

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

HERENCIA DE CIERTOS CARACTERES
LA MAZORCA Y DEL ARBOL DE
CACAO (Theobroma cacao L.)

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa
Conjunto de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos
Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico
Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

Magister Scientiae

Por

LUIS GUILLERMO RAMIREZ MORA

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
Departamento de Producción Vegetal
Programa de Cacao
Turrialba, Costa Rica
1987

DEDICATORIA

A Tí, María Esther
porque te quiero

A mis adorados hijos:
Luis Guillermo, José Manuel y David.
A mi Carolina, hija y angelito con
quien espero reunirme algún día.

A mi querida Costa Rica.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi más profundo agradecimiento al personal de campo del Programa de Cacao de Turrialba y La Lola, por su valiosa ayuda en la delicada labor de cosechar los frutos y extraerles la información.

A mi consejero principal, don Gustavo Enríquez, por su orientación y paciencia para conmigo, así como por su constante estímulo para que concluyera el presente trabajo.

A los miembros del comité, señores Rodolfo Salazar, David Boshier y Jorge Morera, quienes con sus valiosas observaciones mejoraron sustancialmente el texto final.

Al iniciar este trabajo, recibí gran apoyo de parte de los Señores Julio Henao, Jorge Soria y Margaret Smith, con quienes también estoy muy agradecido.

Agradezco en forma muy especial a mi compañero de estudio, Sr. Orlando López, por la amistad que me brindó y por las enseñanzas que sin egoísmo alguno siempre estuvo anuente a transmitirme.

A los señores Eddie Salazar, Miguel Cerdas y Alfredo Paredes, quienes siempre estuvieron atentos a brindar todo tipo de colaboración.

Al Sr. Gustavo López, por la forma responsable y profesional de llevar a cabo el análisis de los datos.

A la señora Rose Mary Garro por su valioso y excelente trabajo de mecanografía.

Deseo también dar las gracias al personal del Programa de Estudios de Posgrado, por la amistad que me obsequiaron, así como

al Director del mismo, Sr. José Francisco Di Stefano, por su comprensión y paciencia.

Al Gobierno de Holanda por la beca que me otorgó y al CATIE y la Universidad de Costa Rica por haberme concedido la oportunidad de realizar estudios de Posgrado.

BIOGRAFIA

El autor nació en Turrialba en 1951. Sus estudios primarios los realizó en la Escuela Mariano Cortés y los secundarios en el Instituto de Educación Dr. Clodomiro Picado T., ambos centros educativos de su ciudad natal.

En la Universidad de Costa Rica obtuvo el grado de Licenciado en Fitotecnia, en el año 1976.

De 1977 a 1980 tuvo a su cargo el Programa de Investigación en Oleaginosas de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit M. de la Universidad de Costa Rica, así como el Curso de Oleaginosas de la Facultad de Agronomía.

Posteriormente laboró en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) durante 18 meses, en el Laboratorio de Semillas del Programa de Recursos Fitogenéticos.

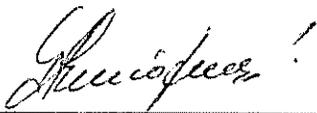
Los siguientes cinco años los desempeñó como profesor del Curso de Fitomejoramiento de la Carrera de Agronomía del Atlántico en el Centro Regional Universitario del Atlántico de la Universidad de Costa Rica, en Turrialba. Durante dos años de este período, cursó sus estudios de Posgrado en el Programa Conjunto UCR-CATIE, donde obtuvo el título de Magister Scientiae en 1987.

Actualmente labora en la Sub-Dirección de Investigaciones Agrícolas del Ministerio de Agricultura y Ganadería, como funcionario del Programa Cooperativo ICAFE-MAG, hallándose destacado en la zona de Turrialba.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, como requisito parcial para optar al grado de:

Magister Scientiae

JURADO



Profesor Consejero

Gustavo A. Enríquez, Ph.D.



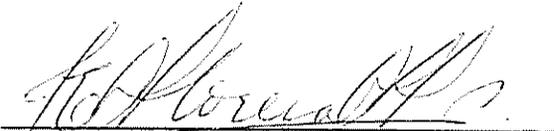
Miembro del Comité

David Boshier, M.Sc.



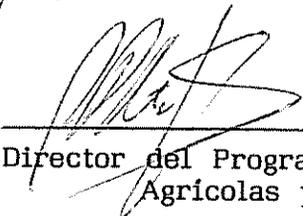
Miembro del Comité

Rodolfo Salazar, Ph.D.



Miembro del Comité

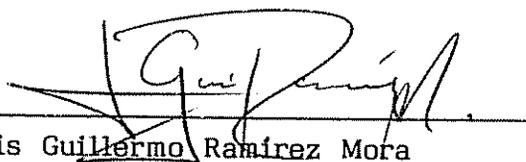
Jorge Morera, Ph.D.



Director del Programa de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales



Decano, Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica



Luis Guillermo Ramírez Mora

Candidato

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	ix
SUMMARY	xi
LISTA DE CUADROS	xiii
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	2
Cruzamientos dialélicos	2
Longitud y diámetro de mazorca	6
Peso de mazorca	7
Grosor de cáscara	8
Número de semillas por mazorca	9
Peso húmedo de semillas	10
Peso de cáscara	12
Índice de mazorca	12
Índice de semilla	13
Altura de horqueta	14
3. MATERIALES Y METODOS	16
Localización de los experimentos	16
Material experimental	16
Diseño experimental	17
Variables evaluadas	17
Procedimiento	17
Manejo de los experimentos	19
Análisis estadístico de la información	19
Análisis genético	21
4. RESULTADOS Y DISCUSION	23
Largo de mazorca	23
Diámetro de mazorca	25
Peso de mazorca	28
Grosor máximo de la cáscara	31
Grosor mínimo de la cáscara	34
Número de semillas por mazorca	36

Peso húmedo de semillas	40
Peso de cáscara	42
Índice de mazorca	45
Índice de semilla	49
Altura de horqueta (Turrialba)	53
Altura de horqueta (La Lola)	55
Habilidad combinatoria	58
Componentes de varianza y heredabilidad	63
5. CONCLUSIONES	69
6. RECOMENDACIONES	71
7. LITERATURA CITADA	72
8. APENDICE.....	77

RESUMEN

Herencia de ciertos caracteres de la mazorca y del árbol de cacao (Theobroma cacao L.)

Palabras claves:

Theobroma cacao
Mazorca
Horqueta
Herencia
Habilidad combinatoria
Cruzamiento dialélico

El cultivo de cacao se ha convertido en una actividad de gran importancia económica y social.

Para incrementar la producción, han sido desarrolladas diversas técnicas entre las que se destaca la creación de híbridos, con la limitante de que se conoce muy poco del mecanismo de herencia de las diferentes características relacionadas con producción.

Se estudió la habilidad combinatoria de algunos clones así como los componentes de varianza fenotípica y heredabilidad para diferentes caracteres de la mazorca y tallo del árbol de cacao.

El estudio se realizó utilizando un dialelo 7 x 7 entre los clones 'Pound-7', 'Scavina-6', 'UF-613', 'UF-676', 'UF-29', 'Catongo' y 'CC-42' con 6 árboles por parcela y 4 repeticiones en dos localidades: Turrialba y La Lola.

De la mazorca se estudiaron: el índice de mazorca (I.M.), largo, ancho y peso fresco, número y peso fresco de semilla, índice de semilla (I.S.), peso fresco de cáscara y grosor máximo y mínimo

de ésta. Del árbol se estudió la altura de la primera horqueta. Fue el único carácter que se midió en ambas localidades.

El análisis de varianza demostró alta significancia estadística para los efectos de habilidad combinatoria general (HCG) y habilidad combinatoria específica (HCE), tanto para los caracteres de la mazorca como para la altura de horqueta. Solo el I.M. muestra significancia estadística para efectos maternos y el I.S. para efectos recíprocos.

A excepción del grosor mínimo de cáscara y la altura de horqueta en La Lola, los demás caracteres mostraron ser altamente heredables con valores de heredabilidad en sentido amplio (H) superiores al 70 % y muy cercanos en su mayoría al 90 %.

En cuanto al mecanismo de herencia, se demostró que el grosor máximo de la cáscara es el único carácter gobernado en mayor grado por la acción de genes de dominancia y epístasis. Los demás caracteres estudiados son gobernados mayormente por genes de efecto aditivo.

SUMMARY

Inheritance of certain pod and tree characters of cocoa (T. cacao L.)

Key words:

Theobroma cacao
Pod
Fork
Inheritance
Combing ability
Diallel cross

The cultivation of cocoa has become an activity of great economic and social importance.

Various techniques have been developed to increase production, amongst which the use hybrids stands out, with the limitation that little is known about the mechanism of inheritance of the different characteristics related to production.

The combining ability components of phenotypic variation and heredability for several clones was studied for different characters of the pod and stem of the cocoa tree.

The study used a 7 x 7 diallel with the clones 'Pound-7', 'Scavina-6', 'UF-613', 'UF-676', 'UF-29', 'Catongo' and 'CC-42' with 6 trees per plot and 4 repetitions in two sites: Turrialba and La Lola.

For the pod the following characteristics were studied; pod index, length, width, fresh weight, number and fresh weight of seed,

seed index, shell fresh weight and its maximum and minimum thickness. For the tree, height of the first fork was studied, being the only character that was measured in both localities.

The analysis of variance showed high statistical significance for the effect of general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA), both for the pod characters and height of branching. Only the pod index showed statistical significance for maternal effects and the seed index for reciprocal effects with the exception of minimum thickness of the shell and height of forking in La Lola, the other characters were shown to be highly heritable with broad sense heritability values (H) superior to 70 % and the majority close to 90 %.

With respect to the mechanism of inheritance it was shown that the maximum thickness of the shell is the only character governed to any great degree by the action of genes of dominant or epistatic nature. The other characters studied are principally controlled by genes with additive effects.

LISTA DE CUADROS

En el texto

Cuadro N ^o		Página
1	Longitud promedio (cm) de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba, Costa Rica, CATIE, 1984	24
2	Diámetro promedio (cm) de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	26
3	Peso promedio (gramos) de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	29
4	Grosor máximo promedio (cm) de la cáscara de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	32
5	Grosor mínimo promedio (cm) de la cáscara de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	35
6	Número promedio de almendras por mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	38
7	Peso húmedo promedio (gramos) de las semillas de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	41
8	Peso promedio (gramos) de la cáscara de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	43
9	Índice de mazorca promedio de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	46

Cuadro N ^o		Página
10	Indice de semilla promedio de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	50
11	Altura de horqueta promedio (cm) de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	54
12	Altura de horqueta promedio (cm) de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	56
13	Habilidad combinatoria general (HCG) para once caracteres de 7 clones de cacao utilizados en un dialelo. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	59
14	Estimaciones de varianza genética aditiva (VA), genética dominante (VD), ambiental (VE), fenotípica total (VP) y heredabilidad en sentido estricto (h^2) y en sentido amplio (H) para diferentes caracteres del fruto, semilla y árbol de cacao de cruces dialélicos entre 7 clones. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	64
 <u>En el Apendice</u>		
1A	Descripción de siete cultivares empleados como progenitores en los experimentos dialélicos de Turrialba y La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	78
2A	Cuadrados medios estimados para los diferentes caracteres de mazorca y la semilla de cacao estudiados en cruces dialélicos completos entre 7 padres. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	79
3A	Coefficientes de correlación estimados para algunos caracteres del fruto, la semilla y el árbol de cacao de cruces dialélicos entre 7 clones. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	80

4A	Cuadrados medios estimados para la altura de horqueta del árbol de cacao estudiada en cruces dialélicos completos entre 7 padres bajo las condiciones de Turrialba y La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	81
5A	Resumen acumulado de datos agroclimáticos de las estaciones agrometeorológicas del CATIE en Turrialba y La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984	82

1. INTRODUCCION

El cacao (Theobroma cacao L.) pertenece al orden Malvales, familia Esterculiaceae. Actualmente es cultivado en todos los países que poseen condiciones aptas para su explotación, habiéndose convertido en una actividad de gran importancia económica y social.

Con la finalidad de incrementar la producción han sido desarrolladas diversas técnicas entre las que se destaca la producción de material híbrido. Resultados positivos pueden obtenerse con esta técnica, pues la variabilidad genética de la especie es bastante grande.

Muy poco se conoce acerca del comportamiento genético de los caracteres que determinan el rendimiento, y gran parte de los resultados que aquí se presentan son los primeros que se obtienen en este cultivo.

El estudio fue realizado con el objetivo de medir la heredabilidad y la habilidad combinatoria general de algunas características del fruto y del tallo de cruces biconales de cacao, así como determinar en que proporción intervienen los genes de efecto aditivo, los genes de efecto dominante y el ambiente en la composición de la varianza fenotípica de dichas características.

2. REVISION DE LITERATURA

Cruzamientos dialélicos

La técnica que involucra cruces dialélicos ha sido usada en problemas concernientes a herencia cuantitativa (Griffing 1956b) y permite investigar las propiedades genéticas de líneas homocigotas tal como medir la varianza aditiva y dominante, así como detectar interacción génica no alélica (Hayman 1954, Johnson 1963). Jinks (1954) considera que el cruzamiento dialélico es un método eficiente en maíz y tabaco para obtener en forma rápida un conocimiento general del control genético de un carácter, a la vez que arroja luz sobre la base genética de la heterosis en descendencias F1 de líneas homocigotas.

Según Griffing (1956b), el método experimental utilizando cruces dialélicas puede variar, dependiendo de si se incluye o no los padres y las cruces recíprocas, originando cuatro métodos:

- Método 1: comprende los padres, las cruces F1 y las recíprocas, resultando un total de p^2 combinaciones.
- Método 2: incluye los padres y las cruces F1, para un total de $p(p+1)/2$ combinaciones.
- Método 3: evalúa las cruces simples y las recíprocas sin incluir los padres. El total de combinaciones está dado por $p(p-1)$.
- Método 4: se evalúan únicamente las cruces simples, para un total de $p(p-1)/2$ combinaciones.

Para cada método se ha desarrollado una forma específica de análisis. El siguiente es el modelo matemático para analizar el experimento dialélico del tipo 1 de Griffing:

$$X_{ij} = u + g_i + g_j + S_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + e_{ijkl}$$

donde u : promedio de la población

$g_i(g_j)$: efecto de la habilidad combinatoria general para $i + h(j$ y $h)$ padres, con $i, j = 1 \dots h$

S_{ij} : efecto de la habilidad combinatoria específica para las cruas entre los i y j padres, tales que $S_{ij} = S_{ji}$

r_{ij} : representa los efectos recíprocos

$m_i - m_j$: representa los efectos maternos

e_{ijkl} : efecto ambiental asociado con la $ijkl$ observación individual.

Cuando el cruzamiento dialélico es empleado en herencia cuantitativa para estimar parámetros genéticos, las siguientes condiciones deben ser cumplidas (Griffing 1956b, Allard 1956, Gilbert 1958, Kempthorne 1956, Le Clerg 1967).

- 1- La población parental debe tener cruzamientos al azar y estar en equilibrio.
- 2- El grupo experimental de líneas debe ser una muestra al azar de una población de líneas endocriadas
- 3- La segregación es diploide normal
- 4- Ausencia de ligamiento.

De acuerdo con Griffing (1956b) el análisis de los experimentos de cruza dialélicas proporciona información sobre los componentes genéticos aditivos y no aditivos de la varianza genotípica de la población parental. La varianza fenotípica poblacional puede dividirse en un componente genético y otro ambiental de la siguiente manera:

$$V_P = V_G + V_E \quad \text{y} \quad V_G = V_A + V_{NA}$$

Así $V_P = V_A + V_{NA} + V_E$

Donde: V_P = varianza fenotípica

V_G = varianza genotípica

V_A = varianza genotípica aditiva

V_{NA} = varianza genotípica no aditiva

V_E = varianza ambiental

La varianza genotípica no aditiva puede dividirse en dominante y epistática.

Al efectuarse la partición de la varianza hereditaria, Cockerham (1954) considera que la varianza aditiva resulta de los efectos promedios de los genes, y atribuye los efectos de dominancia y epístasis a interacciones alélicas y no alélicas respectivamente.

La interacción entre el ambiente y el genotipo en el cruce dialélico es revelada por la heterogeneidad de las varianzas dentro de padres y familias F1 (Hayman 1954).

Las cruza dialélicas son una manera de estimar la habilidad combinatoria de cada padre, concepto que ha tomado importancia creciente en mejoramiento de plantas y animales (Griffing 1956a), y que se define como la capacidad o aptitud que posee un progenitor de producir descendencia deseable (Welsh 1981).

Sprague y Tatum (1942) definen la habilidad combinatoria general como el comportamiento promedio de un progenitor en combinaciones híbridas diferentes y la habilidad combinatoria específica como el comportamiento de un progenitor en ciertas combinaciones y que resultan ser mejores o peores de acuerdo a lo que podría esperarse sobre el comportamiento promedio de los padres involucrados. La habilidad combinatoria general es principalmente resultado de la acción de genes aditivos, mientras que la habilidad combinatoria específica es función de la acción de genes dominantes y epistáticos (Sprague y Tatum 1942, Welsh 1981). Este último autor considera que también genes aditivos intervienen en la expresión de la habilidad combinatoria específica, además destaca que uno de los principales esfuerzos en cualquier programa de mejoramiento es identificar la habilidad combinatoria.

Al tenerse la partición de la varianza fenotípica, esto nos permite el cálculo de la heredabilidad, la cual es la proporción de la variación total causada por el genotipo (Welsh, 1981). Se utilizan dos conceptos de heredabilidad que se definen de la siguiente manera:

1. Heredabilidad en sentido amplio $H = \frac{V_G}{V_P}$

2. Heredabilidad en sentido estricto $h^2 = \frac{V_A}{V_P}$

donde V_G = varianza genotípica

V_P = varianza fenotípica

V_A = varianza aditiva

Longitud y diámetro de mazorca

El tamaño del fruto es expresado por la longitud y el diámetro del mismo. Algunos autores lo consideran como uno de los principales indicadores de la producción (Soria, Ocampo y Páez, 1974; Soria, 1975), con lo cual están de acuerdo Cope y Bartley (1955) siempre y cuando haya correlación con el tamaño de semilla. El control genético para este carácter parece ser cuantitativo (Esquivel y Soria, 1967).

Pound (1933) considera que la longitud de la mazorca decrece de acuerdo a su posición en el árbol y que además, en época seca se reducen todas las dimensiones del fruto, lo que fue confirmado por Ostendorf (1957). Pound (1933) añade que, en general, los árboles que presentan amplia variación en la longitud de los frutos, también la presentan en el diámetro, observación con la que coincide Glendinning (1963), quien determinó que el tamaño de mazorca dentro de un mismo árbol varía ampliamente.

Ostendorf (1957) considera que la longitud de la mazorca es un carácter poco práctico en la identificación de clones, en cambio Enríquez (1966) afirma que si puede ser utilizado en la práctica para discriminar clones.

En una investigación realizada en Nigeria, Wessel y Toxopeus (1969) determinaron que la asociación que existe entre la longitud de la mazorca y número de semillas por mazorca es alta en setiembre pero no en junio. Estos autores señalan que tal correlación se da bajo condiciones óptimas de desarrollo de la mazorca. La correlación entre el tamaño y número de mazorcas producidas es negativa (Bartley s.n.t.).

Carletto (1979) determinó que los frutos de híbridos en que interviene el cultivar 'Scavina-6' (SCA-6) son pequeños en relación con otros híbridos.

Con el empleo de la descendencia del cruce de cultivares trinitarios por amazónicos, se halló una heredabilidad de 55 % para la longitud de la mazorca y de 63 % para el diámetro (Soria, Ocampo y Páez, 1974).

Peso de mazorca

La variación de este caracter es considerablemente grande (Pound 1933, Koppers 1953, Burgos 1954, Soria 1975). El primer autor atribuye esta amplia variabilidad a:

1. número de almendras
2. grado de madurez de la mazorca
3. variación en el peso entre las diferentes almendras
4. época del año en que madura la mazorca

Burgos (1954) considera que esta variación podría reducirse si el tamaño de muestra es mayor de veinte frutos por árbol, y es opinión de Enríquez (1966) que si se deseara emplear este caracter para discriminar clones no resultaría práctico pues se requiere de un número muy alto de medidas para tener la muestra mínima representativa.

Ruinard (1964) al trabajar con una población de cacao trinitario obtuvo un peso fresco promedio de fruto menor durante la cosecha prin-

cipal (338 g) que durante los meses restantes (388 g), aunque el cociente peso de cacao fresco/peso de mazorca prácticamente permaneció constante.

Glendinning (1963) señala que es posible que el peso de la mazorca sea producto del tamaño y número de almendras. Esto no coincide del todo con resultados obtenidos previamente por Ruinard (1961). El señala que el incremento en el peso del fruto se debe más al incremento del peso de las semillas que al número promedio de las mismas. Esta afirmación se basa en la correlación significativa que se presentó entre el peso de la mazorca y el peso de semilla fresca ($r = 0,71$), mientras que al asociar el peso del fruto con el número de semillas la correlación no fue significativa.

En un estudio realizado con varios híbridos de los progenitores 'Scavina-6', 'Pound-7', 'Catongo' y algunos 'UF', se determinó que los pesos promedio mayores del fruto se obtienen al cruzar 'Catongo' con algún 'UF' (Carletto 1979).

Soria, Ocampo y Páez (1974) obtuvieron un valor de heredabilidad para este carácter de 57 %.

Grosor de cáscara

El grosor de cáscara está regulado por el genotipo del progenitor femenino (Wessel y Toxopeus 1969) y es una característica muy homogénea dentro de la mazorca pero muy variable entre mazorcas (Pound 1933, Enríquez 1966). Pound (1933) considera que son necesarios treinta frutos para caracterizar el árbol, tomando solo una medida en cada fruto.

El grosor de la cáscara está relacionado con la posición de la mazorca en el árbol, decreciendo de acuerdo a si se encuentra en el tronco, en la rama principal o en ramas finas (Pound 1933). Condiciones adversas dan como resultado una disminución en el grosor de la cáscara del fruto (Ostendorf 1957), ocurriendo esto también por exceso de madurez del mismo (Enríquez 1966). Soria (1975) también considera que este carácter es afectado por el ambiente.

Número de semillas por mazorca

El número de semillas por mazorca se considera el componente principal de rendimiento (Lockwood y Edwards 1980).

Kuppers (1953) afirma que es un carácter poco variable, mientras que para Enríquez (1966), Jacob (1969) y López (1984) el número de semillas por mazorca tiene amplia variabilidad incluso dentro de un mismo clon. Engels (1983) determinó que el número de semillas está afectado negativamente por una cáscara gruesa del fruto.

Esta variable está determinada por diferentes factores que actúan o interactúan, entre los que se citan la variación en el número de óvulos funcionales, la inconsistencia de la polinización natural, la incompatibilidad, la variación en el número de óvulos que son fertilizados y el número de embriones que desarrollen normalmente (Jacob y Atanda 1973, Martinson 1976, Lockwood y Edwards 1980). Lo anterior confirma lo que años antes aseverara Jacob (1969) acerca de que el número promedio de semillas por mazorca es más bajo que el número de óvulos por ovario.

La fuente de polen es otro factor considerado por Jacob y Toxopeus (1971) como responsable de la variación en el número de semillas por mazorca, lo cual no es compartido por Martinson (1976), quien encontró que el número de semillas varía en forma similar para polinización controlada y para polinización natural.

Hardy (1961) y Glendinning (1964) coinciden en que el tamaño de mazorca está relacionado con el número de semillas. Este último autor había manifestado en un trabajo previo (1963) que no se conoce en detalle el control genético del número de semillas.

La heredabilidad de este carácter fue estimada en 43 % para un único período de cosecha (Soria, Ocampo y Páez 1974). López (1984) encontró un valor de heredabilidad en sentido estricto de 17 % y de 27 % para el sentido amplio, reflejando un fuerte efecto del ambiente sobre el carácter en cuestión.

La cantidad promedio de semilla por mazorca que López obtuvo para 'Scavina-6', 'Pound-7', 'UF-613' y 'UF-676' fue de 29,2, 46,9, 37,1 y 34,7, respectivamente.

Peso húmedo de semilla

Wessel y Toxopeus (1969) encontraron alta correlación con el número de semillas por mazorca. López (1984) determinó que ese valor es altamente significativo pero no muy alto (0,43).

Según López (1984) la heredabilidad del carácter fue de 13 % y 37 % para el sentido estricto y amplio, respectivamente, donde resalta el efecto que ejerce el ambiente, resultado que coincide con lo que determinó Humphries (1941) con respecto a que el peso húmedo de las

semillas es muy influenciado por la precipitación de los meses durante los cuales se desarrolla la mazorca, existiendo correlación positiva. López (1984) no detectó significancia de los efectos de habilidad combinatoria general, efectos maternos y efectos recíprocos, pero si destaca que hay significancia al 5 % de los efectos de habilidad combinatoria específica. En cuanto a la habilidad combinatoria general para este caracter, el mencionado investigador encontró para 'Scavina-6', 'Pound-7', 'UF-613' y 'UF-676' los siguientes valores: -13,3, 6,7, -0,4 y 6,9, respectivamente. Este autor no incluyó el peso de placenta, y en el dialelo con que trabajó el peso más alto correspondió al cultivar 'UF-676' (230 g) y a las descendencias en que intervino como progenitor. El cultivar 'Scavina-6' presentó el peso más bajo (134 g) así como algunas de sus descendencias. Chalmers (1972) basándose en ocho años de cosecha, obtuvo un peso húmedo de semillas para el cultivar 'Scavina-6' de 68 g.

Monteiro y colaboradores (1984) determinaron un valor de habilidad combinatoria general para dos años de cosecha del cultivar 'UF-613' de 3,8 y un peso promedio de semilla fresca igual a 93 g, en tanto que para este mismo cultivar, López (1984) encontró un peso de 179 g. Valga la oportunidad para anotar que la investigación de López se realizó en una parte de los árboles empleados en este estudio, y que además los frutos de los cuales extrajo las almendras para hacer su trabajo fueron producto de polinización artificial.

Peso de cáscara

Soria (1975) considera que es un caracter que muestra gran variabilidad, motivado esto por los diferentes factores que influyen sobre el grosor de la misma. La cáscara representa $3/4$ partes del peso del fruto (Boussard 1979).

Indice de mazorca (I.M.)

El índice de mazorca es el número de mazorcas necesario para hacer un kilogramo de cacao fermentado y seco (Soria 1975). Difiere mucho de un árbol a otro. En algunos casos se necesitan más de 44 frutos para obtener un kilo de cacao seco, en otros casos se necesitan solo 13 (Pound 1932).

Ampuero (1960) hace ver que un árbol que necesite más de 20 mazorcas para producir un kilo de cacao seco no es aceptable a menos que posea otras características sobresalientes, lo anterior es válido para poblaciones de cacao "Nacional" del Ecuador.

En La Lola, Costa Rica, se determinó un índice de mazorca para 'UF-613' de 20,9 y de 27,2 para 'Scavina-6', mostrando la mayoría de los árboles de híbridos interclonales, índices de mazorca cercanos al padre de mazorcas más grandes, lo que parece indicar que factores dominantes controlan el tamaño de mazorcas grandes (Esquivel y Soria 1967).

Para 'Scavina-6', Ampuero y Alvarado (1960) determinaron que el índice de mazorca fue de 31,5, mientras que Enríquez (1961)

determinó un índice de 27,2. Para los híbridos 'UF-613 x UF-29', 'UF-613 x Catongo' y 'UF-29 x Catongo', los índices de mazorca obtenidos fueron de 16,6, 15,7 y 18,5 respectivamente (Enríquez y Paredes 1981).

El índice de mazorca junto con el índice de semilla constituye uno de los principales criterios de selección de clones sobresalientes en América Latina y Trinidad, y debe tomarse en cuenta en los procesos de selección (Burgos 1955, Barros-Nieves 1965, Jacob y Atanda 1973).

El índice de mazorca constituye una medida indirecta del tamaño de mazorca, y es afectado por factores internos de la planta, como edad, localización de la mazorca en el árbol y por factores externos como suelos y varios agentes climáticos (Soria 1966, Esquivel y Soria 1967). Engels (1983) encontró que el I.M. es independiente del número de semillas, pero que si muestra correlación negativa con el tamaño de semilla, por lo que opina que es más conveniente mejorar para el tamaño que para el número de semillas.

Índice de semilla (I.S.)

El índice de semilla expresa el peso seco de una semilla fermentada y secada siendo el mínimo comercial de 1,0 g por semilla. Se considera que este es un carácter que el mejorador debe considerar al practicar selección (Soria 1966, Burgos 1955, Barros-Nieves 1955, Cope y Bartley 1955).

Enríquez (1961) determinó para el clon 'Scavina-6' un índice

de semilla de 0,8. Combinaciones en las cuales interviene este cultivar poseen índices de semilla de valor bajo (< 1) (Mariano, García y Vello 1969, Reyes y Pérez 1971). Cruzamientos en los cuales interviene el clon 'UF-613' poseen valores altos (Mariano, García y Vello 1969).

Para los híbridos 'UF-29 x Catongo', 'UF-613 x Catongo' y 'UF-613 x UF-29', Enríquez y Paredes (1981), obtuvieron índices de semilla de 1,44, 1,64 y 1,68, respectivamente.

Altura de horqueta

La altura en la que el tallo principal presenta la primera horqueta es muy variable, pues no existe razón morfológica o genética que la determine, por lo tanto se atribuye a factores fisiológicos (Cheesman 1932). Desrosiers (1965) determinó, en siete híbridos, que la regresión entre altura de horqueta y el rendimiento no es significativa. En tanto que Soria (1964), con tres descendencias híbridas y tres de polinización abierta, obtuvo que los coeficientes de correlación del promedio de altura de horqueta con el rendimiento promedio en número de mazorcas fueron bastante altos durante tres años consecutivos (0,94, 0,95 y 0,97), y agrega que la altura de la horqueta varió muy poco después de los dos años de edad de la planta.

Con respecto a la relación que existe entre la altura de horqueta y el diámetro del tronco, Moses y Enríquez (1979) encontraron una correlación negativa entre aumento en altura de horqueta e incre-

mento del diámetro. También es negativa la correlación entre altura de horqueta y número y peso de los chupones¹. Estos autores midieron altura de horqueta y diámetro del tronco en diferentes épocas y obtuvieron un coeficiente de correlación positivo en cada una.

En ensayos de descencencias realizados en Costa Rica, Soria (1975) observó que el cultivar 'UF-613' y líneas 'Catongo' transmiten el hábito de horqueta baja.

¹ Brotes vegetativos.

3. MATERIALES Y METODOS

Localización de los experimentos

El material genético del cual se tomaron los datos para el presente estudio fueron extraídos de un dialelo 7 x 7 establecido en agosto de 1972 en Turrialba, Costa Rica (602 msnm, temperatura promedio diaria: 22,5°C, precipitación anual: 2645 mm). El mismo experimento fue plantado en setiembre de 1972, en la Finca Experimental de cacao La Lola (40 msnm, temperatura promedio diaria: 25,3°C, precipitación anual: 3652 mm)^{1/}. El resumen de los datos climatológicos de ambas localidades se presenta en el Cuadro 5A.

Material experimental

Se utilizaron siete cultivares padres y sus descendencias híbridas obtenidas de las cruzas en ambos sentidos de unos con otros. Los cultivares que se usaron son los siguientes: Pound-7 y Scavina-6 que pertenecen al tipo genético forastero amazónico; UF-613, UF-676 y UF-29 del tipo genético trinitario; Catongo de tipo genético común de Brasil; y CC-42 de tipo genético híbrido trinitario de Costa Rica.

Las características que describen este material genético se hallan en el Cuadro 1A.

^{1/} Archivos de la Estación Meteorológica del CATIE. Turrialba, Costa Rica, 1986.

Diseño experimental

El experimento tanto en La Lola como en Turrialba fue diseñado como un dialelo completo y establecido en el campo bajo una disposición de bloques completos al azar con cuatro repeticiones y parcelas de seis árboles plantados a 3 x 3 metros. El número de tratamientos es de 49 desglosados de la siguiente manera: los siete padres, 21 cruzas F1 y 21 cruzas recíprocas. No hay borde entre parcelas ni entre repeticiones, solo alrededor de toda el área que cubre el experimento.

VARIABLES EVALUADAS

De la mazorca se estudiaron las siguientes características: índice de mazorca, largo, ancho y peso fresco; número y peso fresco de las semillas con mucílago, índice de semilla, peso fresco de cáscara así como grosor máximo y mínimo de ésta.

Del árbol se estudió la altura de la primera horqueta.

PROCEDIMIENTO

En 1976 se inició la toma de datos quincenal en lo que respecta a caracteres métricos del fruto, y fue llevada a cabo únicamente en Turrialba durante 8 años. La altura de horqueta se evaluó en abril de 1984 en los dos sitios.

Los frutos se cosechaban maduros y se les indentificaba de acuerdo a tratamiento, repetición y número de árbol del cual fueron

cortados. Se les llevaba a las instalaciones del beneficio de cacao del CATIE donde se les tomaban todos los datos según el siguiente procedimiento:

1. Longitud de la mazorca: regla milimétrica
2. Diámetro de la mazorca: regla milimétrica
3. Peso fresco de la mazorca: balanza con graduaciones de 25 gramos
4. Grosor de cáscara: la mazorca se cortaba transversalmente a la mitad y con un calibrador (vernier) de acero graduado en milímetros se hacían las mediciones. El grosor máximo fue medido en el lomo y el grosor mínimo se tomó en el surco entre 2 pares de lomos.
5. Peso húmedo de las semillas: se pesaron las semillas frescas y con mucílago en la misma balanza en que se pesó la mazorca.
6. Número de semillas: en cada mazorca se contaron todas, excepto las aplastadas, o sea aquellas que no poseen cotiledón.
7. Peso de la cáscara: se obtuvo por diferencia entre el peso del fruto entero y el peso de las semillas frescas.
8. Índice de mazorca: se obtuvo multiplicando por mil el número de mazorcas producidas y dividiendo ese valor por el peso seco de todas las semillas obtenidas.
9. Índice de semilla: se obtuvo multiplicando el peso húmedo de las semillas por 0,4 (factor de conversión) y dividiendo ese valor entre el número de semillas.

10. Altura de horqueta: se midió desde el nivel del suelo hasta el punto en que se presenta la primera ramificación del tronco, empleando una regla graduada en centímetros.

Se emplearon en el estudio todos los frutos que fue posible cosechar maduros y en buen estado, variando este número desde uno hasta 140. El 65 % de los árboles aportaron más de 30 frutos.

La diferencia en el número de frutos por árbol se debió a que hay árboles más productores que otros y también a la muerte de algunos después de haber iniciado la producción.

Manejo de los experimentos

Tanto en Turrialba como en La Lola, han recibido prácticas culturales que usualmente se emplean en este cultivo. En la primera localidad la sombra está constituida por árboles de Inga sp. y en La Lola por Erythryna poeppigiana.

Análisis estadístico de la información

Todos los datos fueron sometidos al análisis de varianza y a la Prueba de Duncan ($p = 0,05$) cuando se encontró significancia.

El análisis genético fue realizado tomando como base el programa para cruzamientos dialélicos desarrollado por Martínez (1975) y que da estimaciones de los componentes de habilidad combinatoria general (HCG), habilidad combinatoria específica (HCE), efectos maternos (EM) y efectos recíprocos (ER).

El modelo matemático fue descrito en la página 3 y a continuación se presentan los valores esperados de los cuadrados medios (análisis de varianza) para el diseño dialéctico de Griffing en bloques al azar.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Valores esperados de los cuadrados medios
Repeticiones	$r-1$	
Cruzas	$p^2 - 1$	
HCG	$p - 1$	$V_e + \frac{2r(p - 1)}{p} V_s + 2rp V_g$
HCE	$p(p - 1)/2$	$V_e + \frac{2r(p^2 - p + 1)}{p^2} V_s$
EM	$p - 1$	$V_e + 2rV_r + 2rpV_m$
ER	$(p - 1) (p-2)/2$	$V_e + 2r V_r$
Error	Diferencia	V_e
Total	$rp(q + p - 1)$	

Interpretación:

p = padres

r = repeticiones

V_e = cuadrado medio esperado del error

V_r = cuadrado medio esperado de efectos recíprocos

V_m = cuadrado medio esperado de efectos maternos

V_s = cuadrado medio esperado de HCE

V_g = cuadrado medio esperado de HCG

El criterio de prueba para la significancia de los efectos se tomó de Martínez (1975) y es el siguiente:

Efecto	Error apropiado	Criterio de prueba (F_C)
HCG	CM(HCE)	CM(HCG)/CM(HCE)
HCE	CM(error)	CM(HCE)/CM(error)
EM	CM(ER)	CM(EM)/CM(ER)
ER	CM(error)	CM(ER)/CM(error)

El análisis se realizó considerando un diseño de bloques al azar con 49 tratamientos y cuatro repeticiones, tomando los promedios por parcela.

Análisis genético

La estimación de los parámetros a partir de los cuadrados medios obtenidos fue por medio de las siguientes fórmulas:

$$CM(ACE) = CM(error) + 8 \sigma_s^2$$

$$CM(ACG) = CM(error) + 8 \sigma_s^2 + 40 \sigma_g^2$$

Para la obtención de las estimaciones de las varianzas genética aditiva (V_A) y no aditiva (V_{NA}), se consideró que $\sigma_g^2 = 1/4 V_A$ y $\sigma_s^2 = 1/4 V_{NA}$, resultando la varianza fenotípica total en $V_P = V_A + V_{NA} + V_E$, donde V_E = varianza del error.

La heredabilidad en el sentido estricto fue obtenida de la relación

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P} \quad \text{y en el sentido amplio} \quad H = \frac{V_A + V_{NA}}{V_P}$$

4. RESULTADOS Y DISCUSION

Largo de mazorca

Las diferencias entre promedios alcanzaron significación en el largo de la mazorca entre padres.

El clon 'Catongo' es el que presenta las mazorcas de menor longitud con un promedio de 13,80 cm, en tanto que el 'UF-613' con 19,05 cm es el padre de mazorcas más largas, seguido por el 'UF-676' con 18,19 cm. En el Cuadro 1 se muestran las longitudes promedio de los clones de las descendencias de sus cruzas, observándose que la tendencia que siguen las descendencias de cada padre es variable. Así tenemos que no son las de 'Catongo' las de menor largo promedio de mazorca, sino que son las de 'CC-42', tanto si se le emplea como madre o como padre.

El cultivar 'UF-676' al intervenir como madre o como padre, produjo híbridos cuyas mazorcas alcanzan la mayor longitud promedio, pese a no ser este el progenitor de mazorcas más largas.

Del total de tratamientos, es el cultivar 'UF-613' el que produce las mazorcas más largas, seguido por la descendencia de la cruce de 'UF-676 x UF-613' con 18,57 cm, el clon 'UF-676' con 18,18 y el cruzamiento recíproco al anterior con 18,13 cm.

El clon 'CC-42' al cruzarse con los dos clones de mazorca grande, produce descendencia cuyas mazorcas son menores en longitud que el promedio general, excepto cuando se le emplea como padre en la cruce con 'UF-676', no obstante en ningún caso superan en lon-

Cuadro 1. Longitud promedio (cm) de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

$\frac{\sigma^2}{\sigma^2}$	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	15,48	16,01	16,90	15,15	15,91	17,17	17,18	16,26
CAT	15,61	13,80	15,00	13,36	14,63	16,58	16,71	15,10
POUND-7	16,94	14,84	16,54	15,26	16,35	17,07	17,40	16,34
CC-42	15,30	13,72	14,74	14,70	13,96	15,36	15,71	14,78
UF-29	15,19	14,53	16,61	13,76	15,34	15,96	16,89	15,47
UF-613	16,78	16,33	17,82	15,77	15,75	19,05	18,13	17,09
UF-676	17,16	17,24	16,95	16,14	18,08	18,57	18,18	17,47
Promedio	16,06	15,21	16,37	14,87	15,72	17,11	17,17	16,07

gitud al promedio de los padres.

Los efectos maternos (EM) y recíprocos (ER) no fueron estadísticamente significativos, lo cual indica que al hacer los cruzamientos es indiferente el cultivar que se emplea como madre (Cuadro 2A).

Hay una correlación altamente significativa entre el largo de la mazorca y la mayoría de las variables evaluadas (Cuadro 3A). No obstante su relación es bastante baja con el número de semillas por mazorca. Con respecto a esto, Wessel y Toxopeus (1969) determinaron que esta relación en Nigeria es baja en junio y alta en septiembre, debido a que las mazorcas cosechadas en este mes se han desarrollado bajo condiciones óptimas. Las mazorcas de mayor longitud son las de mayor peso, tendencia que sigue el peso húmedo de la semilla, tal como lo demuestra la alta relación presente en el Cuadro 3A. Entre el largo de la mazorca y el índice de mazorca existe una correlación negativa, lo cual es lógico suponer pues esto explica que a mayor tamaño de las mazorcas, menor número de éstas serán necesarias para ajustar un kilogramo de cacao fermentado y seco.

Diámetro de mazorca

Entre los padres hay diferencias significativas según la prueba de Duncan. 'Scavina-6' es el progenitor de menor diámetro con 7,04 cm y 'UF-613' con 9,80 cm el de mayor diámetro, seguido por 'Catongo' con 9,56 cm.

Los diámetros promedio de las mazorcas de los clones padres y las descendencias de sus cruzas se presentan en el Cuadro 2, obser-

Cuadro 2. Diámetro promedio (cm) de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

$\frac{\text{♀}}{\text{♂}}$	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	7,04	7,59	7,21	7,15	7,24	7,35	7,43	7,29
CAT	7,55	9,56	7,99	8,04	8,47	9,15	8,98	8,53
POUND-7	7,39	8,10	8,39	7,95	8,33	8,33	8,34	8,12
CC-42	7,46	8,16	7,88	8,42	7,78	8,07	8,28	8,01
UF-29	7,48	8,33	8,72	7,63	8,48	8,47	8,66	8,26
UF-613	7,32	9,22	8,41	8,46	8,57	9,80	8,67	8,63
UF-676	7,71	9,01	8,12	8,12	8,99	8,63	8,76	8,48
Promedio	7,42	8,57	8,10	7,97	8,27	8,54	8,45	8,19

vándose que 'Scavina-6' transmite a su descendencia el diámetro pequeño de mazorca, incluso cuando se le cruza con 'UF-613' y 'Catongo'. Este resultado concuerda con el obtenido por Carletto (1979) quien determinó que los frutos de híbridos en que interviene 'Scavina-6' son pequeños en relación con los de otros híbridos.

De los 49 tratamientos que conforman el dialelo 'Scavina-6' participa en 13 de ellos, los cuales a su vez se hallan entre los 14 tratamientos que presentan el diámetro más pequeño, resultados que indican dominancia de los genes que gobiernan este caracter en 'Scavina-6' sobre los otros genes que intervienen para determinar el diámetro de las cruzas.

Los cuatro tratamientos que presentan el mayor diámetro de mazorca son: los cultivares 'UF-613' y 'Catongo' y las descendencias de la crusa y el recíproco de ellos, habiendo diferencias significativas entre ellos y el resto de los tratamientos. En el caso de las cruzas su diámetro fue superior al promedio de los padres.

La crusa en ambos sentidos de los padres con valores extremos produce descendencias cuyo diámetro de mazorca es de un valor más próximo al padre de mazorca de menor diámetro ('Scavina-6') confirmándose la dominancia antes citada.

Al actuar 'Catongo' como padre polinizador, el promedio de las descendencias supera a los demás cruces, seguido por 'UF-613', mientras que cuando interviene como madre en las cruzas, es el promedio de 'UF-613' y las descendencias el de valor mayor.

Los efectos maternos y los recíprocos no fueron significativos, lo cual se refleja en la similitud de respuesta entre la F1 de los

cruzamientos y sus recíprocos.

La correlación del diámetro de la mazorca, (Cuadro 3A), con el peso de mazorca, peso húmedo de semillas y el peso de la cáscara es positiva y altamente significativa, así como con el índice de semilla. Pero al igual que con el largo de la mazorca, el diámetro y el índice de mazorca presentan correlación negativa y también altamente significativa. Todo lo anterior indica que debemos buscar padres que al ser cruzados entre sí, produzcan descendencia de gran longitud y diámetro de mazorca para así tener altos IS y bajos IM. En el presente trabajo esto se ha logrado, pues como sabemos, largo y diámetro definen el tamaño del fruto, y ambos mostraron alta significancia de los efectos de HCG y HCE (Cuadro 2A). Además, para el largo y diámetro de la mazorca, los valores de h^2 son muy similares y los de H son iguales, lo cual constituye una evidencia del control genético existente sobre el tamaño del fruto, basado en su mayor parte en la acción de genes aditivos.

Peso de mazorca

En el Cuadro 3, el cultivar 'UF-613' con 843,39 gramos es el de mazorcas más pesadas, seguido por 'UF-676' con 705,52 gramos, en tanto que 'Scavina-6' es el padre que produce las mazorcas más pequeñas, cuyo peso es de 426,83 gramos.

En cuanto a las descendencias, se observa en el Cuadro 3, que son las de 'UF-613' las que muestran el mayor peso promedio, seguidas de las de 'UF-676', mientras que las descendencias de 'SCA-6' son las de menor peso promedio.

Cuadro 3. Peso promedio (gramos) de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

$\frac{\sigma^2}{\rho}$	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	426,83	511,67	473,80	432,40	475,70	510,54	490,48	474,49
CAT	468,23	596,56	523,05	470,79	538,11	714,21	669,22	568,59
POUND-7	501,79	511,55	593,42	507,95	600,71	603,02	593,85	558,90
CC-42	451,87	485,13	472,96	482,47	434,33	519,55	530,58	482,41
UF-29	465,82	529,16	631,79	450,40	471,61	590,71	660,82	542,90
UF-613	484,02	720,32	620,07	577,72	609,63	843,39	641,80	642,42
UF-676	536,32	700,84	575,05	527,18	705,93	679,52	705,52	632,91
Promedio	476,41	579,32	555,73	492,70	548,00	637,28	613,18	557,52

El peso de mazorca que alcanzan las descendencias de las cru-
zas de los cultivares con valores extremos es bajo, y así tenemos
que tanto las cruzas de 'Scavina-6' con 'UF-613' y 'UF-676' así como
sus recíprocos, tienen peso de mazorca alrededor de los 500 gramos,
o sea, su peso es muy cercano al padre de menor peso ('Scavina-
6'). Posiblemente esto se deba a dominancia de los genes que gobier-
nan este caracter en el citado cultivar, pues su HCG es de valor
muy bajo y negativo, como se verá más adelante (Cuadro 13).

La descendencia híbrida y el recíproco de 'UF-613 x UF-676'
no presenta heterosis, sus pesos de mazorca son inferiores al prome-
dio de sus progenitores.

Cabe señalar que el cultivar 'UF-29' al ser cruzado con el
'UF-676' produce una descendencia de peso mayor que al ser cruzado
con el 'UF-613' el cual es el cultivar de mazorca más pesada, siendo
este efecto superior cuando el 'UF-29' se usó como padre. Lo ante-
rior también se nota aunque en menor grado en el cruce con 'CC-42'
como padre, aunque su recíproco no lo muestra. Esto refleja una
especial habilidad combinatoria específica del clon 'UF-29' con el
'UF-676'.

No hay significancia de los efectos maternos y recíprocos (Cua-
dro 2A) por lo tanto es indiferente utilizar uno u otro cultivar como
padre polinizador.

En cuanto al peso, se confirma lo indicado por Carletto (1979),
con respecto a que los pesos promedio mayores del fruto se obtienen
al cruzar 'Catongo' con algún cultivar de la serie 'UF'.

El caracter peso de la mazorca muestra una correlación alta-

mente significativa (Cuadro 3A) con el peso de la cáscara ($r = 0,99^{**}$) y con el peso húmedo de la semilla ($r = 0,78^{**}$) lo que indica que el peso depende más de estos dos caracteres que del número de semillas como lo sugirió Glendinning en 1963. Las anteriores correlaciones implican que el peso y el índice de mazorca deben estar negativamente correlacionados, lo que realmente ocurre como se muestra en el Cuadro 3A.

Grosor máximo de la cáscara

Con respecto a esta característica y en lo que a progenitores se refiere, el cultivar 'UF-613' con 2,42 cm es el que posee la cifra mayor y 'Scavina-6' con 1,56 cm la menor, habiendo sido demostrado que hubo diferencias significativas entre tratamientos. Se observa en el Cuadro 4, que 'UF-613' no solo es el progenitor con el más alto grosor máximo, sino que es también el tratamiento del dialelo que presenta la cifra máxima, seguido por la descendencia de la cruce de 'Catongo x UF-613' y el recíproco con 1,99 cm y 1,99 cm respectivamente.

Los cruces de 'UF-676 x UF-29' con 1,95 cm y el recíproco con 1,93 cm estadísticamente son diferentes según la prueba de Duncan y ambos superan a los padres y al promedio de estos, lo cual se puede interpretar como una expresión clara de heterosis. Conviene resaltar que a pesar de ser 'UF-613' el cultivar con grosor de cáscara mayor, su combinación con 'UF-29' en ambos sentidos produce descendencias con valor menor que las combinaciones de 'UF-29' con 'UF-676'. Esto reafirma lo que ya fue expuesto en relación a que

Cuadro 4. Grosor máximo promedio (cm) de la cáscara de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

♀ ♂	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	1,56	1,62	1,50	1,63	1,65	1,59	1,61	1,59
CAT	1,65	1,65	1,55	1,75	1,83	1,99	1,83	1,75
POUND-7	1,53	1,58	1,78	1,63	1,84	1,64	1,67	1,66
CC-42	1,68	1,75	1,62	1,62	1,72	1,72	1,81	1,70
UF-29	1,66	1,76	1,81	1,63	1,75	1,79	1,93	1,76
UF-613	1,52	1,99	1,70	1,87	1,82	2,42	1,87	1,88
UF-676	1,64	1,81	1,65	1,73	1,95	1,77	1,82	1,77
Promedio	1,61	1,73	1,66	1,69	1,79	1,85	1,79	1,73

la HCE del 'UF-29' con 'UF-676' es de caracter muy particular.

Las cruzas en los cuales interviene el cultivar 'Scavina-6' son las que producen las descendencias cuyos frutos poseen la cáscara más delgada siendo la combinación de 'Scavina-6 x Pound-7' el tratamiento que estadísticamente ocupa el último lugar según la prueba de Duncan con 1,50 cm, seguido en orden creciente por la combinación de los cultivares con valores extremos ('UF-613 x Scavina-6') y muy cerca se ubica el recíproco (Cuadro 4). Lo anterior refleja dominancia de los genes de 'Scavina-6' sobre los de 'UF-613', y esto se reafirma por el hecho de ser 'UF-613' el cultivar que posee la más alta HCG y 'Scavina-6' el de menor valor (Cuadro 13). Son a su vez estos dos cultivares los que respectivamente presentan en su descendencia los más altos y más bajos promedios de grosor máximo de cáscara, ya sea que se empleen como madre o como padre polinizador. La similitud de los valores de los diferentes cruzamientos y sus recíprocos influyen para que los EM y ER no alcancen significancia estadística (Cuadro 2A).

La cruce de 'Catongo x UF-29' y el recíproco producen descendencia cuyo grosor máximo de cáscara es superior al de ambos padres, mostrando esto presencia de heterosis.

Cuando el grosor máximo de la cáscara se asocia con el peso de la mazorca y el peso de la cáscara, el coeficiente de correlación es de $r = 0,70^{**}$ y $r = 0,75^{**}$, respectivamente (Cuadro 3A).

Grosor mínimo de la cáscara

El cultivar 'UF-613' con 1,60 cm presenta el mayor valor y 'UF-29' con 1,07 cm el menor valor. Con respecto al promedio del clon y las descendencias de sus cruzas, 'UF-613' es el que muestra el promedio más alto, seguido por 'Catongo', tanto si son empleados como padre o madre. El cultivar 'Scavina-6' y su descendencia mostró el promedio más bajo al ser empleado en ambos sentidos (Cuadro 5).

La cruce de 'Pound-7 x Scavina-6' con 1,52 cm supera a cada uno de los padres así como al promedio de ambos y aún más, se acerca al tratamiento de mayor valor, considerándose esto una manifestación de vigor híbrido. El tratamiento recíproco a este, con un grosor mínimo de cáscara de 1,08 cm se ubica como penúltimo, sugiriendo en la primera cruce un posible efecto materno favorable de 'Pound-7', pese a que el análisis estadístico demostró no significancia de los EM. Tampoco son significativos los ER (Cuadro 2A).

Otra manifestación de heterosis se obtiene con las cruzas de 'UF-613 x Catongo' y su recíproco, los cuales son a su vez los tratamientos que se ubican como primero y segundo, según la prueba de Duncan con 1,62 cm y 1,60 cm, superando en ambos casos al promedio de los padres (Cuadro 5).

El cultivar 'UF-29' responde mejor cuando se cruza con 'UF-676' que cuando se cruza con 'UF-613', a pesar de ser este el cultivar que presenta el máximo valor de grosor de cáscara. Esto confirma lo expresado anteriormente con respecto a la HCE del 'UF-29'

Cuadro 5. Grosor mínimo promedio (cm) de la cáscara de la mazorca de cruces dialélicas entre .

7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

♀	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	1,11	1,21	1,08	1,20	1,20	1,19	1,14	1,16
CAT	1,24	1,33	1,20	1,41	1,41	1,60	1,51	1,38
POUND-7	1,52	1,22	1,30	1,23	1,34	1,24	1,20	1,29
CC-42	1,19	1,40	1,22	1,18	1,25	1,32	1,32	1,27
UF-29	1,17	1,36	1,34	1,18	1,07	1,35	1,45	1,27
UF-613	1,11	1,62	1,33	1,43	1,37	1,60	1,38	1,40
UF-676	1,14	1,40	1,20	1,30	1,45	1,31	1,36	1,31
Promedio	1,21	1,36	1,24	1,27	1,30	1,37	1,34	1,30

con el 'UF-676'. Se debe hacer notar que de los siete tratamientos que presentan los menores valores de grosor mínimo, en seis de ellos interviene el 'Scavina-6'.

El coeficiente de correlación con el peso de la mazorca y el peso de la cáscara es de valor mediano (Cuadro 3A).

En general, con respecto al grosor, Enríquez (1966) opina que éste disminuye cuando se ha cosechado el fruto sobre maduro, lo que ciertamente pudo haber ocurrido en el estudio que nos ocupa, habiendo esto aumentado el valor de la varianza ambiental, lo cual se nota en el efecto que el ambiente tuvo tanto en la expresión del grosor máximo, como en el mínimo. Esto ya había sido considerado por Soria (1975).

Número de semillas por mazorca

El número promedio de almendras por mazorca de los clones y las descendencias de sus cruzas se presenta en el Cuadro 6. Los cultivares con mayor número fueron: 'Pound-7' con 35,5 y 'UF-29' con 35,4, no existiendo diferencia significativa entre ambos según la prueba de Duncan. En su estudio, López (1984) determinó que el cultivar con el número promedio de semillas más alto fue también 'Pound-7' con 46,9 unidades por mazorca.

Los progenitores que producen las mazorcas con el menor número de semillas fueron 'UF-676' con 27,0 y 'Scavina-6' con 27,8. En cuanto al total de tratamientos del dialelo, los tres que poseen el mayor número de almendras son descendencias de cruzas en las que interviene 'Pound-7' como padre polinizador con 'Catongo',

'UF-613' y 'Scavina-6', Cuadro 6. Estos tres tratamientos son estadísticamente diferentes entre sí. 'Pound-7' se destaca también por estar presente en ocho de los primeros diez tratamientos.

Hay presencia de vigor híbrido al ser superado el promedio parental en las siguientes cruzas: 'Catongo x Pound-7', 'UF-613 x Pound-7', 'Scavina-6 x Pound-7', 'UF-613 x Catongo', 'Pound-7 x UF-613' y 'Pound-7 x Catongo', mientras que no sucede lo mismo con la descendencia de la crusa de 'UF-29 x Pound-7' y el recíproco, los cuales poseen un número de semillas inmediatamente inferior al promedio de los padres.

Los tratamientos que muestran el menor número de semillas son la crusa de 'UF-676 x CC-42' con 24,8 y el recíproco con 26,7.

No siempre los clones con valores altos al combinarse entre sí, producen descendencias cuyos frutos contienen alto número de almendras, tal es el caso de 'UF-613 x UF-29' cuyo valor se halla por debajo del promedio general, asimismo, cabe hacer notar que el cruzamiento entre clones de valor bajo tal como 'UF-676 x Scavina-6' y el inverso produjeron un número de semillas por mazorca superior al promedio de los padres.

Al combinar 'UF-613' con 'UF-676' en ambos sentidos, las mazorcas de sus descendencias contienen un número de semillas inferior al promedio de los progenitores, debido esto quizás a un parentesco cercano entre ellos.

Los números promedio de semilla encontrados en el presente trabajo para 'Scavina-6', 'UF-613' y 'UF-676' fueron de 27,8, 34,4 y 27,0, respectivamente, los cuales son inferiores a los que halló López (29,2, 37,1 y 34,7). Con relación a las diferencias que hay

Cuadro 6. Número promedio de almendras por mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

♀ ♂	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	27,8	32,6	35,9	27,2	28,2	34,1	30,9	31,0
CAT	33,6	34,7	37,7	29,4	31,2	34,0	32,3	33,3
POUND-7	34,4	35,7	35,5	34,3	35,0	35,7	33,2	34,8
CC-42	26,7	30,3	31,7	28,9	29,7	31,4	26,7	29,3
UF-29	29,3	33,9	35,1	29,5	35,4	32,3	30,6	32,3
UF-613	33,1	35,8	36,2	28,8	30,4	34,4	28,2	32,4
UF-676	32,9	33,0	31,2	24,9	29,9	32,1	27,0	30,1
Promedio	31,1	33,7	34,8	29,0	31,4	33,4	29,8	31,0

entre los resultados del presente estudio y los de López (1984), éstas pueden atribuirse a que este autor trabajó con frutos obtenidos por polinización manual, mientras que los frutos evaluados en este estudio fueron producto de polinización natural. Además, López empleó mazorcas desarrolladas en solo una estación de cosecha, y en el caso presente las mazorcas fueron cosechadas durante siete años.

La no significancia de los EM y ER (Cuadro 2A), se explica por el hecho de que los diferentes clones al ser empleados como padre o como madre, producen descendencias que muestran un comportamiento similar.

El coeficiente de correlación es positivo y altamente significativo cuando se asocia esta característica con el peso húmedo de las semillas y con el peso de mazorca (Cuadro 3A).

Engels (1983) estudiando el germoplasma del CATIE, indica que el número de semillas está afectado negativamente por una gruesa cáscara del fruto, lo cual no se presenta en este estudio con 7 cultivos, donde 'Scavina-6' es el progenitor con la cáscara más delgada y a la vez el de menor número de semillas. Además 'UF-613' es el progenitor con la cáscara más gruesa, y también uno de los que poseen el mayor número de semillas. Se verifica lo anterior con los bajos valores de correlación existentes entre número de semillas y grosor máximo y mínimo de cáscara, los cuales además no son significativos (Cuadro 3A).

Peso húmedo de semillas

El cultivar 'UF-676' con 145,01 g es el de mayor peso, seguido por 'UF-613' con 137,81 g, mientras que 'Scavina-6' con 81,97 g y 'CC-42' con 80,52 g, son los que presentan el menor peso (Cuadro 7). El promedio de las descendencias del cultivar 'UF-676' es el más alto cuando interviene como madre, pero no cuando lo hace como padre, pues en este caso es la descendencia del cultivar 'UF-613' la de promedio más alto, en tanto que 'CC-42' es el que muestra las descendencias con el menor promedio, ya sea si se le emplea como madre o padre.

El cultivar 'UF-676' es el tratamiento más alto de todos con 145,01 g, seguido por la descendencia de la cruce entre 'UF-676 x UF-613' con 142,98 g y por el cultivar 'UF-613' con 137,81 g. Con respecto a la cruce de 'UF-676 x UF-613', se puede agregar que el peso húmedo de semilla de su descendencia supera el promedio de los padres (141,40 g), en tanto que el recíproco produce mazorcas cuyo peso húmedo promedio de semillas es de 108,51 g, cifra que se aleja bastante de las anteriores. Esto insinúa un posible efecto materno que, como vimos líneas arriba, le incorpora el cultivar 'UF-676' a su descendencia cuando se le emplea como madre en combinaciones híbridas. A pesar de lo anterior, el análisis de varianza no detectó significancia estadística de los EM ni de los ER.

El cultivar 'CC-42' interviene en seis tratamientos de los siete que presentan el menor peso fresco de almendras, encontrándose entre ellos las combinaciones en los dos sentidos con 'UF-29' y 'Scavina-6',

Cuadro 7. Peso húmedo promedio (gramos) de las semillas de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

♀ ♂	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	81,96	95,13	105,11	76,85	86,97	106,75	98,45	93,03
CAT	87,19	112,07	118,65	82,99	98,49	122,26	128,17	107,12
POUND-7	112,19	114,66	114,11	106,11	110,13	129,77	128,84	116,54
CC-42	73,91	84,41	94,06	80,52	81,09	95,10	89,52	85,52
UF-29	84,22	97,28	114,51	80,52	103,48	108,62	113,27	100,31
UF-613	94,08	120,44	124,93	92,37	105,33	137,81	108,51	111,92
UF-676	101,39	133,24	118,16	100,54	115,74	142,98	145,01	122,44
Promedio	90,71	108,18	112,79	88,60	100,18	120,47	115,97	105,27

las cuales producen frutos cuyo peso húmedo promedio de almendras es menor que los promedios parentales.

El peso húmedo de la semilla corresponde al 21 % del peso de la mazorca en 'UF-676' y al 17 % en 'UF-613'.

Al asociar este caracter con el número de semillas (Cuadro 3A), se obtuvo que $r = 0,5$, valor muy similar al encontrado por López ($r = 0,4$), ambos coeficientes de correlación son altamente significativos, concordando con los resultados de Wessel y Toxopeus (1969). Un valor de correlación se obtuvo al asociar este caracter con el peso de la mazorca ($r = 0,78$), y este coeficiente fue negativo ($r = -0,97$) al asociarlo con el índice de mazorca, lo cual es de esperar, pues a mayor peso húmedo, menor será el número de frutos necesarios para ajustar un kilo de semilla fermentada y seca. Con el índice de semilla el valor del coeficiente de correlación es alto y a la vez altamente significativo.

Peso de cáscara

El peso promedio de la cáscara de los clones y las descendencias de sus cruzas se presenta en el Cuadro 8.

El cultivar que tiene la cáscara más pesada es 'UF-613' (705,58 g) y 'Scavina-6' el que posee la cáscara de menor peso (344,87 g), siendo a su vez ellos mismos los tratamientos primero y último del dialelo en cuanto a este caracter. La crusa en ambos sentidos de estos dos cultivares produce descendencias cuyo peso de cáscara es menor que el promedio de los padres y más próximo a 'Scavina-6',

Cuadro 8. Peso promedio (gramos) de la cáscara de la mazorca de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

$\frac{\sigma}{\phi}$	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	344,87	416,54	368,69	355,55	388,72	403,78	392,03	381,45
CAT	381,04	484,49	404,40	387,80	439,62	591,95	541,05	461,48
POUND-7	389,60	396,89	479,31	401,84	490,58	473,25	465,01	442,35
CC-42	377,97	400,72	378,90	401,95	353,24	424,45	441,06	396,90
UF-29	381,60	431,88	517,28	369,58	368,13	482,08	547,55	442,59
UF-613	389,94	599,88	495,14	485,35	504,30	705,58	533,29	530,50
UF-676	434,93	567,61	456,89	426,63	590,19	536,54	560,50	510,47
Promedio	385,71	471,14	442,94	404,10	447,83	516,80	497,21	452,25

lo cual evidencia una vez más la dominancia que ejercen los genes que gobiernan este carácter en el citado cultivar sobre los de 'UF-613'. Cabe hacer notar que los tratamientos en los cuales se involucra a 'Scavina-6' no superan en ningún caso el promedio general (Cuadro 8).

Un posible efecto de heterosis se presenta en la cruce en ambos sentidos de 'UF-29 x Pound-7' al superar su descendencia el promedio de los padres. Lo mismo sucede con la cruce de 'UF-676 x Catongo' y el recíproco, (Cuadro 8). A pesar de ser 'UF-29' con 368,13 g uno de los progenitores con menor peso de cáscara, al cruzarse con 'UF-676' produce descendencias con peso de cáscara bastante elevado, incluso superior a las cruces con 'UF-613', poniéndose de manifiesto una vez más la singular HCE que existe entre ambos cultivares.

La cruce de 'UF-676 x UF-613' produce descendencias cuyos frutos tienen un peso de cáscara promedio inferior al de cada uno de los padres así como al promedio de ambos. Puede considerarse beneficioso, pues como se mencionó al discutir el carácter peso húmedo de semillas, la descendencia de 'UF-676 x UF-613' produce frutos cuyo peso húmedo supera al promedio de ambos. Además de esto, se reduce el peso de la cáscara, lo cual resulta ventajoso desde el punto de vista de manejo de la producción y de la productividad misma. En esta cruce, el 21,04 % del peso de la mazorca se debe al contenido de semilla húmeda, mientras que en el recíproco esta cifra es de 16,90 %; el resto se atribuye al peso de cáscara.

Se observa en el Cuadro 2A, que no hay significancia estadís-

tica de los EM y ER, justificándose esto por el comportamiento parecido que muestran los diferentes clones y las descendencias de sus cruzas cuando aquellos son empleados como padres o como madres.

El peso de la cáscara, como promedio, ocupa $4/5$ partes del peso del fruto, cifra mayor a la estimada por Boussard (1979), quien considera que es de $3/4$ partes.

Al observar el Cuadro 3A se nota, como es de esperar, que los coeficientes de correlación al asociar peso de cáscara con largo, diámetro y peso de mazorca, así como grosor máximo y mínimo de cáscara son altamente significativos. Igual sucede al asociarlo con el peso húmedo de semilla, lo cual en programas de mejoramiento no conviene. Lo ideal sería obtener descendencias que al aumentar el peso húmedo de la semilla, redujeran su peso de cáscara lo cual sería ventajoso en cuanto a rendimiento, transporte del fruto entero y facilidad de quebrado del mismo. Con el índice de mazorca la correlación es negativa, disminuyendo el valor del índice conforme aumenta el peso de la cáscara; esto tiene que ser así, pues ya se expresó que conforme aumenta el peso de la cáscara, aumenta el peso húmedo de la semilla.

Índice de mazorca (IM)

En el Cuadro 9 se presenta el índice de mazorca promedio de los clones y las descendencias de sus cruzas, siendo 'UF-676' con 17,31 y 'UF-613' con 18,17 los de menor índice, mientras que 'CC-42' con 31,05 y 'Scavina-6' con 30,65 son los padres con los mayores valores de índice de mazorca.

Cuadro 9. Índice de mazorca promedio de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba.
 CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

$\frac{\sigma^2}{\rho}$	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	30,65	26,32	23,87	32,95	28,95	23,71	25,53	27,43
CAT	28,98	22,31	21,18	30,64	26,05	20,61	20,15	24,27
POUND-7	22,46	21,82	21,92	23,79	23,14	19,28	19,43	21,69
CC-42	33,99	29,87	26,69	31,05	31,02	26,72	28,39	29,68
UF-29	29,98	25,74	22,17	31,34	24,16	23,31	22,30	25,57
UF-613	26,96	20,96	20,12	27,10	24,15	18,17	23,78	23,03
UF-676	24,74	18,93	21,23	25,03	21,83	17,92	17,31	21,00
Promedio	28,25	23,71	22,45	28,84	25,61	21,39	22,41	24,67

En cuanto al total de tratamientos del dialelo, los de mayor índice de mazorca fueron precisamente las descendencias de la cruce de 'CC-42 x Scavina-6' con 34,0, seguido por su recíproco con 32,95 siendo sus diferencias estadísticamente significativas. Ambas combinaciones superan el promedio de los padres, lo cual es indeseable para el carácter en estudio.

Las combinaciones en ambos sentidos entre los progenitores con menor índice de mazorca producen descendencias con un valor superior al promedio de los padres y más cercano al padre de índice más alto, en este caso el 'UF-613'. Resulta notoria la diferencia existente entre la cruce 'UF-676 x UF-613' y la cruce recíproca, pues sus índices son de 17,92 y 23,78, respectivamente, observándose un aparente efecto materno de 'UF-676', cultivar que al actuar como madre produce descendencias de menor índice de mazorca promedio, no siendo así cuando actúa como padre. Al observar el Cuadro 2A se aprecia que los efectos maternos para el carácter en discusión son significativos, por lo que resulta interesante resaltar el efecto que el cultivar 'Pound-7' produce cuando se le emplea como madre, donde a excepción de la cruce con 'UF-29', las descendencias poseen índices de mazorca inferiores al promedio de los padres, lo cual es de gran importancia en programas de mejoramiento. También los cruces recíprocos con 'UF-613', 'Catongo', 'UF-676', 'UF-29' y 'SCA-6' producen descendencias con índice de mazorca promedio inferior al promedio parental. En algunos casos los promedios de las descendencias se acercan más al padre de mayor índice de mazorca, pero en otros, su valor es más cercano al progenitor de menor índice.

A continuación se ponen como ejemplo las cruzas en que interviene el cultivar 'Pound-7' para demostrar lo anterior:

	Se acerca a	I M
Pound-7 x CC-42	Pound-7	Menor
CC-42 x Pound-7	Pound-7	Mayor
Pound-7 x Catongo	Pound-7	Menor
Catongo x Pound-7	Pound-7	Menor
Pound-7 x SCA-6	Pound-7	Menor
SCA-6 x Pound-7	Pound-7	Menor
Pound-7 x UF-29	UF-29	Mayor
UF-29 x Pound-7	Pound-7	Menor
Pound-7 x UF-613	UF-613	Menor
UF-613 x Pound-7	Pound-7	Mayor
Pound-7 x UF-676	UF-676	Menor
UF-676 x Pound-7	Pound-7	Mayor

Se observa que al cruzar 'Pound-7' con los demás progenitores, sus descendencias en algunos casos poseen índice de mazorca que se acerca al del padre de mayor índice o sea al de mazorcas pequeñas y en otros se acerca al padre de menor índice, o lo que es lo mismo, al de mazorcas grandes. Se confirma lo expuesto por Esquivel y Soria (1976) en relación a que la mayoría de los árboles muestran índice de mazorca cercanos al padre de mazorca más grandes y una proporción baja se agrupa hacia el lado de mazorcas pequeñas. Se nota también que los árboles de las descendencias en que interviene 'Pound-7' como padre polinizador poseen índices de mazorca más simi-

lar a este cultivar que al de la madre.

La significancia que muestran los EM puede deberse al diferente comportamiento de los clones 'UF-676', 'Pound-7' y 'UF-613' cuando se les emplea como padre polinizador o como madre.

El valor de correlación es mediano y altamente significativo al asociarlo con el número de semillas, contrario a Engels (1983) quien halló que el IM es independiente del número de semillas.

Como es de esperar, el coeficiente de correlación es altamente significativo cuando se asocia al peso de la mazorca y al peso húmedo de la semilla (Cuadro 3A), siendo estos valores negativos, pues a menor índice de mazorca, mayor será el peso de la semilla y del fruto, y viceversa. El valor de correlación es más alto con el peso húmedo de la semilla que con el número de semillas.

Para el clon 'SCA-6' el índice de mazorca obtenido fue de 30,6, mientras que Enríquez (1961) obtuvo un valor de 27,1, y Ampuero y Alvarado (1960) de 31,5. Para 'UF-613', Esquivel y Soria (1967) determinaron un valor de 20,8, en tanto que en este estudio fue de 18,1, pequeña discrepancia que puede deberse al tamaño de la muestra.

Índice de semilla (IS)

En el Cuadro 10 se observa que 'UF-676' es el progenitor que presenta el máximo valor con 2,15 y es a la vez el tratamiento del dialelo con mayor índice de semilla, mientras que 'Scavina-6' es el progenitor y también el tratamiento de menor valor con 0,86. El cultivar 'UF-613' como progenitor sigue a 'UF-676' con 1,60 y la crusa

Cuadro 10. Índice de semilla promedio de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

♀	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6	0,86	1,17	1,17	1,13	1,23	1,25	1,28	1,16
CAT	1,04	1,29	1,26	1,13	1,26	1,44	1,58	1,29
POUND-7	1,31	1,28	1,29	1,24	1,26	1,45	1,55	1,34
CC-42	1,11	1,11	1,19	1,11	1,10	1,22	1,35	1,17
UF-29	1,15	1,15	1,31	1,10	1,17	1,34	1,49	1,24
UF-613	1,14	1,35	1,38	1,29	1,39	1,60	1,53	1,38
UF-676	1,24	1,62	1,51	1,62	1,55	1,78	2,15	1,64
Promedio	1,12	1,28	1,30	1,23	1,28	1,44	1,56	1,32

de 'UF-676 x UF-613' es el segundo tratamiento con 1,78. La cruce que produce la descendencia con el menor índice de semilla es la de 'Catongo x Scavina-6' con 1,04.

Al cruzar 'Scavina-6' en uno y otro sentido con los cultivares 'UF-676' y 'UF-613', sus descendencias tienen índice de semilla que se acerca al de 'Scavina-6', lo que puede interpretarse como resultado de dominancia por parte de este cultivar. En concordancia con Mariano, García y Vello (1969), y Reyes y Pérez (1981), se obtuvieron índices de semilla de valor bajo en aquellas combinaciones en que intervino 'Scavina-6'.

La HCE de 'UF-676' con 'UF-29' se pone de manifiesto una vez más, al observarse en el Cuadro 10, que la cruce de estos dos progenitores en ambos sentidos produce descendencia con índice de semilla bastante similar y muy superior al de 'UF-29'.

A pesar de que los ER fueron altamente significativos, no existe mucha diferencia entre las cruces y su recíproco, constituyendo ejemplo de esto las combinaciones de 'CC-42' con 'UF-29', (Cuadro 10). En este Cuadro se observa también que el valor promedio del cultivar 'Catongo' es igual tanto si se le emplea como padre polinizador o como madre.

El IS no tiene relación alguna con el número de semillas, por lo que el tamaño de éstas es independiente del número, lo cual hace pensar que por hibridación se puede aumentar el tamaño de la semilla sin afectar el número de éstas en el fruto. Esto en realidad sucede y a continuación se expone un breve ejemplo:

Tratamiento	Número de semillas	Peso húmedo	IS
UF-676	27	145 g	2,1
UF-613	34	137 g	1,6
Catongo	34	112 g	1,3
Pound-7	35	114 g	1,3
UF-676 x UF-613	32	143 g	1,8
UF-676 x Catongo	33	133 g	1,6
UF-676 x Pound-7	31	118 g	1,5

Se observa en las descendencias de las cruzas del ejemplo, que el número de semillas aumenta con respecto a 'UF-676', pero se mantiene muy similar con relación a los otros progenitores. El peso húmedo de semillas y el IS disminuyen con relación a 'UF-676' y aumenta con relación a los otros progenitores. En otras palabras, estamos obteniendo un híbrido con más o menos el mismo número de semillas que el progenitor de mayor número de éstas, pero con un IS más alto que el de dicho progenitor. Un motivo más para orientar el mejoramiento en ese sentido, lo constituye el hecho de que el peso húmedo de semilla y el IS tienen valores de h^2 muy similares y cercanos al 80 %.

El IS tiene un alto valor positivo de correlación al asociarse con el peso húmedo de semilla (0,80) y con el peso de mazorca (0,75), mientras que este valor es alto y negativo al asociarlo con el índice de mazorca (-0,76). Todos estos valores son altamente significativos, (Cuadro 3A). Se coincide con Engels (1983) en cuanto a que el tamaño de semilla muestra correlación negativa con el número de semillas.

Altura de horqueta (Turrialba)

La altura de horqueta promedio del experimento de Turrialba se presenta en el Cuadro 11. Las descendencias de las cruzas en las cuales participa el cultivar 'SCA-6' son las que alcanzan la mayor altura y su promedio supera el promedio general, ya sea que intervenga como padre polinizador o como madre. También el promedio de las descendencias en que interviene 'Pound-7' en uno u otro sentido, supera el promedio general y es precisamente la craza del segundo con el primero el tratamiento que muestra la mayor altura de horqueta con 126,2 cm. El tratamiento de menor altura es la craza de 'UF-613 x UF-29' con 73,1 cm.

Actuando como padres polinizadores, los promedios de las descendencias de 'UF-613' y 'UF-676' son los menores, mientras que es 'Catongo' el que al actuar como padre produce descendencias de menor altura de horqueta.

Volviendo al cultivar 'SCA-6', se observa en el Cuadro 11 que éste participa en los cinco tratamientos de mayor altura, y que además, de las 42 cruzas evaluadas, solo 12 superan la altura de 1 metro y en 9 de ellas interviene 'SCA-6'. Diez de esos 12 tratamientos son las cruzas que a continuación se mencionan y su recíproco: 'Scavina-6 x Catongo', 'Scavina-6 x Pound-7', 'Scavina-6 x CC-42', 'Scavina-6 x UF-29' y 'Pound-7 x UF-613'.

El análisis de varianza demostró alta significancia estadística para los efectos recíprocos y efectos maternos.

La alta significancia de los ER puede explicarse al observar

Cuadro 11. Altura de horqueta promedio (cm) de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en Turrialba. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

$\frac{\sigma^2}{\sigma^2}$	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	Promedio
SCA-6		119,4	111,8	108,3	106,5	87,7	93,2	104,5
CAT	109,1		97,5	77,7	83,3	73,2	73,7	85,8
POUND-7	126,2	75,3		92,2	100,3	100,5	93,0	97,9
CC-42	107,0	80,3	93,5		90,2	77,4	90,4	89,8
UF-29	103,4	83,3	88,2	82,8		89,2	76,1	87,2
UF-613	97,7	82,7	107,8	82,1	73,1		85,7	88,2
UF-676	102,3	77,3	96,7	80,0	89,0	75,6		86,8
Promedio	107,6	86,4	99,2	87,2	90,4	83,9	85,4	91,5

en el Cuadro 11 que los promedios de los cultivares al ser empleados como padres o como madres, son bastante similares. Ejemplo de lo anterior es la cruce de 'Catongo x UF-29' y su recíproco, ambos con una altura de horqueta de 83,3 cm.

La alta significancia en los EM justifica la diferencia en altura de horqueta que existe entre algunas cruces y su recíproco, Cuadro 11, de lo cual es ejemplo la combinación de 'Pound-7 x Catongo' con 75,3 cm y el recíproco con 97,5 cm.

Al asociar esta característica con las demás variables estudiadas se obtuvieron valores muy bajos de r (Cuadro 3A).

Altura de horqueta (La Lola)

En el Cuadro 12 se presenta la altura de horqueta promedio de los árboles del experimento de La Lola. Se observa que el valor promedio más alto lo tienen las descendencias del cultivar 'Pound-7', tanto al empleársele como madre y como padre, seguido de 'SCA-6', ubicándose por lo tanto en orden contrario al hallado en Turrialba, pero ambos cultivares con valores promedio más altos en La Lola.

El cultivar 'Catongo' empleado como madre es el que posee el promedio de altura más bajo, pero es el promedio de 'UF-29' como padre el que tiene la menor altura de horqueta. Este clon presenta diferencia de 13 cm más alto a favor de las descendencias de las cruces en que intervino como madre.

El promedio general para esta localidad es 10,6 cm más alto que en Turrialba.

Cuadro 12. Altura de horqueta promedio (cm) de cruces dialélicos entre 7 clones de cacao en La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

	♂									Promedio
	♀	♂	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676	
SCA-6			109,3	137,2	113,7	87,3	99,2	126,3	112,2	
CAT	107,7		112,5	101,9	82,5	77,3	78,2	93,3		
POUND-7	112,6	113,9		124,9	102,7	108,8	122,5	114,2		
CC-42	113,5	70,8	119,0		85,9	93,7	87,7	95,1		
UF-29	126,1	96,3	119,3	87,0		92,5	101,8	103,8		
UF-613	118,1	89,5	104,7	91,5	91,8		101,8	99,6		
UF-676	113,9	96,0	113,2	89,1	90,9	77,6		96,8		
Promedio	115,3	96,0	117,6	101,4	90,2	91,5	103,1	102,1		

De las 42 cruzas evaluadas, 23 superan la altura de un metro encontrándose entre ellas todas las combinaciones en que interviene 'Pound-7'.

El tratamiento que presenta la mayor altura de horqueta es la combinación de 'SCA-6 x Pound-7' con 137,2 cm (el recíproco es 24,6 cm menor), mientras que 'CC-42 x Catongo' es la combinación cuya altura de horqueta es la más baja con 70,8 cm. Cabe hacer notar que el recíproco de éste posee un valor bastante superior (101,9).

Estos valores bastante diferentes que se presentan entre una crusa y su recíproco, de los cuales también es ejemplo la combinación 'UF-613 x UF-676' con 101,8 cm y su recíproco con 77,6 cm, no son suficientes como para que los EM sean significativos (Cuadro 4A), pues se nota en el Cuadro 12, que los promedios de las descendencias de los cultivares, al ser empleados como madres o como padres, son un tanto similares.

Bajo las condiciones de La Lola los ER y EM no tienen significancia estadística (Cuadro 4A).

Al comparar los resultados obtenidos para este caracter en ambas localidades, se observa que en La Lola, la descendencia de 'Pound-7 x Catongo' tuvo altura de 114 cm, en tanto que en Turrialba solo alcanzó 75 cm. Algunas combinaciones tienen valores muy similares en los dos sitios, como por ejemplo 'Catongo x UF-29', 'UF-676 x UF-29' y 'UF-676 x UF-613'. El cultivar 'UF-29' al intervenir como padre en Turrialba y La Lola muestra promedios bastante parecidos (90,4 y 90,2).

Habilidad combinatoria

El análisis de varianza (Cuadro 2A) demostró alta significancia estadística para los efectos de habilidad combinatoria general (HCG) y habilidad combinatoria específica (HCE) en los caracteres de la mazorca. Esto refleja la importancia del genotipo en la manifestación de los mismos, superando la influencia de factores no genéticos.

También la altura de horqueta en ambas localidades presenta alta significancia estadística en su HCG y HCE (Cuadro 4A).

En el Cuadro 13 se presenta la HCG de los siete padres para los 11 caracteres estudiados, observándose que los valores más altos para largo de mazorca los poseen 'UF-676' y 'UF-613!', los cuales son a su vez los progenitores que tienen mayor longitud de mazorca. Estos al ser cruzados entre sí en un sentido y en el recíproco o con cualquiera de los otros progenitores, producen descendencias con mazorcas grandes, precisamente debido a esa alta HCG que ambos presentan para este carácter.

El cruce de 'Catongo x CC-42' produce las mazorcas más pequeñas con 13,4 cm, longitud inferior al promedio de ambos padres, seguido por su recíproco con 13,7 cm el cual tampoco supera al promedio de los padres. Ambos cultivares poseen los valores más bajos de habilidad combinatoria general (Cuadro 13), por lo que en un programa de mejoramiento con fines de aumentar largo de mazorca, quedarían fuera del mismo.

Los cultivares 'UF-613' y 'Catongo' poseen valores altos de habilidad combinatoria general para el carácter diámetro de mazorca.

Cuadro 13. Habilidad combinatoria general (HCG) para once caracteres de 7 clones de cacao utilizados en un dialelo. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

	SCA-6	CAT	POUND-7	CC-42	UF-29	UF-613	UF-676
Largo de mazorca	0,057	-0,787	0,251	-1,259	-0,480	0,996	1,219
Diámetro mazorca	-0,804	0,271	-0,049	-0,222	0,075	0,430	0,302
Peso mazorca	-83,034	12,762	-1,168	-70,315	-4,172	81,364	64,561
Grosor máximo	-0,134	0,018	-0,073	-0,028	0,045	0,130	0,043
Grosor mínimo	-0,118	0,075	-0,038	-0,022	0,007	0,084	0,018
Número semillas	-0,781	1,532	2,964	-2,612	-0,386	1,111	-1,828
Peso húmedo semillas	-13,382	1,866	9,417	-17,407	-5,393	10,947	13,953
Peso cáscara	-69,651	10,897	-10,585	-52,907	1,222	70,418	50,609
Índice mazorca	3,149	-0,499	-2,616	4,354	1,074	-2,479	-2,985
Índice semilla	-0,143	-0,043	-0,004	-0,116	-0,054	0,085	0,273
Altura horqueta (Turrialba)	19,114	-6,642	10,143	-1,961	-3,521	-8,532	-8,644
Altura horqueta (La Lola)	14,154	-10,143	7,172	-6,227	-5,566	-7,315	-2,067

Como consecuencia de esto, la descendencia del cruzamiento en ambos sentidos de estos dos progenitores produce mazorcas de gran diámetro, como se observa en el Cuadro 2. La más baja capacidad combinatoria general para el diámetro de mazorca la tiene el cultivar 'Scavina-6', por lo tanto en este progenitor el efecto de genes aditivos es superado por los genes de efecto dominante.

Para el carácter peso de mazorca, los cultivares 'UF-613' y 'UF-676' son los que muestran la habilidad combinatoria general más alta en tanto que 'Scavina-6' es el que posee la más baja. Como ya se expresó, el hecho de que las descendencias de las cruces de 'Scavina-6' con 'UF-613' y 'UF-676' así como sus recíprocos tengan peso de mazorca cercano al del primer cultivar, se debió a la dominancia de los genes que gobiernan este carácter en 'Scavina-6'.

Nuevamente el cultivar 'UF-613' es el que muestra la mayor HCG y 'Scavina-6' la menor, en este caso para el grosor de cáscara, tanto máximo como mínimo.

En el número de almendras por mazorca, el cultivar 'Pound-7' sobresale, pues está presente en 8 de los primeros 10 tratamientos, siendo a su vez el cultivar que posee la más alta HCG, (Cuadro 13). El cultivar 'CC-42' a pesar de no ser el progenitor con menor número de almendras, es el que al intervenir en las cruces como madre o como padre polinizador, produce las descendencias con el más bajo número promedio de almendras, lo que se explica por ser el que posee la más baja HCG, y precisamente los tratamientos que muestran el menor número de semillas son la cruce de 'UF-676 x CC-42' y el recíproco.

La cruce de 'UF-676 x CC-42' y el inverso involucran los progenitores con valores extremos de peso húmedo de semilla y además los que poseen la máxima y mínima HCG, respectivamente, (Cuadro 13), obteniéndose descendencias cuyo peso es inferior a 'UF-676' y al promedio parental, pero superior y más cercano a 'CC-42', lo cual demuestra dominancia de este cultivar sobre el otro. La combinación en ambos sentidos de 'CC-42' y 'Scavina-6', que son los cultivares con los menores pesos húmedos y a su vez los de más baja HCG, (Cuadro 13), producen las descendencias última y penúltima según la prueba de Duncan, con diferencia significativa entre ambas.

También para el peso de la cáscara, los cultivares 'UF-613' y 'Scavina-6' con los que tienen los valores máximo y mínimo de HCG, y como ya se expresó, son ellos mismos los tratamientos primero y último del dialelo en cuanto a este carácter. Las descendencias de las cruces en que interviene 'Scavina-6' producen mazorcas cuyo peso de cáscara se acerca al de este cultivar, producto de los efectos de dominancia de los genes que gobiernan el carácter en este cultivar.

Para índice de mazorca (Cuadro 13), la HCG más alta la poseen 'CC-42' y 'SCA-6', en tanto que 'UF-676', 'Pound-7' y 'UF-613' muestran los valores más bajos, mientras que por otro lado, 'CC-42' y 'SCA-6' son los de índice más alto, por lo que se requerirá mayor número de frutos para obtener un kilogramo de semilla seca y fermentada en los árboles descendientes de cruces en que intervienen los dos cultivares citados. Esto último conlleva a su vez a un aumento en el número de horas-hombre necesarias para transportar y quebrar

las mazorcas. Para corroborar lo anterior, se aprecia en el Cuadro 9, que las combinaciones de 'CC-42' con 'UF-676' y 'UF-613' en uno y otro sentido, producen descendencia cuyos índices de mazorca son en mucho, más cercanos al cultivar de mayor HCG que a los de menor HCG.

Se nota presencia de HCE en los cruces de 'Catongo x CC-42', 'Catongo x UF-613', lo mismo que en los cruces de 'Pound-7' con 'Catongo', 'UF-676' y 'UF-613', donde las descendencias de las cruces en uno y otro sentido poseen índices de mazorca muy similares.

En cuanto al índice de semilla, 'Scavina-6' y 'CC-42' son los cultivares con los valores inferiores de HCG y 'UF-676' el de mayor valor. Este cultivar se destaca pues se halla presente en 10 de los 11 tratamientos con mayor índice de semilla (Cuadro 10).

La altura de horqueta en Turrialba muestra a 'Scavina-6' con el valor más alto de HCG, seguido por 'Pound-7', (Cuadro 13). La cruce del segundo con el primero constituye el tratamiento con la mayor altura de horqueta. El cultivar 'UF-676' es el de menor HCG, y las descendencias de sus cruces poseen valores bajos de altura de horqueta (Cuadro 11).

En La Lola, la HCG más alta para altura de horqueta es al igual que en Turrialba la del cultivar 'Scavina-6', seguido por 'Pound-7', los cuales participan en la mayoría de combinaciones que producen la descendencia de máxima altura. 'Catongo' es el cultivar que posee la más baja HCG. Debe destacarse que 'Scavina-6' presenta alta HCG solamente para el carácter altura de horqueta, tanto en Turrialba como en La Lola.

Componentes de varianza y heredabilidad

En el Cuadro 14 se hallan anotados los valores de heredabilidad en sentido amplio (H) y en sentido estricto (h^2) así como las estimaciones de varianza genética aditiva (VA), genética dominante (VD), ambiental (VE) y fenotípica total (VP), para todos los caracteres estudiados.

Se observa en este cuadro, que para el largo de mazorca, la VA es 4,5 veces superior que la VD y 7 veces mayor que la VE. Esto representa una heredabilidad en sentido estricto de 73 %, lo cual demuestra que en su mayor parte la variable está determinada por genes de acción aditiva, altamente heredables. El valor de la heredabilidad en el sentido amplio es 90 %, el efecto ambiental sobre la expresión de este carácter es tan solo de 10 %.

Los resultados obtenidos para el diámetro de mazorca son muy similares a los de la longitud de ésta, con valores de h^2 y H de 70 % y 90 % respectivamente, denotando esto el predominio del efecto aditivo de los genes que gobiernan el carácter.

Esta similitud en los valores de h^2 y H constituye, como ya se mencionó, una evidencia del control genético de tipo cuantitativo que existe sobre el tamaño del fruto, lo cual había sido expuesto por Esquivel y Soria (1967).

El peso de mazorca es un carácter controlado por factores genéticos básicamente aditivos, pues, como se observa en el Cuadro 14, el valor de h^2 es de 63 %. La influencia que ejercen las condiciones ambientales es pequeña, tal como lo demuestra el valor de H (87 %), cifra mayor a la mencionada por Soria y colaboradores

Cuadro 14. Estimaciones de varianza genética aditiva (VA), genética dominante (VD), ambiental (VE), fenotípica total (VP) y heredabilidad en sentido estricto (h^2) y en sentido amplio (H) para diferentes caracteres del fruto, semilla y árbol de cacao de cruces dialélicos entre 7 clones. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

	VA	VD	VE	VP	h^2	H
Largo de mazorca	4,16	0,92	0,59	5,67	73,4	89,6
Diámetro de mazorca	0,90	0,27	0,12	1,30	69,6	90,5
Peso de mazorca	18973,84	6982,72	3991,40	29947,96	63,3	86,7
Grosor máximo de cáscara	0,03	0,04	0,02	0,09	35,5	77,7
Grosor mínimo de cáscara	0,02	0,02	0,03	0,07	30,8	53,8
Número de semilla	19,16	5,52	5,53	29,91	64,1	83,5
Peso húmedo de semilla	789,12	89,12	154,49	1032,73	76,4	85,0
Peso de cáscara	12558,12	6049,4	3132,15	21739,67	57,8	85,6
Índice de mazorca	44,96	4,28	8,22	57,46	78,2	85,7
Índice de semilla	0,11	0,02	0,01	0,14	78,6	92,9
Altura de horqueta (Turrialba)	417,0	111,56	109,80	639,36	65,2	82,8
Altura de horqueta (La Lola)	459,0	8,14	227,85	694,99	66,0	67,2

(1974), quienes determinaron una H de 57 %.

El grosor máximo de cáscara presenta valores muy similares para la VA, VD y VE (Cuadro 14). La heredabilidad en sentido estricto alcanzó la cifra de 35 %, mientras que H es igual a 78 %, lo cual refleja que el carácter es gobernado genéticamente y en mayor grado por la acción de genes de dominancia y epistáticos. Como ya fue expuesto, a pesar de ser 'UF-613' el cultivar de mayor HCG, no logra imprimir a su descendencia su fenotipo, sino que es 'Scavina-6' quien sí transmite su grosor máximo de cáscara, gracias al efecto dominante de sus genes.

Con respecto al grosor mínimo de cáscara, los valores de h^2 (31 %) y H (54 %) reflejan que el efecto genético es menor que el ambiental. Genes aditivos de dominancia y epistáticos ejercen su acción en forma moderada, interviniendo el ambiente fuertemente (46,2 %), lo cual es confirmado en la partición de la varianza fenotípica (Cuadro 3A), donde se observa que la varianza ambiental es mayor que la varianza aditiva y de dominancia.

En lo que a número de semillas por mazorca se refiere, como ya se expresó, los efectos de HCG y HCE fueron estadísticamente significativos, lo cual refleja una fuerte influencia genética en la expresión del carácter, debida mayormente a la acción de genes aditivos tal y como lo demuestran los valores de h^2 (64 %) y H (82 %). Esto coincide con Glendinning (1983) quien lo considera un carácter heredable. Se difiere con López (1984), pues él no detectó significancia estadística de los efectos de HCG y HCE y además los valores de h^2 y H fueron de 17 y 27 % respectivamente, denotando estos

resultados poca influencia del genotipo. En el presente estudio el valor de H también supera el obtenido por Soria, Ocampo y Páez (1974) y que fue de 43 %.

El cálculo de los componentes de VP para peso húmedo de semillas, presente en el Cuadro 14, muestra que la VD es superada 8,8 veces por la VA y también ésta es mayor 5,1 veces que la VE. La heredabilidad en sentido estricto (h^2) es igual a 76,4 % y en sentido amplio es de 85 %, siendo indudable que la expresión de este carácter está regida en su mayor parte por genes de acción aditiva, resultados que no coinciden con los de López (1984) quien sí encontró un fuerte efecto ambiental (62,9 %) y además la no significancia de los efectos de HCG y significancia al 5 % de los efectos de HCE cuando se trabaja con material de polinización artificial.

Para el peso de la cáscara, en el Cuadro 14 se presenta el cálculo de la VA, VD y VE, notándose que la primera es el doble de la segunda y cuatro veces mayor que la VE. El valor de h^2 es igual a 57,8 % y H es igual a 85,6 %, siendo este carácter afectado por condiciones ajenas al genotipo en un 14,6 %. Los valores de heredabilidad citados demuestran la gran influencia que el genotipo ejerce en la manifestación de este carácter, siendo principalmente genes aditivos los que intervienen en mayor grado, aunque no es despreciable el efecto de genes epistáticos y de acción dominante.

Es obvio que el carácter índice de mazorca es controlado genéticamente, sobre todo por la acción de genes aditivos y muy poco por genes de dominancia o epistasis, aseveración que se sustenta en los valores de h^2 (77 %) y H (86 %) así como en la alta signifi-

cancia estadística que alcanzaron los efectos de HCG y HCE.

Para el índice de semilla, queda demostrado que el ambiente contribuye muy poco en la manifestación de este carácter, el cual básicamente está regido por factores genéticos en su mayoría de efecto aditivo y parte por genes dominantes y de epístasis, conclusiones basadas en los altos valores de h^2 (79 %) y H (93 %), así como en la alta significancia estadística mostrada por los efectos de HCG y HCE. Lo anterior actualiza y reafirma lo expresado por Burgos (1955) y Barros-Nieves (1965) quienes consideran que el genetista de cacao debe tomar en cuenta esta característica al hacer selección, pues su importancia económica es grande.

Al tener H un valor de 83 % se determina el dominio de factores genéticos en la expresión del carácter altura de horqueta bajo las condiciones de Turrialba, atribuyéndose ese dominio mayormente al efecto de genes aditivos, tal como lo confirma el valor de $h^2 = 65$ %, Cuadro 14, mientras que un 18 % se debe al efecto de genes de dominancia y epístasis. La influencia que los factores exógenos ejercen sobre la manifestación de este carácter es de 17 %. En La Lola, h^2 es de 66 % y H de 67 %, siendo la altura de horqueta afectada en un 33 % bajo las condiciones ambientales de esta localidad. Estos valores demuestran de manera clara que este carácter en la finca La Lola es regido en lo que concierne al factor genético en su mayor parte por la acción de genes aditivos y es casi nulo el efecto de genes de dominancia y epístasis.

Con respecto al factor ambiental, su influencia fue importante en esta localidad, ya sea aumentando la penetración de la acción de

los genes o algún otro tipo de efecto que la mayor temperatura y quizás menor radiación por exceso de sombra en el ensayo hayan ejercido sobre el genotipo aumentando la acción individual de cada gene, la cual al ser acumulativa resulta a la postre en plantas de mayor altura de horqueta.

5. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos dan lugar a las siguientes conclusiones:

1. Todas las características de la mazorca, excepto el grosor de la cáscara, tienen altos valores de heredabilidad y son poco afectadas por el ambiente.
2. Los factores genéticos aditivos son más penetrantes que los factores genéticos dominantes o epistáticos, en todas las características de la mazorca, excepto para el grosor de la cáscara.
3. Los cultivares estudiados tienen habilidad combinatoria general (HCG) mucho más alta y significativa que la específica (HCE) en todas las características determinadas.
4. En las características de la mazorca, los cultivares 'UF-613' y 'UF-676' tienen habilidad combinatoria general alta y positiva, mientras que los cultivares 'Scavina-6', 'CC-42' y 'Pound-7' en la mayoría de las características la tienen negativa.
5. El peso de la mazorca se halla estrechamente ligado al peso de la cáscara.
6. El índice de mazorca depende en mayor grado del peso húmedo de la semilla que del número de ellas.

7. La habilidad combinatoria general de la altura de horqueta en ambas localidades, es mucho más alta que la específica.
8. Para la altura de horqueta, los cultivares 'Scavina-6' y 'Pound-7' tienen habilidad combinatoria general alta y positiva, mientras que los otros cultivares la tienen negativa, variando en su valor.
9. Las varianzas aditivas en la herencia de la altura de horqueta, son más importantes que las dominantes o los efectos epistáticos, siendo la heredabilidad en el sentido estricto (h^2) muy similar en ambos lugares.
10. El efecto del ambiente sobre la heredabilidad de la altura de la horqueta, es más fuerte en La Lola que en Turrialba.

6. RECOMENDACIONES

1. Debido a que los efectos maternos y efectos recíprocos no son en general significativos, se recomienda emplear como madre en la producción de semilla híbrida, árboles de aquellos cultivares cuyas mazorcas poseen alto número de semillas.
2. Debido a que el dialelo completo ocupa mucha área de terreno, y a que prácticamente no son significativos los efectos maternos y efectos recíprocos, se recomienda emplear en este cultivo y para este tipo de estudio, un diseño que no incluya las cruzas recíprocas.
3. El cultivar 'Scavina-6' no debe emplearse como progenitor con fines de producir semilla híbrida comercial, pues transmite a su descendencia caracteres agronómicamente indeseables, excepto donde se lo use por su resistencia a enfermedades.
4. Deben establecerse ensayos similares que incluyan materiales con tolerancia a las principales enfermedades del cultivo.

7. LITERATURA CITADA

1. ALLARD, R.W. Biometrical approach to plant breeding. In Brookhaven Symposia in Biology, Nº 9; Genetics and Plant Breeding. Brookhaven National Laboratory, New York, USA, 1956. pp. 69-88.
2. AMPUERO, E. Progresos alcanzados en el Ecuador en el estudio de selección para resistencia a la escoba de bruja. In Inter-american Cacao Conference, 8 th., Trinidad y Tobago, 1960. Proceedings. Trinidad y Tobago, 1960. pp. 156-165.
3. _____ y ALVARADO, R. Variación en resistencia a la escoba de bruja, rendimiento e índice de mazorca en la progenie híbrida interclonal. In Inter-american Cacao Conference, 8 th., Trinidad y Tobago, 1960. Proceedings. Trinidad y Tobago, 1960. pp. 174-183.
4. BARROS NIEVES, O. Selección de cacao en Colombia. Agricultura Tropical (Colombia) 21(2):108-111. 1965.
5. BARTLEY, B.G.D. Progress in cacao breeding and genetics (mimeo) s.n.t. 9 p.
6. BOUSSARD, B. Utilisation des sousproduits du cacao et du thé. Etude bibliographique. Café, Cacao, Thé. 23(3):215-218. 1979.
7. BURGOS, J.A. Algunos resultados del trabajo experimental sobre cacao en la estación experimental agrícola de Tingo María. In V Reunión del Comité Técnico Inter-Americano del Cacao. Vol. 1. Trabajos presentados. 1954. 16 p.
8. _____. La selección de árboles de cacao. Técnica Agropecuaria (Perú). 1 (3 y 4):18, 20. 1955.
9. CARLETTO, G.A. et al. Producao e avaliacao de cultivares. In Bahia, Brasil, Centro de Pesquisas du Cacau. Informe Técnico 1979. Bahia, Brasil, 1979. pp. 109.
10. COCKERHAM, C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. Genetics 39:859-882. 1954.
11. COPE, F.W. y BARTLEY, B.G.D. Some aspects of the plant improvement programme. In Imperial College of Tropical Agriculture. Anual Report on Cacao Research 1954. Saint Augustine, Trinidad, 1955. pp. 27-31.

12. CHALMERS, W.S. The performance of SCAVINA hybrids in Trinidad and their future role. In International Cocoa Research Conference, 4 th, St. Augustine, Trinidad, 1972. Proceedings West Indies, 1972. pp. 99-113.
13. CHEESMAN, E.E. The economic botany of cacao. A critical survey of the literature to the end of 1930. Supplement to "Tropical Agriculture" June, 1932. Trinidad, Post of Spain, 1932. pp. 16.
14. DESROSIERS, R. Cacao Research Program. Progress report. Costa Rica. 1965. 21 p.
15. ENGELS, J.M.M. Genetic resources of cacao: a catalogue of the CATIE collection. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 1981. 196 p.
16. _____. A sistematic description of cacao clones. III Relationships between clones, between characteristics and some consequences for the cacao breeding. Euphytica 32 (1983) 719-733. 1983.
17. ENRIQUEZ, G.A. et al. Observaciones preliminares de la variabilidad de algunas características en la progenie híbrida de cruces interclonales de cacao. Proceedings of the American Society for Horticultural Science. Caribbean Region 5:60-66. 1961.
18. _____. Selección y estudio de los caracteres de la flor, la hoja y la mazorca útiles para identificación y descripción de cultivares de cacao. Tesis Mag. Sci. Turrialba, Costa Rica, IICA-CTEI, 1966. 97 p.
19. _____. y SORIA, J. Cacao cultivar register. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1967. 5 p.
20. _____. y PAREDES, L.A. Establecimiento de 6 híbridos de cacao por el método de renovación "Turrialba". In Conferencia Internacional de Investigación en Cacao, 8th., Cartagena, Colombia, 1981. Proceedings. Cartagena, Colombia, 1981. pp. 9-13.
21. ESQUIVEL, O. y SORIA, V.J. Algunos datos sobre la variabilidad de algunos componentes del rendimiento en poblaciones de híbridos interclonales de cacao. Cacao (Costa Rica) 12(4): 1-8. 1967.
22. GILBERT, N.E.G. Diallel cross in plant breeding. Heredity 12: 477-492. 1958.

23. GLENDINNING, D.R. The inheritance of bean size, pod size and number of beans per pod in cocoa (Theobroma cacao L.) with a note on bean shape. Euphytica 12(3):311-322. 1983.
24. _____. Ultimos adelantos registrados en el Instituto de Investigaciones cacaoteras de Tafo, en cuanto a mejoramiento, selección y multiplicación de semillas. In Primera Reunión del Grupo Técnico de Trabajo de la FAO sobre Producción de Cacao. Roma, 1964. 3 p.
25. GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Australian Journal of Biological Science 9(4):463-493. 1956a.
26. _____. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10:31-50. 1956b.
27. HARDY, F., ed. Manual de cacao. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1961. 439 p.
28. HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39:789-809. 1954.
29. HUMPHRIES, E.C. Studies in the physiology of Theobroma cacao, with special reference to cherelle wilt. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual Report on Cacao Research 1940. Port of Spain, Trinidad, 1941. pp. 12-22.
30. JACOB, V.J. Studies on the number of ovules per ovary in relation to the number of beans per pod. In Cocoa Research Institute of Nigeria. Annual Report 1967-1968. Ibadan, 1969. pp. 60-62.
31. _____. y TOXOPEUS, H. The effect of pollinator parent on the pod value of hand pollinated pods of Theobroma cacao L. In International Cocoa Research Conference, 3 th., Accra, Ghana, 1969. Proceedings. Tafo, Ghana. Cocoa Research Institute, 1971. pp. 556-559.
32. _____. y ATANDA, O.A. Pod value studies of Amelonado and Amazon cacao. Turrialba (Costa Rica) 23(3):347-351. 1973.
33. JINKS, J.L. The analysis of quantitative inheritance in a diallel cross of Nicotiana rustica. Genetics 39:767-788. 1954.
34. JOHNSON, L.P.V. Applications of the diallel cross techniques to plant breeding. In Hanson W.D. y Robinson, H.F. (eds.) Statistical genetics and plant breeding. National Academy of Sciences Natural Research Council, Washington, D.C. 1963. 561-570 p.

35. KEMPTHORNE, O. The theory of the diallel cross. *Genetics* 41: 451-459. 1955.
36. KUPPERS, J.R. Some biometrics observations on cacao fruit. *Science* 117 (3040):354-355. 1953.
37. LE CLERG, E.L. Significance of experimental design in plant breeding. In Frey K.J. (ed). *Plant breeding. A symposium held at Iowa State University. The Iowa State University press. Ames, Iowa. 1967. 243-313 p.*
38. LOCKWOOD, G. y EDWARDS, D.F. Determination of pod and bean characters in progeny trials with cocoa. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 57 (4):289-300. 1980.
39. LOPEZ, B.O. Herencia de ciertos caracteres de la semilla del cacao (*Theobroma cacao* L). Tesis Mag. Sci. Turrialba, Costa Rica, U.C.R.-CATIE, 1984. 93 p.
40. MARIANO, A.H., GARCIA, J.R. y VELLO, F. Ensaio Nº 9. In Centro de Pesquisas do Cacau. Bahia, Brasil. Informe Técnico 1968-1969. Bahia, Brasil, 1970? 29 p.
41. MARTINEZ, G.A. Diseño y análisis de los experimentos de cruza dialélicas. Chapingo, México, Colegio de Posgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, 1975. 228 p.
42. MARTINSON, V.A. Studies on seed development. In Cocoa Research Institute (Tafo, Ghana). Annual report 1973-1974. Tafo, 1976. pp. 174-176.
43. MONTEIRO, R.W., CARLETTO, G.A. y BARTLEY, B.G.D. Avaliação da capacidade combinatoria de clones de cacauzeiros. In International Cocoa Research Conference, 9 th., Lomé, Togo, 1984. 11 p. (Trabajos presentados).
44. MOSES, D.D. y ENRIQUEZ, G.A. Calibrating variates for yield of cocoa, as well as the relationships of several cacao features with the environment. In Conferencia Internacional de Pesquisas em Cacau, 7a., Douala, Cameroun, 1979. Proceedings. Douala, Cameroun, 1979. pp. 51-55.
45. OSTENDORF, F.W. Identifying characters for cacao clones. In Reuniao do Comité Técnico Interamericano do Cacau, 6a., Salvador, Bahia, Brasil, 1956. Trabajo presentado, Bahia, Brasil, 1957? pp. 89-110.
46. POUND, F.J. The principles of cocoa selection. *Agricultural Society of Trinidad and Tobago. Proceedings.* 32(4):122-127. 1932.

47. POUND, F.J. The genetic constitution of the cacao crop. In Imperial College of Tropical Agriculture. Trinidad Second. Annual Report on Cacao Research 1932. Port of Spain, Trinidad, 1933. pp. 10-24.
48. REYES, E.H. y PEREZ, A. Resultado de un ensayo comparativo de progenies híbridas entre cacao Amazónico por Criollo, Amazónico por Trinitario y Criollo por Trinitario. In International Cocoa Research Conference, 3th., Accra, Ghana, 1969. Proceedings. Tafo, Ghana. Cocoa Research Intitute, 1971. pp. 590-599.
49. RUINARD, J. Variability of various pod characteres as a factor in cacao selection. *Euphytica* 10(2):134-146. 1961.
50. _____. Seasonal influences upon the pod weight of cacao and their consequences for selection. *Euphytica* 13(1):19-23. 1964.
51. SORIA, V.J. El vigor híbrido y su uso en el mejoramiento genético de cacao. *Fitotecnia Latinoamericana* 1(1):59-78. 1964.
52. _____. Obtención de clones de cacao por el método de índices de selección. *Turrialba (Costa Rica)* 16(1):119-124. 1966.
53. _____, OCAMPO, F. y PAEZ, G. Parental influence of several cacao clones on the yield performance of their progenies. *Turrialba (Costa Rica)* 24(1):58-65. 1974.
54. _____. The genetics and breeding of cacao. In International Cocoa Research Conference, 5 th., Ibadan, Nigeria, 1975. Proceedings. Ibadan, Nigeria, 1975. pp. 18-24.
55. SPRAGUE, G.F. y TATUM, L. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of American Society of Agronomy*. 34:923-932. 1942.
56. WELSH, J.R. Fundamentals of plant genetics and breeding. New York, Wiley and Sons, 1981. 290 p.
57. WESSEL, M. y TOXOPEUS, H. Seasonal influence on pod and bean values of West African Amelonado cacao. In International Cacao Research Conference, 2th., Bahía, Brasil, 1967. Proceedings. Bahía, Brasil, Centro de Pesquisas du Cacau, 1969. 351-355.

8. APENDICE

Cuadro 1A. Descripción de siete cultivares empleados como progenitores en los experimentos dialélicos de Turrialba y La Lota. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

Cultivar	IM	IS	Número máximo semillas	Número promedio semillas	Peso húmedo semillas	Largo mazorca cm	Ancho mazorca cm	Peso promedio mazorca	Grosor lomo mm	Grosor surco	Tipo genético
Catongo	35	1,17	48	33	1,65	14,2	9,5	560	11,3	8,3	Común
CC-42	30	1,04	44	33	1,77	14,3	7,9	459	9,8	7,9	Trinitario
UF-29	22	1,16	52	40	1,83	15,4	8,5	496	11,5	6,4	Trinitario
UF-613	21	1,41	46	34	2,26	20,4	10,0	880	13,7	8,8	Trinitario
UF-676	30	1,90	40	11	3,0	16,6	8,5	529	16,0	8,8	Trinitario
POUND-7	20	1,17	54	42	1,73	18,5	9,2	723	12,9	8,0	Amazónico
Scavina-6	33	0,75	56	40	1,19	18,0	7,4	470	11,1	6,6	Amazónico

Fuente: Engels (1981) y Enriquez y Soria (1967).

Cuadro 2A. Cuadrados medios estimados para los diferentes caracteres de la mazorca y la semilla de cacao estudiados en cruces dialélicos completos entre 7 padres. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

FV	gl.	Largo de mazorca	Diámetro de mazorca	Peso de mazorca	Grosor máximo	Grosor mínimo	Número de semillas	Peso de semillas	Peso de cáscara	IM	IS
Cruzas	48	6,74**	1,54**	34555,95**	0,09**	0,07**	35,89**	1256,19**	24832,7**	69,17**	0,17**
HCG	6	43,93**	9,71**	207695,35**	0,42**	0,26**	208,05**	8224,0**	140812,34**	466,21**	1,11**
HCE	21	2,43**	0,66**	17956,86**	0,09**	0,06*	16,29**	332,7**	15230,95**	16,78**	0,05**
EM	6	0,52 NS	0,07 NS	1646,77 NS	0,01 NS	0,02 NS	5,64 NS	341,47 NS	1341,72 NS	16,63*	0,04 NS
ER	15	0,39 NS	0,08 NS	1702,59 NS	0,01 NS	0,02 NS	6,58 NS	127,84 NS	1279,73 NS	4,72 NS	0,02*
Error	135	0,59	0,12	3991,4	0,02	0,03	5,23	154,49	3132,15	8,22	0,01

* = Significativo al 5 %

** = Significativo al 1 %

NS = No significativo

Cuadro 3A. Coeficientes de correlación estimados para algunos caracteres de mazorca, la semilla y el árbol de cacao de cruces dialélicos entre 7 clones. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11
X1 = Altura de horqueta	0,147*	-0,298**	-0,154*	-0,199**	0,013	0,029	-0,139	-0,146	0,125	-0,196**
X2 = Largo de mazorca		0,408**	0,798**	0,338**	0,178*	0,198**	0,673**	0,675**	-0,661**	0,651**
X3 = Diámetro de mazorca			0,864**	0,729**	0,590**	0,151	0,596**	0,873**	-0,583**	0,586**
X4 = Peso de mazorca				0,701**	0,562**	0,217**	0,779**	0,990**	-0,757**	0,753**
X5 = Grosor máximo					0,561*	-0,081	0,294**	0,750**	-0,274**	0,387**
X6 = Grosor mínimo						-0,034	0,280**	0,591**	-0,274**	0,339**
X7 = Número de semillas							0,524**	0,136	-0,565**	-0,074
X8 = Peso húmedo								0,684**	-0,970**	0,805**
X9 = Peso de cáscara									-0,665**	0,696**
X10 = Índice de mazorca										-0,756**
X11 = Índice de semilla										

* Significativo al nivel de 0.05

** Significativo al nivel de 0.01

Cuadro 4A. Cuadrados medios estimados para la altura de horqueta del árbol de cacao estudiada en cruces dialélicos completos entre 7 padres bajo las condiciones de Turrialba y La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

FV	g.l.	Turrialba	La Lola
Cruzas	41	721,84**	6,75**
HCG	6	4504,83 **	43,94**
HCE	14	334,94**	2,43**
EM	6	175,21**	0,52 NS
ER	15	420,50**	0,39 NS
Error	123	109,80	0,59

* = Significativo al 5 %

** = Significativo al 1 %

NS = No significativo

Cuadro 5A. Resumen acumulado de datos agroclimáticos de las estaciones agrometeorológicas del CATIE en Turrialba y La Lota. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1984.

	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)	Brillo solar (horas)	Radiación (cal./cm ² /mes)	Humedad relativa (%)
Enero	20,3 * 23,6 **	170,5 306,5	148,2 136,8	12415 7936	87 87
Febrero	20,4 23,8	137,9 210,8	141,2 145,4	12178 7667	86 85
Marzo	21,5 24,4	75,6 170,9	161,2 156,0	14801 8928	85 83
Abril	21,9 24,8	127,5 221,1	156,0 147,9	13734 8940	85 83
Mayo	22,4 25,5	233,4 279,2	158,4 145,2	14501 8773	87 83
Junio	22,2 25,5	281,4 308,2	129,3 113,5	12554 7770	85 87
Julio	21,8 25,1	284,6 397,0	116,9 108,1	12034 7843	89 88
Agosto	21,8 25,2	246,1 290,4	134,2 132,1	13131 7626	88 87
Setiembre	22,0 25,2	258,0 290,4	134,1 132,1	13388 7626	88 87
Octubre	21,9 25,1	251,7 245,6	146,0 141,2	13545 7905	88 86
Noviembre	21,4 24,5	276,4 417,1	127,2 121,2	11307 6810	89 88
Diciembre	20,5 23,9	315,6 499,0	128,6 117,4	11246 6386	88 88

* Turrialba
** La Lota