

Genética y mejoramiento

Análisis dialélico para algunos caracteres componentes del rendimiento en genotipos de cacao (*Theobroma cacao* L.)¹

Felipe Martínez-Suárez,* Carlos C. Moya-López,** Miguel Menéndez-Grenot*** y Ramón Antonio Ramos-Navas**

Resumen

El trabajo se desarrolló en áreas de la Estación Experimental Agroforestal del Tercer Frente, provincia de Santiago de Cuba. Se evaluaron 64 genotipos: 28 híbridos de cruce directo y 28 de cruce recíproco, y ocho progenitores autofecundados, en un diseño completamente al azar. El comportamiento de los híbridos y progenitores se basó en el análisis dialélico, y el uso del programa MATGEM para el procesamiento de los datos a partir del análisis de varianza de la tabla dialélica de Hayman. Los caracteres masa de cacao pulpa por mazorca, número de semillas y masa de una semilla presentaron herencia de tipo aditiva y de dominancia, siendo esta última no direccional. La habilidad combinatoria específica de los genotipos probados es importante y significativa, al igual que los efectos maternos y recíprocos. Los caracteres masa de cacao pulpa por mazorca y la masa de una semilla mostraron una dominancia incompleta, al ser el efecto aditivo de los genes mayor que el efecto dominante de dichos genes, mientras que para el número de semillas esta relación fue de sobredominancia. Los alelos dominantes están presentes en mayor cantidad que los recesivos en los progenitores. El análisis de regresión conjunta covarianza progenitor-descendiente y varianza de los descendientes mostró ser eficiente para la verificación de la interacción no alélica (epistasia) en el cultivo del cacao. Los genotipos UF-650, GS-29 presentan mayor cantidad de genes dominantes y el Pound-12, UF-29 de genes recesivos para el carácter masa de cacao pulpa por mazorca.

Palabras clave: parámetros genéticos, cruces dialélicos, habilidad combinatoria, cacao.

Abstract

The work was developed in areas of the Estación Experimental Agroforestal of Tercer Frente, Santiago de Cuba province. 64 genotypes were evaluated: 28 hybrid of it direct crosses and 28 of it reciprocal crosses and 8 progenitor's auto fecund, in a design totally at random. The behavior of the hybrid ones and progenitors were based on the diallelic analysis and the use of the program MATGEM for the prosecution of the data starting from the analysis of variance of the diallelic chart of Hayman. The characters: mass of cocoa pulp for ear, number of seeds and mass of a seed presented inheritance of additive type and of dominance, being not this last one directional, the specific combinatorial ability of the proven genotypes is important and significant, the same as the maternal and reciprocal effects, the characters mass of cocoa pulp for ear and the mass of a seed, showed an incomplete dominance, to the being the genes adult's effect preservative that the dominant effect of this genes, while for the number of seeds this relationship was of up-dominance, the dominant allels is present in more quantity that the recessive ones in the progenitors. The analysis of regression combined covariance progenitor-descending and the descendants' variance showed to be efficient for the verification of the interaction non allelic (epitasis) in the cultivation of the cocoa. The genotypes UF-650, GS-29 presents bigger quantity of dominant genes and the POUND-12, UF-29 of recessive genes for the character mass of cocoa pulp for ear.

Key words: genetic parameters, diallelics crosses, combinatorial ability, cocoa.

¹ Recibido: 20/7/2012.

Aprobado: 3/10/2012

* Estación Experimental Agro-Forestal, Tercer Frente, fmartinez@ecicc.ciges.inf.cu

** Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas

*** Estación Experimental Agro-Forestal Baracoa

Introducción

El mejoramiento genético del cacao (*Theobroma cacao* L.), de una forma organizada y sistematizada, ha partido de la definición de criterios para la selección de cacaoteros superiores, dentro de los cuales están los componentes de producción (Neto *et al.*, 2009). El incremento de la productividad en el cultivo del cacao de solo un 25 % en la última década, inferior a otros cultivos, ha estado dado por el limitado uso de las colecciones de germoplasma, asociado a la escasa disponibilidad de información sobre el material conservado (Lobos *et al.*, 2003).

En Cuba, al iniciar el programa de mejoramiento en 1991 que incluyó el método de hibridación, no se contó con la información genética referente al comportamiento del germoplasma existente; unido a las escasas investigaciones que se realizaron, tendientes a esclarecer el comportamiento de los caracteres cuantitativos del cacao, hicieron que este germoplasma no tuviera una base científica apropiada (Martínez *et al.*, 2002).

Realizar investigaciones que favorezcan la creación de la base científico-metodológica que necesita el programa de mejoramiento genético del cacao para dar respuesta a las apremiantes necesidades del sistema productivo en Cuba, donde se integren aspectos relacionados con el aprovechamiento del germoplasma, el conocimiento del comportamiento genético de los progenitores utilizados y la influencia que sobre el desempeño productivo tendrán los nuevos materiales propuesto, serán premisas importantes en el futuro de la cacaocultura cubana. Por ello, este estudio se planteó como objetivo evaluar los efectos genéticos en algunos caracteres componentes del rendimiento en genotipos de cacao bajo un análisis dialélico

Materiales y métodos

Ocho clones (UF-650, Pound-12, IMC-67, UF-613, EICB-107, Sca-6, GS-29 y UF-29), escogidos al azar dentro de la colección de clones, derivados en el programa de mejoramiento de la Estación Experimental Agro-Forestal de Baracoa, se utilizaron para la realización de los cruzamientos. Las polinizaciones manuales, aisladas y controladas se realizaron según la metodología establecida por Nariño *et al.* (2001).

En el ciclo primavera 2008 se hicieron los cruzamientos entre los ocho clones en el banco de semillas híbridas de la Estación Experimental Agro-Forestal del Tercer Frente, ubicada en la provincia de Santiago de

Cuba, obteniéndose 28 híbridos de cruza directa, 28 de cruza recíproca y ocho de autofecundaciones en los clones o progenitores, originándose un total de 64 genotipos. Las cruza F y los progenitores fueron cosechados separadamente. Luego se evaluaron los genotipos para determinar la masa de cacao pulpa, el número de semillas mazorca y la masa media de una semilla seca.

El diseño experimental fue completamente al azar con dos repeticiones y seis datos por cada una. El análisis de los datos generados en la investigación se realizó sobre la base del programa MATGEM para cruzamiento dialélico, desarrollado por Sigarroa (1985), el cual estima los componentes de habilidad combinatoria general (HCG), habilidad combinatoria específica (HCE), efectos maternos (EM) y efectos recíprocos (ER).

Se realizó un análisis de varianza de la tabla dialélica de Hayman (1954a) y Espino y Capote (1976). El modelo lineal, según Hayman (1954b), es el siguiente:

$$Y_{rs} = \mu + j_r + j_s + j_{rs} + k_r + k_s + k_{rs}$$

donde:

Y_{rs} : Cada una de las observaciones del modelo

μ : Media general

j_r : Desviación con respecto a la media general del progenitor r

j_s : Desviación con respecto a la media general del progenitor s

j_{rs} : Discrepancia residual de r-ésima suma recíproca

k_r : Diferencial entre los efectos del r-ésimo genotipo parental utilizado como progenitor masculino o femenino

k_s : Diferencial entre los efectos del s-ésimo genotipo parental utilizado como progenitor masculino o femenino

k_{rs} : Discrepancia residual de la r-ésima diferencia recíproca.

La heredabilidad en sentido estrecho se calcula según Mather (1971), citado por Ruiz (2000):

$$h_n^2 = \frac{1}{2} D / (\frac{1}{2} D + \frac{1}{2} H + E)$$

donde:

E : Valor de la interacción de bloques por genotipos ($B \times Tot$)

Como una prueba de la idoneidad del modelo empleado se ha trazado el gráfico de la recta de regresión $W_r = a + b \times V_r$ y la parábola limitante $W_r^2 = V_r \times V_p$. El gráfico brinda una medida del nivel promedio de dominancia atendiendo al punto donde la recta corta el eje de W_r . La distancia desde este punto al origen es $\frac{1}{4} (D - H_1)$.

Resultados y discusión

Como se observa en la *tabla 1*, la fuente de variación a que ofrece la significación de los efectos aditivos, que es equivalente al término *habilidad combinatoria general*, utilizado por Griffing en su análisis de varianza, resultó estadísticamente significativa ($p < 0,001$), lo que revela el importante papel que juega la aditividad en la herencia de estos caracteres. Monteiro *et al.* (1984), citado por Pires *et al.* (2001), señalaron que algunos clones de cacao exhibieron alta capacidad de combinación general significativa y positiva para caracteres como la masa de semilla por fruto.

Tabla 1. Niveles de significación del análisis de varianza en la prueba dialélica de Hayman (1954a)

Fuentes de variación	gl	Masa de cacao pulpa	Número de semillas mazorcas	Masa media de una semilla seca
a	7	6145,50***	270,56**	0,8520***
b ₁	1	18,28	105,87	0,4974
b ₂	7	512,21	57,24**	0,1595**
b ₃	20	641,77***	43,30***	0,0668***
b	28	587,11***	49,02***	0,1053***
c	7	5783,06***	143,38***	0,7784***
d	21	1302,63***	27,02***	0,1040***
B x a	7	269,14	15,38	0,0092
B x b ₁	1	118,61	1,14	0,0425
B x b ₂	7	217,77	5,49	0,0118

B x b ₃	20	135,48	6,14	0,0078
B x b	28	155,45	5,80	0,0100
B x c	7	220,97	11,38	0,0264
B x d	21	184,42	4,26	0,0083
B tot.	63	185,07	6,97	0,0112

* Significativo para $p < 0,05$ ** Significativo para $p < 0,01$ *** Significativo para $p < 0,001$

El componente *b*, que caracteriza los efectos de dominancia, resultó estadísticamente significativo, lo que prueba que dicho efecto es importante para estos caracteres, aunque no se debe perder de vista que el efecto de aditividad también resultó ser importante.

El componente *b₁*, que prueba la desviación media de la *F₁* de sus valores mesoparentales, al ser no significativo indica que la media de los híbridos es similar a la media parental, o sea, que no hay dominancia direccional hacia una mayor producción de cacao pulpa por fruto, número de semillas por mazorcas y la masa media de una semilla seca.

La desviación media de dominancia de la *F₁*, con respecto a la media de los progenitores en cada ordenamiento, dada por la característica *b₂*, al no mostrar diferencias significativas indica que los alelos positivos y negativos están igualmente distribuidos, aunque no se puede obtener indicación del tipo de alelo que está en exceso, lo que permite también definir que *a* mide solo los efectos aditivos, como señalan Espino y Capote (1976).

La parte de la variación por dominancia, única en cada *F₁* (no atribuible a *a*, *b₁* y *b₂*), se caracteriza por el componente *b₃*, que al resultar significativo ($p < 0,001$), permite inferir que la habilidad combinatoria específica de los genotipos probados es importante y significativa. El componente *c*, que mide los efectos maternos, resultó asimismo significativo, lo que refleja el importante papel que juegan estos efectos en la herencia de tales caracteres cuantitativos en cacao, y finalmente el componente *d*, que detecta los efectos entre cruces recíprocos no atribuibles a *c*, se presentó también significativo ($p < 0,001$).

Al cumplirse la condición de ser el componente b significativo en el análisis de varianza de la tabla dialélica de Hayman, se procedió a la estimación de las diferentes relaciones de dominancia involucradas en el control genético de estos caracteres. En la *tabla 2* se ofrecen los valores de D , F , H_1 , H_2 y h^2 , los cuales intervienen en la determinación de los índices que caracterizan las relaciones de dominancia, y cuyo significado e interpretación se discute a continuación.

Tabla 2. Componentes de varianzas del análisis dialélico de Hayman y sus relaciones genéticas

Componentes y relaciones genéticas	Número de semillas mazorcas	Masa media de una semilla seca
D	65,8950	0,2102
H_1	126,7488	0,1663
F	36,9710	0,1603
E	6,9762	0,0112
H_2	84,0876	0,1880
H^2	207,4273	0,9785
$(H_1/D)^{1/2}$	1,3869	0,8888
$H_2/4H_1$	0,1737	0,1580
H^2/H_2	2,4668	5,2050
$\frac{(4DH_1)^{1/2} + F}{(4DH_1)^{1/2} - F}$	1,5071	2,4314
Heredabilidad	0,38	0,63

El grado medio de dominancia en los diversos *locis* que controlan el carácter dado por la relación $(H_1/D)^{1/2}$ mostró valores de 0,8882 y 0,8888 para la masa de cacao pulpa por mazorca y la masa de una semilla, lo que indica la existencia de una dominancia incompleta, al ser el efecto aditivo de los genes (D) mayor que el efecto dominante de dichos genes (H_1), mientras que

para el número de semillas esta relación fue de sobre-dominancia.

La frecuencia media de alelos positivos (u) y negativos (v) de los *locis* que manifiestan dominancia, representada por la relación $(H_2/4H_1)$ fue de 0,1940 y 0,158 para la masa de cacao pulpa por mazorca y la masa de una semilla, lo que evidencia la existencia de una distribución asimétrica de los alelos positivos y negativos en los progenitores, ya que la no significación de b_2 demuestra la posible existencia de genes con poca o ninguna dominancia en sus efectos (positivos o negativos), los cuales no se detectan por $H_2/4H_1$, como refieren George *et al.* (1968), citados por Espino y Capote (1976), en el carácter número de semillas, al ser $(H_1 > D)$, que mostró una distribución asimétrica de los alelos positivos y negativos en los progenitores, con 2,46 grupos de genes estrechamente asociados que muestran dominancia, y un valor mayor que la unidad (1,5070), que indica que los alelos dominantes están presentes en mayor cuantía que los recesivos.

Los valores de 0,0430, 2,466 y 5,205 de la relación (h^2/h_2) para los tres caracteres en estudio expresan la cantidad de grupo de genes con algún grado de dominancia presente en su control genético. La relación $[(4DH_1)^{1/2} + F] / [(4DH_1)^{1/2} - F]$ revela la cantidad relativa o frecuencia de genes dominantes y recesivos en los progenitores. Los valores estimados de 1,1241, 1,507 y 2,431, al ser estos mayor que la unidad, determina que los alelos dominantes están presentes en mayor cantidad que los recesivos en los progenitores.

La heredabilidad en sentido estrecho (h_n^2) de 0,50 y 0,63 para la masa de cacao pulpa y la masa media de una semilla se consideran alta, sugiriendo que los efectos aditivos de los genes tienen importancia en su determinación genética, mientras que para el número de semilla con valor de 0,38, fue media.

Otro aspecto que se considera dentro del dialélico de Hayman es la verificación de la ausencia de interacción no alélica (epistasia), la cual se logra al realizar un análisis de regresión conjunta Wr (covarianza progenitor-descendientes) y Vr (varianza de los descendientes), según se aprecia en la *tabla 3*. Cuando hay ausencia de interacción no alélica y existe una distribución independiente de los genes en los progenitores, Wr se relaciona con Vr mediante una recta de regresión de pendiente unitaria.

Tabla 3. Prueba de ausencia de epistasia mediante un análisis de regresión conjunta W_r contra V_r para caracteres de frutos y semilla de cacao

Fuentes de variación	gl	Masa de cacao pulpa	Número de semillas mazorcas	Masa media de una semilla
Anova de la regresión	1	11 085 690,00***	1,9693 ns	0,0050***
Coefficiente de regresión		0,6891	0,0483	0,6526
Significación de b y el intercepto		1,6998 ns	3,8885**	1,6740 ns

* Significativo para $p < 0,05$ ** Significativo para $p < 0,01$ *** Significativo para $p < 0,001$ ns no significativo Coeficiente de regresión $W_r/V_r = b$ Significación de b con respecto a $\beta = 1$, donde β representa el coeficiente de regresión paramétrico.

En este caso la regresión conjunta resultó altamente significativa ($p < 0,001$) para la masa del cacao pulpa y la masa de una semilla, y el coeficiente de regresión b con 0,6891 y 0,6526 no difirió significativamente de la unidad ($t = 1,6998$ ns) ($t = 1,6740$ ns), lo cual se espera que ocurra cuando hay una variación genética no aditiva; pero como dominancia solamente, por lo que el modelo resultó idóneo al no presentar epistasia y mostrar una distribución independiente de los genes en los progenitores.

El número de semillas, al no mostrar significación estadística, la fuente de variación refleja que una relación lineal no está perfectamente establecida entre W_r y V_r , por lo que el cuadrado medio de la desviación de la regresión (50,53) resultó muy grande en comparación con el cuadrado medio debido a la regresión (1,96), lo que determina una dispersión muy grande de los datos alrededor de la regresión, y que el mayor porcentaje de la variabilidad total está contenido en la desviación de la regresión.

En la *fig. 1* se muestra la relación covarianza entre los descendientes y el propio progenitor (W_r), contra varianza entre sus descendientes (V_r), donde un primer aspecto que se analiza es el punto de intercepción de la recta al eje W_r , el cual brinda información con respecto al grado de dominancia. A manera de ejemplo, y para el caso de la masa de cacao pulpa, al producirse por encima del origen (punto 0,0) revela la presencia de dominancia incompleta, lo que ratifica los resultados de la *tabla 5* a partir de la relación $(H_i/D)^{1/2} = 0,8882$ que indica dominancia incompleta. Otro aspecto reflejado en la figura es la cantidad de genes dominantes y recesivos en los progenitores; los genotipos GS-29 y UF-650 poseen la mayor cantidad de genes dominantes, al presentar valores más bajos de W_r y V_r , los que se ubican más próximos al origen de coordenadas, y el Pound-12 y el UF-29 se manifestaron como los poseedores de mayor cantidad de genes recesivos.

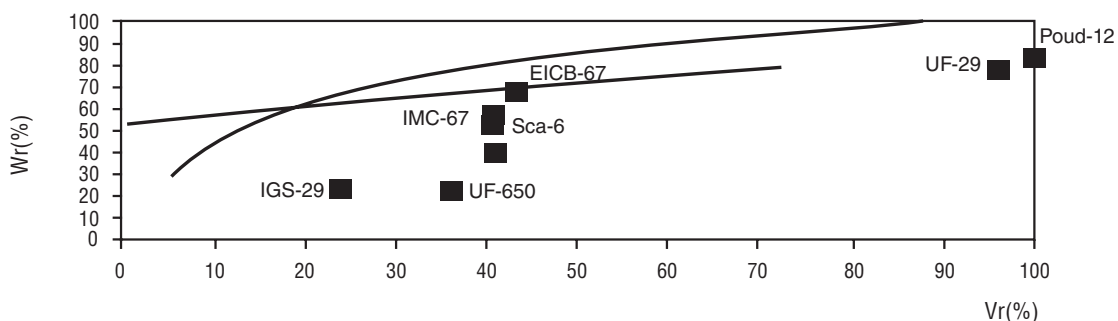


Fig. 1. Relación W_r contra V_r mostrando la parábola limitante y la recta de regresión entre ambas variables para el carácter masa de cacao pulpa por fruto.

Conclusiones

- Los estimados del grado de dominancia que exhiben los caracteres estudiados mostraron la presencia de dominancia incompleta para masa cacao pulpa y masa de una semilla, así como de sobredominancia para el número medio de semillas.
- Las relaciones de dominancia involucradas en el control genético del cacao permitieron determinar los índices que caracterizan a estas relaciones y su significado para los diferentes caracteres evaluados.
- El análisis de regresión conjunta covarianza progenitor-descendiente y varianza de los descendientes se mostró eficiente para la verificación de la interacción no alélica (epistasia) en el cultivo del cacao.

Bibliografía

- Espino, L. E. y E. Capote: Análisis dialélico de algunos caracteres cuantitativos en variedades de tabaco negro. *Agrotécnica de Cuba* 8(2): 55 – 69, 1976.
- 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.
- Griffing, B. A.: Generalized treatment of use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*, 10: 31 – 50, 1956b.
- Hayman, B. I.: The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10: 235 – 244, 1954a.
- Hayman, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789 – 809, 1954b.
- Lobos, B. M.; Torres, C. C. M.; Fonseca, J. R.; Martín, P. M.; Dos Neves, A. R. and T. Abadie: Characterization of germplasm according to environmental conditions of the collecting site using GIS – Two case studies from Brazil, *Plant Genetic Resources Newsletter* 135: 1 – 11, 2003.
- Martínez S., F.; Gutiérrez, M. M.; Verdecía, M. J. y G. E. Sánchez: Comportamiento de mezcla clonal híbrida en plantaciones comerciales de cacao en la ladera nororiental de Farallón Colorado, *Café Cacao* 3 (1): 83 – 85, 2002.
- Nariño, A.; Menéndez, M.; Matos, G.; Martínez, F. y P. Pérez: Determinación de la compatibilidad genética en 23 genotipos de *Theobroma cacao* L., *Café Cacao* 2 (2): 15 – 19, 2001.
- Neto, E. F.; Silva, H. D.; Pinto, R. De M. C.; Penna, J. C. V. y P. F. R. Machado: Repetibilidade e numero de medicos necessarias em avaliação de híbridos de cacaueiros na Amazonia brasileira. *Agrotropica* 21(3): 181-190, 2009.
- Pires, J. L.; Marite Jane, M.; López, U. V.; Yamada, M. M.; Aitken, W. M.; Melo, G. P.; Monteiro, W. R. and D. Ahnrt: Diversity for phenotypic traits and molecular markers in CEPEC's germplasm collection in Bahia, Brazil. In: *International Workshop on new technologies and cocoa breeding*, Kota Kinabalu, Sabad, Malaysia. October 16 – 17, 2000. INGENIC, 2001.
- Ruiz, D. E.: "Análisis dialélico de algunos caracteres cuantitativos en el cultivo de la Calabaza (*Cucurbita muschata* Duch)" [inédito], tesis de candidatura Universidad de la Habana, Facultad de Biología, La Habana, 2000.
- Sigarroa, A.: Biometría y diseño experimental. La Habana. Pueblo y Educación. 743 pp., 1985.

La UCTB Experimental Agro-Forestal Tercer Frente cuenta con un vivero de tecnología de avanzada en lo relacionado con el umbráculo para la producción de posturas de café, cacao y frutales



- Capacidad de producción: 120 000 plantas.
- Se dispone de la ficha de costo.
- Se posee la proforma de contrato con las entidades.
- Las plantas obtenidas tienen garantía fitosanitaria.