

HERENCIA EN LÍNEAS DE MAÍZ DE LA RESISTENCIA A LA RAZA VENEZOLANA DEL VIRUS DEL MOSAICO ENANIZANTE DEL MAÍZ

Venancio Barrientos, Orángel Borges, Félix San Vicente y Mario José Garrido

RESUMEN

La incidencia de la raza venezolana del virus del mosaico enanizante del maíz (MDMV-V) se ha incrementado desde 1970 en los campos comerciales y experimentales de sorgo (*Sorghum bicolor*) y maíz (*Zea mays*). El MDMV-V es el virus más importante en las áreas maiceras de Venezuela, con una alta incidencia. El objetivo del estudio fue determinar el modo de herencia de la resistencia al MDMV-V, cuantificando la importancia relativa de los efectos genéticos en un grupo de líneas endocriadas de maíz. Las líneas resistentes CML-49, CML-161 y CML-264 fueron cruzadas con la susceptible CML-247; se obtuvieron sus correspondientes poblaciones F_2 y retrocruzas con los parentales susceptible y resistente. Todas las generaciones fueron evaluadas

en un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental consistió de 50 plantas para los parentales resistente y susceptible y para la generación F_1 , 100 plantas para las retrocruzas y 400 para la generación F_2 . Los análisis genéticos, basados en uno o dos genes, no se ajustaron a las relaciones de segregación observadas en las poblaciones F_2 y retrocruzas, sugiriendo un modo de herencia más complejo para la resistencia al MDMV-V. Los análisis de medias generacionales indicaron que la variación genética para la resistencia al virus se explica adecuadamente por un modelo aditivo-dominante, donde los efectos aditivos son los más importantes.

SUMMARY

The incidence of the Venezuelan strain of the Maize Dwarf Mosaic Virus (MDMV-V) has increased since 1970 in experimental and commercial fields of sorghum (*Sorghum bicolor*) and maize (*Zea mays*). MDMV-V is the most important virus in Venezuela's maize areas, with a high incidence. The aim of this study was to determine the mode of inheritance of the resistance to MDMV-V and the relative importance of the genetic effects in a set of maize inbred lines. The resistant inbreds CML-49, CML-161 and CML-264 were crossed with the susceptible CML-247 and the corresponding F_2 populations and backcrosses to the susceptible and resistant parents were obtained. All genera-

tions were evaluated in a randomized complete-block design with four replications. The experimental unit consisted of 50 plants for the susceptible and resistant parent and the F_1 generation, 100 plants for backcrosses, and 400 plants for the F_2 generations. The genetic analysis of resistance based on one or two genes did not fit the segregating ratios observed in the F_2 and backcross populations, suggesting a more complex inheritance mode for resistance to the MDMV-V. The analysis of generation means revealed that genetic variation for virus resistance was best explained by an additive-dominant model, where the additive effects were the most important ones.

Introducción

El maíz (*Zea mays* L.) es afectado por numerosas enfermedades, las cuales constituyen uno de los factores limitantes para su producción en Venezuela (Malaguti, 2000). De todas las enfermedades que afectan a este cereal en el

país, las de origen viral revisten especial interés debido a las pérdidas económicas que pueden ocasionar y porque, en la mayoría de los casos, no se posee suficientes cultivares resistentes para todos los virus presentes y sus razas (Lastra y Trujillo, 1976; Rangel *et al.*, 1995).

En el ámbito mundial se han descrito más de cuarenta virus que afectan al maíz (Damsteegt, 1981). De ellos, cinco han sido identificados en Venezuela (Malaguti, 2000; Lastra y Trujillo, 1976): el virus del mosaico del maíz (*maize mosaic rhabdovirus*, MMV), el virus del mosaico

de la caña de azúcar (*sugarcane mosaic potyvirus*, SCMV), el virus del rayado del maíz (*maize stripe tenuivirus*, MStpV) conocido en el país como "hoja blanca", el virus del mosaico enanizante del maíz (*maize dwarf mosaic potyvirus*, MDMV) y el virus del rayado fino del maíz

PALABRAS CLAVE / Herencia / Maíz / MDMV-V / Resistencia / Virus /

Recibido: 10/06/2005. Modificado: 02/01/2006. Aceptado: 16/01/2006.

Venancio Barrientos. Ingeniero Agrónomo, Universidad del Zulia (LUZ), Venezuela. M.Sc. en Agronomía, Universidad Central de Venezuela (UCV). Investigador, Fundación para la Investigación Agrícola Danac. Dirección: Apartado Postal 182, San Felipe, Venezuela. e-mail: vbarrien@danac.org.ve

Orángel Borges. Ingeniero Agrónomo, UCV, Venezuela. M.Sc. en Agronomía y Ph.D. en Genética, University of California, Davis, EEUU. Profesor, UCV, Venezuela. e-mail: oborges@cantv.net

Félix San Vicente. Ingeniero Agrónomo, UCV, Venezuela. M.Sc. y Ph.D. en Genética, Iowa State University, EEUU. Investigador, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CENIAP), Venezuela. e-mail: fsanvicente@inia.gov.ve

Mario José Garrido. Ingeniero Agrónomo, M.Sc. en Agronomía y Doctor en Ciencias Agrícolas, UCV, Venezuela. Profesor, UCV, Venezuela. e-mail: majoga@cantv.net

A incidência da raça venezuelana do vírus do mosaico do nanismo do milho (MDMV-V) tem se incrementado desde 1970 nos campos comerciais e experimentais de sorgo (*Sorghum bicolor*) e milho (*Zea mays*). O MDMV-V é o vírus mais importante nas áreas de milharais da Venezuela, com uma alta incidência. O objetivo do estudo foi determinar o modo de herança da resistência ao MDMV-V, quantificando a importância relativa dos efeitos genéticos em um grupo de linhas endocriadas de milho. As linhas resistentes CML-49, CML-161 e CML-264 foram cruzadas com a suscetível CML-247; se obtiveram suas correspondentes populações F_2 e retrocruzadas com os parentais suscetíveis e resistentes. Todas as gerações foram

avaliadas em um desenho aleatório de blocos completos com quatro repetições. A unidade experimental consistiu de 50 plantas para os parentais resistentes e suscetíveis e para a geração F_1 , 100 plantas para as retrocruzadas e 400 para a geração F_2 . As análises genéticas, baseadas em um ou dois gens, não se ajustaram às relações de segregação observadas nas populações F_2 e retrocruzadas, sugerindo um modo de herança mais complexo para a resistência ao MDMV-V. As análises de médias geracionais indicaram que a variação genética para a resistência ao vírus se explica adequadamente por um modelo aditivo-dominante, onde os efeitos aditivos são os mais importantes.

(maize fine stripe marafivirus, MRFV).

El MDMV es uno de los virus más importantes del maíz en todo el mundo, dada su amplia distribución geográfica (Louie, 1999). En Venezuela, fue señalado por primera vez en 1973 afectando siembras comerciales de maíz y sorgo (*Sorghum bicolor* (L) Moench) en la zona central (Ordosgoitti y Viera, 1973). Dos razas de éste virus han sido identificadas en el país: la raza A, MDMV-A (Garrido *et al.*, 1996) y la raza venezolana, MDMV-V (Garrido y Trujillo, 1988). De estas razas, la MDMV-V es la más importante y se encuentra diseminada en las principales zonas productoras de maíz y sorgo (Garrido *et al.*, 1994), con altos niveles de incidencia (65-85%) en algunas localidades (Cuello y Garrido, 1995; D'Lima y Garrido, 1995).

La alta incidencia del MDMV-V, las pérdidas que puede ocasionar y el desconocimiento de la base genética que controla la resistencia de la enfermedad, son las premisas sobre las cuales se fundamentó esta investigación, cuyo objetivo fue conocer el modo de herencia de la resistencia al MDMV-V y determinar la importancia relativa de los efectos genéticos.

Materiales y Métodos

Para el estudio se utilizaron cuatro líneas endocriadas

de maíz (Tabla I) provenientes del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), previamente evaluadas por su reacción al MDMV-V (Barrientos, 2002).

Para la obtención de la F_1 , el padre susceptible (CML-247) se cruzó con cada uno de los tres padres resistentes (CML-49, CML-161 y CML-264). Se sembraron en campo dos hileras pareadas de 5m de largo, separadas por 0,8m y 4 plantas por metro lineal, para cada cruz. Posteriormente, para la obtención de la F_2 y las retrocruzadas con el padre susceptible (RCPS) y con el padre resistente (RCPR), se sembraron parcelas de tres hileras como las descritas anteriormente, colocando la F_1 en el centro y a ambos lados los padres respectivos.

De cada genotipo (PR, PS, RCPS, RCPR, F_1 y F_2) se sembraron tres semillas por envase plástico de 0,5 litros de capacidad, con una mezcla de tierra negra más arena, en proporción 3:1 (v/v). Las plantas sanas y las inoculadas se mantuvieron en umbráculo, acondicionado con paredes protectoras para

impedir la entrada de áfidos. Como medida preventiva, se efectuaron aplicaciones semanales de un insecticida del grupo Metomil en dosis de 1ml de ingrediente activo por litro de agua (Garrido y Trujillo, 1988).

Se utilizó un aislamiento viral identificado previamente como MDMV-V (Garrido y Trujillo, 1988), mantenido por transferencias periódicas mediante inoculación mecánica sobre plantas de sorgo cvs Prosevenca 5 y Río. Este aislamiento fue suministrado por M.J. Garrido, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela.

Para la inoculación se tomaron hojas jóvenes de plantas de sorgo Prosevenca 5 infectadas con el MDMV-V, las cuales fueron cortadas finamente y maceradas en un mortero frío y estéril, al cual se le añadió buffer fosfato 0,01M, pH neutro, en una proporción de 1:5 (p/v). El macerado fue filtrado a través de una gasa fina para obtener el jugo infectivo. El jugo se aplicó con los dedos índice y pulgar, deslizando entre ellos las hojas más jóvenes de

plantas sanas que estuvieran en la etapa de desarrollo de 3 a 4 hojas (7-9 días de edad), previamente espolvoreadas con carborundum 600 (carburo de silicio). A las plantas testigo le fue aplicado solamente buffer fosfato. Por último, las hojas de las plantas inoculadas fueron lavadas con agua para eliminar restos de savia y abrasivo. Posteriormente, se colocaron en un umbráculo a una temperatura de 20 a 35°C y humedad relativa de 50-95%, hasta la aparición de los síntomas (Garrido y Trujillo, 1988). La evaluación se realizó a los 21 días después de la inoculación, cuantificando plantas con y sin síntomas de la enfermedad.

Los seis tratamientos o generaciones (PR, PS, F_1 , F_2 , RCPR y RCPS) de cada cruz fueron evaluados utilizando un diseño estadístico de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Las unidades experimentales estuvieron constituidas por 50 plantas en los tratamientos PR, PS y generación F_1 , 100 plantas en cada retrocruza (RCPR y RCPS) y 400 plantas en la generación F_2 . Las

TABLA I
GENEALOGÍA DE LAS LÍNEAS DE MAÍZ UTILIZADAS

Línea	Genealogía	Reacción al MDMV-V
CML-247	(G24F119*G24F54)-6-4-1-1-BB-f	Susceptible
CML-49	STA. ROSA8073-6-1-1-# # #	Resistente
CML-161	G25Qc18MH520-1-1- #-1-2#-5-5-B-1-B-B-B-#	Resistente
CML-264	Pob21C5F219-3-1-B-# #-8-1-3-BBB-f	Resistente

repeticiones se sembraron y evaluaron a intervalos de 25 días.

Los análisis estadísticos se realizaron ajustando el número de plantas susceptibles y usando el porcentaje de infección de la línea padre susceptible. Cuando el porcentaje de infección del padre susceptible fue menor a 100%, el número de plantas susceptibles en las generaciones segregantes F_2 y retrocruzas fue aritméticamente corregido, usando la fórmula descrita por Melchinger *et al.* (1998).

El modo de herencia de la resistencia se determinó realizando los ajustes correspondientes a modelos basados en herencia simple o poligénica. El ajuste para los modelos de 1 y 2 genes, se obtuvo mediante la prueba de χ^2 (Strickberger, citado por Melchinger, 1998).

Para la herencia poligénica se realizó el análisis de medias generacionales (Mather y Jinks, 1971; Cavalli, 1952) después de comprobar la hipótesis nula de ausencia de diferencia entre dichas medias. El modelo general para el análisis es

$$X_k = m + \alpha_k d + \beta_k h + \alpha_k^2 dd + \alpha_k \beta_k dh + \beta_k^2 hh + e_k$$

donde X_k : media de la k -ésima generación, m : media de todas las generaciones (constante); α_k , β_k : coeficientes de d y h respectivamente; d : efecto genético aditivo; h : efecto genético de dominancia; dd : efectos epistáticos aditivo x aditivo; dh : efectos epistáticos aditivo x dominante; hh : efectos epistáticos dominante x dominante, y e_k : error de la k -ésima generación.

Los parámetros m , d , h , dd , dh , y hh fueron estimados con las medias de las poblaciones PR, PS, F_1 , F_2 , RCPR y RCPS. Los mismos se ajustaron secuencialmente, empezando con la media y agregando un parámetro en cada ajuste sucesivo, conformándose un sistema de ecuaciones con seis incógnitas

(m , d , h , dh , dd , hh). Las medias de las generaciones originan las siguientes ecuaciones:

$$PR = m + (d) + (dd)$$

$$PS = m + (-d) + (dd)$$

$$F_1 = m + (h) + (hh)$$

$$F_2 = m + \frac{1}{2}(h) + \frac{1}{4}(hh)$$

$$RCPR = m + \frac{1}{2}(d) + \frac{1}{2}(h) + \frac{1}{4}(dd) - \frac{1}{4}(dh) + \frac{1}{4}(hh)$$

$$RCPS = m - \frac{1}{2}(d) + \frac{1}{2}(h) + \frac{1}{4}(dd) - \frac{1}{4}(dh) + \frac{1}{4}(hh)$$

Este procedimiento permitió analizar la importancia relativa de los efectos genéticos, utilizando las medias del porcentaje de plantas resistentes de las diferentes generaciones. Los parámetros se estimaron mediante cuadrados mínimos, ponderados según el tamaño de las muestras o número de plantas evaluadas en cada generación. Se utilizó el programa Statistix versión 1.0[®] (1996) para el análisis de regresión múltiple por pasos, el cual permitió el ajuste secuencial del modelo. La bondad del ajuste de los modelos se realizó mediante la prueba de χ^2 .

Resultados y Discusión

Análisis de modelos genéticos para pocos genes

El análisis de los modelos genéticos para 1 y 2 genes en las generaciones segregantes F_2 y RCPS (utilizando la relación del número de plantas resistentes y susceptibles obtenidas en las tres cruzas) permitió determinar que la herencia de la resistencia al MDMV-V puede estar controlada por más de dos genes, concordando con Mikel *et al.* (1984) y Rosenkranz y Scott (1984), quienes indicaron hasta cinco genes para resistencia al MDMV. Esto justificó abordar el análisis de la resistencia ajustando modelos basados en tipos de herencia más complejos a través del análisis de medias generacionales.

Análisis de medias generacionales

Previo al análisis de medias generacionales se realizó un análisis de varianzas, donde la variable plantas resistentes es expresada en porcentaje, comprobando la ausencia de diferencia entre las medias de las generaciones consideradas.

En la Tabla II se presentan los cuadrados medios obtenidos para los tres cruces. En el análisis de la varianzas se observa diferencias

altamente significativas para generaciones, lo cual indica que al menos dos de las generaciones son diferentes estadísticamente y se considera pertinente el análisis de medias generacionales.

La separación de medias por la prueba de Tukey (Tabla III) muestra, en términos generales, cómo las medias de los parentales se ubican en los grupos extremos y el valor de sus respectivas retrocruzas (RCPR, RCPS) tiende a moverse hacia el padre recurrente. El padre

TABLA II
CUADRADOS MEDIOS DEL ANÁLISIS DE LA VARIANZA PARA EL PORCENTAJE DE PLANTAS RESISTENTES AL MDMV-V EN LOS TRES CRUCES

FV	GL	CML49xCML247	CML161xCML247	CML264xCML247
Rep.	3	292,66*	45,87ns	130,14ns
Gener.	5	4211,05**	3870,96**	3167,96**
Error	15	75,61	41,27	43,84
Total	23			
CV %		14,74	11,15	11,18

TABLA III
COMPARACIÓN DE MEDIAS DEL PORCENTAJE DE PLANTAS RESISTENTES AL MDMV-V PARA TRES CRUCES ENTRE LÍNEAS DE MAÍZ

Generaciones	CML49xCML247	CML161xCML247	CML264xCML247
PR	97,00 a	96,50 a	95,00 a
RCPR	80,00 ab	73,25 b	70,00 b
F_1	67,50 b	68,00 bc	60,50 b
F_2	64,43 b	58,12 cd	64,65 b
RCPS	40,00 c	45,25 d	56,00 b
PS	5,00 d	4,50 e	9,00 c
VC	19,977	14,759	15,211
ES	6,148	4,542	4,681

Medias con la misma letra dentro de una misma columna no son significativamente diferentes según la prueba de Tukey, al nivel de 1%. VC: valor crítico, ES: error estándar.

TABLA IV
ESTIMACIÓN DE LOS EFECTOS ADITIVO Y DOMINANCIA OBTENIDOS EN EL ANÁLISIS DE MEDIAS GENERACIONALES PARA EL PORCENTAJE DE PLANTAS RESISTENTES AL MDMV-V, EN TRES CRUZAS DE MAÍZ Y SUS RESPECTIVAS F_1 , F_2 , RCPS Y RCPR

Modelo	Cruzas		
	CML49xCML247	CML161xCML247	CML264xCML247
Parámetros ¹			
m	51,08 ±0,58**	49,91 ±2,67**	53,26 ±3,51**
d	45,89 ±0,58**	44,81 ±2,66**	41,79 ±3,54**
h	21,81 ±3,53**	18,51 ±6,42 ns	15,99 ±9,29 ns
χ^2 (3gl)	0,817	2,93	2,93

± error estándar, ¹ m : media, d : efecto aditivo, h : efecto dominante.
** Significativo al nivel de 1%; ns: no significativo.

resistente y su retrocruza se ubican siempre en los primeros grupos (a, b), mientras que el padre susceptible y su retrocruza se ubican en los últimos grupos (c, d, e).

Efectos genéticos

Mediante el análisis de medias generacionales se obtuvo información sobre la importancia relativa de los efectos aditivos y de dominancia de los genes involucrados en la resistencia al virus. En la Tabla IV se muestran los resultados del ajuste del modelo aditivo-dominante para las tres cruzas. En todas ellas la variación entre las medias de las generaciones se puede explicar mediante un modelo aditivo-dominante. En este caso los efectos aditivos y de dominancia constituyen una estimación no sesgada por efectos epistáticos (Hayman, 1958). En todas las cruzas se estimaron valores de χ^2 no significativos, indicando un buen ajuste al modelo aditivo-dominante, el cual es suficiente para explicar la variación genética para resistencia al virus. Los efectos genéticos aditivo (d) y de dominancia (h) en la craza CML49x CML247 contribuyen significativamente con el aumento de la resistencia al MDMV-V. Se observó que el efecto genético aditivo es el más importante, pues su valor es 100% mayor que el efecto genético de dominancia. En las cruzas CML161x CML247 y CML264x CML247 solo el efecto genético aditivo (d) resultó altamente significativo, indicando que éste es suficiente para explicar la variación genética para la resistencia al virus. La importancia de la aditividad, presente en estos cruces indicaría que la selección para incrementar los niveles de resistencia al MDMV-V se puede predecir con base en el comportamiento de las líneas parentales que intervienen en las cruzas. Sin embargo, sería necesario reali-

zar muchos más cruces y evaluaciones para comprobar que siempre será de esta manera.

Los resultados obtenidos concuerdan con los señalados por Loesch y Zúber (1972) y Zúber *et al.* (1973), quienes concluyen que la resistencia al MDMV se atribuye, en su mayor parte, a la acción genética aditiva y efectos genéticos no aditivos de menor importancia. Otros investigadores (Johnson, 1971; Josephson y Naidu, 1971; Naidu y Josephson, 1976) dedujeron de sus resultados que en la resistencia al MDMV los efectos de dominancia parcial fueron importantes.

Conclusiones

En las tres cruzas, la variación entre las medias generacionales para resistencia al MDMV-V fue adecuadamente explicada por el modelo aditivo-dominante, donde el efecto genético aditivo es el de mayor importancia con relación al efecto de dominancia. En los programas de mejoramiento poblacional en maíz para resistencia al MDMV-V, se recomienda utilizar estrategias que acumulen progresivamente genes de resistencia. Esto se logra utilizando métodos de selección recurrente para incrementar la resistencia y los rendimientos en las poblaciones bajo selección. Como los efectos genéticos aditivos son los de mayor importancia se recomienda iniciar la selección con progenies de líneas S₁ ó S₂.

Para la formación de híbridos, primero se deben obtener las líneas endocriadas resistentes al virus, ya que la presencia de efectos genéticos aditivos importantes en la resistencia, hace necesario que los parentales de un híbrido sean resistentes. Características más complejas como rendimiento serían sometidas a los análisis rutinarios de capacidad combinatoria entre las líneas.

REFERENCIAS

- Barrientos V (2002) *Determinación de la Base genética para resistencia al virus del mosaico enanizante del maíz raza venezolana (MDMV-V) en líneas de maíz*. Tesis. Univ. Central de Venezuela. 92 pp.
- Cavalli L (1952) An analysis of linkage in quantitative inheritance. En Rieve EC, Waddington CH (Eds.) *Quantitative Inheritance*. HMSO. Londres, RU. pp. 135-144.
- Cuello RU, Garrido MJ (1995) Detección de virus que afectan al maíz en dos localidades del Estado Portuguesa. *Fitopatol. Venez.* 8: 20.
- Damsteegt VD (1981) Exotic virus and viruslike diseases of maize. En Gordon DT, Knoke JK, Scott GE (Eds.) *Virus and viruslike diseases of maize in the United States*. Southern Cooperative Series Bulletin 247. Ohio, EEUU. pp. 110-123.
- D'Lima CM, Garrido MJ (1995) Detección de dos virus que infectan al maíz en San Javier, Estado Yaracuy. *Fitopatol. Venez.* 8: 20.
- Statistix for Windows (1996) *User's Manual. Analytical Software*, Tallahassee, FL, EEUU.
- Garrido MJ, Trujillo GE (1988) Identificación de una nueva raza del virus del mosaico enanizante del maíz (MDMV) en Venezuela. *Fitopatol. Venez.* 1: 73-81
- Garrido MJ, Trujillo GE, Cuello RU (1994) Identificación de aislamientos virales procedentes de zonas productoras de sorgo. *Agron. Trop.* 44: 263-278.
- Garrido MJ, Trujillo GE, Cuello RU (1996) Identificación de la raza A del virus del mosaico enanizante del maíz infectando sorgo en Venezuela. *Interciencia* 21: 166-170.
- Hayman BI (1958) The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity* 12: 371-390.
- Johnson GR (1971) Analysis of genetic resistance to maize dwarf mosaic disease. *Crop. Sci.* 11: 23-24.
- Josephson GR, Naidu B (1971) Reaction in diallel crosses of corn inbreds (*Zea mays* L.) to maize dwarf mosaic virus. *Crop. Sci.* 11: 664-667.
- Lastra R, Trujillo GE (1976) Enfermedades del maíz en Venezuela causadas por virus y micoplasmas. *Agron. Trop.* 26: 441-455.
- Loesch PJ, Zúber MS (1972) Inheritance of resistance to maize dwarf mosaic virus. *Crop. Sci.* 12: 350-352.
- Louie R (1999) Maize dwarf mosaic. En White DG (Ed.) *Compendium of corn diseases*. APS Press. St. Paul, MN, EEUU. pp. 50-51.
- Malaguti G (2000) Enfermedades del maíz en Venezuela. En Fontana H, González C (Eds.) *Maíz en Venezuela*. Fundación Polar. Caracas, Venezuela. pp. 363-405.
- Mather K, Jinks JL (1971) *Biometrical Genetics*. 2nd ed. Cornell Univ. Press. Ithaca, NY, EEUU. 382 pp.
- Melchinger AE, Kuntze L, Gumber RK, Lübberstedt T, Fuchs E (1998) Genetic basis of resistance to sugarcane mosaic virus in European maize germoplasm. *Theor. Appl. Genet.* 96: 1151-1161
- Mikel MA, D'Arcy CJ, Rhodes AM, Ford RE (1984) Genetics of resistance of two dent corn inbreds maize dwarf mosaic virus and transfer of resistance into sweet corn. *Phytopathology* 74: 467-473.
- Naidu B, Josephson LJ (1976) Genetic analysis of resistance to the corn virus disease complex. *Crop. Sci.* 16: 167-172.
- Ordosgoitti A, Viera J (1973) Una nueva enfermedad viral en maíz y sorgo en la zona central de Venezuela. *Dinámica Empresarial* 9: 12-13.
- Rangel EA, Garrido MJ, Wiedenhofer H (1995) Evaluación de la reacción de cultivares de maíz y sorgo a la inoculación mecánica con el virus del mosaico enanizante del maíz raza A. *Fitopatol. Venez.* 8: 37-41.
- Rosenkranz E, Scott GE (1984) Determination of the number of genes for resistance to maize dwarf mosaic virus strain A in five corn inbred lines. *Phytopathology* 74: 71-76.
- Zúber MS, Hilderbrand ES, Loesch PJ, Keaster AJ (1973) Prediction of reaction to maize dwarf mosaic virus in double-cross hybrids based upon single-cross reaction. *Crop. Sci.* 13: 172-175.