto a los resultados de ACE, podemos concluir que algunas de las mejores cruzas resultaron de cruzar un padre con efectos altos con uno de bajo o negativo efecto de ACG. El comportamiento de cruzas con efectos positivos significativos de ACE que involucran combinaciones de progenitores de ACG bajos con bajos o bajos con altos, puede atribuirse a la presencia de interacciones no alélicas (Singh *et al.*, 2014), los bajos efectos de ACE mostrados por híbridos

derivados de padres con altos efectos de ACG puede atribuirse a la acción genética complementaria (Kumari *et al.*, 2015).

Esta investigación es importante para el mejoramiento genético en Chile Guajillo, debido a que sienta las bases que permite disponer de información valiosa sobre el potencial genético en genotipos de este tipo de Chile, es decir, germoplasma que reúna al mismo tiempo, caracteres de calidad física y fisiológica, y caracteres agronómicos sobresalientes, que puede ser incorporado en programas de mejoramiento genético, basados en cruza dialélicas.

CONCLUSIONES

La acción génica no aditiva fue más importante que la acción génica aditiva en todos los caracteres de calidad de semilla estudiados. Los progenitores utilizados en esta investigación tienen ACG aceptable para la mayoría de los caracteres, cruza con valores superiores de ACE no necesariamente se derivan de progenitores con valores aceptables de ACG.

Agradecimientos

Al M.C. Adrian Hernández Livera por el experimento de germinación realizado en el Laboratorio de Semillas a su cargo. Al Dr. Higinio López Sánchez por las sugerencias y comentarios en el artículo.

Financiamiento. Este trabajo se desarrolló con presupuesto a la investigación otorgada por el COLPOS y con beca otorgada del (CONACYT) a FHM.

Conflicto de intereses. Los autores confirman no tener conflicto de interés asociado con la publicación.

Cumplimiento de estándares de ética. La investigación fue realizada y presentada por los autores bajo principios éticos y responsabilidad científica en el manejo de los datos.

Disponibilidad de datos. Los datos disponibles respecto a esta investigación serán enviados a pedido al autor correspondiente fan298a@hotmail.com

REFERENCIAS

- Bhutia, N. D., Seth T., Shende, V. D., Dutta, S., Chattopadhyay, A. 2015. Estimation of heterosis, dominance effect and genetic control of fresh fruit yield, quality and leaf curl disease severity traits of chilli pepper (*Capsicum annuum* L.). Scientia Horticulturae. 182: 47-55. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2014.11.017>

- de la Torre, M. V., Biasutti, C. A. 2015. Efectos recíprocos y aptitud combinatoria en caracteres relacionados al vigor temprano y al rendimiento en grano en maíz. *Agriscientia*. 32(1): 41-53. DOI: <https://doi.org/10.31047/1668.298x.v32.n1.16555>
- Devi, M. B., Pathania, N. K., Thakur, N. 2018. Estimation of genetic variability, GCA and SCA effects for development of early and high yielding bell pepper hybrids suitable for protected cultivation. *Journal of Applied and Natural Science*. 10(1): 410-416. DOI: <https://doi.org/10.31018/jans.v10i1.1639>
- Do Nascimento, N. F. F., Do Rêgo, E. R., Nascimento, M. F., Bruckner, C. H., Finger, F. L., Do Rêgo, M. M. 2014. Combining ability for yield and fruit quality in the pepper *Capsicum annuum*. *Genetics and Molecular Research* 13(2): 3237-3249. DOI: <http://dx.doi.org/10.4238/2014.April.29.2>
- Do Rêgo, E. R., Do Rêgo, M. M., Finger, F. L., Cruz, C. D., Casali, V. W. D. 2009. A diallel study of yield components and fruit quality in chilli pepper (*Capsicum baccatum*). *Euphytica*. 168: 275-287. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-009-9947-y>
- FAO, Organización de las Naciones Unidas Para la Alimentación y la Agricultura. (2018a) Cultivos. Mundo. Producción, cantidad. Chiles, pimientos picantes, pimientos (verdes). 2016. FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (Página consultada 10/01/2019)
- FAO, Organización de las Naciones Unidas Para la Alimentación y la Agricultura. (2018b) Semillas. <http://www.fao.org/seeds/es/>. (Página consultada 10/01/2019)
- Gami, R. A., Chauhan, R. M. 2013. Heterosis and combining ability analysis for seed yield and its attributes in Indian mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern and Coss]. *Indian Journal of Agricultural Research*. 47(6): 535-539.
- González-Torres, A. J., Luna-Ortega, G., Gallegos-Robles, M. A., García-Hernández, J. L., Preciado-Rangel, P., Guerrero-Guerrero, C., García-Carrillo, M. 2017. Aptitud combinatoria y heterosis en híbridos de líneas endogámicas de maíz. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. 4(11): 223-232. DOI: <http://dx.doi.org/10.19136/era.a4n11.930>
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*. 9(4): 463-493.
- Goggi, A. S., Caragea, P., Pollak, L., McAndrews, G., DeVries, M., Montgomery, K. 2008. Seed quality assurance in maize breeding programs: Tests to explain variations in maize inbreds and populations. *Agronomy Journal*. 100(2): 337-343. Doi: 10.2134/agrojn2007.0151.
- Holland, J. B., Nyquist, W. E., Cervantes-Martínez, C. T. 2003. Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update. *Plant Breeding Reviews*. 22: 9-112. DOI: <https://doi.org/10.1002/9780470650202.ch2>
- ISTA. International Seed Testing Association. 2010. International rules for seed testing. Zurich.
- Kumari, J, Dikshit, H. K., Singh, B., Singh, D., 2015. Combining ability and character association of agronomic and biochemical traits in pea (*Pisum sativum* L.). *Scientia Horticulturae*. 181: 26-33. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.10.051>
- León-Velasco, H., Mendoza-Onofre, L. E., Castillo-González, F., Cervantes-Santana, T. Martínez-Garza, A. 2009. Evaluación de dos generaciones de híbridos y progenitores de sorgo tolerantes al frío. II: Aptitud combinatoria, heterosis y heterobeliosis. *Agrociencia* 43(6): 609-623.
- Manjarrez, S. M., Palemón, A. F., Gómez, M. N. O., Espinosa, C. A., Rodríguez, H. S. A., Damián, N. A., Hernández, C. E., Cruz, L. B. 2014. Aptitud combinatoria general y específica de maíces normales y de alta calidad de proteína. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*. 5(7): 1261-1273.
- Mastebroek, H. D., van Loo, E. N., Dolstra, O. 2002. Combining ability for seed yield traits of *Chenopodium quinoa* breeding lines. *Euphytica*. 125(3): 427. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1016030129541>
- Moterle, L. M., Braccini, A. D. L., Scapim, C. A., Pinto, R. J. B., Gonçalves, L. S. A., Rodrigues, R., do Amaral Júnior, A. T. 2012. Combining ability of popcorn lines for seed quality and agronomic traits. *Euphytica*. 185(3): 337-347. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0458-2>
- Nagaraju, M. M., Sreelathakumary, I. 2016. Combining ability analysis for growth and yield characters in chilli (*Capsicum annuum* L.). *International Journal of Farm Sciences*. 6(4): 207-212.

- Pahlavani, M. H., Saeidi, G., Mirlohi, A. F. 2012. Genetic analysis of seed yield and oil content in safflower using F1 and F2 progenies of diallel crosses. *International Journal of Plant Production*. 1(2): 129-140.
- Pandit, M. K., Adhikary, S. 2014. Variability and heritability estimates in some reproductive characters and yield in chilli (*Capsicum annuum* L.). *International Journal of Plant & Soil Science*. 3(7): 845-853. DOI: <https://doi.org/10.9734/IJPSS/2014/7236>
- Saeed F, Tahir, M. H. N., Kang, S. A., Riaz, M., Farooq, J., Saeed, M. 2013. Heterosis and combining ability for seed yield and its components in *Brassica juncea* L. *Albanian Journal of Agricultural Sciences*. 12(2): 203.
- SAS Institute. 2012. SAS system for windows. Release 9.3. SAS Institute Inc, Cary
- Silva. C. P. D, Teixeira, A. A., Pio, V. A., Duarte, V. H., de Jesus, F. I. L., Vittorazzi, C., Vivas, M. 2015. Combining ability between tropical and temperate popcorn lines for seed quality and agronomic traits. *Australian Journal of Crop Science*. 9(4): 256-263,
- Singh, P., Cheema, D. S., Dhaliwal, M. S., Garg, N. 2014. Heterosis and combining ability for earliness, plant growth, yield and fruit attributes in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) involving genetic and cytoplasmic-genetic male sterile lines. *Scientia Horticulturae*. 168: 175-188. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.12.031>
- Sitairesmi T., Sujiprihati, S. Syukur, M. 2010. Combining ability of several introduced and local chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) genotypes and heterosis of the offsprings. *Jurnal Agronomi Indonesia* (Indonesian Journal of Agronomy). 38(3): 212-217.
- Sprague, G. F., Tatum, L. A. 1942. General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of Corn 1. *Agronomy Journal*. 34(10): 923-932.
- Steiner, A. A. 1966. The influence of the chemical composition of a nutrient solution on the production of tomato plants. *Plant Soil*. 24: 454-466. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01374052>
- Sulewska, H., Śmiatacz, K., Szymańska, G., Panasiewicz, K., Bandurska, H., Głowicka-Wołoszyn, R. 2014. Seed size effect on yield quantity and quality of maize (*Zea mays* L.) cultivated in South East Baltic region. *Zemdirbyste-Agriculture*. 101(1): 35-40. DOI: <https://doi.org/10.13080/z-a.2014.101.005>.
- Ushakumari, R., Vairam, N., Anandakumar, C. R., Malini, N. 2010. Studies on hybrid vigour and combining ability for seed yield and contributing characters in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Electronic Journal of Plant Breeding Coimbatore*. 1(4): 940-947.
- Vekariya, R. D, Nimbal, S., Batheja, A., Sangwan. R. S., Mandhania, S. 2017. Research Article Combining ability and gene action studies on seed cotton yield and its related traits in diploid cotton (*Gossypium arboreum* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding*. 8(4): 1159-1168. DOI: <https://doi.org/10.5958/0975-928X.2017.00168.5>
- Zhang, Y., Kang, M. S. 2003. DIALLEL-SAS: a program for Griffing's diallel methods. In: Kang MS (ed) *Handbook of formulas and software for plant geneticists and breeders*. Food Products Press, New York, pp. 1-19.