

ESTUDIO DE LA INFLUENCIA GENETICA DE ALGUNOS CULTIVARES
DE CACAO EN EL RENDIMIENTO DE SUS CRUZAS

Tesis de Grado de Magister Scientiae

Francisco Ocampo Rojas



INSTITUTO INTERAMERICANO DE CIENCIAS AGRICOLAS DE LA OEA
Centro Tropical de Enseñanza e Investigación
Departamento de Cultivos y Suelos Tropicales
Turrialba, Costa Rica
Abril, 1972

ESTUDIO DE LA INFLUENCIA GENETICA DE ALGUNOS CULTIVARES
DE CACAO EN EL RENDIMIENTO DE SUS CRUZAS

Tesis

Presentada al Consejo de la Escuela para Graduados
como requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

en el

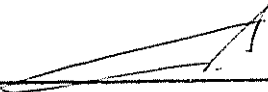
Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADA:



Consejero

Jorge Soria V., Ph.D



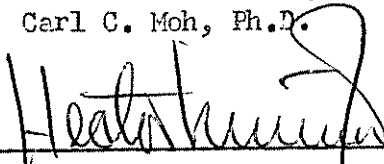
Comité

Gilberto Pérez B., Ph.D.



Comité

Carl C. Moh, Ph.D.



Comité

Héctor Muñoz, Ph.D.

Abril, 1972

i

A mis padres con gratitud

A mi querida esposa e hijos con cariño

AGRADECIMIENTO

El autor deja testimonio de agradecimiento:

Al Instituto Colombiano Agropecuario (I.C.A.) y a la Misión Nebraska, por el financiamiento de sus estudios Post-graduados.

Al doctor Jorge Soria V., consejero principal por su asesoramiento y dirección en la ejecución del presente estudio. A los doctores Gilberto Páez B., Carl C. Moh y Hector Muñoz, miembros de su comité consejero.

A los miembros de la Unidad de Estadística y Computación E-lectrónica, del Programa de Cacao y de la Biblioteca Commemorative Orton, que de una u otra forma le prestaron su colaboración.

BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de Medellín, Colombia, el 27 de Noviembre de 1936.

En su ciudad natal realizó sus estudios primarios y secundarios, graduándose de Bachiller en el Liceo Nacional Marco Fidel Suarez en 1956.

Hizo sus estudios universitarios en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Caldas, en la ciudad de Manizales, graduándose de Ingeniero Agrónomo en 1962.

Trabajó en el Programa Nacional de Cacao en el Instituto Colombiano Agropecuario (I.C.A.), desde Enero de 1963 hasta Septiembre de 1970, cuando ingresó al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA para realizar estudios Post-graduados, mediante una beca concedida por ICA-Misión Nebraska.

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	3
2.1 Mecanismos genéticos de la herencia	3
2.2 Estudios y resultados obtenidos en cacao	5
3. MATERIALES Y METODOS	
3.1 Localización del experimento	8
3.2 Suelos	8
3.3 Clima	8
3.4 Material experimental	10
3.4.1 Características de los cultivares	11
3.4.2 Manejo del experimento	11
3.4.3 Diseño	13
3.4.4 Variables medidas	13
3.5 Análisis de la información	15
4. RESULTADOS	
4.1 Análisis comparativo de varios cruzamientos de cacao ..	23
4.1.1 Comparación de híbridos por medio de la produc- ción promedio	23
4.1.2 Comparación de híbridos mediante la tasa de incre- mento de la producción	27
4.2 Estudios de la variabilidad de las características del fruto y las semillas	29
4.2.1 Varianza relativa	29
4.2.2 Hereditabilidad de los caracteres	35
5. DISCUSION	37
6. CONCLUSIONES	43
7. RESUMEN	45
7a. SUMMARY	47
8. LITERATURA CITADA	49
AFENDICE	52

LISTA DE CUADROS

Cuadro No.		Página
1	Esquema de cruzamientos y material parental <u>utili</u> <u>z</u> ado.	10
2	Principales características del material parental.	12
3	Análisis de varianza de los promedios y <u>tasas</u> <u>pro</u> <u>m</u> edias de la producción de tres años.	23
4	Promedio de producción en gramos por árbol por a- ño de los híbridos que forman el grupo 1.	25
5	Pr medio de producción en gramos por árbol por a- ño de los híbridos que forman el grupo 2.	25
6	Tasas de producción en gramos por árbol por año de los híbridos que forman el grupo 1.	28
7	Tasas de producción en gramos por árbol por año de los híbridos que forman el grupo 2.	28
8	Promedios de las variables longitud y diámetro de fruto en centímetros y peso de fruto en gramos, de los híbridos del grupo 1.	30
9	Promedios de las variables número y peso húmedo de semillas por fruto en gramos, de los híbridos del grupo 1.	31
10	Promedios de las variables longitud y diámetro de fruto en centímetros y peso de fruto en gramos, de los híbridos del grupo 2.	32
11	Promedio de las variables número y peso húmedo de semillas por fruto en gramos, de los híbridos del grupo 2.	33
12	Componentes de varianza de las variables: longi- tud de fruto, diámetro de fruto, peso total del fruto, número de almendras y peso húmedo de <u>almen</u> <u>dr</u> as.	36

LISTA DE FIGURAS

Figura N ^o		Página
1	Variabilidad o estabilidad de los padres (P), madres (M), y progenie (Pr) de las variables del fruto: <u>l</u> ongitud, diámetro y peso y número y peso de semillas.	33

1. INTRODUCCION

En la actualidad el establecimiento de plantaciones comerciales de cacao se realiza utilizando semillas provenientes de buen material parental cuyas características se reflejan en vigor híbrido, en forma de precocidad y alta producción. Aunque se sabe que la capacidad de producción del cacao depende del vigor de las plantas, no se conocen informes completos que determinen la naturaleza de la acción de genes que producen dicho fenómeno. Se ha observado la bondad de algunos cultivares como padres en determinados cruzamientos, pero no se han hecho estudios específicos para comprobar estos resultados.

Los avances alcanzados por los programas de mejoramiento de plantas de propagación sexual, con base en la aptitud combinatoria general, demuestran que el uso de esta técnica es de gran utilidad en los cultivos cuyas F_1 se explotan comercialmente.

El conocimiento de la aptitud combinatoria general de los cultivares de cacao y la hereditabilidad de los principales componentes del rendimiento, permitiría determinar la forma como se transmiten algunas características de tipo cuantitativo y por tanto establecer programas de mejoramiento con base genética más sólida para la obtención de nuevos híbridos, aportando ganancia en tiempo y eficacia.

Los objetivos específicos del presente estudio son:

1. Estudiar la aptitud combinatoria general de seis clones amelonados amazónicos y siete cultivares trinitarios y ó criollos, con relación a las siguientes características: a) producción en número de frutos, b) tamaño y forma de frutos y c) número y peso de las semi

llas frescas, y

2. Determinar la hereditabilidad de los caracteres citados.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Mecanismos genéticos de la herencia.

En 1906 Yule, citado por Allard (2), postuló la existencia de muchos genes con efectos pequeños y semejantes para explicar la herencia continua. El grado en que puede transmitirse la variabilidad de un carácter cuantitativo a la progenie es lo que se considera como hereditabilidad (24).

Según Falconer (17), la hereditabilidad expresa la proporción de la varian_za total que es atribuible a los efectos medios de los genes; siendo su función más importante en el estudio genético de los caracteres métricos, su papel predictivo. Además, dice que esta función de la hereditabilidad expresa la confiabilidad del valor fenotípico como indicación del valor reproductivo.

Los genes no pueden hacer que se manifieste un carácter, si no tienen el ambiente adecuado y al contrario, ninguna manipulación del ambiente hará que se desarrolle una cierta característica, si están ausentes los genes necesarios (2). Por consiguiente, si en una progenie, la variación debida al ambiente es considerable con relación a las variaciones hereditarias, la hereditabilidad será baja y al contrario si la variación debida al ambiente es pequeña, la hereditabilidad será alta (24).

La variación fenotípica es el resultado de la acción de un gran número de genes y la influencia de las variaciones del medio externo; al aumentar este último componente, aún las más discretas diferencias genéticas pueden quedar ocultas (11).

Phoelman (24) define el vigor híbrido como el incremento en tamaño o en vigor de un híbrido con respecto a sus progenitores o con respecto al promedio de sus progenitores.

El mismo autor presenta las dos hipótesis principales para explicar el vigor híbrido en la siguiente forma: a) el vigor híbrido es el resultado de reunir genes dominantes favorables; b) resulta vigor híbrido si la heterozigosidad es superior a la homozigosidad. Existen otras dos teorías: una basada en la epistasis, y la geométrica, basada en la interacción de componentes primarios.

Actualmente la mayoría de los investigadores están de acuerdo que la heterosis es un fenómeno complejo de herencia cuantitativa y una característica esencial de las especies alógamas (14).

Sprague y Tatum (32) usaron el término "aptitud combinatoria general", para designar el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas.

Falconer (17) considera que las diferencias en aptitud combinatoria general se deben a la varianza aditiva en la población base y a las interacciones aditiva por aditiva y por consiguiente la varianza de la aptitud combinatoria general aumenta linealmente con F_1 .

Cuando solamente se persigue el mejoramiento de la aptitud combinatoria general de varias líneas, no es necesario hacer y probar todas las cruzas posibles entre ellas, para determinar sus aptitudes combinatorias generales (17).

2.2 Estudios y resultados obtenidos en cacao.

En cacao muchos de los padres usados en los programas de multiplicación, son heterocigotos para genes que controlan rendimiento y otros caracteres, dando como resultado poblaciones F₁ heterogéneas, con rendimientos promedios por debajo de aquel que se esperaría de las mejores combinaciones (8). Un método adecuado de mejoramiento rápido para rendimiento, sería el uso de padres por su aptitud combinatoria general (13,8).

Esquivel y Soria (16) estudiaron la variabilidad de algunos componentes del rendimiento en poblaciones híbridas interclonales de cacao y obtuvieron que existe gran variabilidad entre individuos de una misma combinación híbrida, lo cual indica que uno o ambos cultivares padres son bastante heterocigotos para los factores genéticos que controlan producción; el índice de mazorca de la mayoría de los árboles están más cercano al padre de las mazorcas más grandes y una proporción baja se agrupan hacia el lado de mazorcas pequeñas; alta correlación entre el peso húmedo de las semillas y el número de mazorcas que demuestra que el número de mazorcas es una medida confiable de la capacidad de producción.

Glendinning (18) estudió la relación entre el tamaño y número de frutos producidos por árbol y encontró una correlación negativa estrecha entre las dos variables, anotando que esto no influye en la producción y por lo tanto es más importante la asociación del rendimiento en el tamaño de almendras.

Se ha encontrado que el tamaño de las mazorcas varía de acuer-

do al año, estación, variedad y árbol que se considere; y que esta variación en tamaño es paralela a la variación en número de almendras (7,25,26,18).

Stockdale (34) encontró gran variación de las relaciones del largo y del ancho de la mazorca entre los diferentes tipos de mazorca y aún dentro de un mismo árbol. Pound (25) consideró que la variación del peso de la mazorca, se debe a factores genéticos pero después comprobó que otros factores como los climáticos y el suelo, también influían en la variación.

Intercruces hechos en Ghana con base a cultivares SCA, mostraron que el peso promedio de mazorca y el tamaño del grano de los cruces que envolvían SCA x Iquitos, eran similares al de SCA, indicando que el bajo peso de mazorca de SCA, fué dominante sobre el mayor peso de mazorca de Iquitos (3). Resultados diferentes fueron obtenidos en Trinidad y Ecuador en donde las progenies de SCA, mostraron tamaño de mazorca y almendra igual a la media de los dos padres (10,1).

Pound (25) encontró que el número de óvulos por ovario es muy constante para cada árbol pero muy variable entre árboles. Parece que hay dominancia de genes en favor de los números bajos sobre los altos, pues se ha observado que el número de óvulos de la F₁ se concentran cerca de los promedios de los padres de menor número de granos (29). Por otra parte es de pensar que la gran variación en el número de almendras producidas por mazorca es debida al grado de polinización de las flores hecha por los insectos en el instante en que fertilizan el pistilo-ovario (35).

Parece que el número y tamaño de almendras son caracteres fuertemente heredados, y tienden a ser asociados; lo cual no implica que variedades de mazorcas pequeñas puedan tener bajo número de almendras de tamaño razonable y variedades de mazorcas grandes, puedan tener alto número de semillas de tamaño normal (18).

El tamaño de semilla es un componente del rendimiento y un carácter deseable en relación a su calidad; la variación del tamaño de semilla está afectada por varios factores, lo cual hace difícil establecer el grado de relación tamaño-rendimiento (8,9).

Resultados parciales obtenidos por el programa de mejoramiento genético de cacao del IICA, en estudios de variabilidad y herencia de algunas características relacionadas con producción, han demostrado que algunos cultivares producen descendencias superiores en vigor inicial y precocidad (29). El análisis de los datos de dos años de producción de un experimento donde se estudia aptitud combinatoria general de ocho clones locales y seis amazónicos, mostró que los clones 'Pound 7', 'Pound 12', 'IMC 67', 'Criollo 79', 'Pentágona 1' y 'UF 613', tienen buena aptitud combinatoria general (30).

Atanda y Toxopeus (6) en Nigeria, con base en los datos de producción obtenidos en 19 años de las progenies provenientes del cruzamiento de clones locales por clones trinitarios, obtuvieron 89,77 por ciento de hereditabilidad para rendimiento en cacao. Usando la producción de una población similar, y con datos acumulados por diez años, Atanda (5) encontró una hereditabilidad de rendimiento de 61,5 por ciento.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización del experimento.

Los datos para el presente trabajo fueron obtenidos de un experimento de campo plantado por el programa de mejoramiento genético de cacao del IICA, en 1965, en la finca experimental "La Lola". La finca está situada a 40 m.s.n.m., sobre una planicie aluvial que forma parte del litoral Atlántico de Costa Rica (19).

3.2 Suelos.

En los suelos de la finca predomina la textura fina. Estudios hechos de la capa superficial a unos 30 cms. de profundidad, muestra que esta capa del suelo, en gran parte de la finca, es arcillo limosa o arcillo arenosa, es decir de textura fina. La presencia de gley grisáceo en el perfil, hace que el drenaje de la finca no sea del todo libre, presentándose anegamiento de acuerdo a la intensidad de la precipitación.

La acidez de los suelos es medianamente alta (pH 6,1), el contenido de materia orgánica es medio, lo mismo que el de N; la relación C/N es baja; el P disponible es muy bajo y la capacidad de intercambio bastante alta (19).

3.3 Clima.

El clima de la finca "La Lola" es caliente y húmedo, típico para una zona tropical lluviosa. Según Trojer (36) los datos presentados en el Cuadro 1 del Apéndice, se encuentran dentro de los siguientes umbrales generalmente aceptados; la temperatura promedio anual

es mayor a 20°C; la amplitud térmica entre el mes más caliente y el mes más frío es menor a 10°C; la suma anual de la precipitación es mayor a 1.500 mm; la duración de la época seca es menor de tres meses; el déficit hídrico, durante el mes más seco, es débil.

3.4 Material experimental.

Se hicieron cruces de prueba entre los clones locales de origen trinitario 'UF 12', 'UF 613', 'UF 654', 'UF 667', 'UF 668' y 'UF 677', 'Criollo 79' y 'Pentágona 1', cruzados por los clones amazónicos 'SCA 6', 'IMC 67', 'Pound 7', 'Pound 12', 'UF 29' y 'Matina 1'.

Se usaron cruces entre clones locales trinitarios por clones amazónicos, para aprovechar características deseables existentes en cada grupo, tales como tamaño de almendra y alto rendimiento de los trinitarios y vigor en los amazónicos.

Para fines de comparación y estudios de hereditabilidad, se incluyeron 11 de los progenitores considerados de alto rendimiento: 'IMC 67', 'Pound 7', 'Pound 12', 'SCA 6', 'UF 12', 'UF 29', 'UF 613', 'UF 654', 'UF 667', 'UF 668' y 'UF 677'. Estos cultivares se propagaron por estaca. También se incluyeron los híbridos 'ICS 1 x SCA 6' y 'Matina 1 x Pentágona 1', como testigos de alto rendimiento y 'UF 296 x CC 18', de producción intermedia.

A pesar de que se tomaron datos de todo el material incluido en el experimento, el presente estudio se hizo con los datos de las combinaciones que se presentan en el Cuadro 1. Debido a problemas de incompatibilidad, no se dispuso de material suficiente de algunas combinaciones para plantar las cuatro repeticiones, siendo reem

Cuadro 1. Esquema de cruzamientos y material parental utilizado.

♀ \ ♂	SCA 6	IMC 67	MATINA 1	POUND 7	UF 29	POUND 12	CRILLO 79	PENTAGONA 1	UF 12	UF 613	UF 667
UF 668	X	X	X	X	X	X					
UF 677	X	X	X	X	X	X					
UF 613	X	X		X	X	X					
UF 654	X		X	X	X	X					
UF 12	X	X	X	X							
UF 667	X	X	X		X						
IMC 67							X	X		X	
POUND 12							X	X	X		X
UF 29							X	X	X	X	
POUND 7							X	X			X
MATINA 1							X	X			
SCA 6							X	X			

plazadas por otra combinación. Esta circunstancia hace que algunos progenitores no entren sino en una combinación, por lo cual no se tuvieron en cuenta para el análisis.

Tampoco se consideraron los cultivares propagados por estaca y los datos serán utilizados para un estudio comparativo posterior de hereditabilidad de las variables consideradas en este trabajo.

3.4.1 Características de los cultivares.

Como no existe una descripción completa de los cultivares que forman parte del estudio, en el Cuadro 2 se anotan algunas características relacionadas con las variables medidas (15,20,27).

3.4.2 Manejo del experimento.

El material experimental se plantó en febrero de 1965; el sombrío está formado por árboles de Guaba (Inga spp.) establecidos a distancias irregulares. Los híbridos se fertilizaron los dos primeros años, con la fórmula 20-28-15 a razón de 150 gramos por planta y dos aplicaciones por año; además entre dos abonamientos se aplicaron 150 gramos de cal hidratada por planta (23).

Para control de Phytophthora palmivora se continúan haciendo aspersiones a bajo volumen de Kocide (Hidróxido de cobre, 86 por ciento) al 1,6 por ciento. Además se efectúan prácticas de mantenimiento como: control de malas hierbas, deschuponadas, podas, eliminación de mazorcas negras y cosechas cada quince días (23). Los árboles muertos son reemplazados con el mismo material híbrido o con plantas de otros cruzamientos para reducir posibles efectos de borde.

Cuadro 2. Principales características del material parental.

CULTIVAR	ORIGEN	FORMA FRUTO	TAMAÑO SEMILLA	COLOR SEMILLA	CAPACIDAD PRODUCCION	GRADO COMPATIBILIDAD
UF 12	Trinitario	Angoleta	Grande	Morado	Buena	
UF 613	Trinitario	Amelonada	Grande	Morado	Buena	Autoincompatible
UF 654	Trinitario	Angoleta	Grande	Morado claro	Buena	Autocompatible
UF 667	Trinitario	Angoleta	Mediano	Morado y violeta	Buena	Autocompatible
UF 668	Trinitario	Curdeamor	Grande	Morado	Intermedia	Autocompatible
UF 677	Trinitario	Angoleta	Grande	Morado	Intermedia	Autoincompatible
UF 29	Híbrido	Amelonada	Mediano	Morado	Buena	Autocompatible
IMC 67	Amazónico	Curdeamor	Mediano	Morado	Buena	Autoincompatible
FOUND 7	Amazónico	Amelonada	Mediano	Morado	Buena	Autoincompatible
MATINA 1	Amazónico	Amelonada	Pequeño	Morado	Buena	Autocompatible
SCA 6	Amazónico	Curdeamor	Pequeño	Morado	Buena	Autoincompatible
CRIOLO 79	Criollo	Curdeamor	Grande	Blanco	Baja	Autocompatible
PENTAGONA 1	Criollo	Pentaágona	Grande	Blanco	Baja	Autocompatible

3.4.3 Diseño.

El diseño experimental, es un latice rectangular cuádruple 7 x 8 con cuatro repeticiones. Las parcelas son cuadradas con 16 árboles sembrados a una distancia de 2 x 2 metros. Es de anotar que en muchas parcelas hay fallas por la muerte de árboles, causada en gran parte por Ceratocystis fimbriata.

Los resultados obtenidos por el programa de mejoramiento genético de cacao del IICA, en el análisis de diferentes experimentos, han demostrado que es más eficiente el diseño de bloques al azar que el de Latice^{*}. Por esta razón y por el hecho de no entrar en análisis todo el material plantado, el análisis de varianza se hizo usando como patrón un diseño experimental de bloques al azar con submuestras y diferente número de repeticiones.

3.4.4 Variables medidas.

En la finca "La Lola", el cacao produce durante todo el año; sin embargo, existen dos picos máximos de producción en el año: uno, el mayor, ocurre en el mes de noviembre y el otro en el mes de abril (véase Trojer (36)).

Para el estudio se usaron: a) los datos de producción individual de tres años, expresados en número de frutos por árbol y en peso húmedo de las semillas por parcela, obtenidos de los archivos del departamento de Fitotecnia y Suelos; b) los datos en las cosechas del segundo semestre de 1971, comprendido entre el 7 de julio y el 28 de diciembre, sobre:

* Soria V., Jorge. Comunicación Personal. IICA, Turrialba, 1972.

Número de frutos por árbol

Peso total de cada fruto

Longitud de cada fruto

Diámetro de cada fruto

Número de semillas por fruto

Peso de las semillas húmedas por fruto

Estas características se estudiaron en base a los datos de seis meses porque dicha información no se tomó en los tres primeros años de producción y porque el autor del presente trabajo, no dispuso de mayor tiempo para la recolección de datos adicionales por razón de sus estudios de post grado. Por otra parte, no se conoce el tiempo mínimo de observación para obtener una medida confiable de estas características.

El carácter número de frutos por árbol es una de las medidas comunes para estimar producción. Sin embargo, para usarlo con confiabilidad, es necesario conocer el número de frutos que se necesitan en cada cultivar para producir un kilogramo de cacao seco. A este valor se denomina índice del fruto.

El peso del fruto es un carácter menos útil para la estimación de producción y se incluyó principalmente por considerarse una medida indirecta del tamaño total del fruto.

La longitud y el diámetro de los frutos son medidas componentes del tamaño y forma de los mismos. El tamaño del fruto tiene influencia en el "índice de fruto" y por tanto es un componente importante de producción. Algunos agricultores prefieren árboles de

frutos grandes, por su ventaja en las labores de cosecha y quebrado.

El número de semillas por fruto es uno de los componentes más importantes de producción, especialmente si el cultivar tiene muchas semillas grandes. El peso de la semilla es quizá el componente de producción más importante, ya que es la porción vendible del cacao. Sin embargo, hay que aclarar que este carácter tiene también su limitación de tamaño mínimo de los granos. Cultivares de gran producción en peso de semilla pero de granos de pesos individuales inferiores a un gramo cuando secos, no son aceptables comercialmente.

Las cosechas se hicieron cada quince días; las medidas se tomaron usando una balanza marca Chatillón, y un calibrador de madera con aproximación en milímetros.

3.5 Análisis de la información.

Todos los datos se analizaron estadísticamente y se procesaron usando un computador electrónico IBM 1130. Para el análisis estadístico de aptitud combinatoria general para rendimiento, se consideraron dos variables de respuesta: a) producción promedia de tres años; b) regularidad de producción o tasa de incremento de la producción anual.

Como en los períodos de producción, comprendidos entre julio de 1968 y junio de 1971, no se tomó el peso húmedo de almendra por árbol, se estimó este valor usando el índice de fruto, obtenido con los datos de producción del período julio-diciembre

de 1971.

El análisis de varianza se hizo usando el siguiente modelo matemático (22):

$$Y_{ijkl} = \mu + \beta_i + \gamma_j + \lambda_k + (\gamma\lambda)_{jk} + \epsilon_{ijk} + \delta_{ijkl}$$

Donde:

μ = promedio general

β = efecto de repetición

γ = efecto de padre

λ = efecto de madre

$\gamma\lambda$ = efecto de interacción padre x madre

ϵ = error experimental

δ = error muestral

El esquema de partición del análisis de varianza se presenta a continuación:

<u>Fuente de variación</u>	<u>G.L.</u>
Repeticiones	3
Combinaciones	47 ⁺
Padres	10
Madres	11
Padres x madres	26
Error experimental	124 ⁺⁺
Error muestral	1624
<u>TOTAL</u>	<u>1798</u>

+ Aunque cada repetición está formada por 42 combinaciones, por problema de incompatibilidad anotados antes, el total de combinaciones en estudio son 48.

++ Error combinado (incluye comparación de las dos matrices sin interés para el estudio).

Debido a que el número de observaciones por celda es muy variable a nivel de padre, madre y padre x madre, estos parámetros se estimaron por mínimos cuadrados (21).

Como cada madre no se cruzó con todos los padres por problemas de incompatibilidad, se agruparon las combinaciones en dos matrices independientes, con base a los padres y madres comunes. Este arreglo permite que las combinaciones padre x madre se distribuyan en dos grupos mutuamente ortogonales. Esto facilitó considerablemente el análisis, ya que ellas podían ser estimadas independientemente; por tanto, la matriz $X'X$ del componente de cruzamientos tiene la siguiente forma:

$$X'X = \begin{vmatrix} X_1'X_1 & \bigcirc \\ \bigcirc & X_2'X_2 \end{vmatrix}$$

Donde:

$X_1'X_1$ contiene las combinaciones señaladas en el Cuadro y lo mismo se puede decir de la matriz $X_2'X_2$; \bigcirc indica que la covarianza entre las dos matrices es cero.

Con base en estas dos matrices se estimaron los parámetros de efecto de padres, madres y padre x madre, invirtiendo directamente la matriz $X'X$, y multiplicando por el vector $X'F$:

$$(X'X)^{-1} = \begin{vmatrix} (X_1'X_1)^{-1} & \bigcirc \\ \bigcirc & (X_2'X_2)^{-1} \end{vmatrix}$$

El vector de suma de cuadrados X y Y tienen la siguiente forma:

$$X'Y = \begin{vmatrix} X_1'Y \\ X_2'Y \end{vmatrix}$$

Por tanto los parámetros estimados se obtuvieron como sigue:

$$\hat{\beta}_1 = (X_1'X_1)^{-1}X_1'Y$$
$$\hat{\beta}_2 = (X_2'X_2)^{-1}X_2'Y$$

La suma de cuadrados ajustados para padres de la primera matriz se obtuvo de:

$$SC(P) = \hat{\beta}_{1P} \left| (X_1'X_1)_S^{-1} \right|^{-1} \hat{\beta}_{1P}$$

La suma de cuadrados ajustados para padres de la segunda matriz se obtuvo de:

$$SC(P) = \hat{\beta}_{2P} \left| (X_2'X_2)_S^{-1} \right|^{-1} \hat{\beta}_{2P}$$

En la misma forma se obtuvo la suma de cuadrados para padres. La interacción se obtuvo por diferencia. Los demás componentes se obtuvieron por procedimiento estandar.

Cuando se investiga tasa, se requiere estimar primero la tasa de incremento anual de la producción; esto implica buscar una función que defina o determine la tasa. Para este estudio se probaron las funciones: cuadrática: $Y = b_0 + b_1X + b_2X^2$; logarítmica:

$Y = b_0 X^{b_1}$; y lineal: $Y = b_0 + b_1 X$. Se usó la última por ajustarse mejor a los datos. No se obtuvo buen ajuste, con la cuadrática, porque los datos de tres años son insuficientes, y con la logarítmica, porque en algunos casos no hubo producción y por consiguiente su valor es cero.

Para calcular hereditabilidad de: producción, longitud de mazorca, diámetro de mazorca, peso de mazorca, número de semillas por mazorca y peso húmedo de las semillas por mazorca, se usó un análisis de varianza de acuerdo con el siguiente modelo (22).

$$Y_{ijklm} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \delta_{k(ij)} + \lambda_{\ell(ijk)} + \epsilon_m(ijkl)$$

Donde:

- μ = promedio general
- α = efecto de año
- β = efecto de repeticiones
- $(\alpha\beta)$ = efecto de repetición por año
- δ = efecto de padre
- λ = efecto de madre
- ϵ = error experimental

El esquema de partición del análisis de varianza y la fórmula de la esperanza matemática de los cuadrados medios se presenta a continuación:

Fuentes de variación	G.L.	C.M.	E(CM)
Años	2		
Repeticiones	3	CM ₅	$1\sigma_1^2 + K_1\sigma_2^2 + K_2\sigma_3^2 + K_3\sigma_4^2 + K_4\sigma_5^2$
Repeticiones x años	6	CM ₄	$1\sigma_1^2 + K_5\sigma_2^2 + K_6\sigma_3^2 + K_7\sigma_4^2$
Padres/Rep./años	120	CM ₃	$1\sigma_1^2 + K_8\sigma_2^2 + K_9\sigma_3^2$
Madres/padres/rep./años	369	CM ₂	$1\sigma_1^2 + K_{10}\sigma_2^2$
Progenie/M/P/R/A	4896	CM ₁	$1\sigma_1^2$
TOTAL	3596		

Nótese que se deben estimar los coeficientes de los componentes de varianza, ya que los números de observaciones son diferentes para las informaciones disponibles. Los coeficientes K_i se estimaron en la forma siguiente (4):

$$\begin{vmatrix} 1 & K_8 & K_9 \\ 1 & K_{10} & \\ 1 & & \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \Sigma \Sigma \Sigma n_{ijk}^2 f_{ij} & \Sigma \Sigma n_{ij}^2 f_{ij} \\ \Sigma \Sigma \Sigma n_{ijk} f_{ijk} & \end{vmatrix}$$

Estimados los coeficientes de los componentes de varianza se calcularon los componentes de varianza de la siguiente manera:

$$\sigma_1^2 = CM_1$$

$$\sigma_2^2 = \frac{CM_2 - CM_1}{K_{10}}$$

$$\sigma_3^2 = \frac{CM_3 - CM_1 - K_8 \left(\frac{CM_2 - CM_1}{K_{10}} \right)}{K_9}$$

El cálculo de hereditabilidad se efectuó utilizando la fórmula siguiente (17):

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

En donde:

$$V_A = 4\sigma_3^2$$

$$V_P = \sigma_1^2 + \sigma_2^2 + \sigma_3^2$$

Siguiendo el mismo diseño se hicieron los análisis para las otras cinco variables, pero con información de un período de cosecha (seis meses). Se usó el modelo matemático siguiente (22):

$$Y_{ijklm} = \mu + \beta_j + \delta_i(j) + \lambda(l(jk)) + \epsilon_m(ljke)$$

Donde:

μ = promedio general

β = efecto de repetición

δ = efecto de padre

λ = efecto de madre

ϵ = error experimental

El esquema de partición del análisis de varianza y la fórmula de la esperanza matemática de los cuadrados medios se presentan a continuación:

Fuente de variación	G.L.	C.M.	E(CM)
Repeticiones	3	CM ₄	$1\sigma_1^2 + K_1\sigma_2^2 + K_2\sigma_3^2 + K_3\sigma_4^2$
Padres/repeticiones	40	CM ₃	$1\sigma_1^2 + K_4\sigma_2^2 + K_5\sigma_3^2$
Madres/padres/rep.	124	CM ₂	$1\sigma_1^2 + K_6\sigma_2^2$
Progenie/M/P/R	1832	CM ₁	$1\sigma_1^2$
TOTAL	1999		

Los coeficientes K_i , los componentes de varianza y la hereditabilidad se estimaron por los métodos indicados en el análisis anterior.

4. RESULTADOS

4.1 Análisis comparativo de varios cruzamientos de cacao.

El criterio de comparación se basó en las variables: producción promedio de tres años y la tasa de incremento de la producción por año. Se consideró que la complementación de estas dos variables permitiría juzgar mejor la bondad de las cruzas y sus progenitores.

Aunque comercialmente lo que interesa es la producción vendible, sin embargo, al investigador, quizás le interesa más conocer la tendencia de la producción por año; por esta razón se dá énfasis también en las tasas como componentes de rendimiento.

4.1.1 Comparación de híbridos por medio de la producción promedio de tres años.

Como se indicó en un principio, los datos se analizaron usando un diseño de bloques al azar. El esquema de partición del análisis

Cuadro 3. Análisis de varianza de los promedios y tasas promedias de la producción de tres años.

Fuente de variación	G.L.	C.M.Promedio	C.M. Tasas
Repeticiones	3	5729357	1717179
Combinaciones	47 ⁺	4858472 ^{xx}	863124
Padres	10	7479316 ^{xx}	825402
Madres	11	9355063 ^{xx}	1244251
Padres x madres	26	1948051 ^x	716387
Error experimental	124 ⁺	1072407	740168
Error muestral	1624		
TOTAL	1798		

+ En la sección 3.5 se explica cómo se obtienen estos grados de libertad.

sis de varianza para aptitud combinatoria general, en base a la producción promedio y a las tasas de producción, se presentan en el Cuadro 3.

En los Cuadros 4 y 5 se presentan los promedios de producción de los híbridos comparados y de sus progenitores. El análisis de varianza muestra diferencias altamente significativas entre combinaciones, entre padres, entre madres y diferencias significativas para la interacción padre x madre. Esto indica que, en la producción influye más el aporte de cada progenitor individualmente que el aporte de la interacción de ambos progenitores. En otra forma, también muestra la aptitud combinatoria general de cada progenitor.

Al observar los Cuadros 4 y 5 se aprecia notoria diferencia entre los promedios. Comparados los promedios de los progenitores, por el método de Duncan para comparaciones de medias con diferente número de repeticiones (33), se obtuvieron los siguientes resultados:

De los padres que aparecen en el Cuadro 4, la contribución del cultivar 'Pound 7' en la producción (27,48%) fué significativamente superior a la aportada por los otros cinco cultivares.

Los cultivares 'Pound 12' (21,77%) e 'IMC 67' (18,47%) no difieren significativamente entre sí y son superiores en producción a los cultivares 'SCA 6' (14,40%) y 'UF 29' (12,27%), de los cuales difieren estadísticamente. Los clones 'SCA 6' y 'UF 29' contribuyen en grado medio en la producción de sus progenies y difieren significativamente del cultivar Matina 1 que como padre, muestra muy poca influencia en el rendimiento.

Cuadro 4. Promedio de producción en gramos por árbol por año de los híbridos que forman el grupo 1.

♀ \ ♂	SCA 6	IMC 67	MATINA	POUND 7	UF 29	POUND 12	PROMEDIO
UF 668	592	811	503	1578	487	1160	855
UF 677	636	898	203	1412	719	673	757
UF 613	1085	1033		1574	724	1546	1192
UF 654	574		179	1198	530	839	664
UF 12	653	716	352	893			654
UF 667	643	1013	121		509		572
PROMEDIO	597	894	272	1331	594	1054	795

Cuadro 5. Promedio de producción en gramos por árbol por año de los híbridos que forman el grupo 2.

♀ \ ♂	CRIOLLO 79	PENT.1	UF 12	UF 613	UF 667	PROMEDIO
IMC 67	802	1211		955		990
POUND 12	623	1026	773		1067	872
UF 29	642	983	669	337		658
POUND 7	1661	1658			1247	1522
MATINA	262	673				468
SCA 6	608	364				486
PROMEDIO	766	986	721	646	1157	865

Para los padres que aparecen en el Cuadro 5, los resultados muestran que no hay diferencias significativas entre los cultivares 'UF 667' y 'Pentágona 1'; sin embargo, el cultivar 'UF 667' es superior en su influencia en la producción (27,05%), ya que difiere significativamente de los tres cultivares restantes, en cambio, el cultivar 'Pentágona 1' (23,05%) no difiere estadísticamente de los cultivares 'Criollo 79' (17,92%) y 'UF 12' (16,87%).

El cultivar 'UF 613' (15,11%), no difiere significativamente del cultivar 'UF 12' y tiene una contribución intermedia en la producción.

La comparación de promedios de las madres que aparecen en el Cuadro 4, permite determinar que el cultivar 'UF 613' (25,40%) influye más en la producción que los otros cinco cultivares, ya que difiere significativamente de ellos.

No hay diferencia significativa entre los cultivares 'UF 668', 'UF 677', 'UF 654' y 'UF 12', sin embargo, el 'UF 668' difiere significativamente del 'UF 12', lo que no sucede con los otros tres cultivares. Esto permite establecer que los clones 'UF 668' (18,22%) y 'UF 677' (16,12%) son superiores en su contribución a la producción y que los cultivares 'UF 654' (14,15%), 'UF 12' y 'UF 667' tienen un grado medio de contribución.

La comparación entre las madres del Cuadro 5 muestra que el cultivar 'Pound 7' influye en alto grado en la producción de sus progenies (30,46%) y fué significativamente superior a los otros cultivares. No hay diferencia significativa entre los cultivares

'IMC 67' (18,81%) y 'Pound 12' (17,47%) mostrando buena contribución en la producción. El cultivar 'UF 29' (14,13%) muestra un comportamiento intermedio en la producción, ya que no difiere estadísticamente del cultivar 'Pound 12' y tampoco difiere de los cultivares 'SCA 6' y 'Matina 1' que tienen menor grado de influencia en el rendimiento.

Los resultados obtenidos indican que el cultivar Pound 7 tiene una alta aptitud combinatoria general, ya que su comportamiento fué el mejor como padre en el primer grupo de combinaciones y como madre en el segundo grupo.

4.1,2 Comparación de híbridos mediante la tasa de incremento de la producción.

Como se indicó en la sección 3.5, para estimar la tasa de incremento de la producción, se usó el modelo lineal: $Y = b_0 + b_1X$, por ajustarse mejor a los datos que los modelos cuadrático y logarítmico.

En los Cuadros 6 y 7 se presentan las tasas de incremento de la producción de los híbridos comparados. El análisis estadístico no detecta diferencia significativa; esto indica que la producción de los híbridos no fué estable en los diferentes períodos y por el contrario, tuvo un alto margen de variación.

La tasa mide el grado de variación en la producción por año; las diferentes tendencias de producción que muestran los Cuadros 6 y 7 indican que la mayoría de los híbridos aumentaron su producción cada año. Aquellos que tenían mayor incremento de producción muestran las tasas más altas; las tasas negativas que muestran al

Cuadro 6. Tasas de producción en gramos por árbol por año de los híbridos que forman el grupo 1.

♀ \ ♂	SCA 6	IMC 67	MATINA 1	POUND 7	UF 29	POUND 12	PROMEDIO
UF 668	69	15	76	347	121	338	161
UF 677	127	149	87	-103	164	273	116
UF 613	206	178		104	88	506	216
UF 654	43		201	-189	62	140	51
UF 12	277	123	426	33			190
UF 667	101	272	117		77		142
PROMEDIO	137	149	181	38	102	314	

Cuadro 7. Tasas de producción en gramos por árbol por año de los híbridos que forman el grupo 2.

♀ \ ♂	CRIOLLO 79	PEN.1	UF 12	UF 613	UF 667	PROMEDIO
IMC 67	22	323		128		158
POUND 12	66	37	7		134	61
UF 29	-32	649	131	78		206
POUND 7	149	266			-44	124
MATINA 1	167	506				336
SCA 6	129	215				172
PROMEDIO	83	333	69	104	45	

gunos híbridos, indican que su producción disminuye con respecto al primer año. Cabe destacar el grado de variación que muestran los híbridos 'UF 677 x Pound 7' y 'UF 654 x Pound 7', que a pesar de tener como padre el cultivar 'Pound 7' que demostró tener la mayor aptitud combinatoria general en el análisis de los datos de promedios de producción de tres años, presentan tasas negativas.

4.2 Estudio de la variabilidad de las características del fruto y las semillas.

La estimación de la variabilidad se hizo utilizando las medidas de las variables tomadas durante seis meses: longitud de fruto, diámetro de fruto, peso total del fruto, número de almendras por fruto y peso de las semillas húmedas por fruto; esta última variable, se estimó también con base en la producción de tres años.

En el Cuadro 8 se presenta los promedios de longitud, diámetro y peso de la mazorca del primer grupo de híbridos. En el Cuadro 9 se presenta los promedios de número y peso de semillas también del primer grupo de híbridos. En el Cuadro 10 se presenta los promedios de longitud, diámetro y peso de la mazorca del segundo grupo de híbridos. En el Cuadro 11 se presenta los promedios de número y peso de semillas del segundo grupo de híbridos.

4.2.1 Varianza relativa.

En la figura 1 se presenta los valores de la varianza relativa de todas las variables. La gran estabilidad de los progenitores, como lo indica su baja varianza relativa, y la tendencia uniforme que tienen todas las características, podría ser atribuido al efecto

Cuadro 8. Promedios de las variables longitud y diámetro de fruto en centímetros y peso de fruto en gramos, de los híbridos del grupo 1.

σ	δ	VARIABLES	SCA 6	IMC 67	MATINA 1	POUND 7	UF 29	POUND 12	PROMEDIO
UF 668		Longitud	17,8	20,2	18,2	17,8	16,9	17,6	18,1
		Diámetro	8,0	9,6	8,4	8,4	8,5	8,6	8,6
		Peso	532,4	868,2	610,7	577,5	567,1	607,5	627,2
UF 677		Longitud	16,9	19,1	16,9	17,7	16,2	17,0	17,7
		Diámetro	8,0	9,1	8,7	8,5	8,4	8,6	8,6
		Peso	554,6	735,5	587,2	595,3	535,2	591,1	599,8
UF 613		Longitud	19,7	19,6		18,2	16,9	17,8	18,4
		Diámetro	8,5	9,0		8,9	8,9	9,0	8,8
		Peso	648,8	758,2		656,6	608,2	669,3	668,2
UF 654		Longitud	17,8		16,1	17,0	15,7	16,3	16,6
		Diámetro	8,1		8,4	8,4	8,1	8,4	8,3
		Peso	538,0		523,3	566,6	484,0	545,3	531,4
UF 12		Longitud	17,3	19,5	16,6	18,1			17,9
		Diámetro	8,2	9,4	8,2	8,7			8,6
		Peso	528,5	760,7	534,5	624,5			612,0
UF 667		Longitud	17,3	19,4	15,9		16,8		17,4
		Diámetro	8,2	9,1	8,5		8,7		8,6
		Peso	497,0	766,6	528,4		575,2		591,8
FROMEDIO		Longitud	18,1	19,6	16,7	17,7	16,5	17,2	
		Diámetro	8,2	9,2	8,4	8,6	8,5	8,7	
		Peso	549,9	777,9	556,8	604,1	553,9	603,3	

Cuadro 9. Promedios de las variables número y peso húmedo de semillas por fruto en gramos de los híbridos del grupo 1.

UF	VARIABLES	SCA 6	IMC 67	MATINA 1	POUND 7	UF 29	POUND 12	PROMEDIO
UF 668	Número	31,6	41,4	34,7	38,2	34,5	37,2	36,3
	Peso	121,0	209,9	143,9	173,6	139,4	158,5	157,7
UF 677	Número	33,8	38,7	33,2	35,6	32,3	32,9	34,4
	Peso	129,6	176,9	141,0	166,5	132,6	144,4	148,5
UF 613	Número	35,6	41,9		39,2	33,6	34,9	37,0
	Peso	134,1	164,2		172,0	135,1	136,4	148,4
UF 654	Número	31,4		32,3	37,4	31,6	32,3	33,0
	Peso	116,9		137,1	173,1	123,3	136,3	137,3
UF 12	Número	33,1	40,5	32,4	38,3			36,1
	Peso	127,4	189,3	152,1	184,7			163,4
UF 667	Número	31,9	38,9	33,5		32,2		34,1
	Peso	113,8	189,6	143,6		140,7		146,9
FROMEDIOS	Número	32,9	40,3	33,2	37,8	32,8	34,3	
	Peso	123,8	186,0	143,5	174,0	134,2	143,9	

Cuadro 10. Promedios de las variables longitud y diámetro de fruto en centímetros y peso de fruto en gramos, de los híbridos del grupo 2.

	♀	♂	VARIABLES	Cr. 79	PENT. 1	UF 12	UF 613	UF 667	PROMEDIO
IMC 67			Longitud	19,1	22,5		20,1		20,6
			Diámetro	8,4	9,2		9,4		9,0
			Peso	594,1	867,3		807,3		756,2
POUND 12			Longitud	17,8	20,4	19,0		19,6	19,2
			Diámetro	8,1	8,7	8,9		9,4	8,8
			Peso	521,2	685,3	695,6		784,3	671,6
UF 29			Longitud	18,4	19,6	16,4	15,9		17,6
			Diámetro	8,4	8,8	8,5	8,5		8,6
			Peso	565,6	674,8	550,3	546,0		584,2
POUND 7			Longitud	18,2	20,5			17,3	18,7
			Diámetro	8,2	8,4			8,6	8,4
			Peso	554,2	649,9			603,7	602,6
MATINA 1			Longitud	17,9	20,5				19,2
			Diámetro	8,5	9,1				8,8
			Peso	601,9	751,8				676,8
SCA 6			Longitud	17,2	19,2				18,2
			Diámetro	7,1	7,9				7,5
			Peso	382,5	539,4				460,9
PROMEDIO			Longitud	18,1	20,5	17,7	18,0	18,4	18,4
			Diámetro	8,1	8,7	8,7	8,9	9,0	8,9
			Peso	536,6	694,7	622,9	676,7	694,0	694,0

Cuadro 11. Promedio de las variables número y peso húmedo de semillas por fruto en gramos, de los híbridos del grupo 2.

♀	♂		VARIABLES					PROMEDIO
	Cr.79	FENT. 1	UF 12	UF 613	UF 667			
IMC 67	Número	37,9		42,0		38,4		
	Peso	229,9		178,0		186,0		
FOUND 12	Número	31,8	36,9			35,4		
	Peso	167,8	171,1			159,8		
UF 29	Número	28,6	32,6		33,7	31,2		
	Peso	122,9	130,7		124,0	136,2		
FOUND 7	Número	35,1	37,1			36,6		
	Peso	159,6	214,8			185,2		
MATINA 1	Número	32,2	32,8			32,5		
	Peso	146,6	209,7			178,1		
SCA 6	Número	28,0	32,1			30,0		
	Peso	90,7	136,6			113,7		
PROMEDIO	Número	31,8	33,6	34,8	37,8	39,5		
	Peso	132,4	187,6	150,9	151,0	178,4		

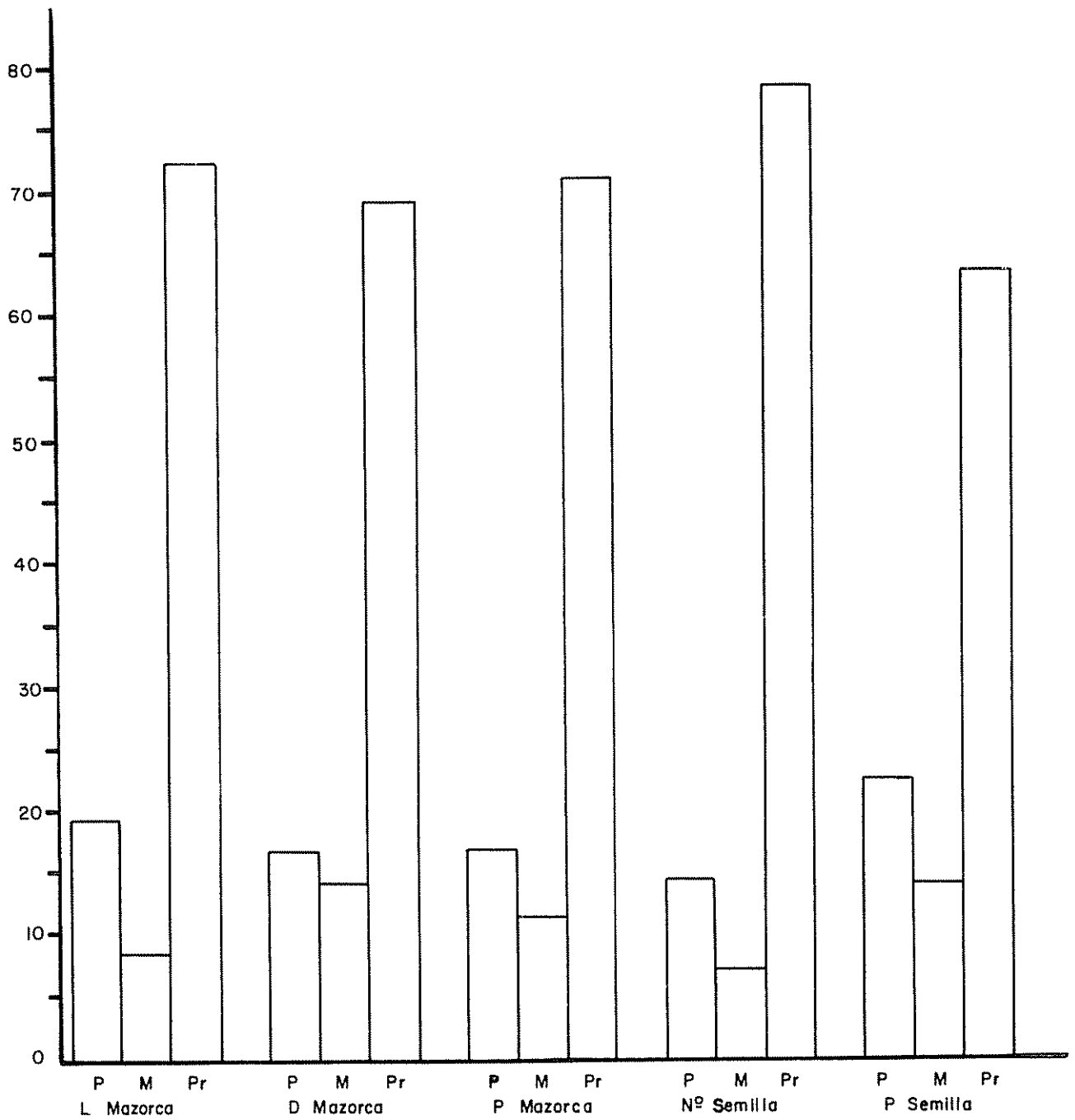


Fig 1 Variabilidad o estabilidad de los padres (P), madres (M) y progenie (Pr) de las variables del fruto: longitud, diámetro y peso y número y peso de semillas

to de las aptitudes combinatorias generales. La alta varianza relativa de la progenie indica que ésta muestra una gran variación debido probablemente al diferente grado de heterosis producida por el cruce de grupos genéticamente diferentes y a un alto grado de heterozigosidad de los cultivares que entran en las combinaciones.

4.2.2 Hereditabilidad de los caracteres.

En el Cuadro 12 se presenta los componentes de varianza y la hereditabilidad de las variables medidas. La hereditabilidad fué estimada en su sentido estricto usando sólo la varianza genética aditiva.

Se observa una alta hereditabilidad para rendimiento en peso húmedo de las almendras (89,8%); sin embargo, este valor probablemente no sea confiable, ya que un período de seis meses no es suficiente para estimar producción en cacao y para determinar la hereditabilidad de producción.

Por esta razón se procedió a utilizar los datos de producción en peso húmedo de las almendras acumulados por tres años, para calcular la hereditabilidad de este carácter. Los análisis estadísticos permitieron obtener una hereditabilidad de 17.3 por ciento, valor que difiere considerablemente del obtenido con las producciones de seis meses.

Los resultados obtenidos para las cuatro variables, muestran un alto grado de hereditabilidad. Para longitud de mazorca fué de 76,9 por ciento, para diámetro 67,0 por ciento, para peso total de fruto 67,8 por ciento y para número de almendras 57,5 por ciento.

Cuadro 12. Componentes de varianza de las variables: longitud de fruto, diámetro de fruto, peso total del fruto, número de almendras y peso húmedo de almendras.

Fuentes de variación	Varianza	Longitud de fruto	Diámetro de fruto	Peso total de fruto	Número de almendras	Peso húmedo almendras
Padre	σ_p^2	1,29	0,13	6213,27	8,47	540,16
Madre/padre	$\sigma_{p'}^2$	0,57	0,11	4180,84	4,29	336,54
Fro./madre/padre	σ_f^2	4,87	0,52	26244,96	46,11	1520,05
	V_A	5,18	0,51	24853,07	33,88	2160,67
	V_P	6,73	0,76	36639,07	58,87	2406,77
	$\frac{\sigma_p^2}{V_P}$	0,19	0,17	0,17	0,14	0,22
	$\frac{V_M}{V_P}$	0,77	0,67	0,68	0,57	0,89

5. DISCUSION

En cacao la selección de padres para la obtención de híbridos no se ha basado fundamentalmente en la aptitud combinatoria general y los híbridos que actualmente se usan en explotaciones comerciales, provienen del cruzamiento de cultivares seleccionados por poseer algunos caracteres fenotípicos deseables y buscando padres de diversidad genética contrastada. Ha sido necesario producir un gran número de combinaciones para poder seleccionar las mejores.

Según Falconer (17), en cualquier población únicamente pueden medirse los valores fenotípicos de los individuos, pero su valor reproductivo es lo que determina su influencia en la siguiente generación. Por consiguiente, el éxito de un programa de mejoramiento está en el conocimiento del valor reproductivo de los individuos con los cuales se quiere mejorar la población; si no se conoce este valor, las posibilidades de éxito son muy pocas y cualquier ganancia que se obtenga es debida al azar.

La medida del valor reproductivo está dada por la varianza aditiva, la cual puede ser estimada directamente a partir de las observaciones hechas en la población; a esta varianza genética aditiva en la población base y a las interacciones aditiva x aditiva, se deben las diferencias de aptitud combinatoria general (17).

En cacao, la producción es el atributo más deseable. La producción y el índice de fruto, son los dos principales componentes del rendimiento comercial en Theobroma cacao L. (5). Siendo la producción de semillas el atributo más deseable en cacao, se calcularon

nados como padres en base a su producción fenotípica, sin previa prueba de aptitud combinatoria general (8).

Según Phoelman (24), un carácter como el rendimiento tiene una baja hereditabilidad debido a que influye mucho en su manifestación el ambiente.

También en Nigeria han reportado hereditabilidad para rendimiento con niveles muy altos, 89,8 por ciento (6) y 61,5 por ciento (5). Apparently estas hereditabilidades fueron estimadas en el sentido amplio, es decir, considerando la varianza genética total y no editiva. Por otro lado, el método de análisis para estimar los componentes de varianza, pese a tener muchos años de datos, no es el más exacto posible.

Las hereditabilidades obtenidas en este trabajo para las características del fruto: longitud, diámetro, peso total y número de semillas, son aparentemente muy altas y deberían tomarse como preliminares por la misma razón expuesta para el caso de la hereditabilidad de rendimiento con el período de seis meses. Sin embargo, los caracteres relacionados con tamaño de fruto, como longitud, diámetro y peso total de fruto han sido considerados como más heredables por varios autores (25,34,12,18), aunque sin pruebas críticas.

Una de las características deseables en cacao es la obtención de frutos de tamaño grande, ya que el tamaño influye en el índice de fruto que es un componente de rendimiento. El conocimiento de las hereditabilidades y dirección de la dominancia, de las variables del fruto: longitud, diámetro y peso, contribuiría eficazmente en el logro de frutos de mayor tamaño. En los casos en que se desean otros

atributos, como resistencia a enfermedades, permitiría determinar el número de generaciones de retrocruzamiento necesarias para obtener frutos de tamaños deseables.

Igual puede decirse del conocimiento de la hereditabilidad y dirección de la dominancia del carácter número de almendras, que es un componente directo del rendimiento y según Glendinning (18) parece estar asociado con el tamaño del fruto.

Debería repetirse el estudio con datos de varios años o cosechas, para obtener una estimación más exacta de las hereditabilidades de las variables consideradas; esta información y el conocimiento de la aptitud combinatoria general de los cultivares, permitiría la obtención de variedades con gran capacidad de producción.

Los resultados obtenidos del cruce de prueba en cacao puesto en la finca La Lola muestran que los cultivares difieren significativamente en su aptitud combinatoria general.

El cultivar 'Pound 7' se destaca como el de mejor aptitud combinatoria general, tanto como padre y como madre, en relación a los otros clones de origen amazónico, trinitario y criollo. Le siguen en orden descendente y con valores significativamente superiores a los demás, los clones 'Pound 12' e 'IMC 67' dentro del grupo de origen amazónico. Dentro del grupo de los trinitarios y criollos se destacan por su alta aptitud combinatoria con valores significativos en su respectivo orden, 'UF613', 'IMC 67', 'UF 667', Pentágona 11 y 'UF 668',

Estos clones, en orden jerárquico, deben ser considerados como

los mejores padres potenciales de híbridos y para extraer líneas útiles para mejoramiento posterior.

Ocupan un valor intermedio 'SCA 6' en el grupo de los padres amazónicos, 'UF 677', 'UF 12' y 'Criollo 79' en el grupo de los trinitarios y criollos. Si algún clon de este grupo tiene otras características deseables puede utilizarse como padre híbrido pero sin seguridad de que transmitan altas producciones.

Los clones 'UF 29' y 'Matina 1' del grupo amazónico y 'UF 654' del grupo trinitario, muestran aptitudes combinatorias generales significativamente más baja que los demás. Los clones de este grupo no podrían recomendarse como padres de híbridos.

Desde un punto de vista práctico para selección de los mejores padres de híbridos y adoptando un criterio de clasificación arbitrario, se puede considerar que los cultivares cuyo promedio de producción supera el promedio de producción de su respectivo grupo, manifiestan un alto grado de aptitud combinatoria general.

Esta clasificación permite establecer que los cultivares padres 'Pound 7', 'Pound 12', 'IMC 67', 'UF 613', 'UF 667', 'Pentágona 1', y 'UF 668' tienen un comportamiento superior en los cruzamientos. Es interesante observar que aún esta clasificación coincide con la hecha en base a las diferencias estadísticas.

Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Soria y Esquivel (30), usando los datos de dos años de producción del mismo experimento, pero sus conclusiones no se basaron en pruebas críticas. También encontraron que de los cultivares propagados por estaca, só-

lamente 'UF 29' y 'Pound 7' sobresalieron en forma significativa a los demás. Sin embargo, su aptitud combinatoria general en pruebas de progenies sexuales es diferente.

El cultivar 'Pound 7' muestra la mejor aptitud combinatoria general ya que es superior a los demás progenitores. De lo anterior se deduce que el cultivar 'Pound 7' en interacción con otro progenitor, transmite genes aditivos en mayor proporción que lo hace 'UF 29'. Es to demuestra que la selección de progenitores para híbridos debe basarse en pruebas de aptitud combinatoria general y no en el comportamiento de producción como clon.

El grado de heterozigosidad de los progenitores hace que la combinación de caracteres heredados por la progenie, produzca gran variabilidad; aunque esta variabilidad favorece los programas de investigación, es inconveniente en el sentido de que para estabilizar la progenie sería necesario hacer nueva selección después de las primeras cruas.

La obtención de híbridos de altas producciones y con características uniformes, se lograría cruzando líneas endocriadas de diferentes cultivares que muestren alta aptitud combinatoria general (31).

6. CONCLUSIONES

1. El cultivar 'Pound 7' muestra la mayor aptitud combinatoria general, en relación a los otros cultivares. Le siguen en orden de importancia y con una alta aptitud combinatoria general, los cultivares 'Pound 12', 'IMC 67', 'UF 613', 'UF 667', 'Pentágona 1' y 'UF 668'. Estos cultivares deben ser considerados como los mejores padres potenciales de híbridos.
2. Muestran un grado intermedio de aptitud combinatoria general, los cultivares 'SCA 6', 'UF 677', 'UF 12' y 'Criollo 79' y pueden utilizarse como padres de híbridos, para aprovechar características deseables, pero sin seguridad de obtener alto rendimiento.
3. Los cultivares 'UF 29', 'UF 654' y 'Matina 1' muestran baja aptitud combinatoria general, en relación con los otros cultivares y no son recomendables como padres de híbridos; si son considerados de alto rendimiento deben usarse por propagación vegetativa.
4. Las hereditabilidades de rendimiento estimadas con base en los datos de producción de seis meses (89,8%) y de tres años (17,3%), difieren considerablemente. La discrepancia entre los dos valores se atribuye al efecto ambiental; esta consideración es confirmada por el resultado obtenido en el análisis de tasas de incremento de la producción, que muestra gran variación de la producción de las progenies en los tres años. Por tanto, se considera más confiable la hereditabilidad de rendimiento de 17,3

por ciento.

5. Las hereditabilidades obtenidas para las otras variables del fruto fueron de: 76,9 por ciento para longitud, 67,0 por ciento para diámetro, 67,8 por ciento para peso total y 57,5 por ciento para número de almendras. Estos valores se consideran muy altos y deben tomarse como preliminares. Las variables anotadas, son componentes del rendimiento y el conocimiento de sus hereditabilidades facilitaría esclarecer el complejo de factores que influyen en la producción.

7. RESUMEN

El presente estudio se hizo con el fin de conocer: a) la aptitud combinatoria general de seis cultivares amazónicos y siete cultivares trinitarios y ó criollos con relación a las características de producción en número de frutos, tamaño y forma de frutos, número y peso de las semillas frescas; y b) determinar la hereditabilidad de los caracteres citados.

Los datos fueron tomados en un experimento de campo plantado en 1965 en la finca La Lola, Costa Rica, por el programa de Mejoramiento Genético de Cacao del IICA. El diseño experimental es un latice rectangular cuádruple 7 x 8 con cuatro repeticiones, pero se analizó como bloques al azar, por ser este diseño más eficiente.

Se analizaron los datos de producción acumulada por tres años expresados en número de frutos y peso húmedo de almendras y los datos de número de frutos por árbol, peso total, longitud y diámetro del fruto y número y peso húmedo de almendras por fruto, obtenidos en un período de seis meses.

Los resultados, conclusiones y recomendaciones principales obtenidos fueron:

Los cultivares estudiados difieren significativamente en aptitud combinatoria general; se recomiendan los cultivares 'Pound 7', 'Pound 12', 'IMC 67', 'UF 613', 'UF 667', 'Pentágona 1' y 'UF 668', como los mejores padres potenciales de híbridos por su alta aptitud combinatoria general.

Las hereditabilidades de rendimiento estimadas en sentido es-

tricto con base en los datos de producción de seis meses y de tres años, dió 89,8 por ciento y 17,3 por ciento respectivamente. Se considera más confiable la hereditabilidad de rendimiento de 17,3 por ciento y se atribuye la discrepancia entre los dos valores obtenidos, al efecto ambiental. Esta consideración fué confirmada con los resultados obtenidos en el análisis de las tasas de incremento de la producción, que muestran gran variación de la producción de las progenies entre años.

Las hereditabilidades obtenidas para las variables longitud (76,9%), diámetro (67,0%), y peso total del fruto (67,8%) y número de almendras (57,5%) son muy altas y se consideran como preliminares.

SUMMARY

The present study was made in order to investigate: a) the general combining ability of six amazonian and seven trinitarian and/or criollo Costa Rican clones with respect to their production characteristics to number of fruits size and shape of fruits, quantity and weight of wet beans: and b) the heretability of these characteristics.

The data were taken from an experiment planted in 1965 in La Lo la farm, in Costa Rica, by the Cacao Breeding Program of the Interamerican Institute of Agricultural Sciences. The layout of the experiment was a rectangular lattice 7 x 8, with 4 replicates. The statistical analysis was made under a randomized block design as it was found to be more efficient than the lattice.

Analysis was made of production data accumulated for ~~three~~ years, expressed in number of fruits and weight wet beans; as well as the number of fruits per tree, total weight, length and diameter of fruit and fresh weight of seeds per fruit, obtained over a period of six months.

Results obtained and conclusions drawn were as follows:

Clones differ significantly in general combining ability; clones 'Pound 7', 'Pound 12', 'IMC 67', 'UF 613', 'UF 667', 'Pentagona 1' and 'UF 668' are recommended as the best potential parents of hybrids, because of their high general combining ability.

Yield heretability in narrow sense estimated on basis of pro-

duction data for the six-months and the three-year periods, was 89,8 per cent and 17,3 per cent respectively. The heritability value of 17,3 per cent is considered the most reliable, and the discrepancy between the two values is attributed to environmental factors. This conclusion was confirmed by the results obtained in the analysis of production rates, which showed a great variation from year to year between and within hybrids.

The inheritance factors obtained for length (86,9%), diameter (67,0%), total weight of fruit (67,3%) and quantity of seeds (57,5%) are very high and are considered as preliminary.

8. LITERATURA CITADA

1. ALVARADO, R. y BULLARD, E. T. Variation of bean characteristics in hybrid cacao progenies. American Society for Horticultural Science, Caribbean Region. Proceedings 5:105-111. 1961.
2. ALLARD, R. W. Principios de la mejora genética de las plantas. Traducción del inglés por José L. Montoya. Barcelona, Omega, 1967. 498 p.
3. AMPONSAH, J. D. Comparison of amazon types and intercross. Annual report 1967-1968. Accra-Tema, Ghana, 1969. pp. 89-91.
4. ANDERSON, R. L. y BANCROFT, T. A. Statistical theory in research. New York, McGraw-Hill, 1952. 399 p.
5. ATANDA, O. A. Heterotic pod production of double over single crosses in Theobroma cacao L. In International Cocoa Conference, 4th, Trinidad and Tobago, January, 1972. s.n.t. 13 p. (mimeo).
6. _____ y TOXOPEUS, H. A proved case of heterosis in Theobroma cacao L. In International Cocoa Research Conference, 3th, Accra, Ghana, November 23-29, 1969. Proceedings. Tafo-Ghana, Cocoa Research Institute, 1971. pp. 545-551.
7. AUCHINLECK, C. C. y KNOWLES, C. H. Yields of cacao on experiment station (summary to end of 1925). Gold Coast. Department of Agriculture. Bulletin No. 4. 1926. 44 p.
8. BARTLEY, B. G. D. Genetic studies. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual report on cacao research 1963. St. Augustine, Trinidad, 1964. pp. 30-33.
9. _____, Seed size inheritance. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual report on cacao research 1964. St. Augustine, Trinidad, 1965. pp. 32-34.
10. _____ y COPE, F. W. Some early observations on seedling progenies. In Imperial College of Tropical Agriculture. A report on cacao research, 1955-56. St. Augustine, Trinidad, 1957. pp. 7-8.
11. BREWBAKER, J. L. Genética agrícola. Traducción del inglés por Humerto Sausa. México, UTEHA, 1967. 361 p.

12. COPE, F. W. y BARTLEY, B. G. D. New varieties and breeding policies at I.C.T.A. In Cocoa, chocolate Confectionery Alliance. Report of the Cocoa Conference, 1961. London, 1962. pp. 134-136.
13. CHEESMAN, E. E. Notes on the nomenclature, classification and possible relationships of cacao populations. Tropical Agriculture (Trinidad) 21(8):144-159. 1944.
14. ELIOT, C. F. Mejoramiento de plantas-citogenética. Traducción del inglés por Antonio Marino A. México, D.F., Continental. 1967. 474 p.
15. ENRIQUEZ, G. y SORIA V., J. Catálogo de cultivares de cacao. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1967. 1 v., p. irr.
16. 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.
17. FALCONER, D. S. Introducción a la genética cuantitativa. Traducción del inglés por Fidel Márques Sánchez. México, D.F., Continental, 1970. 430 p.
18. GLENDINNING, D. R. The inheritance of bean size, pod zise, and number of beans per pod in cocoa (Theobroma cacao L.), with a note on bean shape. Euphytica 12(3):311-322. 1963.
19. INSTITUTO INTERAMERICANO DE CIENCIAS AGRICOLAS. Finca de cacao La Lola (sus principales características, programas experimentales y suelos). Cacao (Costa Rica) 8(2):1-40. 1963.
20. MORA URPI, J. Notas sobre el posible origen y la variedad del cacao cultivado en América Tropical. Turrialba 8(1):34-43. 1958.
21. PAEZ B., G. Métodos de investigación en producción animal. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. Centro de Enseñanza e Investigación, 1964. 267 p.
22. _____. Notas de clase de diseño y técnica de experimentos. Turrialba, Costa Rica, IICA., 1970. p. irr.
23. PAREDES, A. Operaciones de la finca Experimental La Lola. Cacao (Costa Rica) 15(3):9-10. 1969.
24. PHOELMAN, J. M. Mejoramiento genético de las cosechas. Traducción del inglés por Nicolás Sánchez Durón. México, D.F., Limusa-Wiley, 1969. 453 p.

25. POUND, F. J. The genetic constitution of the cacao crop. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual report on cacao research 1:10-24. 1932; 2:9-25. 1933.
26. RUINARD, J. Variability of various pod characters as a factor in cacao selection. *Euphytica* 10(2):134-146. 1961.
27. SORIA V., J. Principales variedades de cacao cultivadas en América Tropical. *Turrialba* 16(3):261-266. 1966.
28. _____ y ESQUIVEL, O. Estudio preliminar sobre el período mínimo y confiable de producción en cacao para su uso en experimentos de evaluación de cultivares. *Cacao (Costa Rica)* 12(4):9-14. 1967.
29. _____ y ESQUIVEL, O. Algunos resultados del programa de mejoramiento genético de cacao en el IICA - Turrialba. In Conferencia Internacional de Pesquisas em Cacau, 2a, Salvador e Itabuna, Novembro 19-26, 1967. Memorias. Bahia, CEPLAC, 1969. pp. 35-41.
30. _____ y ESQUIVEL, O. Cultivos perennes: Mejoramiento genético del cacao. I. Herencia de habilidad combinatoria para rendimiento en cacao. *Cacao (Costa Rica)* 15(3):2. 1970.
31. _____ y ESQUIVEL, O. Algunos progresos en mejoramiento genético del cacao en el IICA, Costa Rica. In International Cocoa Research Conference, 3th, Accra, Ghana, November 23-29, 1969. Proceedings. Tafo, Ghana, Cocoa Research Institute, 1971. pp. 614-617.
32. SPRAGUE, G. F. y TATUM, L. A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Journal American Society Agronomy* 34: 923-939. 1942.
33. STEEL, R.G.D. y TORRIE, J. H. Principles and procedures of statistics; with special reference to the biological science. New York, McCraw-Hill, 1960. 481 p.
34. STOCKDALE, F. A. An examination of the type-forms of fruit present in the progeny of a single Forastero cacao. *Tropical Agriculturist (Ceylon)* 71(6):328-342. 1928.
35. TOXOPEUS, H. Y JACOB, A. Studies on the number of beans per pod. In West African Cocoa Research Institute. Annual report 1968-1969. Ibadan, Nigeria, 1970. p. 105.
36. TROJER, H. El clima y el desarrollo de la producción de cacao en la finca "La Lola". *Cacao (Costa Rica)* 13(4):1-9. 1968.

Cuadro 1. Datos meteorológicos promedios de varios años, en la finca "La Lola"

	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Oct.	Nov.	Dic.	Annual
Lluvia mm (1949-1967)	313	199	179	206	320	321	382	264	140	264	422	491	3501
Exceso pluvial, según Holdridge	+173	+57	+35	+59	+169	+169	+233	+114	-11	+114	+276	+348	+1736
Temperatura °C													
Promedios $\frac{\text{Max} + \text{Min}}{2}$ (1952-1957)	23,8	24,1	24,4	25,0	25,6	25,8	25,4	25,5	25,7	25,4	24,8	24,2	25,0
Máximas absolutas	30,0	29,8	30,1	31,1	31,5	31,6	30,8	30,8	31,7	31,6	30,9	29,9	
Medias máximas	28,3	28,8	29,1	29,7	30,2	30,4	29,6	30,0	30,7	30,1	29,1	28,4	29,5
Medias mínimas	19,4	19,4	19,9	20,3	21,1	21,2	21,1	21,1	21,0	20,8	20,6	20,0	20,5
Mínimas absolutas	18,2	18,1	19,2	18,4	20,0	20,0	20,1	20,5	20,8	19,8	19,5	18,0	
Humedad relativa % a las 13 horas	93,0	90,5	90,4	90,0	92,0	92,8	93,1	92,9	92,3	93,1	93,4	93,6	92,2
Medias mínimas	63,2	60,8	60,6	61,8	64,3	65,5	68,3	65,3	61,2	63,5	65,8	66,8	63,9
Mínimas absolutas	40	42	42	43	42	46	48	45	44	43	42	44	
Horas sol (1952-1967)	136	145	151	150	136	115	109	138	152	136	129	112	1608
Cociente P/B (Precipitación/horas sol)	2,30	1,37	1,19	1,37	2,35	2,79	3,50	1,91	0,92	1,94	3,27	4,38	2,27

Cuadro 2. Análisis de varianza de los datos de producción de cecao a cumulados por tres años, expresados en peso húmedo de la semilla en gramos

Fuente de variación	G.L.	S.C.	C.M.	VARIANZA	V.R.
Años	2	78887277,7	39443638,8		
Repetición	3	24403670,3	8134556,8		
Repeticiones x años	6	51147063,9	8524510,6		
Fadres/R/A	120	585504225,2	4879201,9	55953,3	4,3
Madres/P/R/A	369	939007137,9	2544734,8	136989,0	10,6
Frogenie/M/P/R/A	4896	5374435341,0	1097719,6	1097719,6	85,1
TOTAL	5396	7053384716,0			

Cuadro 3. Prueba de Duncan al nivel del 5% para los promedios de pro
ducción en gramos por año, de los padres del grupo 1.

MATINA 1 UF 29 SCA 6 IMC 67 FOUND 12 FOUND 7

=====

Cuadro 4. Prueba de Duncan al nivel del 5% para los promedios de pro
ducción en gramos por año, de los padres del grupo 2.

UF 613 UF 12 CRIOLLO 79 PENTAGONA 1 UF 667

=====

Cuadro 5. Prueba de Duncan al nivel del 5% para los promedios de producción en gramos por año, de las madres del grupo 1.

UF 667 UF 12 UF 654 UF 677 UF 668 UF 613

Cuadro 6. Prueba de Duncan al nivel del 5% para los promedios de producción en gramos por año, de las madres del grupo 2.

MATINA 1 SCA 6 UF 29 FOUN D 12 IMC 67 FOUN D 7

Cuadro 7. Análisis de varianza de las siguientes variables del fruto: longitud, diámetro, peso y número y peso de semillas.

Fuente de variación	G.L.	C U A D R A D O S M E D I O S D E:				
		Longit.	Diam.	Peso	Nº semill.	P.semill.
Repeticiones	3	64,4	15,1	283178,7	104,7	8925,3
Padres/R	40	69.5	7.5	354345,6	476,1	29723,6
Madres/P/R	124	11.5	1.8	75420,9	96,6	5488,5
Progenie/M/P/R	1832	4,9	0.5	26244.9	46.1	1530,1
TOTAL	1999					

Cuadro 8. Promedio de las variables longitud, diámetro y peso del fruto y número y peso de las almendras.

CULTIVAR	FRUTO			ALMENDRA	
	Longitud cm	Diámetro cm	Peso g.	Número	Peso g.
FOUND 7	16,7	8,4	574,8	43,5	172,9
POUND 12	16,9	8,5	592,8	38,4	124,8
IMC 67	19,4	9,0	744,4	46,9	172,7
SCA 6	17,0	7,2	403,9	36,3	102,4
UF 29	15,5	8,5	518,0	36,7	131,5
UF 12	20,5	9,4	828,1	36,5	225,2
UF 613	20,0	9,8	871,7	36,9	183,9
UF 654	18,7	9,5	785,4	35,2	224,4
UF 667	18,5	9,4	766,9	34,5	221,3
UF 668	19,7	9,3	795,2	35,7	215,3
UF 677	20,0	9,7	869,9	35,7	226,5