



ESTIMACIÓN DE LA HEREDABILIDAD EN SENTIDO ANCHO A CARACTERES DE IMPORTANCIA AGRÍCOLA EVALUADOS EN UNA POBLACIÓN DE GUAYABO (*Psidium guajava* L.)

Heritability in broad sense estimation to agricultural importance characters evaluated in a guava (*Psidium guajava* L.) population

Leneidy Pérez Pelea[✉], Antonio Sigarroa González, Narciso N. Rodríguez Medina, Evelyn Bandera Fernández, y Juliette Valdés-Infante Herrero

ABSTRACT. Guava (*Psidium guajava* L.) is one of the most valuable tropical and subtropical fruit tree, because it is a natural source of vitamins and mineral salts. The inheritance studies of quantitative characters in this specie are insufficient worldwide and in our country they haven't been approached up to date. A cross between cultivars 'Enana Roja Cubana' and 'N6' was made at the Unidad Científico Tecnológica de Base de Alquizar, belonging to the Institute of Researches on Tropical Fruit Culture, a total of 96 descendants were obtained and they were planted according to a Complete Random Design. Fourteen quantitative characters from fruits were evaluated during a period of four years. Factorials Analyses of Variance (Model II) were made with the data sets with the aim of estimating the variance components and the heritability in broad sense. These analyses were made using the SPSS program. The characters: wide and length of fruit, length/wide fruit ratio, diameter of calyx cavity, diameter of calyx cavity / fruit ratio, number, total mass and average mass of seeds per fruit showed medium values of heritability, while the others characters showed low heritabilities. Twelve variables showed a genotype-environment interaction variance that was statistically significant, which facilitates the application of a better refined model for the genotype-environment interaction analysis.

RESUMEN. El guayabo (*Psidium guajava* L.) es considerado como uno de los frutales tropicales y subtropicales más valiosos, pues resulta una fuente natural de vitaminas y sales minerales. A nivel mundial se han realizado muy pocos estudios relacionados con la herencia de los caracteres cuantitativos en esta especie y en nuestro país no han sido abordados hasta el momento. En la Unidad Científico Tecnológica de Base de Alquizar, perteneciente al Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical, se realizó un cruzamiento entre los cultivares 'Enana Roja Cubana' (EEA 18-40) y 'N6', obteniéndose un total de 96 descendientes, los cuales se plantaron según un Diseño Completamente Aleatorizado. Se evaluaron 14 caracteres cuantitativos del fruto durante los años 2006 al 2009. Con los datos obtenidos se realizaron Análisis de Varianza Factoriales (Modelo II) con el objetivo de estimar las componentes de la varianza y la heredabilidad en sentido ancho, para lo cual se empleó el programa SPSS (versión 16.0). Los caracteres ancho y largo del fruto, relación largo/ancho del fruto, diámetro de la cavidad del cáliz, relación diámetro del cáliz/fruto, número, masa total y masa promedio de las semillas/fruto mostraron valores medios de heredabilidad en sentido ancho, a diferencia del resto de los caracteres que presentaron estimados bajos. Doce de las variables evaluadas manifestaron una varianza de interacción genotipo x ambiente estadísticamente significativa, por lo que se sugiere la aplicación de modelos más refinados para el análisis de la interacción genotipo x ambiente.

Key words: heritability, genotype environment interaction, guava, genetic variability

Palabras clave: heredabilidad, interacción genotipo ambiente, guayaba, variabilidad genética

M.Sc. Leneidy Pérez Pelea, Profesora Auxiliar; Dr. Antonio Sigarroa González, Profesor Titular; Evelyn Bandera Fernández, estudiante de 5to año de Biología, del Departamento Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, calle 25 # 455 e/ I y J, Vedado, Plaza. C. Habana; Dr. Narciso N. Rodríguez Medina, Investigador Titular; Dra. Juliette Valdés-Infante Herrero, Investigador Auxiliar; Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical, ave. 7ma no. 3005 entre 30 y 32, Miramar, Playa, Ciudad Habana, Cuba.

✉ lene@fbio.uh.cu

INTRODUCCIÓN

El guayabo (*Psidium guajava* L.) es un frutal de alta demanda dentro de la población cubana, al que se le atribuyen gran cantidad de propiedades medicinales y nutritivas. Sus frutos se consumen tanto frescos, como procesados en jugos, néctares, mermeladas y repostería. Es la fruta más completa en nutrientes, contiene 16 vitaminas, sales minerales y proteínas. Su contenido de vitamina C, es superior al de la naranja (*Citrus sinensis* (L.) Osb) y el limón (*Citrus limón* L.), frutales comúnmente asociados como excelentes fuentes de vitamina C (1). Además, estimula la actividad del corazón y baja la presión.

La morfología de la flor del guayabo favorece la autopolinización, aunque también se reporta de un 35-40 % de polinización cruzada; lo cual, unido a la propagación por semillas en los inicios de la domesticación, permite contar con poblaciones heterocigóticas, en las que hay presente una adecuada variación genética para la selección de tipos comerciales deseables (2).

Dentro de los problemas fundamentales que presenta este cultivo en el país, se encuentra la poca disponibilidad de cultivares comerciales con buena calidad, tanto para industria como para consumo en fresco¹.

En la pasada década, en Cuba se realizaron cruzamientos dirigidos con la finalidad de construir mapas genéticos y asociar QTLs a dichos mapas (3, 4, 5, 6), así como para seleccionar genotipos de interés agrícola (7). Sin embargo, se desconocen en la actualidad diferentes parámetros genéticos que resultan imprescindibles para llevar a cabo un programa de mejoramiento eficiente para el cultivo.

Al caracterizar una especie, se puede estimar la variabilidad existente en la población de los individuos que la conforman, constituyendo el primer paso de un programa de mejora genética de cualquier cultivo (8). Posteriormente, la estimación de parámetros genéticos (componentes de la varianza y heredabilidad) es necesaria para que la selección de genotipos superiores pueda optimizarse y se puedan evaluar estrategias de mejoramiento alternativas (9).

Hasta la fecha se han realizado diversos estudios relacionados con la estimación de componentes de varianza genética y heredabilidad en sentido ancho y estrecho, para cultivos básicos como el trigo (*Triticum aestivum* L.), el maíz (*Zea mays* L.), el frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), el ajonjolí (*Sesamum indicum* L.), entre otros. Sin embargo, para el caso de frutales, el número de trabajos relativos al tema ha disminuido sustancialmente, y en nuestro país han sido escasamente abordados en las últimas décadas.

Partiendo de estos antecedentes, el objetivo de este trabajo fue estimar la heredabilidad en sentido ancho, en 14 caracteres cuantitativos evaluados durante cuatro años, en una población de guayabo, resultante del cruzamiento entre los cultivares 'Enana Roja Cubana' (EEA 18-40) y 'N6'.

MATERIALES Y MÉTODOS

En la Unidad Científico Tecnológica de Base (UCTB) de Alquizar, perteneciente al Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical se realizó un cruzamiento, mediante polinización controlada, entre los cultivares 'Enana Roja Cubana' (de origen local) y 'N6' (proveniente de la Florida), con el objetivo de incorporar determinados caracteres (forma homogénea del fruto, sabor, disminución de los sólidos no solubles en la pulpa, coloración externa del fruto) al cultivar 'Enana Roja Cubana'; así como lograr una disminución en el tamaño del cultivar de porte alto ('N6'). De este cruzamiento se obtuvieron 96 descendientes, que se plantaron según un Diseño Completamente Aleatorizado.

La UCTB se encuentra ubicada en los 22° 47' de latitud norte y los 82° 31' de longitud oeste, a 11 metros sobre el nivel del mar y con una topografía llana de pendiente 0. Los suelos sobre los que se asienta son Ferralíticos Rojos compactado y Ferralítico Rojo hidratado, los que tienen un pH entre 5.5 y 6.5².

En la población resultante del cruzamiento (padres y descendientes) se evaluaron 14 caracteres morfológicos relacionados con el fruto, siguiendo los criterios de la Unión Internacional para la Protección de Nuevas Variedades de Plantas (UPOV, International Union for the Protection of New Varieties of Plants) para este cultivo (10). Dichos caracteres fueron: masa, largo y ancho del fruto, relación largo/ancho del fruto, tamaño de los sépalos, longitud del pedúnculo, diámetro de la cavidad del cáliz, relación diámetro del cáliz/fruto, espesor externo e interno de la pulpa, relación espesor externo/interno de la pulpa, número de semillas por fruto, masa total y masa promedio de las semillas por fruto. Los mismos fueron seleccionados según los criterios de Coêlho de Lima *et al.* (11) atendiendo a su grado de importancia para el mejoramiento y la comercialización de la especie. Las plantas se comenzaron a evaluar a los cinco años de edad y las evaluaciones se efectuaron durante cuatro años consecutivos (2006-2009).

Con los datos resultantes de las mediciones, se realizaron análisis de varianza de clasificación doble, con modelos de efectos aleatorios (Modelo II), de estructura factorial.

¹Farrés, A. E.; Nodarse, W. G.; Mulén, L.; Placeres, J.; Peña, O.; Castro, T.; del Vallín, G.; Frómeta, E.; Fuentes, V.; González, G.; Noriega, C.; Pedrera, B.; Parra, C.; Sourd, D. y Borges, I. Curso sobre el cultivo de la guayaba. Ed. Instituto de Investigaciones de Cítricos y otros Frutales. 2002. 28 p.

²Valdés-Infante, J. Utilización de caracteres morfoagronómicos y de marcadores de ADN para el desarrollo de una metodología que contribuya al mejoramiento genético del guayabo (*Psidium guajava* L.) en Cuba. [Tesis de Doctorado]. Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Cuba. 2009. 100 p.

Se tomaron como efectos principales los cultivares y los años y su interacción de primer orden, con el objetivo de estimar las componentes de la varianza de estos caracteres.

En estos análisis de varianza de clasificación doble, se utilizó el siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + (GA)_{ij} + e_{ijk}$$

donde:

Y_{ijk} = Valor fenotípico del i-ésimo genotipo obtenido en el j-ésimo ambiente

μ = efecto de la media general

G_i = efecto del i-ésimo genotipo

A_j = efecto del j-ésimo ambiente

$(GA)_{ij}$ = efecto de la interacción entre el i-ésimo genotipo y el j-ésimo ambiente

e_{ijk} = efecto aleatorio del error experimental asociado al i-ésimo genotipo en el j-ésimo ambiente, según el modelo lineal aditivo.

La heredabilidad en sentido ancho fue estimada a partir de las componentes de varianza resultantes de las esperanzas matemáticas de los cuadrados medios, del ANOVA Bifactorial cuyo modelo lineal fue establecido previamente. Fue calculada mediante la siguiente fórmula:

FORMULA 2

$$h_b^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_A^2 + \sigma_{GxA}^2 + \sigma_E^2}$$

donde:

h_b^2 : heredabilidad en sentido ancho

σ_G^2 : componente de varianza genética

σ_A^2 : componente de varianza ambiental

σ_{GxA}^2 : componente de varianza de la interacción genotipo x ambiente

σ_E^2 : componente de varianza del error

El número de réplicas utilizado fue constante (5) para cada combinación cultivar-año, respondiendo a las exigencias de un diseño balanceado.

Los errores estándar de las componentes de varianza y de la heredabilidad en sentido ancho, fueron obtenidos mediante las fórmulas propuestas por Anderson y Bancroft (12) y revisadas por Becker (13).

Los análisis estadísticos se realizaron en el programa SPSS para Windows (versión 16.0).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Es usual en los experimentos de Genética Vegetal que pretenden estimar parámetros genéticos como la

heredabilidad en sentido ancho, replicar en el tiempo y en el espacio (años y localidades), puesto que el análisis de los datos proporciona una prueba adecuada de la variabilidad genética y permite obtener un estimado de la heredabilidad. Por otra parte, otros autores señalan que la población ambiental más diversa da lugar a una menor varianza genética, ya que la mayor parte de la varianza de la interacción genotipo x ambiente es extraída del estimado de la varianza genética.

En este experimento solo se utilizó una localidad, por lo que no se midió el efecto de la replicación espacial (localidades). Por lo tanto, las inferencias de los resultados solo pueden ser dirigidas a ella. No obstante, se ha probado que el efecto de los años y la interacción cultivar x año, o variedad x año, son mayores que el efecto localidad y su interacción con el cultivar o la variedad. De esta forma es mejor la replicación en años que entre localidades dentro de años, y aunque todo ensayo acepta ambos tipos de replicación como necesarias, un mayor interés compromete al factor años³.

Los Análisis de Varianza Factoriales (Modelo II) desarrollados, mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre los cultivares en todas las variables analizadas, lo que denota que estos caracteres presentan una variación genética significativa (Tabla I).

En la fuente de variación años solamente se detectaron diferencias significativas ($p < 0,01$), en los caracteres: masa, largo y ancho del fruto, relación largo/ancho del fruto, relación diámetro del cáliz/fruto, espesor externo e interno de la pulpa, relación espesor de la pulpa y masa promedio de las semillas. Para las variables: tamaño de los sépalos, longitud del pedúnculo, diámetro de la cavidad del cáliz, número de semillas/fruto y masa total de las semillas/fruto, el comportamiento de los genotipos fue similar durante los cuatro años de evaluación, lo que hace suponer que las mismas están menos influenciadas por el ambiente (efecto años) (Tabla I).

En relación con la interacción genotipo x ambiente (años), no se detectó una interacción significativa ($p > 0,01$) en las variables: número de semillas y masa total de las semillas/fruto (Tabla I). Esta fuente de variación indica un comportamiento diferencial de los cultivares en el tiempo y caracteriza a la interacción genotipo-ambiente de la población evaluada para estos caracteres.

Resultados similares fueron obtenidos por otros autores en la evaluación de frutales, como Thaipong y Boonprakop (14), quienes evaluaron caracteres relacionados con la calidad de los frutos en ocho cultivares de guayabo (*Psidium guajava* L.), seleccionados aleatoriamente de la colección de germoplasma; estos autores obtuvieron diferencias altamente significativas entre los cultivares en la mayoría de los caracteres analizados.

³ Sigarroa, A. Aplicaciones de la Genética Cuantitativa al mejoramiento de los cítricos en Cuba. [Tesis de Doctorado]. Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba. 1994. 112 p.

Tabla I. Cuadros Medios del ANOVA Factorial (Modelo II), de los caracteres relacionados con el fruto, evaluados en la población resultante del cruzamiento entre los cultivares 'Enana Roja Cubana' y 'N6'

Caracteres	CMg	CMa	CMgxa	CMe
Masa del fruto	26247,48 (p = 0,000)	214436,88 (p = 0,000)	5587,42 (p = 0,000)	1993,45
Largo del fruto	976,01 (p = 0,000)	6987,52 (p = 0,000)	152,87 (p = 0,000)	55,47
Ancho del fruto	408,76 (p = 0,000)	2529,07 (p = 0,000)	74,91 (p = 0,000)	32,28
Relación largo/ancho del fruto	0,11 (p = 0,000)	0,22 (p = 0,000)	0,01 (p = 0,000)	0,007
Tamaño de los sépalos	9,80 (p = 0,000)	6,86 (p = 0,133)	3,64 (p = 0,000)	2,28
Longitud del pedúnculo	260,32 (p = 0,000)	47,39 (p = 0,434)	63,14 (p = 0,000)	24,33
Diámetro de la cavidad del cáliz	64,41 (p = 0,000)	15,37 (p = 0,138)	0,002 (p = 0,000)	0,001
Relación diámetro del cáliz/fruto	0,013 (p = 0,000)	0,009 (p = 0,001)	0,002 (p = 0,000)	0,001
Espesor externo de la pulpa	58,43 (p = 0,000)	259,37 (p = 0,000)	11,36 (p = 0,000)	4,87
Espesor interno de la pulpa	147,31 (p = 0,000)	134,89 (p = 0,004)	29,90 (p = 0,000)	14,97
Relación espesor externo/interno de la pulpa	0,23 (p = 0,000)	0,60 (p = 0,000)	0,04 (p = 0,000)	0,02
Número de semillas/fruto	118687,48 (p = 0,000)	8989,48 (p = 0,275)	6916,27 (p = 0,163)	6345,67
Masa total de semillas/fruto	17,01 (p = 0,000)	0,30 (p = 0,695)	0,63 (p = 0,551)	0,64
Masa promedio de semillas/fruto	0,00 (p = 0,000)	$8,9 \times 10^{-5}$ (p = 0,001)	$1,5 \times 10^{-5}$ (p = 0,006)	$1,2 \times 10^{-5}$

CMg: cuadrado medio de los genotipos, CMa: cuadrado medio de los años (ambiente)

CMgxa: cuadrado medio de la interacción genotipo x ambiente, CMe: cuadrado medio del error

También, Lima e Silva *et al.* (15), estimaron parámetros genéticos en caracteres relacionados con la calidad de los frutos y el rendimiento en progenies de chirimoya (*Annona squamosa* L.), y encontraron una gran variabilidad genética entre las progenies en los caracteres asociados con el rendimiento, y algunos de los relacionados con la calidad de los frutos.

Estos resultados coinciden también con los obtenidos por otros autores en cultivos como, ajonjolí (*Sesamum indicum* L.) (16, 17), alcaucil (*Cynara scolymus* L.) (18) y papa (*Solanum tuberosum* L.) (19), quienes realizaron evaluaciones de la variabilidad genética presente en poblaciones del cultivo en estudio, a partir de la estimación de componentes de varianza y heredabilidad en sentido ancho, con el empleo de diferentes diseños genético-estadísticos. En todos los casos, los autores pudieron detectar diferencias significativas entre los genotipos, así como una interacción genotipo x ambiente altamente significativa para la mayoría de las variables evaluadas.

Los valores de las componentes de varianza fenotípica que el genetista puede calcular en base a la E(CM), mediante la aplicación de los diferentes diseños genético-estadísticos, permiten a su vez, calcular la Heredabilidad (porción de la varianza observada de la cual es responsable la herencia).

La heredabilidad en sentido ancho (contribución de la varianza genética a la varianza fenotípica) nos indica qué proporción de la varianza fenotípica en la población es debida a la varianza genética o del componente genético o valor genotípico (20).

Los estimados de los componentes de varianza obtenidos para los caracteres se presentan en la Tabla II. En el carácter relación diámetro del cáliz/fruto, la componente de varianza ambiental mostró valor cero. Esta componente al igual que la componente de la interacción genotipo x ambiente presentaron estimados negativos para la variable masa total de las semillas/fruto. En esta última componente, también se obtuvieron valores negativos para la variable longitud del pedúnculo. En todos estos casos los valores estaban cercanos a cero, por lo que siguiendo el criterio establecido por Searle (21), se asumieron como valor cero.

Son numerosos los autores que informan estimados negativos en una componente de varianza, en diferentes especies de plantas cultivadas³. La presencia de un estimado negativo en el método de análisis de varianza no depende de las premisas distribucionales implicadas. De las alternativas que tienen que ver con estimados negativos en componentes de varianzas, lo mejor es asumir que esto es una evidencia de que el valor verdadero de dicha componente es cero.

Tabla II. Componentes de varianza y sus errores estándar, de los caracteres relacionados con el fruto, analizados en la población resultante del cruzamiento entre los cultivares 'Enana Roja Cubana' y 'N6'

Caracteres	$\hat{\sigma}_G^2$	$\% \hat{\sigma}_G^2$	$\hat{\sigma}_A^2$	$\% \hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_{G \times A}^2$	$\% \hat{\sigma}_{G \times A}^2$	$\hat{\sigma}_E^2$	$\% \hat{\sigma}_E^2$
MF	1003,00 ± 840,56	24,22	426,23 ± 6126,80	10,29	718,79 ± 93,42	17,36	1993,45 ± 71,15	48,13
LF	41,16 ± 31,15	31,65	13,95 ± 199,64	10,72	19,48 ± 2,56	14,98	55,47 ± 1,98	42,65
AF	16,69 ± 13,06	30,06	5,01 ± 72,26	7,65	8,53 ± 1,26	13,02	32,28 ± 1,15	49,27
RLAF	0,005 ± 0,004	37,32	0,000 ± 0,006	3,17	0,001 ± 0,0002	10,54	0,007 ± 0,0002	48,97
TSEP	0,31 ± 0,32	10,90	0,007 ± 0,20	0,23	0,28 ± 0,062	10,03	2,23 ± 0,078	78,83
LPED	9,86 ± 8,35	23,50	-0,032 ± 1,37	0	7,76 ± 1,06	18,50	24,33 ± 0,87	57,99
DCC	2,80 ± 2,05	35,05	0,014 ± 0,44	0,18	0,78 ± 0,14	9,79	4,40 ± 0,16	54,98
RDCF	0,001 ± 0,0004	49,61	1,6 x 10 ⁻⁵ ± 0,0003	0,78	0,000 ± 3,4 x 10 ⁻⁵	0	0,001 ± 3,6 x 10 ⁻⁵	49,61
EEP	2,35 ± 1,87	26,08	0,51 ± 7,41	5,61	1,30 ± 0,19	14,39	4,87 ± 0,17	53,92
EIP	5,87 ± 4,71	24,42	0,21 ± 3,86	0,89	2,99 ± 0,50	12,42	14,97 ± 0,53	62,27
REP	0,010 ± 0,007	29,22	0,001 ± 0,017	3,47	0,004 ± 0,0006	11,10	0,019 ± 0,0007	56,20
NSEM	5588,56 ± 3774,30	46,37	4,23 ± 258,14	0,035	114,12 ± 122,93	0,95	6345,67 ± 226,49	52,65
MTSEM	0,82 ± 0,541	56,29	-0,001 ± 0,009	0	-0,002 ± 0,011	0	0,64 ± 0,022	43,71
MPSEM	8,9 x 10 ⁻⁶ ± 8,9 x 10 ⁻⁴	40,20	1,5 x 10 ⁻⁷ ± 0,002	0,68	6,1 x 10 ⁻⁷ ± 4,5 x 10 ⁻⁴	2,77	1,2 x 10 ⁻⁵ ± 8,9 x 10 ⁻⁶	56,34

MF: masa del fruto, LF: largo del fruto, AF: ancho del fruto, RLAF: relación largo/ancho del fruto, TSEP: tamaño de los sépalos LPED: longitud del pedúnculo, DCC: diámetro de la cavidad del cáliz, RDCF: relación diámetro del cáliz/fruto, EEP: espesor externo de la pulpa EIP: espesor interno de la pulpa, REP: relación espesor externo/interno de la pulpa, NSEM: número de semillas/fruto MTSEM: masa total de las semillas/fruto, MPSEM: masa promedio de las semillas/fruto, σ_G^2 : varianza genética, σ_A^2 : varianza ambiental, $\sigma_{G \times A}^2$: varianza de interacción genotipo x ambiente, σ_E^2 : varianza del error

Otra explicación es posible: muchos valores positivos cercanos a cero, pueden provocar estimados negativos en más de la mitad de las veces en experimentos replicados y el promedio de tales valores será cero³.

En la Tabla II se puede apreciar que los valores de la componente de varianza genética fueron ligeramente inferiores a los valores de la varianza del error. Sin embargo, los valores de la varianza genética fueron mayores que los de la varianza de la interacción genotipo x ambiente y que la varianza ambiental, por lo que la varianza genética tiene una mayor contribución a la varianza fenotípica que las otras dos componentes. Resultados similares fueron obtenidos por Sigarroa³, en la evaluación de caracteres del fruto en clones de *Citrus sinensis* (L.) Osbeck.

Los valores de heredabilidad en sentido ancho se obtienen a partir de estos estimados de las componentes de varianza. Por lo tanto, los valores de heredabilidad que se obtendrán serán mayores o menores en dependencia de la contribución que tenga la componente de varianza genética a la varianza fenotípica, que incluye todas las fuentes de variación del diseño experimental empleado en el análisis.

Como se puede apreciar en la Tabla III, las variables largo y ancho del fruto, relación largo/ancho del fruto, diámetro de la cavidad del cáliz, relación diámetro del cáliz/fruto, número de semillas/fruto, masa total y masa promedio de las semillas/fruto, mostraron estimados medios de heredabilidad, lo cual significa que tanto la componente genética como la ambiental influyen de manera similar en la transmisión del carácter.

Los caracteres: masa del fruto, tamaño de los sépalos, longitud del pedúnculo, espesor externo e interno de la pulpa y relación espesor de la pulpa, presentaron los estimados más bajos de heredabilidad.

En estas variables que presentan los valores más bajos de heredabilidad, esto se debe a que la componente de varianza genética tiene un valor bajo, por lo que la transmisión genética es baja y la determinación de este carácter está muy influida por las condiciones ambientales en que se desarrollan los individuos. Por tanto, son los factores ambientales y no las diferencias genéticas, los responsables en gran medida, de la varianza fenotípica observada en la población para estos caracteres.

Tabla III. Estimados de heredabilidad en sentido ancho (h^2_b) y sus errores estándar (ES), de los caracteres relacionados con el fruto, analizados en la población resultante del cruzamiento entre los cultivares 'Enana Roja Cubana' y 'N6'

Caracteres	$h^2_b \pm ES$
Masa del fruto	0,242 \pm 0,203
Largo del fruto	0,316 \pm 0,239
Ancho del fruto	0,301 \pm 0,199
Relación largo/ancho del fruto	0,373 \pm 0,271
Tamaño de los sépalos	0,109 \pm 0,113
Longitud del pedúnculo	0,235 \pm 0,199
Diámetro de la cavidad del cáliz	0,351 \pm 0,256
Relación diámetro del cáliz/fruto	0,496 \pm 0,206
Espesor externo de la pulpa	0,261 \pm 0,207
Espesor interno de la pulpa	0,244 \pm 0,196
Relación espesor externo/interno de la pulpa	0,292 \pm 0,222
Número de semillas/fruto	0,464 \pm 0,313
Masa total de las semillas/fruto	0,563 \pm 0,372
Masa promedio de las semillas/fruto	0,402 \pm 0,402

Resultados similares fueron obtenidos por otros autores al evaluar la diversidad genética y la heredabilidad en sentido ancho de frutales, como Sigarroa³ en clones de cítricos (*Citrus spp.*), Thaipong y Boonprakop (14) en cultivares de guayabo y Camargo *et al.* (22) en nueces de Brasil (*Bertholletia excelsa* HBK).

También, otros autores han encontrado principalmente estimados medios y bajos de heredabilidad en sentido ancho, en otros cultivos como, Asprelli *et al.* (18) en clones de alcaucil (*Cynara scolymus* L.), García *et al.* (23) en poblaciones de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir.) y Pistorale *et al.* (24), en poblaciones de agropiro alargado (*Thinopirum poticum* (Podp) Barkworth et Dewey), una gramínea forrajera muy tolerante a la salinidad de los suelos.

Sin embargo, en otros estudios se han detectado valores altos de heredabilidad en sentido ancho, para algunas de las variables evaluadas, como Oyervides *et al.* (25) en una población de maíz (*Zea mays* L.), Mratinia *et al.* (26) en cultivares de albaricoque (*Prunus cerasifera* L.), Abbott y Pistorale (27) en cebadilla criolla (*Bromus catharticus* Vahl) y Ligarreto y Ospina (28) en progenitores y generaciones F1 y F2 de arveja (*Pisum sativum* L.).

Como puede verse, los valores de heredabilidad obtenidos en todos los caracteres son medios o bajos, lo que indica que en la determinación del carácter, el efecto ambiental tiene una contribución importante, por lo que la componente de varianza genética no es la de mayor contribución dentro de la variación fenotípica observada en los caracteres. Esto, en parte dificulta la realización de una selección efectiva, sobre todo en los caracteres de importancia económica, debido precisamente al hecho de que su contribución genética no representa un porcentaje apreciable en la determinación del carácter.

Muy pocos caracteres cuantitativos tienen estimados de heredabilidad en sentido estrecho muy altos o muy bajos, lo cual sugiere que tanto los genes, como el ambiente, juegan un papel en la expresión de muchos fenotipos al azar (29).

La heredabilidad no es un parámetro fijo. Un estimado de heredabilidad nos indica la proporción de la varianza fenotípica que se puede atribuir a la variación genética, dentro de una población dada, en un ambiente particular, o sea, el valor de heredabilidad depende no solo de la población donde se midió, sino también del conjunto de condiciones ambientales en el que esa población se desarrolló (29). Por lo que, no se puede hablar de un valor único de heredabilidad para un carácter cuantitativo de una determinada especie, pues ocurren variaciones en su valor por causas genéticas y la influencia del ambiente⁴.

En algunos estudios realizados en otros frutales se emplearon diseños experimentales diferentes a los presentados en este estudio, por lo que se obtuvieron estimados de heredabilidad en sentido estrecho y de las componentes de la varianza genética (varianza aditiva, varianza de dominancia y varianza de interacción epistática), por diferentes vías.

La componente de varianza genética, empleada en las estimaciones de heredabilidad en sentido ancho, incluye todos los tipos de variación genética de la población. No distingue entre loci de caracteres cuantitativos, con alelos que actúan aditivamente, o de aquellos con efectos epistáticos o dominantes. Los estimados de heredabilidad en sentido estrecho, son mejores caracterizadores que los de heredabilidad en sentido ancho, porque solamente tienen en cuenta la contribución de la varianza genética aditiva a la varianza fenotípica (29). Esta varianza aditiva es la componente de la varianza genética que se debe a la acción aditiva de los alelos de los loci del carácter cuantitativo. Este efecto de aditividad es el más importante, porque es el efecto que se transmite de progenitores a descendientes, o sea, el efecto que se hereda (30).

A pesar que se conoce muy poco de la genética de los frutales, este tipo de investigación ha ido disminuyendo en las últimas décadas. Se cuenta con muy poca información relacionada con la transmisión de los caracteres, la relaciones alélicas y no alélicas que se pueden establecer entre los alelos y los genes que codifican para los caracteres de mayor importancia agrícola.

En el caso del guayabo, existen muy pocos trabajos publicados relacionados con la estimación de la heredabilidad y las componentes de la varianza a nivel mundial, y en nuestro país, no se habían abordado anteriormente. Los resultados de este trabajo nos permitirán un proceso selectivo eficiente sobre la base del conocimiento de la real variación genética existente en cada uno de estos caracteres evaluados en esta población.

⁴ INIFAT. Informe final de proyecto. Híbridos F1 de tomate. Búsqueda de combinaciones favorables y obtención de variedades. Informe final del proyecto de investigaciones; INCA. 2003. 28 p.

Para complementar estos resultados se debe hacer un análisis de la interacción genotipo x ambiente para estos caracteres en la población, con vistas a analizar la estabilidad de los genotipos durante los años de evaluación en la localidad, para posteriormente seleccionar los genotipos más estables y evaluarlos en otras localidades. También se sugiere realizar un análisis de las asociaciones existentes entre estos caracteres, mediante la determinación de las correlaciones genéticas y fenotípicas, con vistas a determinar qué caracteres están asociados y hacer la selección en función de estos conocimientos, debido a que no se detectaron valores altos de heredabilidad para los caracteres.

CONCLUSIONES

- ✿ Se detectaron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre los cultivares en todas las variables analizadas, lo cual indica la importancia de la variabilidad genética presente en los caracteres analizados.
- ✿ La mayoría de los caracteres manifestaron una varianza de interacción genotipo x ambiente estadísticamente significativa, lo cual sugiere la aplicación de modelos más refinados para el análisis de la interacción genotipo x ambiente.
- ✿ Los estimados de heredabilidad en sentido ancho obtenidos fueron medios o bajos, observándose los mayores valores para las variables número y dimensiones de las semillas/fruto, lo cual indica que el ambiente tiene una contribución importante en la transmisión de los caracteres. Esta información nos permitirá establecer estrategias adecuadas en el proceso de selección.

AGRADECIMIENTOS

A los los compañeros Bárbara Velázquez, Domingo Rivero y Felina Martínez, técnicos de la Unidad Científico Tecnológica de Base de Alquízar, perteneciente al Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical, los cuales realizaron la evaluación morfológica de la población.

REFERENCIAS

1. Vasco, N. L.; Padilla, J. S. y Toro, J. Composición nutrimental de la guayaba y sus semillas. *Acta Horticulturae*, 2005. p. 116-123.
2. Rodríguez, N. N.; Valdés-Infante, J.; Rohde, W.; Becker, D.; González, G.; Fuentes, V.; Velázquez, B. y Sourd, D. Molecular and morph-agronomic characterization of guava (*Psidium guajava* L.) hybrids population. Taller Internacional sobre Biotecnología Vegetal, *BIOVEG*, 2003. p. 56-65. ISBN 959-16-0169-7.
3. Valdés-Infante, J.; Becker, D.; Rodríguez, N. N.; Velázquez, B.; González, G.; Rodríguez, J.; Ritter, E. y Rohde, W. Molecular characterization of Cuban accessions of guava (*Psidium guajava* L.), establishment of a first molecular linkage map and mapping of QTLs for vegetative characters. *Journal of Genetic and Breeding*, 2003, vol. 57, p. 349-358.
4. Rodríguez, N. N.; Valdés-Infante, J.; Becker, D.; Velázquez, B.; González, G.; Sourd, D.; Rodríguez, J.; Billotte, N.; Risterucci, A. M.; Ritter, E. y Rohde, W. Characterization of Guava Accessions by SSR Markers, Extension of the Molecular Linkage Map, and Mapping of QTLs for Vegetative and Reproductive Characters. *Acta Horticulturae*, 2007, vol. 735, p. 21-215.
5. Ritter, E.; Herran, A.; Valdés-Infante, J.; Rodríguez, N. N.; Briceño, A.; Fermín, G.; Sánchez-Teller, F.; O'Connor, A.; Muth, J.; Boike, J.; Prüfer, D.; Santos, C. A.; Nunes dos Santos, I. C.; Rodríguez, M. A.; Risterucci, A. C.; Billote, N.; Becker, D. y Rohde, W. Comparative linkage mapping in three guava mapping populations and construction of an integrated referent map in guava. *Acta Horticulturae*, 2010a, vol. 849, p. 175-182.
6. Ritter, E.; Rodríguez, N. N.; Velázquez, B.; Rivero, D.; Rodríguez, J. A.; Martínez, F. y Valdés-Infante, J. QTL (quantitative trait loci) analysis in guava. *Acta Horticulturae*, 2010b, vol. 849, p. 193-202.
7. Rodríguez, N. N.; Valdés-Infante, J.; Rodríguez, J. A.; Velázquez, J. B.; Rivero, D. y Martínez, F. Preselección de híbridos de guayabo (*Psidium guajava* L.) con potencial productivo y calidad de la fruta. *CITRIFRUT*, 2009, vol. 26, no. 2, p. 13-20.
8. Franco, T. e Hidalgo, R. Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica de Recursos Fitogenéticos. Boletín Técnico No. 8. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI). Cali, Colombia. 2003. 89 p. ISBN No. 92-9043-543-7
9. Hardner, C.; Winks, C.; Stephenson, R. y Gallagher, E. Genetic parameters for nut and kernel traits in macadamia. *Euphytica, Dordrecht*, 2001, vol. 117, no. 1, p. 151-161.
10. UPOV. Guidelines for the conduct of test for distinctness. *Geneve. Homogeneity and stability*, 1987. p. 29
11. Coêlho de Lima, M. A.; Simão de Assis, J. y Gonzaga, L. Caracterização do frutos de goiabeira e seleção de cultivares na região do submédio São Francisco. *Rev. Bras. Frutic.*, 2002, vol. 24, no. 1, p. 273-276.
12. Anderson, R. L. y Bancroft, T. A. *Statistical Theory in Research*. Mc Graw-Hill Book Co., New York. 1952.
13. Becker, W. A. *Manual of procedures in quantitative genetics*. Pullman : Washington State Univ. 1984.
14. Thaipong, K. y Boonprakob, U. Genetic and environmental variance components in guava fruit qualities. *Scientia Horticulture*, 2005, vol. 104, p. 37-47.
15. Lima e Silva, P. S.; Priscila Antonio, R.; Henrique Mariguel, K.; Barbosa e Silva, K. M.; de Lima, L. K. y do Vale Silva, J. C. Estimates of genetic parameters for fruit yield and quality in custard apple progenies. *Rev. Bras. Frutic.*, 2007, vol. 29, no. 3.
16. Fendel, J. E. y Monteverde-Penso, E. J. Estimación de la heredabilidad de seis características y sus correlaciones fenotípicas a partir de un cruzamiento factorial en ajonjolí (*Sesamun indicum* L.). *Agronomía Tropical*, 1994, vol. 44, no. 3, p. 529-540.

17. Acevedo, M. A. y Monteverde-Penso, E. J. Comparación de dos diseños de cruzamientos a través de los estimados de varianza genética en una población de ajonjolí indehisciente de tipo africano. *Agronomía Tropical*, 1998, vol. 48, no. 4, p. 441-456.
18. Asprelli, P.; Cravero, V. y Cointry, E. Evaluación de la variabilidad presente en una población de clones de alcaucil (*Cynara scolymus* L.). *Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 2001, no. 1. ISSN: 1515-9116.
19. Sattar, M. A.; Sultana, N.; Hossain, M. M.; Rashid, M. H. y Islam, A. K. M. A. Genetic variability, correlation and path analysis in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Bangladesh J. Pl. Breed. Genet.*, 2007, vol. 20, no. 1, p. 33-38.
20. Falconer, D. S. Introduction to Quantitative Genetics. Longmans, London. 1989. 383 p.
21. Searle, S. R. Linear models. John Willey and Sons. New York. 1971.
22. Camargo, F. F.; da Costa, R. B.; Resende, M. D. V.; Roa, R. A. R.; Rodrigues, N. B.; dos Santos, L. V. y de Freitas, A. C. A. Variabilidade genética para caracteres morfométricos de matrizes de castanha-do-Brasil da Amazônia Matogrossense. *Acta Amazônica*, 2010, vol. 40, no. 4, p. 705-710.
23. García, M. V.; Arturi, M. J. y Ansín, O. E. Variabilidad fenotípica y genética en poblaciones de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir.). *Agric. Téc.*, 2002, vol. 62, no. 2.
24. Pistorale, S. M.; Abbott, L. A. y Andrés, A. Diversidad genética y heredabilidad en sentido amplio en agropiro alargado, *Thinopyrum ponticum*. *Cien. Inv. Agr.*, 2008, vol. 35, no. 3, p. 259-264.
25. Oyervides, A.; Mariaca, J. M.; de León, H. C. y Reyes, M. Estimación de parámetros genéticos en una población de maíz tropical. *Agronomía mesoamericana*, 1993, vol. 4, p. 30-35.
26. Mratinæ E.; Rakonjac, V. y Milatovic, D. Genetic parameters of yield and morphological fruit and stone properties in apricot. *Genetika*, 2007, vol. 39, no. 3, p. 315-324.
27. Abbott, L. y Ligarreto, S. Determinación de componentes de la varianza y heredabilidad en cebadilla criolla (*Bromus catharticus* Vahl). *Agriscientia*, 2010, vol. 27, no. 2.
28. Ligarreto, G. A. y Ospina, A. R. Análisis de parámetros heredables asociados al rendimiento y precocidad en arveja voluble (*Pisum sativum* L.) tipo Santa Isabel. *Agronomía Colombiana*, 2009, vol. 27, no. 3, p. 333-339.
29. Klug, W. S.; Cummings, M. R y Spencer, C. A. Conceptos de genética. Pearson Education Inc. Prentice Hall. 2006. p. 707-712.
30. Moreno, M.; Peña, A.; Sahagún, J.; Rodríguez, J. E. y Mora, R. Varianza aditiva, heredabilidad y correlaciones en la variedad M-1 fitotecnia de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot). *Revista fitotecnia mexicana*, 2002, vol. 25, no. 003, p. 231-237.

Recibido: 9 de noviembre de 2011

Aceptado: 25 de septiembre de 2012

¿Cómo citar?

Pérez Pelea, Leneidy; Sigarroa González, Antonio; Rodríguez Medina, Narciso N.; Bandera Fernández, Evelyn; Valdés-Infante Herrero, Juliette. Estimación de la heredabilidad en sentido ancho a caracteres de importancia agrícola evaluados en una población de guayabo (*Psidium guajava* L.). *Cultivos Tropicales*, 2013, vol. 34, no. 1, p. 66-73.