

DETERMINACION DE LOS GENOTIPOS DE COMPATIBILIDAD EN ALGUNOS
CULTIVARES Y PROGENIES HIBRIDAS DE CACAO (Theobroma cacao L.)

Tesis

Presentada al programa de Estudios para Graduados en Ciencias
Agrarias, Universidad Nacional - Instituto Colombiano Agropecuario.

Por

JOSE TOBIAS CORREA NIETO

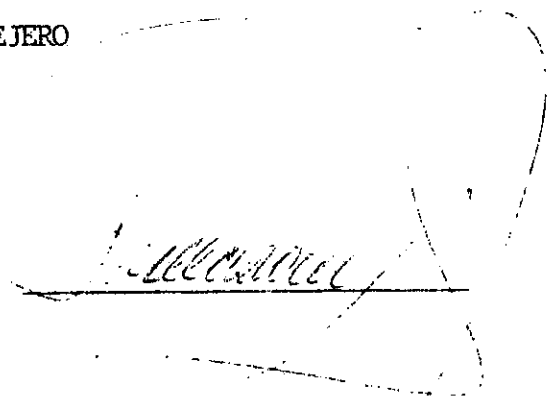
Como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae

Bogotá, Colombia

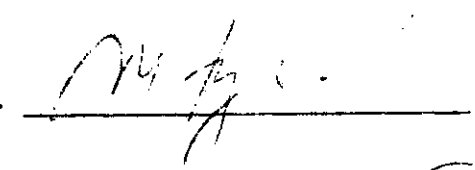
1981

TESIS APROBADA POR COMITE CONSEJERO

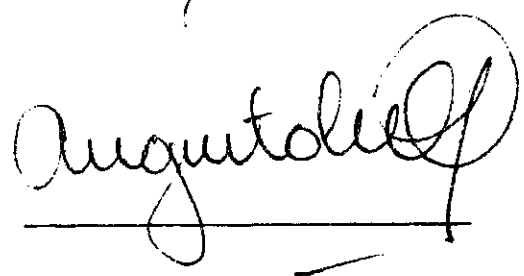
FRANCISCO OCAMPO ROJAS., M.Sc.

A large, handwritten signature in cursive script, enclosed within a hand-drawn oval border. The signature appears to be "Francisco Ocampo Rojas".

MANUEL TORREGROZA CASTRO., Ph.D.

A handwritten signature in cursive script, positioned above a horizontal line. The signature appears to be "Manuel Torregroza Castro".

AUGUSTO PEREZ O., M. Sc.

A large, handwritten signature in cursive script, positioned above a horizontal line. The signature appears to be "Augusto Perez O.". There is a small horizontal tick mark below the line.

" El Presidente de Tesis y el Consejo Examinador de Grado no serán responsables de las ideas emitidas por el candidato. (Artículo 217 de los Estatutos de la Universidad Nacional " .

Agradecimiento :

El autor expresa sus agradecimientos a los miembros del Comité Consejero, en especial al Dr. Francisco Ocampo Rojas por su valiosa orientación. Al personal del Programa de Cacao del Instituto Colombiano Agropecuario en Palmira y a todas aquellas personas que contribuyeron a la culminación de este trabajo.

DEDICO

A los cultivadores de cacao

C O N T E N I D O

	<u>Página</u>
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	3
2.1 HISTORIA Y DEFINICION DE INCOMPATIBILIDAD	3
2.2 CLASIFICACION DE LA INCOMPATIBILIDAD	4
2.3 INCOMPATIBILIDAD EN THEOBROMA CACAO	7
3. MATERIALES Y METODOS	17
3.1 LOCALIZACION	17
3.2 MATERIALES	19
3.2.1 MATERIAL VEGETATIVO	19
3.2.2 ELEMENTOS PARA LA POLINIZACION	28
3.3 METODOS	28
3.3.1 POLINIZACION	28
3.3.2 PROCEDIMIENTO DE CAMPO	30
3.3.3 VARIABLES MEDIDAS	32
3.3.4 ANALISIS ESTADISTICO	32
3.3.5 INTERPRETACION DE RESULTADOS	34
4. RESULTADOS Y DISCUSION	35
5. CONCLUSIONES	60
6. RESUMEN	63
7. SUMMARY	66
8. BIBLIOGRAFIA	69
APENDICE	73

LISTA DE TABLAS

<u>Número</u>		<u>Página</u>
1	Genotipos de fenotipos autocompatibles v auto-incompatibles, asumiendo control por 3 loci A/a, B/b y S.	16
2	Promedio de las principales variables climatológicas en el Centro Nacional de Investigación Palmira, año 1977.	18
3	Número de autopolinizaciones efectivas y su porcentaje en los cultivares cuya compatibilidad se estudia.	36
4	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 6 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.	37
5	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 12 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.	38
6	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de IMC 67 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.	39
7	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 1 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.	40
8	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 60 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.	41

<u>Número</u>		<u>Página</u>
9	Determinación de la fórmula genética de compatibilidad de 12 cultivares.	44
10	Número de autopolinizaciones efectivas y su porcentaje en progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9.	47
11	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 6 con progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9.	48
12	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 12 con progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9.	49
13	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de IMC 67 con progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9.	50
14	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 1 con progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9.	51
15	Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 60 con progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9.	52
16	Determinación de la fórmula genética floral de compatibilidad de 20 progenies F_1 del cruzamiento ICS 39 X SPA 9.	53

1. INTRODUCCION

La alta demanda de cacao en el mercado nacional e internacional y una oferta limitada, son factores que han incidido en el incremento de los precios del producto, que a su vez han permitido aumentar la rentabilidad del cultivo y por ende el interés en su explotación comercial. Este interés ha sido mayor en los últimos años, como lo demuestra el aumento en la demanda de semilla mejorada, la cual pasó de tres a ocho millones de unidades, en el período 1977-1978 manteniéndose estable durante los años 1979 y 1980.

La calidad de la semilla y el medio en que crece la planta son dos aspectos básicos para obtener buenos rendimientos; sin embargo, es necesario considerar las limitaciones que en la productividad puede ocasionar el fenómeno de la incompatibilidad. Este problema se ha tratado de solucionar mediante la siembra de una mezcla de semilla proveniente de varios híbridos, pero los resultados no han sido lo suficientemente satisfactorios, ya que la mezcla se realiza empíricamente.

Para determinar los grupos de híbridos que deben sembrarse comercialmente con miras a tener, entre otros atributos, un mínimo de pérdidas por incompatibilidad, es necesario conocer en los progenitores y en sus progenies la constitución genética floral que condiciona dicha anomalía. Con tal fin los objetivos del presente estudio fueron los siguientes :

1. Conocer el genotipo de compatibilidad o incompatibilidad de los progenitores y de las progenies de los híbridos de cacao más distribuidos en el país, para el establecimiento de plantaciones comerciales

2. Determinar la mezcla apropiada de híbridos, que se debe recomendar para cada una de las zonas cacaoteras del país.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Historia y definición de incompatibilidad

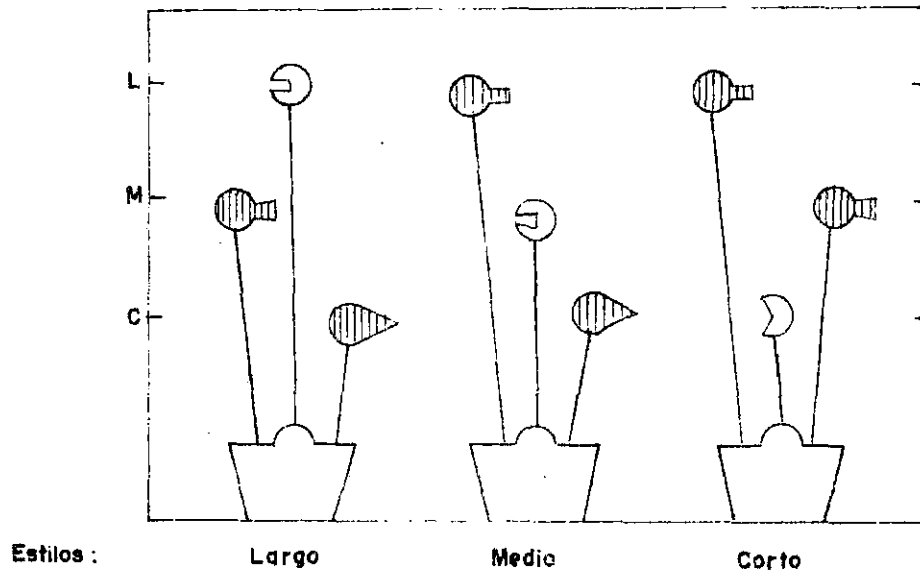
Osterwalder en 1910, fué el primer investigador en analizar el fenómeno de incompatibilidad en cultivos, al presentar datos sobre sus estudios en perales y manzanos (7). Harland, citado por Hardy (15), observó árboles auto-incompatibles de cacao, en Trinidad, en 1925 y Pound (21), en 1931, inició estudios sobre incompatibilidad en ese cultivo.

East, citado por Allard (1), calculó que la incompatibilidad ocurría en más de tres mil especies entre 20 familias de fanerógamas. Sin embargo, Lewis (18) consideró que esta estimación era muy baja.

Según Coral y Pinchinat (13), incompatibilidad es la incapacidad que posee el tubo polínico de penetrar a lo largo del estilo para alcanzar el ovario y realizar la fecundación. Estos autores consideran que la incompatibilidad en el sentido estricto puede presentarse de tres maneras :

1. El polen no germina sobre el estigma (ejemplo : Brassicca olerácea)
2. El polen germina normalmente, pero el tubo polínico no se desarrolla en el estilo (ejemplo : Nicotiana sp).
3. La germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico son normales (hasta alcanzar el óvulo), pero la semilla no se desarrolla normalmente (ejemplo: Theobroma cacao L.)

Bateman (4) indica que la función primaria de la autoincompatibilidad es evitar la autofertilización, interponiendo una barrera fisiológica entre



Estilos : Largo Medio Corto

Figura 1. Representación simbólica de un mecanismo de incompatibilidad complementaria en especies trimórficas heterostiladas. Circulo blanco = estigma; círculo negro= antera. Bateman (4).

En el sistema homomórfico, las diferencias en la morfología floral no van unidas a la incompatibilidad. La incompatibilidad del polen puede estar determinada por el genotipo de la planta a la cual pertenece (determinación esporofítica), o depender de la constitución genética del mismo polen (determinación gametofítica) (1).

El sistema gametofítico es el más extendido y más del 50 por ciento de las especies estudiadas pertenecen a este tipo. Este sistema fué descubierto por East y Mangelsdorf en 1925, en Nicotiana sanderae. Se basa en

la acción de alelos simples pertenecientes a series de alelos múltiples del mismo locus y se manifiesta con la inhibición total o parcial del crecimiento del tubo polínico en su propio estilo. La reacción se localiza en el estilo, en donde ocurre una interacción entre el polen haploide y el estilo diploide.

Si el polen tiene un alelo que está representado en el estilo, el tubo polínico no germina. No hay dominancia en el estilo. El tubo polínico crece solamente cuando el alelo del polen no está representado en el estilo. Entre las especies que tienen este tipo de incompatibilidad están los: manzanos, almendros, ciruelos, pasifloras, cerezos y tabaco, entre otras (22).

A continuación se ilustra el sistema con un ejemplo gráfico (figura 2), (22).

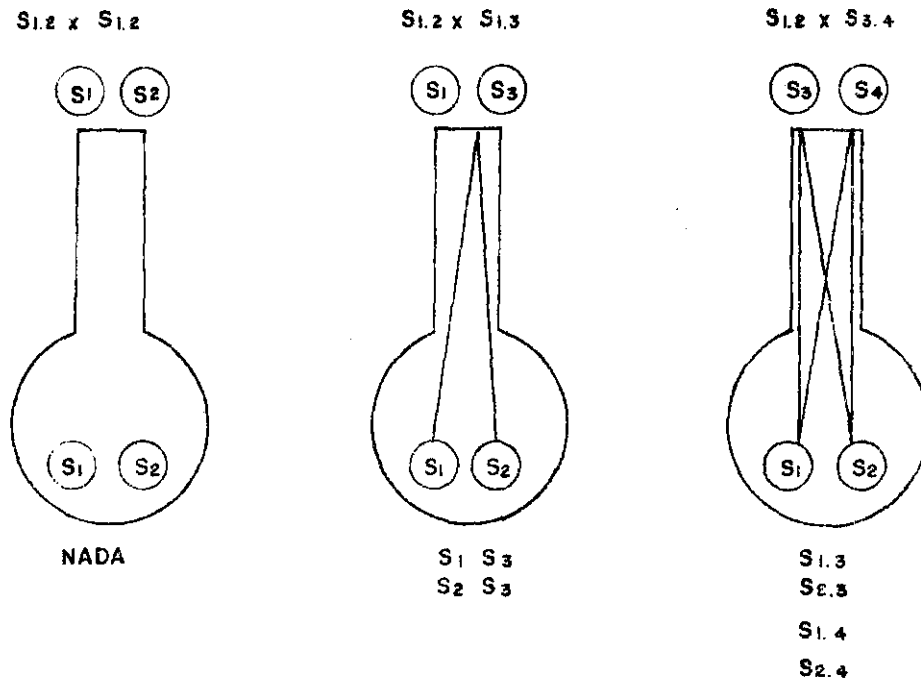


Figura 2. Ejemplo gráfico de varias combinaciones y reacciones de genotipos de incompatibilidad gametofítica, (22).

El sistema esporofítico ocurre tal vez en un tercio de los casos estudiados. Los genotipos del polen y del óvulo son determinados por el genotipo del tejido materno.

En general, hay reacciones de dominancia y recesividad entre alelos, aún cuando puede haber también casos de igualdad de acción, como ocurre en cacao entre los alelos $S_2 = S_3$ (17).

2.3 Incompatibilidad en Theobroma cacao L.

La incompatibilidad ocurre en numerosas poblaciones silvestres y cultivadas de cacao. Los tipos varietales básicos, forastero y criollo, segregan para autocompatibilidad y autoincompatibilidad (3).

Según Bartley y Cope (3) el cacao es no solo una especie de alta polinización cruzada, sino que aún en árboles autocompatibles el grado de autofertilización llega únicamente al 50%. Los cruzamientos compatibles definen las combinaciones que pueden producirse por polinización cruzada. Por consiguiente, para lograr un alto porcentaje de semilla normal, las progenies se deben mezclar, de acuerdo con el grado de compatibilidad entre ellas teniendo en cuenta el grado de similaridad en el ciclo de floración, la intensidad de la floración, la contribución al rendimiento, calidad, sabor y otros factores como distribución en el campo de los clones que participan en los cruzamientos (3).

Knight y Rogers (16), con base en el resultado de cruzamientos de árboles de cacao autoestériles de procedencia amazónica, determinaron que la in-

compatibilidad en Theobroma cacao era de tipo esporofítico, gobernada por un locus simple, al que llamaron S, con cinco alelos múltiples en el siguiente orden de dominancia : $1 > 2 = 3 > 4 > 5$ y un recesivo que determinaba autofertilidad. Así mismo, establecieron que la reacción de incompatibilidad en cacao no se produce en el estilo, como sucede en otras especies, sino dentro del saco embrionario.

Cope (11), en Trinidad, utilizando árboles de diferentes orígenes, encontró que la herencia de la incompatibilidad se realizaba como la planteaban Knight y Rogers; sin embargo, observó que esta teoría no explicaba satisfactoriamente algunos casos, por lo cual propuso que, además del locus S con la serie alélica, había dos loci independientes pero complementarios que llamó A y B, los cuales, presumiblemente estaban relacionados con la producción de un precursor de incompatibilidad. El mismo autor observando al microscopio secciones microtónicas de óvulos polinizados, encontró que en los casos de cruzamientos incompatibles las proporciones de óvulos mostrando no-fusión y fusión de los gametos eran de 1:3; 1:1; 1:0. Los resultados obtenidos le permitieron concluir que únicamente se producía fruto cuando la fusión de los óvulos era del 100% o una cifra cercana, siendo la proporción de óvulos no fusionados y fusionados, dependiente de la fórmula genética de los árboles que intervienen en el cruzamiento o en la autopolinización.

Recientemente Opeke y Jacob, citados por Carletto (9), mostraron que el clon autoincompatible Na-32 presentaba asociaciones cromosómicas mono, bi y tetravalentes, diferentes de la asociación teórica esperada para un diploide. Por este motivo, formularon la hipótesis de que el cacao sería un tetraploide y que estas irregularidades de apareamiento de los cromosomas

podría servir para explicar el fenómeno de incompatibilidad.

Carletto (8), mediante estudios citológicos con los clones autocompatibles ICS 1, UF 667 y UF 29 y sus progenies híbridas, al igual que con los clones autoincompatibles SCA 6 é IMC 67, halló resultados opuestos a los obtenidos por Opeke y Jacob y similares a las investigaciones desarrolladas por Muñoz Ortega, con las que determinó que el número básico de cromosomas de todas las especies del género *Theobroma* era $2N=20$. Analizando estos resultados, Carletto (8) llegó a la conclusión de que las investigaciones desarrolladas por Opeke y Jacob debían ser objeto de estudios más profundos. A la vez admitió como preliminares sus resultados, ya que encontró dificultades en la coloración de las células y no pudo observar apareamiento de cromosomas en profase (paquiteno y diaquinesis), sino en metafase I, donde el tamaño de los cromosomas era muy pequeño.

Cope (10), al estudiar las bases citológicas de la incompatibilidad, observó el crecimiento del tubo polínico en estigmas compatibles e incompatibles y encontró que 30 horas después de haber sido polinizados los óvulos, los gametos se comportaban igual en los dos tipos de cruzamiento. La comparación estadística del crecimiento del tubo polínico no fué significativa, por lo cual sugirió que el mecanismo causante de la abscisión de la flor dependía del grado de actividad nuclear dentro del óvulo.

Bennett y Cope (5), al observar al microscopio secciones microtónicas de ovarios polinizados donde se presentaba fusión del segundo núcleo generativo y el dicarion, notaron que el núcleo generativo se colocaba de tal manera que quedaba en contacto con los dos núcleos del dicarion antes de fusionarse; luego, en forma gradual el núcleo se iba integrando con uno de los nú-

cleos del dicarión hasta fusionarse totalmente. El proceso lo representaron los autores diagramáticamente como se muestra en la figura 3.

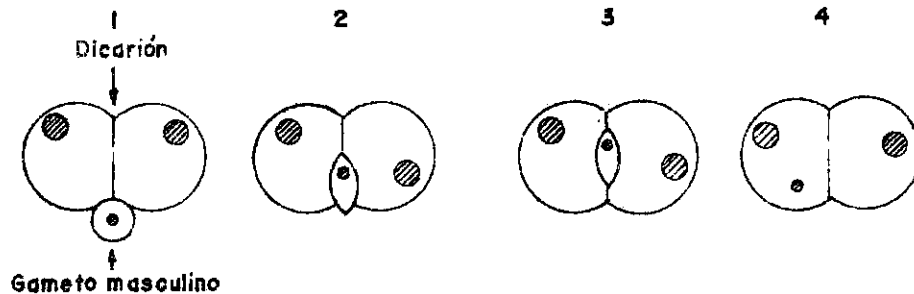


Figura 3. Cuatro estados en la fusión de un gameto masculino con el núcleo polar, en cacao. 1. Dicariosis. 2 y 3 Integración del núcleo generativo. 4. Fusión total (5).

De otra parte, cuando se presentó la no fusión, observaron que la ovicélula y el núcleo generativo se encontraban en contacto y cada uno conservaba su forma esférica. En el caso del segundo núcleo generativo y el dicarion observaron un comportamiento irregular. Algunas veces los tres núcleos se encontraban disociados en el saco embrionario y en otras el núcleo generativo estaba en contacto con un solo núcleo del dicarion.

La separación de los núcleos del dicarion donde no se presentó fusión, llevó a Bernet y Cope a sugerir que el evento sucedía por la presencia de una sustancia fuerte y específicamente absorbida en el citoplasma del gameto macho que llevaba el alelo dominante S. Dicha sustancia, al ponerse en contacto con el dicarion, formaba una sustancia protectora de no fusión. En vista de la especificidad de la reacción de no fusión consideraron la sustancia protectora de carácter proteínico.

Posteriormente Cope (11) encontró que en todos los casos de auto y cruzamiento incompatible, una proporción de óvulos fertilizados mostraba no fusión entre el núcleo del huevo y el primer gameto masculino y entre el núcleo polar y el segundo gameto masculino; los gametos restantes mostraban una fusión normal. La proporción de óvulos en donde la no fusión y la fusión de los gametos tenía lugar, cumplía una de las siguientes relaciones geométricas : 1:3; 1:1; 1:0. Según el autor, únicamente se producía fruto, cuando la fusión de los óvulos era de ciento por ciento o una cifra cercana a ella. La proporción geométrica de óvulos no fusionados y fusionados dependía de la fórmula genética de los árboles que intervenían en el cruzamiento o en la autopolinización. Las reacciones de fusión y no fusión encontradas en autopolinización y cruzamiento se presentan en el Anexo 1.

En el Cuadro 1, ideado por Cope (11), se presentan varias reacciones de fusión y no fusión de algunos genotipos de incompatibilidad que permitieron al autor llegar a las siguientes conclusiones :

- Los gametos que llevan el mismo alelo dominante son los que no se fusionan en el saco embrionario.
- La reacción de fusión o no fusión la determina el alelo S que tiene el gameto y el fenotipo del tejido diploide.

Cope (11) para explicar las causas de las diferentes proporciones de fusión y no fusión de gametos dice: "Si el control esporofítico es la regla en cacao, cómo es posible que de un genotipo dado, todos los gametos no tengan propiedades fisiológicas idénticas? " Por qué la autofecundación de $S_{1.2}$ da, por ejemplo, el veinticinco por ciento solamente de óvulos no fusionados

Quadro 1. Relaciones de porcentajes de " No fusión " a óvulos normales en autopolinizaciones y cruzamientos de cacao, según Cope, citado por Soria (22).

$\begin{matrix} \sigma \\ \text{♀} \end{matrix}$	$S_{1.2}$	$S_{2.3}$	$S_{2.5}$	$S_{3.4}$	$S_{5.6}$
$S_{1.2}$	25	0	0	0	0
$S_{2.3}$	0	50	25	25	0
$S_{2.5}$	0	25	25	0	0
$S_{3.4}$	0	25	0	25	0
$S_{5.6}$	0	0	0	0	25

y no ciento por ciento?

La respuesta debe depender de la suposición de que el locus S tiene una acción en dos etapas, una antes de la meiosis y otra después de la meiosis". La acción premeiótica del locus S establece el control esporofítico de la incompatibilidad, mientras que la acción post-meiótica es necesaria para asegurar que todos los gametos (excepto en genotipos homocigotes) no sean idénticos en su reacción de fusión.

Cope (11) sugirió que el sistema de incompatibilidad en cacao combinaba aspectos de control esporofítico y gametofítico. Una reacción esporofítica acontece antes de la formación de tétradas por influencia de dos pares de genes A (a) B(b) independientes entre sí y de los alelos S, pero complementarios cuando están en estado dominante.

Una reacción gametofítica sucede después de la formación de tétradas y la fusión y no fusión de los gametos masculinos y femeninos depende únicamente de diferencia o similitud de los alelos S en presencia de la reacción esporofítica de los genes A/ - B/. Estos genes complementarios producen un precursor para activación de la serie de alelos propuesta por Knight y Rogers, a la que Cope agregó un alelo adicional S₆ recesivo a S₅ y otro S₀ recesivo a todos los alelos de autoincompatibilidad (11).

Coral (12) hizo un estudio comparativo de las aplicabilidades de las teorías de Knight y Rogers y de Cope para explicar el fenómeno de incompatibilidad en cacao. En el estudio observó que en los clones autoincompatibles había grado de suceso de cruzamiento. Por ejemplo, en el clon UF 667 cuajó el 50%

de los frutos y el ICS 1 el 25%. Al confirmarse la existencia de estas proporciones y la existencia de clones con 100% de cuajamiento, se podría suponer la acción de uno o más pares de genes modificadores de autoincompatibilidad. Se obtuvieron varios grupos de no fusión (25%, 50%, 100%) para cada clon con excepción del SCA 6 (50% de no fusión). En el caso de cruzamientos entre clones, el número de grupos encontrados no se ajustó con las expectativas teóricas, ni introduciendo modificaciones a la propuesta de Cope.

Conceptúo Coral (12) que la discordancia de estos resultados podía deberse a diferencias en el criterio de considerar fusión de óvulos, ya que en su estudio usó como positivos las fusiones de doble fertilización en los casos en que no era posible observar óvulo propiamente dicho. También consideró que el tiempo necesario para recolección de las flores polinizadas eran más largas en Turrialba que en Trinidad por tener el primero temperaturas medias inferiores que las zonas típicas del cacao. Concluyó que era necesario repetir la prueba, variando el tiempo de colección de las flores polinizadas.

Posteriormente Carletto (9) realizó un trabajo para comprobar la existencia de grados de autocompatibilidad en los clones y la hipótesis genética propuesta por Coral; obtuvo resultados que ponían en duda la existencia del grado de incompatibilidad sugerido, ya que observó valores que se ajustaban también a otras segregaciones que no correspondían al genotipo propuesto por Coral, indicando que las diferencias de autoincompatibilidad observadas en ciertos clones se debían a factores fisiológicos o morfológicos de los órganos florales y a la eficiencia del mecanismo de polinización. No descartó la posibilidad de que el tamaño de la muestra estuviera influenciando

los resultados, una vez que los valores encontrados para la prueba de χ^2 tomaron varias tendencias.

Los resultados obtenidos por Carletto confirmaron la teoría de Knight y Rogers (17) e indicaron que S_{ff} era realmente el genotipo de los clones auto-compatibles. También concuerda con Coral en que no era necesario ciento por ciento de fusión para considerar una planta autocompatible, como lo afirma Cope (11).

Bartley y Cope (3), basados en las teorías de Knight y Rogers y de Cope clasificaron la autocompatibilidad y autoincompatibilidad en cacao como se muestra en la Tabla 1.

La teoría de Cope es completa y bien documentada. Las causas de diferencias entre los resultados reportados deberían continuar siendo estudiados, en diferentes localidades y épocas del año, usando los mismos clones que usó Cope y otros de origen diferente.

Tabla 1. Genotipos de fenotipos autocompatibles y autoincompatibles asumiendo control por 3 loci (A/a, B/b y S). Los genotipos autoincompatibles son divididos en 3 clases definidas por la proporción de no fusión de óvulos en ovarios autofecundados (3).

Genotipos en los 3 loci		AUTOCOMPATIBLES				AUTOINCOMPATIBLES		
		AUTOCOMPATIBLES		SUPER AUTOCOMPATIBLES		25%	50%	100%
A/a	aa	Toda combinación	A-	aa	Todas las combinaciones	A-	A-	A-
B/b	Toda combinación	bb	B-	Toda combinación	bb	B-	B-	B-
S	Toda menos ff	Toda menos ff	ff	ff	ff	XY XZ Xf Yf Zf	YZ	XX** YY ZZ

** Si S_x es el dominante mayor de un grupo de alelos, el genotipo S_xS_x normalmente no se encontrará
la relación de dominancia de los alelos S es S_x > S_y = S_z > S_f donde S_f es ambrífico.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización

El presente trabajo se adelantó en el Centro Nacional de Investigación Palmira, del Instituto Colombiano Agropecuario ICA y en las Granjas "El Cortijo" y "Tierradura" situadas, respectivamente, en Puerto Tejada y Padilla, Cauca, y administradas por la Federación Nacional de Cacaoteros. Las tres localidades están en el valle geográfico del Alto Cauca, a una altura entre los 1.000 y 1.050 m. s. n. m.

El trabajo de campo se hizo durante cinco meses continuos, comprendidos en el período febrero a junio de 1977.

En la tabla 2 se presenta las condiciones climáticas registradas en la Estación Meteorológica del Centro Nacional de Investigación Palmira, durante el tiempo que duró el experimento. Además, para mayor información en el Anexo 2 se presentan los datos promedios de las condiciones registradas en la misma estación de 1930 a 1979.

El análisis de una muestra de suelo tomada entre 0 y 20 cm de profundidad; en agosto de 1977, en el terreno donde se hizo el experimento en el Centro Nacional de Investigación Palmira, presentó las siguientes características:

Tabla 2. Promedio de las principales variables climatológicas en el Centro Nacional de Investigación Palmira, año 1977.

M E S	Precipitación mm	Brillo to- tal mensual horas	Humedad relativa %	TEMPERATURA		
				Media	Max.media	Mínima (media)
				grados centígrados		
Enero	16,7	212,6	71	24,2	30,4	18,6
Febrero	8,0	150,3	69	24,3	30,2	19,1
Marzo	78,2	168,4	69	25,0	31,4	19,9
Abril	81,3	149,6	75	24,0	29,1	19,6
Mayo	80,9	130,4	78	23,4	28,4	19,4
Junio	122,8	164,6	78	23,0	28,7	18,5
Julio	17,7	181,4	73	23,8	29,7	18,7

pH*	C.I.C.			M.O. %	Ca/Mg	P (ppm) (Bray II)
7,0	17,8			3,3	2,31	88,8
Ca	Mg	K	Na	C.E.	Na %	
m.e./100 gr						
12	5,2	0,39	0,21	0,3	1,1	
%arena	% Limo		% Arcilla			
37	32		31			

Suelo franco arcilloso de la serie Palmira.

-
- pH* : Potencial iones hidrógeno
 C.I.C. : Capacidad intercambio catiónico
 M.O. : Materia Orgánica
 Ca : Calcio
 Mg : Magnesio
 m.e. : Miliequivalentes
 C.E. : Conductividad Eléctrica

3.2 Materiales

3.2.1 Material vegetativo

El cacao (Theobroma cacao L.) del Centro Nacional de Investigación Palmira, fué plantado en 1963, a una distancia de 4 m X 3 m y con el sombrío permanente de Iguá Pseudosamanea guacharele. El de "Tierradura" en 1966 a una distancia de 4 m X 4 m con sombrío perma-

nente de Cachimbo, Erythrina poeppigiana y el del " Cortijo " en 1964 a una distancia de 3 m X 3 m con sombrío permanente de Acacia Forrajera, Leucaena glauca.

Para determinar los genotipos de compatibilidad ó incompatibilidad de los cultivares e híbridos, objetos de este estudio, se usaron como marcadores, los siguientes cultivares de fórmula genética floral conocida : SCA 6, SCA 12, IMC 67, ICS 1 é ICS 60.

Se estudió la fórmula genética de compatibilidad de los siguientes cultivares :

ICS	6	ICS	39	EET	62
SPA	9	SPA	12	TSA	641
TSA	654	PA	46	SC	10
TSA	644	PA	121	SC	13

Para estudiar la segregación de los genes que determinan la compatibilidad se usó el híbrido : ICS 39 X SPA 9.

Los grupos de híbridos cuya semilla debiera mezclarse, para disminuir las pérdidas por incompatibilidad, se hizo con base en los siguientes híbridos :

ICS	39	X	SPA	9	IMC	67	X	ICS	6
SCA	6	X	IMC	67	ICS	1	X	SCA	6
SCA	6	X	ICS	1	ICS	60	X	SCA	12
ICS	6	X	SCA	6	TSA	654	X	ICS	6

EET	96	X	SCA	6	SCA	12	X	EET	96
PA	46	X	IMC	67	SCA	12	X	IMC	67
EET	62	X	SCA	6	SCA	12	X	ICS	1
EET	96	X	SCA	12	TSA	641	X	ICS	6
PA	121	X	ICS	6	TSA	644	X	PA	46
TSA	644	X	ICS	6	ICS	6	X	PA	121
ICS	6	X	IMC	67					

-
- ICS = Imperial College Selection
 - SPA = Selección Palmira Amazónico
 - EET = Estación Experimental Tropical (Ecuador)
 - SCA = Scavina
 - TSA = Trinidad Selection Amazonic
 - PA = Parinari
 - SC = Selección Colombia
 - IMC = Iquitos Maragnon Collection

La descripción que hacen Enriquez y Soria (14) y Soria (23) de los principales cultivares de cacao, usados en este estudio es la siguiente :

SCA 6 (Scavina). Es un cultivar amazónico de origen ecuatoriano, seleccionado por J. F. Pound en la Hacienda Sabina en 1938. Sus ramas tienden hacia el suelo y el brote terminal joven es poco pigmentado. Botón floral, sépalos, pétalos, estambres y gineceo sin pigmentación; estaminoides bien pigmentados. 54 óvulos, Fruto cundeamor con lomos pareados, ligeramente rugoso, verde en su estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fru-

to* 16-17. Semilla de peso seco bajo**, morada y ovalada.

Descendencias híbridas (F_1) vigorosas, de alta productividad, alta tolerancia a " escoba de bruja " (Crinipellis perniciososa) y " pudrición Negra de la Mazorca " (Phytophthora palmivora) y medianamente tolerante a "Mal del Machete" (Ceratocystis fimbriata).

Autoincompatible de fórmula genética AABBS₂₃. Muy buena aptitud combinatoria.

SCA 12 (Scavina). Cultivar amazónico de origen ecuatoriano, seleccionado por J.F. Pound en la hacienda Sabina en 1938. Las ramas tienden ligeramente hacia el suelo y el brote terminal es poco o no pigmentado. Botón floral, sépalos, pétalos, estambres y gineceo sin pigmentación, estaminoides bien pigmentados. 53 óvulos. Fruto cundeamor con lomos pareados, ligeramente rugoso, verde en estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 15. Semilla de peso seco bajo, morada y elíptica.

Descendencias híbridas (F_1)vigorosas, de alta productividad, alta tolerancia a " Escoba de Bruja" (Crinipellis perniciososa), medianamente tolerantes

* Número de frutos necesarios para hacer una libra (454 g) de cacao seco .

** Peso seco de semilla : Alto 1,6 gr, medio $> 1,0$ gr $< 1,6$, bajo $< 1,0$ gr.

al "Mal del machete" (Ceratocystis fimbriata).

Autoincompatible de fórmula genética AABBS₂₄. Muy buena aptitud combinatoria.

IMC 67 (Iquitos Maragnon Collection). Cultivar amazónico de origen peruano, seleccionado por J.F.Pound en Iquitos en 1938.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven poco pigmentado. Botón floral, sépalos, pétalos y estambres poco pigmentados; lígula y estaminoides bien pigmentados y gineceo sin pigmentación. 63 óvulos. Fruto cundeamor con lomos pareados, ligeramente rugoso, verde en su estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 8. Semilla de peso seco bajo, color morado y forma ovalada.

Medio tolerante a la "escoba de bruja" (Crinipellis perniciososa) y altamente tolerante al "Mal del machete" (Ceratocystis fimbriata), es susceptible a la escasez de agua. Alta productividad y muy buena aptitud combinatoria.

Autoincompatible de fórmula genética AABBS₄₅.

ICS 1 (Imperial College Selection). Cultivar trinitario, originario de Trinidad, seleccionado por J.F. Pound en River State en 1931.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven bien pigmentado. Botón floral de bien a poco pigmentado, sépalos de poco a bien pigmentados, pétalos con ribete poco pigmentados y lígula sin pigmentación; estambres sin pigmentación y estaminoides bien pigmentados al igual que la parte supe-

rior del ovario y basal del estilo, 50 óvulos.

Fruto cundeamor con lomos pareados, ligeramente rugoso, rojo intenso en su estado maduro y rojo claro-amarillento cuando maduro. Los surcos cuando inmaduros pueden presentar una ligera coloración verdosa. Índice de fruto 7,5. Semillas de peso seco medio, color morado y elíptica.

Medio tolerante a " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciosa) y altamente susceptible al " Mal del machete " (Ceratocystis fimbriata). Autocompatible de fórmula genética AABBS₀₀. Muy buena productividad y buena aptitud combinatoria.

ICS 60 (Imperial College Selection). Cultivar trinitario, originario de Trinidad, seleccionado por J.F. Pound en River State en 1931.

Hábito de crecimiento normal, sépalos y pétalos sin pigmentación estaminoides bien pigmentados. Fruto angoleta, rugoso, verde en su estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 6,2. Semilla de peso seco alto, blanca.

Mediana tolerancia a " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciosa). Autoincompatible de fórmula genética AABBS₁₀. Buena aptitud combinatoria.

ICS 6 (Imperial College Selection). Cultivar trinitario, originario de Trinidad, seleccionado por J.F. Pound en River State en 1931.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven de poco a bien pigmentado. Botón floral, estambres y gineceo sin pigmentación. Sépalos y

pétalos poco pigmentados, estaminoides bien pigmentados. 51,8 óvulos. Fruto cundeamor con lomos pareados, ligeramente rugoso, verde en su estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 6,3. Semilla de peso seco medio, morada y elíptica.

Tolerancia media a la " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciosa) y al " Mal del Machete " (Ceratocystis fimbriata).

Autocompatible, de buena productividad y aptitud combinatoria. Es un cultivar con características genéticas muy homocigotas.

PA 46 (Parinari o Peruvian Amazónico). Cultivar amazónico de origen peruano, seleccionado por J.F. Pound en 1937.

De crecimiento vigoroso, brote terminal joven no pigmentado. Botón floral, sépalos y pétalos sin pigmentación, estaminoides bien pigmentados. Fruto amelonado, ligeramente rugoso, verde en su estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 12,5. Semilla de peso seco bajo y morada.

Mediana tolerancia a " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciosa) y alta al " Mal del Machete " (Ceratocystis fimbriata). Autoincompatible.

PA 121 (Parinari o Peruvian Amazónico). Cultivar amazónico, originario del Perú, seleccionado por J.F. Pound en 1937.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven poco pigmentado, sépalos de poca a ninguna pigmentación, botón floral poco pigmentado, pétalos, estambres y gineceo sin pigmentación. Estaminoides bien pigmentados. 39,2 óvulos. Fruto amelonado con lomos pareados, ligeramente rugoso, verde en estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 19. semilla de peso seco bajo, color morado oscuro.

Tolerancia media a la " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciosa) y alta al "Mal del Machete " (Ceratocystis fimbriata). Autoincompatible.

SPA 9 (Selección Palmira Amazónico). Cultivar amazónico, originario de Colombia, seleccionado por J.F. Pound.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven con poca o ninguna pigmentación. Botón floral, sépalos y gineceo sin pigmentación, pétalos poco pigmentados, estambres y estaminoides bien pigmentados. 59 óvulos. Fruto angoleta con lomos pareados, ligeramente rugoso, verde en su estado inmaduro y amarillo cuando está maduro. Índice de fruto 15,4. Semilla de peso seco bajo, color morado y forma elíptica.

Alta tolerancia al " Mal del Machete (Ceratocystis fimbriata). Autoincompatible, de buena aptitud combinatoria.

EET 62 (Estación Experimental Tropical). Cultivar híbrido (Nacional X desconocido), de origen ecuatoriano, seleccionado por la Estación experimental Tropical Pichilingue en la hacienda Porvenir, Los Rios, Ecuador en 1944.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven poco pigmentado. Botón floral bien pigmentado, sépalos y pétalos con poca o ninguna pigmentación. Androceo poco pigmentado y gineceo sin pigmentación. 50,4 óvulos. Fruto cundeamor con lomos pareados, rugosos, verde-rojizo en estado inmaduro y amarillo-rojizo cuando maduro. Índice de fruto 9,8. Semilla de peso seco medio, color morado oscuro y forma elíptica. Media tolerancia al " Mal del Machete " (Ceratocystis fimbriata) y baja a la " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciosa). Autocompatible, muy buena productividad y

buena habilidad combinatoria.

TSA 654 (Trinidad Selection Amazonic). Cultivar híbrido (SCA 6 X IMC 67), originario de Trinidad, seleccionado por W. Freeman en 1957.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven poco pigmentado. Botón floral, sépalos y gineceo sin pigmentación, pétalos y estambres poco pigmentados y estaminoides bien pigmentados. 60 óvulos. Fruto angoleta con lomos pareados y ligeramente rugoso, verde en estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 7,6. Semillas de peso seco bajo, morada y elíptica.

Alta tolerancia al " Mal del Machete " (Ceratocystis fimbriata) y a la " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciososa).

Autoincompatible, de buena productividad y aptitud combinatoria.

TSA 644 (Trinidad Selection Amazonic). Cultivar híbrido (SCA 6 X ICS 1) originario de Trinidad, seleccionado en 1957.

Hábito de crecimiento normal, brote terminal joven, botón floral y estambres poco pigmentados, sépalos de poca a ninguna pigmentación, pétalos y gineceo sin pigmentación, estaminoides bien pigmentados. 60,2 óvulos. Fruto angoleta, con lomos pareados, rugoso, verde en estado inmaduro y amarillo cuando maduro. Índice de fruto 8,1. Semilla de peso seco bajo, color morado y forma elíptica.

Alta tolerancia a " Escoba de Bruja " (Crinipellis perniciososa) y baja al

" Mal del Machete " (Ceratocystis fimbriata).

Autoincompatible, de buena productividad y aptitud combinatoria.

3.2.2. Elementos

Para la labor y seguridad de la polinización se utilizaron los siguientes elementos :

- Tubos plásticos de 5 centímetros de largo por 2,5 cms de diámetro, abiertos en ambos extremos.
- Plastilina
- Muselina
- Bandas de caucho
- Pinzas
- Pinceles
- Alfileres
- Hilo calabrés
- Marbetes

3.3 Métodos

3.3.1 Polinización

Braudeau (6), describe la morfología de la flor de cacao así : Está sostenida por un pedicelo de 1 a 3 cm. Diámetro de 0,5 a 1 cm, pentámera. Cinco sépalos soldados por su base, blancos o pigmentados de rosa. Los cinco pétalos, alternos con los sépalos, son estrechos en la base, se ensanchan y se hacen cóncavos para formar la cogulla, bordeada interiormente por dos nervios violetas, la abertura de la cual está orientada hacia el eje de la

flor cuya parte superior, estrecha, se prolonga en una lígula que la enlaza con el limbo del pétalo, más ancho, completamente orientado hacia el exterior de la flor.

Ovario súpero, con cinco cavidades, el estilo es tubular, terminado en cinco estigmas.

El androceo está compuesto por cinco estambres que alternan con cinco estaminoides estériles. Estambres y estaminoides están soldados por su base para formar un tubo muy corto; mientras los estaminoides son erguidos, los estambres están recurvados hacia los pétalos, a los cuales están opuestos, encontrándose las anteras alojadas en el interior de las cogullas de cada uno de los pétalos correspondientes.

Cada estambre es doble, proviniendo de la fusión de otros dos y las anteras portan cuatro sacos polínicos.

La abertura del botón floral empieza por la tarde y se completa en las primeras horas del día siguiente. La dehiscencia de las anteras aparece al abrirse la flor y el polen es funcional inmediatamente. Los granos de polen, esféricos, miden de 16 a 23 micras. Su viabilidad no sobrepasa las 48 horas en condiciones naturales.

Las polinizaciones controladas se hicieron según el siguiente método descrito por Hardy (13).

De un cojín floral se escoge un botón que esté en condiciones de abrir al día siguiente, el cual puede identificarse por su apariencia abultada y su color blanco o blanquecino verde. Luego, con un pincel se limpia bien el cojín floral y el botón escogido se cubre con un tubo previamente prepa-

rado, como puede observarse en la Figura 4. Esta labor se hace en los dos progenitores.

En la mañana del día siguiente, cuando la flor del árbol madre está abierta y su estigma receptivo, se efectúa la polinización frotando el estigma con las anteras de la flor colectada previamente del árbol padre. (Para facilitar la labor se sujeta el estambre con unas pinzas). Las anteras en buenas condiciones se conocen por su color perlado, siendo las viejas de color pardo y polen amarillento. La flor recién polinizada se cubre nuevamente con el tubo plástico y a su vez, se coloca un alfiler con hilo de determinado color para identificar el cruzamiento.

El tubo se retira al tercer día de efectuadas las polinizaciones.

3.3.2 Procedimiento de campo

Para determinar los genotipos de compatibilidad de los cultivares, en cada uno de ellos, se hicieron 20 autopolinizaciones. Se usaron además como progenitores masculinos en 20 polinizaciones con cada cultivar marcador.

Para estudiar la segregación del híbrido ICS 39 X SPA 9, en parcelas de 45 árboles se tomaron al azar 20 árboles, en cada uno de los cuales se hicieron 20 autopolinizaciones por árbol y con polen de cada uno de ellos se realizaron 20 polinizaciones en los cinco clones de fórmula genética floral conocida.



Figura 4. Botón floral protegido

3.3 Variables medidas

A los 3, 7, 15 y 21 días de hechas las autopolinizaciones y polinizaciones cruzadas se contaron las flores que permanecían prendidas a los árboles. Se usó esta periodicidad en el registro de datos teniendo en consideración las recomendaciones hechas en este sentido y buscando mayor confiabilidad en la información.

Knight y Rogers (17) sugieren como suficientes 5 flores prendidas de 10 polinizaciones hechas 10 días antes, para determinar la compatibilidad de la polinización. Por su parte Carletto, citado por Carletto (9) y Arévalo et al (2) recomiendan 15 polinizaciones y lecturas a los 10 días; Pound (21) lecturas a los 6 días, Coral (12) a los 7 días y Voelcker (25) a los 14 días.

3.3.4 Análisis estadístico

Se usó la prueba de X^2 en una frecuencia de 1:1 para establecer el mínimo de polinizaciones exitosas con las cuales se determinó la compatibilidad de los cultivares é híbridos. La fórmula usada fué :

$$X^2 = \sum_{j=1}^K \frac{(\text{Observado} - \text{esperado})^2}{\text{esperado}} = X^2 \text{ crítico}$$

Dado que se fecunda ó no $K = 2$.

Por consiguiente para $K-1$ grados de libertad

$$y \quad \alpha = 0.05 \quad \chi^2 \text{ crítico} = 3,84$$

$$\frac{(X - e)^2}{e} + \frac{(X - e)^2}{e} = 3,84$$

$$2 \frac{(X - e)^2}{e} = 3,84$$

$$\frac{(X - e)^2}{e} = \frac{3,84}{2}$$

Como se realizaron 20 polinizaciones controladas, entonces $e = 10$ de donde

$$\frac{(X - 10)^2}{10} = \frac{3,84}{2}$$

$$X^2 - 20X + 100 = 19,2$$

$$X = 5,62$$

Por lo tanto para determinar la autocompatibilidad y la compatibilidad del material vegetal estudiado se consideró un mínimo de 6 polinizaciones efectivas.

3.3.5 Interpretación de los resultados

Los resultados obtenidos se interpretaron por medio de las teorías propuestas por Knight y Rogers y por Cope para explicar el fenómeno de incompatibilidad en cacao.

La agrupación de los híbridos que se debe usar en las diferentes zonas cacaoteras se hizo de acuerdo con la fórmula genética floral de las progenies.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Determinación de la fórmula genética de los cultivares.

De acuerdo con la prueba de X^2 descrita en el capítulo de materiales y métodos, para determinar la autocompatibilidad y la compatibilidad del material vegetal estudiado, se consideró un mínimo de 6 polinizaciones efectivas de las 20 que se efectuaron en cada material.

En la Tabla 3 se presenta el número de autopolinizaciones efectivas observadas a los 3, 7, 15 y 21 días, en cada uno de los cultivares cuya autoincompatibilidad se estudia.

Los resultados muestran que los cultivares ICS 6 y EET 62 tuvieron respectivamente 17 y 15 autopolinizaciones efectivas y por consiguiente son autocompatibles. Los cultivares ICS 39, SPA 9, TSA 641, SPA 12, TSA 644, PA 46, PA 121, SC 10 y SC 13 tuvieron menos de 6 autopolinizaciones efectivas, lo cual indica que son autoincompatibles.

En las Tablas 4, 5, 6, 7 y 8 se presentan las polinizaciones efectivas de los cruzamientos de cada uno de los cultivares marcadores usados como progenitores femeninos con doce cultivares, cuya fórmula genética floral de compatibilidad se investigó.

Los cruzamientos que resultaron incompatibles fueron los siguientes:

Tabla 3. Número de autopolinizaciones efectivas y su porcentaje en los cultivares cuya compatibilidad se estudia.

CULTIVAR	No. de polinizaciones	AUTOPOLINIZACIONES							
		Flores prendidas y su porcentaje a los días							
		3		7		15		21	
		No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
ICS 39	20	18	90	5	25	0	00	0	00*
ICS 6	20	20	100	18	90	18	90	17	85
SPA 9	20	18	90	5	25	1	05	1	05*
SPA 12	20	20	100	0	00	0	00	0	00*
TSA 654	20	20	100	0	00	0	00	0	00*
TSA 644	20	19	95	1	05	0	00	0	00*
TSA 641	20	19	95	0	00	0	00	0	00*
PA 46	20	18	90	1	05	0	00	0	00*
PA 121	20	19	95	5	25	0	00	0	00*
EET 62	20	16	80	15	75	15	75	15	75
SC 10	20	18	80	1	05	0	00	0	00*
SC 13	20	20	100	4	20	1	05	1	05*

*CULTIVAR AUTOINCOMPATIBLE

Tabla 4. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 6 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.

		S C A 6									
		No. de polinizaciones	flores observadas y porcentaje a los días								
			3	7		15		21			
			No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	
ICS	39	20	20	100	20	100	18	90	18	90	
ICS	6	20	19	95	15	75	15	75	15	75	
SPA	9	20	20	100	15	75	15	75	15	75	
SPA	12	20	19	95	18	90	13	65	13	65	
TSA	654	20	20	100	15	75	14	70	13	65	
TSA	644	20	18	90	16	80	11	55	11	55	
TSA	641	20	16	80	3	15	0	00	0	00	
PA	46	20	16	80	12	60	9	45	9	45	
PA	121	20	19	95	18	90	18	90	18	90	
EET	62	20	19	95	11	55	8	40	7	35	
SC	10	20	20	100	18	90	14	70	14	70	
SC	13	20	20	100	18	90	14	70	14	70	

Tabla 5. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 12 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.

		S C A 12									
		No. de poliniza-		Flores observadas y porcentaje a los días							
		ciones.		3		7		15		21	
				No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
ICS	39	20	20	100	19	95	17	85	17	85	
ICS	6	20	18	90	14	70	14	70	14	70	
SPA	9	20	20	100	18	90	17	85	17	85	
SPA	12	20	20	100	17	85	15	75	15	75	
TSA	654	20	19	95	16	80	13	65	12	60	
TSA	644	20	18	90	17	85	17	85	17	85	
TSA	641	20	13	65	0	00	00	00	00	00	
PA	46	20	16	80	11	55	11	55	11	55	
PA	121	20	17	85	16	80	16	80	16	80	
EET	52	20	20	100	20	100	20	100	20	100	
SC	30	20	20	100	19	95	17	85	17	85	
SC	13	20	19	95	18	90	16	80	16	80	

Tabla 6. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de IMC 67 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.

		I M C 67									
		No. de polini - zaciones.		Flores observadas y porcentaje a los días							
		3		7		15		21			
		No.	%	No.	%	No.	%	No.	%		
ICS	39	20	20	100	20	100	20	100	20	100	
ICS	6	20	19	95	14	70	13	65	12	60	
SPA	9	20	19	95	10	50	4	20	4	20	
SPA	12	20	18	90	1	05	0	00	0	00	
TSA	654	20	20	100	0	00	0	00	0	00	
TSA	644	20	20	100	19	95	19	95	19	95	
TSA	641	20	17	85	14	70	13	65	13	65	
PA	46	20	18	90	17	85	17	85	17	85	
PA	121	20	15	75	15	75	15	75	15	75	
EET	62	20	14	70	14	70	12	60	12	60	
SC	10	20	19	95	18	90	16	80	16	80	
SC	13	20	19	95	14	70	13	65	13	65	

Tabla 7. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 1 con los 12 cultivos cuya compatibilidad se estudia.

		I C S 1									
		Flores observadas y porcentaje a los días									
		3		7		15		21			
No. de polinizaciones.		No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
ICS	39	20	20	100	18	90	18	90	18	90	
ICS	6	20	19	95	15	75	14	70	14	70	
SPA	9	20	20	100	20	100	19	95	19	95	
SPA	12	20	20	100	18	90	17	85	17	85	
TSA	654	20	20	100	20	100	19	95	19	95	
TSA	644	20	20	100	18	90	17	85	17	85	
TSA	641	20	16	80	12	60	12	60	12	60	
PA	46	20	17	85	9	45	8	40	8	40	
PA	121	20	13	65	12	60	11	55	11	55	
EET	62	20	19	95	19	95	16	80	14	70	
SC	10	20	19	95	18	90	18	90	18	90	
SC	13	20	20	100	18	90	18	90	18	90	

Tabla 8. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 60 con los 12 cultivares cuya compatibilidad se estudia.

		I C S 60								
		No. de polinizaciones.	Flores observadas y su porcentaje a los días							
			3		7		15		21	
			No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
ICS	39	20	19	95	13	65	1	05	1	05
ICS	6	20	18	90	14	70	13	65	11	55
SPA	9	20	19	95	19	95	19	95	18	90
SPA	12	20	19	95	14	70	9	45	7	35
TSA	654	20	20	100	18	90	15	75	15	75
TSA	644	20	20	100	15	75	12	60	11	55
TSA	641	20	12	60	11	55	10	50	9	45
PA	46	20	12	60	6	30	6	30	6	30
PA	121	20	16	80	16	80	15	75	15	75
EET	62	20	6	30	5	25	3	15	3	15
SC	10	20	18	90	3	15	0	00	0	00
SC	13	20	18	90	16	80	2	10	0	00

SCA	6	X	TSA	641	ICS	60	X	SC	10
SCA	12	X	TSA	641	ICS	60	X	SC	13
IMC	67	X	SPA	9	ICS	60	X	EET	62
IMC	67	X	SPA	12	ICS	60	X	ICS	39
IMC	67	X	TSA	654					

La interpretación de los resultados para determinar la fórmula genética floral de los cultivares se hace de acuerdo con las teorías expuestas por Knight y Rogers (17) y por Cope (11).

Según Knight y Rogers, la incompatibilidad en Theobroma cacao está gobernada por un locus simple, S con cinco alelos múltiples en el siguiente orden de dominancia : $1 > 2 = 3 > 4 > 5$ y un recesivo que determina autocompatibilidad.

Cope (11) propuso que, además del locus S con la serie alélica, a la que agregó un alelo adicional S_6 , había dos loci independientes, pero complementarios, que llamó A y B. Estos alelos en estado dominante activan los alelos S existentes en el óvulo.

Este control genético de la incompatibilidad implica que los cruzamientos son incompatibles cuando ambos padres tienen activo los loci A y B y además, un alelo común S, el cual es dominante en ambos progenitores o dominante en uno e independiente en el otro.

De acuerdo con las teorías citadas, los cultivares autoincompatibles no tienen el gene S recesivo y los loci A y B están en estado dominante. Los cultiva-

res autocompatibles tienen el gene S en estado recesivo, es decir, son S_{∞} . Si un cultivar autoincompatible es incompatible en un cruzamiento con un cultivar marcador, indica que tiene el mismo alelo S, bien sea en estado dominante o en estado recesivo.

Para facilitar la interpretación de los resultados, en la Tabla 9 se ha sintetizado la información obtenida en las Tablas 3, 4, 5, 6, 7 y 8.

En la Tabla 9 se observa que el cultivar ICS 39 es autoincompatible, por lo cual se deduce que no tiene el gen recesivo S_{∞} y sus loci A y B están en estado dominante. Por otra parte, es incompatible en cruzamientos con el cultivar ICS 60 ($AABBS_{10}$), lo cual indica que tiene el alelo dominante de éste que es S_1 . Además por ser compatible con los cultivares SCA 6 ($AABBS_{23}$), SCA 12 ($AABBS_{24}$), IMC 67 ($AABBS_{45}$) e ICS 1 ($AABBS_{\infty}$) el segundo alelo debe ser 6, ya que éste no está presente en ninguno de los cultivares marcadores. Por consiguiente se deduce que la fórmula genética floral de compatibilidad del cultivar ICS 39 es : $A-B-S_{16}$.

Los cultivares SC 10 y SC 13 presentaron igual comportamiento que el ICS 39, por consiguiente tienen la misma fórmula genética floral de compatibilidad de este cultivar .

El ICS 6 es autocompatible, por consiguiente, puede tener los alelos S_{∞} ó cualquiera de los otros alelos S dominantes, pero con uno o los dos loci A, B en estado recesivo. Por otra parte, por ser compatible con todos los marcadores los alelos S deben ser S_{60} , S_{66} ó S_{∞} .

Tabla 9. Determinación de la fórmula genética de compatibilidad o incompatibilidad de 12 cultivares de cacao.

		Autopoli- nización	SCA 6	SCA 12	IMC 67	ICS 1	ICS 60	F ó r m u l a
ICS	39	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₁₀
ICS	6	C	C	C	C	C	C	A-B-S ₀₀
SPA	9	I	C	C	I	C	C	A-B-S ₄₀
SPA	12	I	C	C	I	C	C	A-B-S ₄₋
TSA	654	I	C	C	I	C	C	A-B-S ₄₋
TSA	644	I	C	C	C	C	C	A-B-S ₆₋
TSA	641	I	I	I	C	C	C	A-B-S ₂₃
PA	46	I	C	C	C	C	C	A-B-S ₆₋
PA	121	I	C	C	C	C	C	A-B-S ₅₋
EET	62	C	C	C	C	C	I	A-B-S ₁₀
SC	10	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₁₋
SC	13	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₁₋

C = Compatible

I = Incompatible

SPA 9 es autoincompatible, lo cual indica que tiene los loci A y B en estado dominante. Por ser incompatible con el IMC 67 (AABBS_{4.5}) tiene el alelo S₄. Por otra parte el segundo alelo podría ser S₅ por la incompatibilidad con el IMC 67 ó S₆ por su compatibilidad con los otros cultivares marcadores. Por consiguiente, la posible fórmula genética floral de compatibilidad es A-B-S_{4.5} ó A-B-S_{4.6}. Igual fórmula genética floral de compatibilidad debe tener los cultivares SPA 12 y TSA 654 ya que tuvieron el mismo comportamiento del SPA 9.

TSA 644 es autoincompatible, por lo cual se deduce que tiene los loci A y B en estado dominante y por ser compatibles con todos los cultivares marcadores, su alelo S debe ser S₆. Por consiguiente la fórmula floral de compatibilidad debe ser A-B-S₆. Igual fórmula genética floral de compatibilidad deben tener los cultivares PA 46 y PA 121.

TSA 641. Los loci A y B están en estado dominante, ya que es un cultivar autoincompatible y los alelos S deben ser S_{2.3} por presentar autoincompatibilidad con los cultivares SCA 6 y SCA 12. Su fórmula genética floral de incompatibilidad parece ser A-B-S_{2.3}.

EET 62 es autocompatible pero incompatible con el cultivar ICS 60 (AABBS₁₀), por consiguiente el alelo S debe ser S₁ y los loci A y B deben estar en estado homocigote recesivo los dos o uno de ellos. Por consiguiente su fórmula genética floral de compatibilidad puede ser aaB-S₁₀, aabbS₁₀, A-bbS₁₀. Este resultado difiere del obtenido por Terreros y Chavarro (24) quienes sugieren S₀₀ como alelos del cultivar EET 62 por hallar compatible

este cultivar con el ICS 60.

4.2 Determinación de la fórmula genética floral de compatibilidad en progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9.

En la Tabla 10 se presenta las autopolinizaciones efectivas observadas en las progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9. Las lecturas se hicieron a los 3, 7, 15 y 21 días de efectuadas las autopolinizaciones.

Analizando los resultados con base en la prueba de X^2 se observa que el árbol 7 fué autocompatible, con 18 autopolinizaciones efectivas, siendo autoincompatibles los 19 árboles restantes.

Los resultados de las polinizaciones efectivas obtenidas con los cruzamientos entre el híbrido ICS 39 X SPA 9 y los cultivares marcadores, se presentan en las Tablas 11 a 15.

Para facilitar la interpretación, los resultados se han sintetizado en la Tabla 16. En esta tabla se presentan los resultados obtenidos de las autopolinizaciones de las progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9 y del cruzamiento de dichas progenies con los cultivares marcadores.

Respecto al cruzamiento de las progenies con los cultivares marcadores se observa que :

Todas las progenies fueron compatibles con los cultivares ICS 1 y SCA 6.

Con el cultivar ICS 60 solo fueron compatibles los árboles 2, 3, 11 y 15.

Tabla 10. Número de autopolinizaciones efectivas y su porcentaje en progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9

HÍBRIDO	Arbol No.	No.de polinizaciones.	AUTOPOLINIZACIONES							
			Flores observadas y su porcentaje a los días							
			3		7		15		21	
		No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	
	1	20	14	70	0	00	0	00	0	00
	2	20	18	90	7	35	0	00	0	00
	3	20	16	80	0	00	0	00	0	00
I	4	20	14	70	1	05	0	00	0	00
	5	20	17	85	5	25	1	05	1	05
C	6	20	9	45	0	00	0	00	0	00
S	7	20	19	95	3	15	1	05	1	05
	8	20	19	95	0	00	0	00	0	00
3	9	20	14	70	8	40	1	05	0	00
9	10	20	20	100	7	35	0	00	0	00
	11	20	17	85	0	00	0	00	0	00
X	12	20	19	95	4	20	2	10	2	10
S	13	20	17	85	2	10	0	00	0	00
	14	20	16	80	2	10	0	00	0	00
P	15	20	20	100	18	90	6	30	3	15
A	16	20	15	75	0	00	0	00	0	00
9	17	20	20	100	19	95	19	95	18	90
	18	20	20	100	0	00	0	00	0	00
	19	20	18	90	15	75	1	05	0	00
	20	20	17	85	2	10	0	00	0	00

Tabla 11. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 6 con progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9.

HIBRIDO	Arbol No.	No.de polinizaciones.	S C A 6							
			Flores observadas y su porcentaje a los días							
			3		7		15		21	
		No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	
	1	20	19	95	17	85	15	75	15	75
	2	20	19	95	17	85	13	65	13	65
	3	20	19	95	15	75	13	65	11	55
	4	20	17	85	14	70	14	70	13	65
	5	20	19	95	18	90	13	65	13	65
	6	20	19	95	19	95	18	90	18	90
	7	20	19	95	18	90	15	75	15	75
	8	20	15	75	15	75	14	70	14	70
	9	20	20	100	19	95	18	90	18	90
	10	20	19	95	16	80	15	75	15	75
	11	20	20	100	17	85	16	80	16	80
	12	20	20	100	18	90	17	85	17	85
	13	20	20	100	18	90	18	90	18	90
	14	20	20	100	18	90	16	80	15	75
	15	20	20	100	18	90	18	90	18	90
	16	20	19	95	15	75	15	75	15	75
	17	20	18	90	16	80	16	80	15	75
	18	20	18	90	18	90	18	90	18	90
	19	20	19	95	16	80	15	75	13	65
	20	20	18	90	16	80	14	70	12	60

I
C
S
3
9
X
S
P
A
9

Tabla 12. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de SCA 12 con progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9.

HIBRIDO	Arbol No.	No. de polinizaciones.	S C A 1 2							
			Flores observadas y su porcentaje a los días							
			3		7		15		21	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%		
	1	20	15	75	9	45	3	15	3	15
	2	20	17	85	14	70	7	35	7	35
	3	20	14	70	10	50	9	45	9	45
	4	12	9	45	9	45	7	35	7	35
I	5	20	17	85	15	75	13	65	12	60
C	6	20	14	70	12	60	11	55	11	55
S	7	20	18	90	15	75	12	60	11	55
3	8	20	12	60	10	50	8	40	8	40
9	9	20	15	75	11	55	9	45	9	45
X	10	20	19	95	17	85	15	75	15	75
S	11	20	10	50	9	45	6	30	6	30
P	12	20	9	45	8	40	6	30	6	30
A	13	20	17	85	13	65	12	60	12	60
9	14	9	5	25	3	15	2	10	1	05
	15	20	18	90	12	60	9	45	8	40
	16	20	16	80	12	60	12	60	12	60
	17	20	20	100	16	80	16	80	16	80
	18	20	18	90	16	80	15	75	15	75
	19	20	18	90	14	70	11	55	11	55
	20	20	19	95	19	95	19	95	9	45

Tabla 13. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de IMC 67 con progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9.

HIBRIDO	Arbol. No.	No. de polinizaciones.	I M C 67							
			3		7		15		21	
			No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
I C S 3 9 X S P A 9	1	20	20	100	13	65	1	05	1	05
	2	20	18	90	7	35	0	00	0	00
	3	20	19	95	4	20	1	05	0	00
	4	20	18	90	18	90	17	85	17	85
	5	20	20	100	14	70	12	60	12	60
	6	20	19	95	10	50	2	10	0	00
	7	20	20	100	16	80	11	55	11	55
	8	20	20	100	8	40	1	05	1	05
	9	20	19	95	19	95	19	95	19	95
	10	20	20	100	17	85	15	75	15	75
	11	20	19	95	9	45	0	00	0	00
	12	20	20	100	18	90	16	80	16	80
	13	20	19	95	12	60	1	05	1	05
	14	20	19	95	15	75	14	70	14	70
	15	20	18	90	17	85	1	05	0	00
	16	20	19	90	8	40	0	00	0	00
	17	20	20	100	18	90	18	90	18	90
	18	20	20	100	15	75	1	05	1	05
	19	20	17	85	16	80	11	55	11	55
	20	20	19	95	6	30	1	05	0	00

Tabla 14. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 1 con progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9.

HÍBRIDO	Arbol No.	No.de polinizaciones.	I C S 1							
			3		7		15		21	
			No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
I C S 3 9 X S P A 9	1	20	15	75	12	60	10	50	9	45
	2	20	14	70	14	70	10	50	10	50
	3	20	17	85	16	80	14	70	12	60
	4	20	12	60	11	55	7	35	7	35
	5	20	15	75	13	65	12	60	12	60
	6	20	19	95	18	90	15	75	13	65
	7	20	14	70	14	70	11	55	8	40
	8	20	12	60	9	45	9	45	9	45
	9	20	12	60	8	40	6	30	6	30
	10	20	12	60	8	40	7	35	7	35
	11	20	17	85	16	80	12	60	11	55
	12	20	17	85	17	85	16	80	14	70
	13	19	9	45	7	35	7	35	6	30
	14	20	12	60	9	45	9	45	9	45
	15	20	10	50	10	50	10	50	10	50
	16	20	9	45	9	45	7	35	7	35
	17	20	14	70	11	55	7	35	6	30
	18	20	12	60	10	50	7	35	7	35
	19	20	10	50	7	35	7	35	7	35
	20	20	13	65	8	40	8	40	8	40

Tabla 15. Número de polinizaciones efectivas y su porcentaje en el cruzamiento de ICS 60 con progenies del híbrido ICS 39 X SPA 9.

HIBRIDO	Arbol No.	No.de polinizaciones.	I C S 60							
			Flores observadas y su porcentaje a los días							
			3		7		15		21	
		No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	
	1	20	14	70	7	35	0	00	0	00
	2	20	16	80	7	35	6	30	6	30
	3	20	18	90	15	75	10	50	10	50
	4	20	19	95	3	15	0	00	0	00
I	5	20	14	70	7	35	0	00	0	00
C	6	20	14	70	11	55	4	20	4	20
S	7	20	17	85	9	45	0	00	0	00
3	8	20	19	95	15	75	0	00	0	00
9	9	20	12	60	2	10	0	00	0	00
X	10	20	19	95	13	65	0	00	0	00
S	11	19	13	65	7	35	7	35	6	30
P	12	20	19	95	14	70	1	05	1	05
A	13	20	7	35	0	00	0	00	0	00
9	14	20	15	75	0	00	0	00	0	00
	15	20	20	100	19	95	19	95	19	95
	16	20	13	65	4	20	0	00	0	00
	17	20	13	65	8	40	3	15	3	15
	18	20	19	95	19	95	1	05	1	05
	19	20	11	55	4	20	0	00	0	00
	20	20	14	70	9	45	5	25	5	25

Tabla 16. Determinación de la fórmula genética floral de compatibilidad de 20 progenies F₁ del cruzamiento ICS 39 X SPA 9.

HIBRIDO	Arbol. No.	Autopolinización	ICS 1	ICS 60	SCA 12	SCA 6	IMC 67	Fórmula
	1	I	C	I	I	C	I	A-B-S ₁₄
	2	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₄₀
	3	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₄₀
I	4	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
C	5	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
S	6	I	C	I	C	C	I	A-B-S ₁₄
3	7	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
9	8	I	C	I	C	C	I	A-B-S ₁₄
X	9	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
S	10	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
P	11	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₄₀
A	12	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
9	13	I	C	I	C	C	I	A-B-S ₁₄
	14	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
	15	I	C	C	C	C	I	A-B-S ₄₀
	16	I	C	I	C	C	I	A-B-S ₁₄
	17	C	C	I	C	C	C	S ₁₀
	18	I	C	I	C	C	I	A-B-S ₁₄
	19	I	C	I	C	C	C	A-B-S ₁₀
	20	I	C	I	C	C	I	A-B-S ₁₄

C = Compatible
I = Incompatible

Con el SCA 12 solo fué incompatible el árbol 1 y con el IMC 67 fueron compatibles los árboles 4, 5, 7, 9, 10, 12, 14, 17 y 19.

De acuerdo con las teorías de Knight y Rogers (17) y de Cope (11), la fórmula genética floral de compatibilidad de las siguientes progenies parece ser:

Con excepción del árbol 17, las otras progenies son autoincompatibles. Por consiguiente, estas progenies no tienen los alelos recesivos S_{CO} y los loci A y B están en forma dominante.

Los alelos S de los progenitores de las progenies son $S_{1.0}$ (ICS 39) y $S_{4.0}$ (SPA 9). De ahí que la segregación en la F_1 debe ser:

$S_{1.4}$, $S_{1.0}$, $S_{4.0}$, y S_{00} .

El árbol 1 es incompatible con los cultivares ICS 60 ($S_{1.0}$), SCA 12 ($S_{2.4}$) é IMC 67 ($S_{4.5}$), por lo cual se deduce que sus alelos son $S_{1.4}$.

S_1 porque es incompatible con ICS 60 y S_4 por su incompatibilidad con SCA 12 é IMC 67. No puede ser S_2 ni S_5 , porque estos alelos no los tienen sus progenitores. Por consiguiente, la fórmula genética floral de compatibilidad del árbol 1 es : $A-B-S_{1.4}$.

El mismo razonamiento permite deducir la fórmula genética floral de compatibilidad de las otras progenies así : Los árboles 2, 3, 11 y 15 son incompatibles con el cultivar IMC 67 ($S_{4.5}$) y por consiguiente, su fórmula es : $A-B-S_{4.0}$.

Los árboles 4, 5, 7, 9, 10, 12, 14 y 19 son incompatibles con el cultivar ICS 60 ($S_{1.0}$) por lo cual se deduce que su fórmula es : $A-B-S_{1.0}$.

Los árboles 6, 8, 13, 16, 18 y 20 son incompatibles con el ICS 60 ($S_{1.0}$) y el IMC 67 ($S_{4.5}$) indicando que su fórmula es $A-B-S_{1.4}$.

El árbol 17 es autocompatible. De acuerdo con las teorías de Knight y Rogers y de Cope para que un cultivar sea autocompatible debe tener una de las siguientes fórmulas : $aaB-S--$; $A-bbS--$; $aabbS--$ ó $A-B-S_{oo}$. Como el árbol 17 es incompatible con el cultivar ICS 60 ($S_{1.0}$) y compatible con los otros cultivares sus alelos S son $S_{1.0}$. Por consiguiente su fórmula puede ser : $aaB-S_{1.0}$; $A-bbS_{1.0}$ ó $aabbS_{1.0}$.

4.3 Período en el cual se debe registrar la efectividad de las polinizaciones.

Los registros para comprobar la fecundación de las flores, se hicieron a los 3, 7, 15 y 21 días después de efectuadas las polinizaciones, como se puede observar en las tablas 3 a 8 y 10 a 15.

La relación de los registros tomados, muestran el mayor porcentaje de efectividad en las lecturas hechas a los 3 días y el menor a los 7 días. No se observó variación significativa entre los registros tomados a los 15 y 21 días.

También se nota en la tabla 3 que los cultivares ICS 6 y EET 62, prácticamente conservan la efectividad de las autopolinizaciones registradas a los 3 días de efectuadas éstas.

Los resultados parecen indicar que la fecundación ocurre en los 3 primeros días después de hacerse la autopolinización, como lo afirma Hardy (15).

Cuando la fecundación ocurre en todos los óvulos de la flor, el resultado debe ajustarse al obtenido en los cultivares ICS 6 y EET 62. Pero, cuando no se fecundan todos los óvulos, es posible que la fecundación de algunos de ellos produzca estímulos que retarden la caída de la flor, por lo cual se presentan diferencias entre los resultados observados a los 3 y a los 7 y 15 días.

Con base en estos resultados se puede concluir que observaciones 3 días después de efectuadas las autopolinizaciones, no se deben tomar como definitivas para comprobar la fecundación de todos los óvulos. Observaciones 21 días después de efectuadas las autopolinizaciones no alteraron el resultado final y las variaciones mínimas que se presentaron pueden ser debidas a otras causas, por lo cual no se justificaría su registro.

Por consiguiente, las observaciones deben hacerse entre los 7 y 15 días después de efectuadas las polinizaciones como lo indican varios de los autores (25, 17, 12, 2, 9) que han investigado sobre este aspecto.

4.4 Grupos de híbridos más apropiados según su compatibilidad

Es conocida la influencia que ejerce en el rendimiento de plantaciones comerciales de cacao la incompatibilidad. La forma más usada para solucionar el problema es la siembra de semilla proveniente de diferentes híbridos, con lo cual se busca aumentar la polinización cruzada y por consiguiente el rendimiento.

Sin embargo, como no se conoce la fórmula genética floral de compatibilidad de la mayoría de las progenies híbridas, en la práctica, este sistema no da los resultados esperados. Por esta razón uno de los objetivos de este estudio era sugerir la forma como deben agruparse los híbridos para lograr una alta probabilidad de que en las poblaciones se presente un mínimo de incompatibilidad.

En Colombia los híbridos más usados en las siembras comerciales son los siguientes :

SCA	6	X	IMC	67		IMC	67	X	SCA	6
SCA	6	X	ICS	1		ICS	1	X	SCA	6
ICS	6	X	SCA	6		ICS	60	X	SCA	12
EET	96	X	SCA	6		TSA	654	X	ICS	6
PA	121	X	ICS	6		SCA	12	X	EET	96
TSA	644	X	ICS	6		SCA	12	X	IMC	67
ICS	6	X	IMC	67		SCA	12	X	ICS	1
IMC	67	X	ICS	6		TSA	641	X	ICS	6
PA	46	X	IMC	67		TSA	644	X	PA	46
EET	62	X	SCA	6		ICS	6	X	PA	121
EET	96	X	SCA	12						

En el período cuando se hizo el trabajo de campo, el híbrido ICS 39 X SPA 9, se distribuía comercialmente, por lo cual se consideró en este estudio. Sin embargo, debido a su alta susceptibilidad a " Escoba de Bruja" ya no se recomienda para siembras comerciales.

De acuerdo con los genotipos de compatibilidad de los progenitores, la se-

gregación teórica de los híbridos, es la siguiente :

MEZCLA DE SEMILLA F₁ DE LOS

SEGREGACION

HIBRIDOS

TSA 641 X ICS 6

S₂₀ (50 %) S₃₀ (50 %)

SCA 6 X ICS 1

ICS 6 X SCA 6

EET 96 X SCA 6

ICS 1 X SCA 6

EET 62 X SCA 6

S₂₀ (25%) S₃₀ (25%) S₁₃ (25%) S₁₂ (25%)

SCA 6 X IMC 67

S₂₄ (25%) S₂₅ (25%) S₃₄ (25%) S₃₅ (25%)

IMC 67 X SCA 6

EET 96 X SCA 12

S₂₀ (50%) S₄₀ (50%)

SCA 12 X EET 96

SCA 12 X ICS 1

ICS 60 X SCA 12

S₂₀ (25%) S₄₀ (25%) S₁₂ (25%) S₁₄ (25%)

SCA 12 X IMC 67

S₂₄ (25%) S₂₅ (25%) S₄₄ (25%) S₄₅ (25%)

ICS 6 X IMC 67

S₄₀ (50%) S₅₀ (50%)

IMC 67 X ICS 6

PA 46 X IMC 67

S₄₆ (25%) S₄₋ (25%) S₅₆ (25%) S₅₋ (25%)

TSA 654 X ICS 6

S₄₀ (50%) S₋₀ (50%)

H I B R I D O

TSA 644 X PA 46

TSA 644 X ICS 6

PA 121 X ICS 6

ICS 6 X PA 121

S E G R E G A C I O N

S₅₆(25%) S-6(25%) S₅₋(25%) S--(25%)

S₅₀ (50%) S-o (50%)

S₆₀(50%) S-o (50%)

5. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio permiten concluir :

1. Los resultados obtenidos se ajustan a las teorías propuestas por Knight y Rogers y por Cope.
2. La fórmula genética floral de compatibilidad de algunos de los cultivares que se usan como progenitores, en la producción de semilla híbrida de cacao son :

ICS	39	A-B-S ₁₀
ICS	6	A-B-S ₀₀
SPA	9	A-B-S ₄₀
SPA	12	A-B-S ₄₋
TSA	654	A-B-S ₄₋
TSA	644	A-B-S ₆₋
TSA	641	A-B-S ₂₃
PA	46	A-B-S ₆₋
PA	121	A-B-S ₅₋
EET	62	A-B-S ₁₀
SC	10	A-B-S ₁₋
SC	13	A-B-S ₁₋

3. La fórmula genética floral de compatibilidad del híbrido ICS 39 X SPA 9 segregó en las progenies F₁ así : A-B-S₁₀, A-B-S₁₄, A-B-S₄₀ y aaB-S₁₀ ó A-bbS₁₀ ó aabbS₁₀.
4. Se considera como período confiable para comprobar la fecundación de la flor,

7 a 15 días después de efectuada la polinización controlada.

5. Los grupos y la proporción de los híbridos que deben entregarse para siembras comerciales podrían ser :

5.1 Para zonas con alta incidencia de " Escoba de Bruja" (Crinipellis perniciososa).

<u>H I B R I D O</u>					<u>PROPORCION EN LA MEZCLA</u>
SCA	6	X	ICS	1	
EET	96	X	SCA	6	20% de todos o una mezcla parcial de ellos.
ICS	1	X	SCA	6	
SCA	6	X	IMC	67	
IMC	67	X	SCA	6	
PA	46	X	IMC	67	20%
ICS	60	X	SCA	12	20%
TSA	654	X	ICS	6	20%
SCA	12	X	EET	96	20%

5.2 Para zonas con baja incidencia de " Escoba de Bruja" (Crinipellis perniciososa).

<u>H I B R I D O</u>					<u>PROPORCION</u>
ICS	6	X	PA	121	25%
PA	46	X	IMC	67	25%
ICS	6	X	IMC	67	

<u>H I B R I D O</u>	<u>PROPORCION</u>
EET 96 X SCA 12	
SCA 12 X EET 96	
SCA 12 X ICS 1	25%
ICS 60 X SCA 12	
ICS 6 X SCA 6	
EET 96 X SCA 6	
ICS 1 X SCA 6	25%
EET 62 X SCA 6	

6. Genéticamente parece tenerse una explicación a la incompatibilidad en cacao, por lo cual se sugiere adelantar nuevas investigaciones del fenómeno en los campos de la citología y del ambiente.

6. RESUMEN

El presente trabajo se adelantó en plantaciones de cacao del Centro Nacional de Investigación Palmira y de las Granjas " El Cortijo" y "Tierradura", situadas, respectivamente; en Puerto Tejada y Padilla, Departamento del Cauca. Se hizo con el fin de determinar el genotipo floral de compatibilidad de algunos de los progenitores usados en la producción de semilla mejorada de cacao y de las progenies F_1 del híbrido ICS 39 X SPA 9 y, con base en la información obtenida, establecer los grupos de híbridos que permitan reducir las pérdidas por incompatibilidad.

Para determinar los genotipos de compatibilidad de los cultivares se hicieron 20 autopolinizaciones controladas por cultivar y, además se usaron como progenitores masculinos en 20 polinizaciones con los siguientes marcadores: ICS 1, SCA 6, SCA 12, IMC 67, ICS 60.

La segregación del genotipo floral de compatibilidad del híbrido ICS 39 X SPA 9, se estudió en 20 árboles, haciendo en cada uno de ellos 20 polinizaciones controladas. Los registros se hacían 3, 7, 15 y 21 días después de polinizadas las flores.

La compatibilidad de un cruzamiento se comprobó por medio de la prueba χ^2 .

Las fórmulas genéticas florales determinadas fueron :

ICS 39	A-B-S ₁₀	TSA 644	A-B-S ₆₋
TSA 654	A-B-S ₄₋	EET 62	A-B-S ₁₀
ICS 6	A-B-S _{oo}	SPA 9	A-B-S ₄₀

Para zonas con baja incidencia de " Escoba de Bruja" (Crinipellis perniciosa)

<u>H I B R I D O</u>				<u>PRCPORCION</u>
ICS	6	X PA	121	25%
PA	46	X IMC	67	25%
ICS	6	X IMC	67	
EET	96	X SCA	12	
SCA	12	X EET	96	25%
SCA	12	X ICS	1	
ICS	60	X SCA	12	
ICS	6	X SCA	6	
EET	96	X SCA	6	25%
ICS	1	X SCA	6	
EET	62	X SCA	6	

7. SUMMARY

This research was carried out in experimental plots of cocoa trees (Theobroma cacao L.) at the National Center of Research in Palmira, Valle. Also some data were collected at the farms El Cortijo and Tierradura in Puerto Tejada and Padilla, respectively, in El Cauca.

The objective was to determine the compatibility floral genotype of some parents used in production of improved seed, and the F₁ progenies in the hybrid ICS 39 X SPA 9. On the basis of the obtained information it is possible to reduce drastically the losses due to incompatibility systems.

In order to determine the genotypes of compatibility, 20 selfs were hand pollinated per cultivar. Also, they were used as males in 20 hand pollinations in each of the following compatibility marker cultivars : ICS 1, SCA 6, SCA 12, IMC 67, ICS 60.

The segregation of the compatibility floral genotype, in the hybrid ICS 39 X SPA 9, was studied by doing 20 hand pollinations in each of 20 trees. The observations were taken 3, 7, 15 and 21 days after pollination.

The compatibility of a cross was checked by the χ^2 test. The floral genetic formulae were:

ICS 39	A-B-S ₁₀	TSA 644	A-B-S ₆₋
TSA 654	A-B-S ₄₋	EET 62	A-B-S ₁₀
ICS 6	A-B-S ₀₀	SPA 9	A-B-S ₄₀
TSA 641	A-B-S ₂₃	SPA 12	A-B-S ₄₋
SC 10	A-B-S ₁₋	PA 46	A-B-S ₆₋
SC 13	A-B-S ₁₋	PA 121	A-B-S ₅₋

The segregation of hybrid ICS 39 X SPA 9 was :

A-B-S₁₀, A-B-S₁₄, A-B-S₄₀, y aaB-S₁₀, ó aabbS₁₀ .

The period 7 to 15 days after hand pollination was found to be the most confiable to check the fecundation.

The following are the group of hybrids found to reduce losses by incompatibility :

To be planted in areas with high incidence of the disease " witches'broom " (Crinipellis perniciososa (Stahel) Singer).

H Y B R I D

PROPORTION IN THE MIXTURE

SCA 6 X ICS 1

EET 96 X SCA 6

ICS 1 X SCA 6

SCA 6 X IMC 67

IMC 67 X SCA 6

20 % of them all or a partial mixture of them.

PA 46 X IMC 67

ICS 60 X SCA 12

TSA 654 X ICS 6

SCA 12 X EET 96

20 %
20 %
20 %
20 %

To be planted in areas of low incidence of Crinipellis perniciosa .

<u>H Y B R I D</u>					<u>PROPORTION IN THE MIXTURE</u>
ICS	6	X	PA	121	25%
PA	46	X	IMC	67	25%
ICS	6	X	IMC	67	
EET	96	X	SCA	12	
SCA	12	X	EET	96	25%
SCA	12	X	ICS	1	
ICS	60	X	SCA	12	
ICS	6	X	SCA	6	
EET	96	X	SCA	6	25%
ICS	1	X	SCA	6	
EET	62	X	SCA	6	

8. CARLETTO, G.A.J. Observaciones citológicas en células mères de polen de cacao. *Revista Theobroma*, (Brasil) V. 4, no. 2, p. 32-40. 1974.
9. _____; SORIA, V.J. Testes de graus de autocompatibilidade en cacao (Theobroma cacao L.). *Revista Theobroma* (Brasil) V. 3, no. 1, p. 26-35. 1973.
10. COPE, F.W. Incompatibility in Theobroma cacao. *Nature* (Inglaterra). V. 181, p. 279. 1958.
11. _____. The mechanism of pollen incompatibility in Theobroma cacao L. *Heredity* (Inglaterra) V. 17, p. 157-182. 1962.
12. CORAL, F.; SORIA, V.J. Estudio comparativo de las teorías sobre control genético de las incompatibilidades del cacao. *Cacao* (Costa Rica) V. 15, p. 4-5. 1970.
13. _____; PINCHINAT, M.A. Sistemas de incompatibilidad en las plantas superiores. En : Curso de Agricultura Tropical. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Centro Tropical de Enseñanza e Investigación, 1971. 10 p.
14. ENRIQUEZ, C.A.; SORIA, J. Catálogo de cultivares de cacao. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Centro Tropical de Enseñanza e Investigación, 1967. p.v.
15. HARDY, F. Manual de cacao. Turrialba, Costa Rica, Lehmann, 1961. p. 370-372.

16. KNIGHT, R.; ROGERS, H.H. Sterility in Theobroma cacao L. *Nature*, (Inglaterra). V. 172, p. 164. 1953.
17. _____; ROGERS, H.H. Incompatibility in Theobroma cacao L. *Heredity* (Inglaterra). V. 9, p. 69-77. 1955.
18. LEWIS, D. Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. *Heredity* (Inglaterra). V. 1, p. 85-108. 1947.
19. NAUNDORF, G. Nuevas contribuciones al estudio de la incompatibilidad en cacao. *Cacao en Colombia*. V. 3, p. 53-72. 1954.
20. PANDEY, K.K. Incompatibility sistem in Theobroma cacao. *The American Naturalist* (Estados Unidos) V. 94, p. 379-381. 1960.
21. POUND, F.J. A note on a method of controlled pollination in cacao.
En : Annual report on cacao research. Trinidad, Imperial College Tropical Agriculture, V. 4, p. 15-16. 1935.
22. SORIA, V.J. Las teorías genéticas sobre la incompatibilidad en cacao.
Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Centro Tropical de Enseñanza e Investigación. 1970. 14 p. (mimeografiado).
23. _____. The present status and perspectives for cacao cultivars in Latin America. *Proceedings*. Florida State Horticultural Society

(Estados Unidos), V. 83, p.v. 1970.

24. TERREROS, J.R.; CHAVARRO G.T. Determinación de los genotipos de incompatibilidad o compatibilidad en varios clones de cacao, (Theobroma cacao L.). Palmira, Universidad Nacional de Colombia, facultad de Agronomía, 1975. 46 p. (Tesis Ing. Agr.).

25. VOELCKER, O.J. Self-incompatibility in cacao. En : Annual Report on cacao research. 6th. Trinidad, Imperial College on Tropical Agriculture. V. 7, 1937. p. 2-5.

ANEXO 1. Reacciones de fusión y no fusión en autopolinización y cruzamiento, Cope (11).

1. Autofecundaciones

1.1 Combinaciones de genotipos con un alelo dominante y otro recesivo por ejemplo:

$S_1 S_2 \quad S_2 S_5$
 $S_1 S_4 \quad S_3 S_4$

Autopolinización dan 25 por ciento de no fusión

$S_1 S_2 \times S_1 S_2$

	S_1	S_2
S_1	-	$S_{1.2}$
S_2	$S_{1.2}$	$S_{2.2}$

1.2 Combinaciones de alelos de igual dominancia por ejemplo :

$S_2 S_3$. Autopolinización dan cincuenta por ciento de no fusión.

$S_2 S_3 \times S_2 S_3$

	S_2	S_3
S_2	-	$S_{2.3}$
S_3	$S_{2.3}$	-

1.3 Combinaciones de alelos homocigotes por ejemplo :

$S_1 S_1$, $S_2 S_2$, etc.

Autopolinizaciones dan ciento por ciento de no fusión

$S_5 S_5 \times S_5 S_5$

	S_5	S_5
S_5	-	-
S_5	-	-

2. En cruzamientos

2.1 Cruzamientos entre genotipos que tienen el mismo alelo dominante también da veinticinco por ciento de no fusión. Ejemplo :

$S_2 S_3 \times S_2 S_5$

$S_2 S_3 \times S_3 S_4$

2.2 Cruzamientos con genotipos que no envuelven el mismo dominante o duplicación del mismo alelo de igual dominancia dan fertilización normal, por ejemplo:

$S_1 S_2 \times S_2 S_5$

$S_2 S_3 \times S_3 S_4$

Anexo 2. Promedios normales de 1930 a 1979 de los principales datos climatológicos del Centro Nacional de Investigación Agropecuaria Palmira.

Latitud : 3° 31' N

Altura : 1.001 m.s.n.m.

	TEMPERATURA					Brillo solar horas media horas	Precipita- ción mensual mm	Viento velocidad med.a 10 mt m/s
	Media	Máxima media °C	Mínima media	Humedad relativa %	Evaporación mm			
Enero	23,8	30,1	18,1	71	142,6	6,4	69,2	1,48
Febrero	24,1	30,4	18,2	70	135,8	6,4	67,5	1,61
Marzo	24,1	30,3	18,5	71	146,4	5,8	90,2	1,56
Abril	23,8	29,6	18,5	74	127,0	5,2	140,2	1,43
Mayo	23,6	29,1	18,5	76	122,2	5,2	124,1	1,31
Junio	23,4	29,2	18,1	74	116,2	5,6	69,1	1,38
Julio	23,7	30,0	17,6	69	136,1	6,4	28,5	1,60
Agosto	23,9	30,4	17,8	68	145,7	6,1	38,6	1,61
Septiembre	23,8	30,2	17,9	68	139,2	5,7	63,5	1,69
Octubre	23,3	29,2	18,0	74	136,8	5,4	148,3	1,55
Noviembre	23,2	28,8	18,2	74	117,6	5,4	104,4	1,40
Diciembre	23,5	29,4	18,1	73	131,1	5,9	78,4	1,37
Med.	23,7	29,7	18,1	72		5,8		1,49
TOTAL					1.596,7		1.022,0	