

Herencia del Número de Ovulos por Ovario en *Theobroma cacao* L.¹

O. López*, G A Enriquez**, J. Soria***

ABSTRACT

At CATIE, Turrialba, Costa Rica, the inheritance of ovules per ovary was studied in diallel 7X7 among the clones SCA-6, Pound-7, Catongo, UF-29, UF-613, UF-676 and CC-42, using six plants per plot with four replications at two locations (14 at Turrialba and 29 at the La Lola experimental farm). A sample of six flowers per tree was taken and the number of ovules per ovary was determined under the microscope using the dye method. Results show that number of ovules is an inherited trait, quantitatively controlled by more than one gene pair. Broad heritability gave 91.05% and 86.66% scores, and narrow 79.43% and 74.25%, for Turrialba and La Lola, respectively. The clones Pound-7 and SCA-6 showed high general combining ability (GCA), whereas Catongo showed only moderate GCA. Low and even negative GCAs were found for the rest of the parents.

INTRODUCCION

El número de óvulos por ovario es un carácter importante que ha sido utilizado como descriptor de cultivares de cacao debido a que ha demostrado ser muy consistente y presenta baja variabilidad. Además, este carácter resulta un buen estimador del número de semillas por fruto, considerado uno de los componentes más importante del rendimiento pero de difícil cuantificación, ya que es afectado fuertemente por el ambiente

Sin embargo, existen pocos estudios que expliquen los factores genéticos que controlan la manifestación

COMPENDIO

En *Theobroma cacao*, el número de óvulos por ovario parece ser una buena característica para hacer estudios genéticos en vista de que tal número es muy consistente y presenta baja variabilidad. En terrenos de la sede del CATIE, en Turrialba, Costa Rica, se estudió la herencia del número de óvulos en un diallelo 7 x 7 entre los clones: SCA-6, Pound-7, Catongo, UF-29, CC-42, UF-613 y UF-676. Se utilizaron seis plantas de cada cruzamiento, con cuatro repeticiones de los experimentos 14 de Turrialba y 29 de la Finca Experimental La Lola. Se tomó al azar una muestra de seis flores por árbol y se cuantificó el número de óvulos por la observación al microscopio de ovarios aplastados y teñidos con un colorante a base de zafranina. Los resultados indican que este carácter es bastante estable y de herencia cuantitativa; la heredabilidad amplia (H) fue de 91.01% y 79.4% y la estrecha (h²) de 82.6% y 74.2% en Turrialba y La Lola, respectivamente. Los clones Pound-7 y SCA-6 mostraron la más alta habilidad combinatoria general para este carácter; Catongo resultó ser de valor intermedio y el resto de padres fueron de habilidad baja y negativa.

de este carácter. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue el determinar la forma de herencia del número de óvulos por ovario en *Theobroma cacao* L.

REVISION DE LITERATURA

El número de óvulos por ovario fue considerado por Pound (11) como un carácter muy estable y para estimarlo, sugirió una muestra de cinco ovarios por árbol. Este criterio fue posteriormente ratificado por Enríquez y Soria (3), Martinson (9) y Ostendorf (10).

Esquivel y Soria (4) encontraron que los promedios más altos de óvulos por ovario correspondieron a clones del tipo Forastero, mientras que los más bajos fueron del tipo Criollo.

Bartley (1) observó que, en muchos clones, el número de óvulos varía notablemente en un número cercano a 50 dependiendo del origen del material; el valor más alto que cuantificó fue de 70 en un clon Forastero. Según este autor, en el control genético de este carácter parece existir dominancia de números altos sobre bajos.

Por su parte, Soria y Esquivel (12) sugirieron una acción de dominancia de genes en favor de números bajos sobre altos.

1 Recibido para publicación el 3 de diciembre de 1987. Parte del trabajo de Tesis de Mag. Sci., desarrollado por el primer autor, en el sistema de estudios de Postgrado UCR-CATIE, Turrialba, Costa Rica.

* M.S. Investigador del Programa de Cacao del Campo Agrícola Experimental Rosario Izapa, CIAPAS, INIFAP. Apdo Postal 96, Tapachula, Chiapas, México.

** Ph.D. Coordinador del Programa de Cacao del CATIE, Turrialba, Costa Rica.

*** Ph.D. Genetista Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Apartado Postal 55-2200. Coronado, Costa Rica

Carletto (2) hizo una clasificación de cultivares de cacao con base en el número de óvulos por ovario; consideró alto a aquéllos con valores mayores o iguales a 51.5; por medio de 45.5 a 51 y bajo para inferiores o iguales a 45. El mismo autor estimó una heredabilidad del 70% para este carácter.

MATERIALES Y METODOS

El material de estudio se obtuvo de los experimentos 14 de Turrialba y 29 de la Finca Experimental La Lola, ambos establecidos por el programa de cacao del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza de Turrialba, Costa Rica.

Turrialba tiene una altura de 602 msnm; presenta una temperatura media anual de 22.5°C, con una media máxima de 27 y una media mínima de 17°C. La precipitación media anual es de 2645 mm. La Finca Experimental La Lola está situada en la provincia de Limón, Costa Rica, a 40 msnm, con una temperatura media anual de 25.3°C la cual varía en una amplitud de 0.3°C. La lluvia media anual es de 3652 mm.

Ambos experimentos fueron plantados en 1972 y están constituidos por un conjunto de cruza dialélicas completas entre los clones SCA-6, Pound-7, UF-613, UF-676, UF-29, Catongo y CC-42. Los cruzamientos fueron diseñados de acuerdo al diseño 1 sugerido por Griffing (6) que incluye las cruza simples, recíprocas y los padres como clones. En el campo, los tratamientos están distribuidos en un látice balanceado 7 x 7 con 4 repeticiones y 6 plantas por unidad experimental. La distancia de siembra es de 3 m entre planta en cuadro.

Para la cuantificación del número de óvulos por ovario de cada árbol, se tomó al azar una muestra de 6 flores recién abiertas. Los óvulos fueron cuantificados por observación en un esteroscopio a 1.6 X de los ovarios aplastados y teñidos con un colorante elaborado a base de 1 g de safranina diluido en 40 ml de una solución de lactofenol y azul algodón (1:1) y aforada a 100 ml con agua destilada.

El análisis e interpretación de los datos fue realizado según el modelo 1 de Griffing (6) y el programa de cómputo SAS para cruzamientos dialélicos sugerido por Martínez (8).

La estimación de la Varianza Genética Aditiva (VA) y No Aditiva (VD) se realizó considerando que $\sigma^2_g = 1/4 VA$ y $\sigma^2_s = 1/4 VD$. La heredabilidad en el sentido estricto fue calculada de acuerdo a la relación $h^2 = VA/(VA + DV + Ve)$ y en el sentido am-

plio $H = (VA + VD)/(VA + VD + VE)$, donde VE corresponde a la varianza ambiental, según lo señalado por Faconer (5) y Hanson (7).

RESULTADOS

El número medio de óvulos por ovario de los clones y sus descendencias, en las dos localidades estudiadas, se presenta en el Cuadro 1. El ordenamiento de las familias de dialélicos muestra una tendencia descendente y en ambos sitios los valores más altos correspondieron a los clones Pound-7, SCA-6, Catongo y UF-29 y sus descendencias, mientras que los números más bajos se obtuvieron de los clones CC-42, UF-676 y UF-613 y sus cruzamientos. El promedio general de óvulos, cuantificado en Turrialba (48.8), fue ligeramente superior al de La Lola (47.6). Las descendencias del cruzamiento entre cultivares de valores altos mostraron siempre valores superiores al valor medio de óvulos estimado para cada sitio, excepto el cruce Catongo X UF-29 el cual fue ligeramente inferior en La Lola. Los cruzamientos de padres de valores bajos siempre mostraron un número medio de óvulos inferiores al promedio estimado para ambos sitios. Las descendencias de la combinación entre el clon Pound-7 (alto) con clones de valores bajos como CC-42, UF-676 y UF-613 fueron superiores al promedio general de ambas localidades excepto el cruce entre Pound-7 x UF-676 que fue ligeramente inferior en Turrialba. Las descendencias en los que intervino SCA-6 como uno de los progenitores, excepto en los cruzamientos con UF-613 y UF-676 de La Lola, fueron marcadamente superiores a las medias de ambos experimentos.

El análisis de varianza que se muestra en el Cuadro 2 indicó que, en La Lola, los efectos de la habilidad combinatoria general (ACG) y los maternos (EM) son altamente significativos, no así los efectos de habilidad combinatoria específica (ACE) ni los recíprocos (ER). En Turrialba, los efectos de ACG y ACE resultaron ser altamente significativos y los EM y ER no alcanzaron significancia estadística. En el mismo cuadro se observa que, en el análisis combinado, hubo alta significancia para los efectos de sitio, ACG y significancia al 5% para los EM.

Los clones Pound-7, SCA-6 y Catongo alcanzaron los valores más altos de habilidad combinatoria general, en ambos sitios, según se puede observar en el Cuadro 3; el resto de los progenitores resultaron de ACG negativa.

El cálculo de los componentes de varianza genética aditiva (VA), genética no aditiva (VD), ambiental (VE) y fenotípica total (VP) se presenta en el Cuadro

Cuadro 1. Promedio de óvulos por ovario de cruces dialélicos entre siete clones de cacao de los experimentos 14 de Turrialba y 29 de La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

	Localidad	Pound-7	SCA-6	CAT	UF-29	CC-42	UF-676	UF-613	Promedio
Pound-7	Turrialba	56.5	55.2	52.8	50.8	50.3	48.8	50.5	52.7
	La Lola	55.7	52.7	53.3	49.0	48.4	48.6	49.1	50.1
SCA-6	Turrialba	55.0	54.4	54.1	49.8	51.2	50.5	50.1	50.7
	La Lola	52.9	55.2	51.5	48.1	49.1	49.4	48.1	50.7
Catongo	Turrialba	55.4	54.2	48.4	49.5	48.0	47.4	48.4	50.2
	La Lola	50.6	51.4	47.0	47.7	47.0	46.8	46.7	48.2
UF-29	Turrialba	51.1	49.9	50.5	49.1	45.7	44.9	47.4	48.4
	La Lola	50.4	49.4	48.5	49.6	47.7	44.0	42.1	47.2
CC-42	Turrialba	50.9	51.4	47.3	43.0	44.9	43.0	43.9	46.3
	La Lola	48.9	49.1	45.6	45.7	42.8	42.7	43.0	45.4
UF-676	Turrialba	49.8	49.8	47.2	45.3	42.8	43.5	43.7	46.0
	La Lola	47.4	47.7	48.1	47.8	42.9	41.9	41.7	45.3
UF-613	Turrialba	49.7	49.6	47.3	45.5	44.9	41.4	44.8	46.2
	La Lola	42.9	46.9	47.7	45.2	44.3	44.2	41.9	45.6
Promedio	Turrialba	52.6	52.1	50.0	47.8	46.8	45.6	46.1	48.8
	La Lola	49.8	50.4	48.8	47.6	46.0	45.4	44.7	47.6

4, en el cual se observa que la VA fue 10 y 14 veces mayor que la VD en Turrialba y La Lola, respectivamente. La heredabilidad en el sentido estricto (h^2) resultó alta (82.6% y 74.2%), en ambos experimentos.

La heredabilidad en el sentido amplia (H) que refleja la proporción de la varianza fenotípica que es debida a la acción de genes, resultó ser de 91.0% en Turrialba y de 79.4% en La Lola, lo cual indica que el efecto ambiental fue mínimo y que este carácter es bastante estable.

DISCUSION

De acuerdo con Sprague y Tatum (13), la alta proporción y significancia de los efectos de ACG en relación a los de ACE, en ambos sitios, demuestra la naturaleza cuantitativa y el efecto de genes aditivos en la expresión del número de óvulos por ovario en *T. cacao*. Por otra parte, la significancia de los efectos de habilidad combinatoria específica en Turrialba, señala también la presencia de interacción de genes específicos.

La significancia de los efectos maternos en el experimento de La Lola y en el análisis combinado resulta un tanto extraño puesto que, si esto fuera cierto, se esperaría que algunos clones al ser utilizados como

Cuadro 2. Cuadrados medios del número de óvulos por ovario en cacao de un experimento dialélico 7 x 7 en Turrialba y La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

F.V.	G.L.	Cuadrados Medios	
		La Lola	Turrialba
Repeticiones	3	55.67**	14.68**
Cruzas	48	48.68**	66.53**
ACG	6	332.61**	486.79**
ACE	21	9.23 NS	9.758**
EM	6	18.18**	4.08 NS
ER	15	2.54 NS	2.98 NS
Error	141	6.40	3.698

Análisis	Conjunto	Cuadrados Medios
Sitio	1	166.811**
Cruzas	48	105.35**
Rep. (sitio)	6	36.92**
Cruzas x sitio	48	6.17**
ACG	6	789.68**
ACE	21	10.66 NS
EM	6	15.80*
ER	15	0
Error	282	4.675

* Significativo al nivel de 0.05

** Significativo al nivel de 0.01

NS No significativo.

Cuadro 3. Estimados de efectos de habilidad combinatoria general de clones progenitores. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Progenitor	Turrialba	La Lola
Pound-7	3 899	3 15
SCA-6	3 489	2 98
Catongo	1 281	1 06
UF-29	-0 44	-0 44
CC-42	-2 45	-1 98
UF-676	-3 43	-2 31
UF-613	-2 80	-2 50

madres inducirían un número alto o bajo de óvulos en sus descendencias. Sin embargo, esta situación no fue observada ni en La Lola ni en Turrialba, por lo que se asume que la significancia de este efecto bien puede estar influenciada por errores en el muestreo o por la heterocigocidad presente en los clones padres, puesto que éstos no constituyen líneas homocigóticas.

Según Hanson (7), los altos valores de la heredabilidad en el sentido amplio indican que este carácter es muy estable y que es poco influenciado por el ambiente, lo cual corrobora lo señalado por Enríquez y Soria (3), Martinson (9) y Pound (11).

La significancia del efecto de sitio y de cruzamientos por sitio se explica por el hecho de que algunos padres fueron más estables que otros, es decir, hubo variación en el número de óvulos por ovario de un sitio a otro. Esto explica también el que el efecto ambiental haya sido diferente para los dos sitios y mayor en La Lola.

La proporción de la varianza genética aditiva de ambas localidades, en relación a la no aditiva, reafirma la naturaleza cuantitativa de la herencia de este carácter. Esto resulta contrario al criterio de Bartley (1) quien sugirió una acción de dominancia de números altos sobre bajos, y al de Soria y Esquivel (12), quienes señalaron la acción de dominancia de genes a favor de números bajos sobre altos. Sin embargo, lo encontrado en esta investigación tiene con los resultados presentados por Carletto (2) de que este carácter es de alta heredabilidad.

Por la facilidad de cuantificación y de acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, tiene más

sentido práctico tomar como criterio de selección el número de óvulos por ovario en lugar del número de semillas por fruto, el cual presenta dificultades para su estimación. Si se aseguran prácticas de manejo de plantaciones que aseguren una buena población de polinizadores entomófilos, aquellos cultivares con alto número de óvulos por ovario estarían en ventaja para producir mayor número de semillas por mazorca.

Cuadro 4. Estimados de varianza genética, ambientales, fenotípica total y heredabilidad del número de óvulos por ovario en cacao. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Estimado	Turrialba %	La Lola %
Varianza Genética Aditiva (VA)	34 08	23 10
Varianza Genética No Aditiva (VD)	3 45	1 61
Varianza Ambiental (VE)	3 69	6 40
Varianza Fenotípica (VP)	41 23	31,11
Heredabilidad Estricta (h^2)	82 66	74 25
Heredabilidad Amplia (H)	91 05	79 43

CONCLUSIONES

- El número de óvulos por ovario en *Theobroma cacao* es un carácter altamente heredable, controlado principalmente por genes de acción aditiva. En la localidad Turrialba, se detectó la acción de genes dominantes y epistáticos.
- Los progenitores Pound-7 y SCA-6 presentaron la más alta habilidad combinatoria general para este carácter. Los valores más bajos fueron observados en los clones UF-676 y UF-613; el resto de los padres mostraron valores intermedios.
- Con base en los resultados obtenidos, se sugiere utilizar el número de óvulos por ovario como criterio de selección para rendimiento, en lugar del número de semillas por fruto, el cual es fuertemente afectado por el ambiente y resulta difícil de cuantificar.

LITERATURA CITADA

1. BARTLEY, B.G.D. 1964. Genetic studies. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual Report on Cacao Research 1963. St Augustine, Trinidad. 32 p
2. CARLETO, G.M. 1974. Heredabilidad do carácter número de óvulos e sua correlação con a produção de sementes de cacauero. In Centro de Pesquisas de Cacao. Informe Técnico. Bahia, Brasil p. 8-9; 27
3. ENRIQUEZ, G.A.; SORIA, V.J. 1967. Selección y estudio de los caracteres útiles de la flor para identificación y descripción de cultivares de cacao. Cacao (Costa Rica) 12(1):8-16
4. ESQUIVEL, O.; SORIA, V.J. 1962. Recuento del número de óvulos en diferentes tipos de cacao. Cacao (Costa Rica) 7(3):9
5. FALCONER, D.S. 1976. Introducción a la genética cuantitativa. Trad. del inglés por Fidel Marquez Sánchez. México, D.F., CECSA. 430 p.
6. GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Australian Journal of Biological Science 9(4):463-493
7. HANSON, D.W. 1963. Heritability. Statistical Genetics and Plant Breeding. New York, National Academy of Science. p. 125-139. Publication No. 982
8. MARTINEZ, G.A. 1975. Diseño y análisis de los experimentos de cruces dialélicas. Chapingo, México. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. 288 p
9. MARTINSON, V.A. 1976. Studies on seed development. In Cocoa Research Institute of Ghana. Annual Report 1973-1974. Tafo, Ghana. p. 174-176
10. OSTENDORF, F.W. 1956. Identifying characters for cacao clones. Reunión do Comité Técnico Interamericano do Cacau (6., Salvador, Bahia, Brasil). Trabajos presentados. p. 89-110.
11. POUND, F.J. 1932. The genetic constitution of the cacao crop. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual Report on Cacao Research, First. Port of Spain, Trinidad p. 10-24
12. SORIA, V.J.; ESQUIVEL, O. 1969. Algunos resultados del Programa de Mejoramiento Genético de Cacao en el IICA-Turrialba. Conferencia Internacional de Pesquisas em Cacau (2., Bahia, Brasil). Memórias p. 35.42
13. SPRAGUE, G.F.; TATUM, L. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. Journal of American Society of Agronomy 43:923-932.