



ARTÍCULO ORIGINAL

Estimación de heredabilidad y correlaciones de caracteres cuantitativos evaluados en poblaciones de guayabo (*Psidium guajava* L. (Myrtaceae))

Heritability and correlations estimation of quantitative traits evaluated in guava (Psidium guajava L. (Myrtaceae)) populations

Leneidy Pérez Pelea¹, Evelyn Bandera Fernández¹, Juliette Valdés-Infante Herrero², Josefa Bárbara Velázquez Palenzuela²

¹Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba.

²Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical, Cuba

Autor para correspondencia:
lene@fbio.uh.cu

RESUMEN

El guayabo (*Psidium guajava* L.) es una de las especies de frutales cultivados más valiosas de la familia Myrtaceae; sin embargo, se han realizado pocas investigaciones relacionadas con la estimación de parámetros genéticos en poblaciones de esta especie. Es importante para los mejoradores de plantas considerar la heredabilidad del carácter bajo selección, los tipos de individuos seleccionados, las asociaciones entre los caracteres y los recursos disponibles para desarrollar una estrategia de selección efectiva. El objetivo del presente trabajo fue estimar la heredabilidad en sentido estrecho y las correlaciones genéticas y fenotípicas para caracteres cuantitativos evaluados en tres poblaciones de guayabo. Se realizó un análisis de regresión progenitor-progenie para estimar la heredabilidad en sentido estrecho. Los coeficientes de correlación genética fueron estimados con el empleo de análisis de covarianza progenitor-progenie, mientras que las correlaciones fenotípicas fueron calculadas por el coeficiente de correlación de Pearson. Estos análisis se realizaron en el programa SPSS. Valores relativamente altos de heredabilidad fueron obtenidos para los caracteres altura de la planta y largo del fruto. La mayoría de los caracteres mostraron correlaciones genéticas y fenotípicas significativas entre ellos. Los valores de los coeficientes de correlación genética y fenotípica fueron diferentes en magnitud, pero tenían el mismo signo en la mayoría de los caracteres. Los resultados indicaron que las correlaciones genéticas fueron superiores a las correlaciones fenotípicas. Estos resultados tienen importancia práctica en los procesos de selección en el mejoramiento genético de la especie.

Palabras clave: mejoramiento genético; parámetros genético-estadísticos; familias de medios hermanos; guayaba

Recibido: 2017-12-13

Aceptado: 2018-04-15

ABSTRACT

Guava (Psidium guajava L.) is one of the most valuable cultivated fruit species of the Myrtaceae family; however only a few researches related to the estimation of genetic parameters has been done in populations of this specie. It is important for the plant breeder to continually consider the heritability of the trait under selection, the type of individuals selected, the associations between traits, and the resources available to develop an effective selection strategy. The objective of this work was estimate the heritability in narrow sense, and the genetic and phenotypic correlations, for quantitative traits evaluated in three guava populations. Parent-offspring regression analysis was used to estimate heritability in narrow sense. Parent-offspring covariance analysis was used to estimate the genetic correlation coefficients whereas phenotypic correlation was calculated by Pearson correlation coefficient. These analyses were made using SPSS program. The relatively high values of heritability were found for plant height and fruit length. Most of the traits showed significance genetic and phenotypic correlations between them. Both coefficients values were different in magnitude but they had the same sign in most of the traits. The results indicated that genetic correlations were superior to phenotypic correlations. These results have practical importance in the genetic breeding selection process of this specie.

Keywords: Genetic breeding, genetic-statistic parameters, half-sib families; guava

INTRODUCCIÓN

El guayabo (*Psidium guajava* L.), representante del género *Psidium* (Myrtaceae), es uno de los frutales más importantes que se cultiva con fines comerciales en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Mehmood *et al.*, 2014). Aproximadamente 150 géneros y 5000 especies se han descrito en la familia Myrtaceae, los cuales incluyen árboles y arbustos. El género *Psidium* agrupa alrededor de 150 especies de árboles y arbustos, de las cuales solo 20 producen frutos comestibles (Paiva, 2017).

Este frutal es considerado, dentro del género *Psidium*, como uno de los representantes de mayor valor nutricional, dado fundamentalmente por su aporte en vitaminas y sales minerales, entre las que se destaca el ácido ascórbico (vitamina C), por su importancia para la salud y la dieta humana (Ali *et al.*, 2014). Se han encontrado también altas cantidades de antioxidantes como carotenoides y flavonoides (Nimisha *et al.*, 2013). Además, se ha demostrado que presenta propiedades medicinales, lo que hace que se incremente su demanda (Flores *et al.*, 2015). La demanda y expansión del cultivo del guayabo se ha desarrollado por la necesidad de obtener cultivares, con frutos de buena calidad y larga duración, resistentes a enfermedades y con alto contenido de nutrientes (Rawls *et al.*, 2015).

En las dos últimas décadas, se ha acumulado y publicado un conocimiento genético considerable de la arquitectura genómica del cultivo y de protocolos experimentales con el empleo de un enfoque molecular, por ejemplo: la caracterización molecular de genotipos

(Rodríguez *et al.*, 2007; Mehmood *et al.*, 2013; Singh, 2013; Padmakar *et al.*, 2015a; Pandey *et al.*, 2017), y la construcción de mapas de ligamiento genético sobre la base de marcadores moleculares, de poblaciones del cultivo (Lepitre *et al.*, 2010; Ritter *et al.*, 2010; Valdés-Infante *et al.*, 2011; Padmakar *et al.*, 2015b).

A pesar de que el cultivo del guayabo se ha realizado por un extenso período de tiempo, solo algunos autores como Pelea *et al.* (2012) y Pérez (2013) en Cuba, Patel *et al.* (2015) y Shiva *et al.* (2017) en la India, Paiva *et al.* (2016), Dos Santos *et al.* (2017) y Quintal *et al.* (2017) en Brasil, han realizado estudios con la finalidad de evaluar la variabilidad, heredabilidad y las asociaciones entre los caracteres de importancia en el mejoramiento del guayabo. El análisis de familias de medios hermanos y de hermanos completos es uno de los métodos más importantes para determinar parámetros genéticos, pero ha sido poco utilizado en el guayabo.

El conocimiento de los mecanismos genéticos que controlan la herencia de un carácter y el impacto de los factores genéticos y ambientales en su expresión, es esencial para tener un programa de mejoramiento exitoso. Adicionalmente, la determinación de los componentes de variabilidad y de la heredabilidad, es muy importante en el mejoramiento del guayabo para conocer las relaciones existentes entre los caracteres, porque la selección de genotipos deseados se lleva a cabo para varios caracteres simultáneamente. Bajo el impacto de la selección, ocurren cambios en los caracteres

correlacionados, por lo que se deben conocer siempre los valores de los coeficientes de correlación de estos.

Por esta razón, el objetivo del presente trabajo fue estimar la heredabilidad en sentido estrecho y las correlaciones genéticas y fenotípicas para caracteres cuantitativos evaluados en tres poblaciones de guayabo.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el estudio, se utilizaron tres poblaciones de guayabo (*Psidium guajava* L.), obtenidas a partir de cruzamientos intraespecíficos realizados mediante polinización controlada, en la Unidad Científico-Tecnológica de Base (UCTB) de Alquizar, provincia Artemisa, perteneciente al Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical (IIFT) de Cuba, en el año 2001. La UCTB se encuentra ubicada en los 22° 47' de latitud norte y los 82° 31' de longitud oeste, a 11 m sobre el nivel del mar, sobre un suelo Ferralsolútrico, con una topografía llana de pendiente cero (Hernández *et al.*, 2015).

Para la realización de los cruzamientos, se utilizaron como progenitores femeninos, tres plantas del cultivar 'Enana Roja Cubana' ('EEA 18-40'), que se utiliza a escala comercial en el país, y como progenitores masculinos se emplearon los cultivares: 'N6', 'Suprema Roja' y 'Belic L-207'. Estos cultivares fueron seleccionados como progenitores, por presentar gran variabilidad genotípica y fenotípica (Rodríguez *et al.*, 2004). Las semillas obtenidas de cada cruzamiento, se sembraron en semilleros y posteriormente se trasplantaron a bolsas individuales de 26 x 46 cm que contenían suelo Ferralsolútrico y materia orgánica (cachaza) en una relación 3:1. Cuando las plantas tenían entre 50 y 60 cm de altura se plantaron en la UCTB, siguiendo un marco de plantación de 6 x 5 m. Cada una de las plantas obtenidas puede ser considerada un genotipo diferente, debido a que se obtuvieron de semillas, por lo que hay solo una réplica por genotipo. Las tres poblaciones se plantaron de forma adyacente una a la otra, formado un bloque compacto en el mismo lote, junto a los progenitores.

En la población 1 ('EEA 18-40' x 'N6') se obtuvieron 96 plantas (descendientes), en la población 2 ('EEA 18-40' x 'Suprema Roja') 73 plantas y en la población 3 ('EEA 18-40' x 'Belic L-207') 47 plantas. Las progenies

difirieron en el número de descendientes debido a que los frutos obtenidos en cada cruzamiento no tenían el mismo número de semillas, y algunas plantas se perdieron por afectaciones producidas por factores bióticos y abióticos en los diferentes estadios de su crecimiento y desarrollo.

Las plantas se mantuvieron con riego localizado, empleando la técnica de riego por goteo con emisores marca RAM de 2,3 Lh⁻¹, espaciados a 0,65 m dentro de un lateral de 20 mm de diámetro. El riego se aplicó con dosis fijas e intervalos fijos (días alternos) y fue suspendido durante los eventos de fuertes lluvias. Las labores culturales, la fertilización y el control fitosanitario fueron realizados según el Instructivo técnico del cultivo (MINAG, 2011).

En las poblaciones resultantes de los tres cruzamientos, se evaluaron diez caracteres cuantitativos de los propuestos por la Unión Internacional para la Protección de Nuevas Variedades de Plantas (UPOV, por sus siglas en inglés) (UPOV, 1987), y por Rodríguez *et al.* (2010), como descriptores del guayabo. Los caracteres fueron: largo de la hoja (mm), ancho de la hoja (mm), altura de la planta (m), masa del fruto (g), largo del fruto (mm), ancho del fruto (mm), espesor externo de la pulpa (mm), espesor interno de la pulpa (mm), número y masa total de las semillas por fruto (g). Las mediciones se realizaron teniendo en cuenta las recomendaciones del descriptor del cultivo publicado por la UPOV (UPOV, 1987). Las plantas se comenzaron a evaluar a los cinco años de edad, a partir del año 2006, y se realizaron mediciones durante tres años consecutivos (2006 - 2008) en las tres poblaciones. Los caracteres se evaluaron en los progenitores y los descendientes de cada cruzamiento.

Los caracteres vegetativos fueron evaluados en el período marzo - abril y los caracteres del fruto en el período agosto - septiembre, que es el pico de cosecha de verano. Los frutos se cosecharon en su madurez fisiológica y fueron evaluados en completa maduración, dos o tres días después de cosechados. Para la medición de estos caracteres se utilizaron balanzas técnicas, reglas milimetradas y pie de rey.

La heredabilidad en sentido estrecho fue estimada mediante el método de regresión progenitor-progenie (Becker, 1984; Falconer, 1989), para cada uno de los caracteres. Para ello se realizó un análisis de regresión lineal simple, en el cual los valores medios de los descendientes se corresponden con los valores de la

variable dependiente, y la variable independiente es la media de los dos progenitores. El valor del coeficiente de regresión y su error estándar coinciden con el estimado de heredabilidad en sentido estrecho y su error estándar, respectivamente. Previamente, se comprobó, para la variable dependiente, el cumplimiento de las premisas de normalidad y homogeneidad de varianzas, con el empleo de las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene, respectivamente. Los valores de heredabilidad obtenidos se clasificaron de acuerdo al criterio de Ramírez y Egaña (2003). Los valores mayores que 0,50 fueron considerados altos, los valores entre 0,25 - 0,50 como medios y aquellos menores que 0,25 como bajos.

El coeficiente de correlación genética entre dos caracteres y su error estándar, se calcularon por medio de las fórmulas propuestas por Becker (1984) y Falconer (1989) con el método aritmético, para lo cual se utilizó la covarianza progenie-progenitor. Las fórmulas empleadas fueron programadas en Microsoft Excel (2010).

Donde:

$$r_G = \frac{COV_{XY}}{\sqrt{COV_{XX} COV_{YY}}} \quad ES(r_G) = \frac{1-(r_G)^2}{\sqrt{2}} \sqrt{\frac{ES(h_1^2)ES(h_2^2)}{h_1^2 h_2^2}}$$

COV_{XY} : Covarianza cruzada.

COV_{XX} y COV_{YY} : Covarianzas progenie-progenitor de los dos caracteres correlacionados.

$ES(r_G)$: Error estándar del coeficiente de correlación genético.

h_1^2 y h_2^2 : Valores de heredabilidad en sentido estrecho de los dos caracteres correlacionados.

$ES(h_1^2)$ y $ES(h_2^2)$: Errores estándar de la heredabilidad en sentido estrecho de los dos caracteres correlacionados.

La covarianza cruzada entre dos caracteres, se obtuvo a partir de la media parental en uno de los caracteres (X) y la media de los descendientes en el otro carácter (Y). Las covarianzas progenie-progenitor se calcularon para cada uno de los caracteres por separado, a partir de la media parental y la media de los descendientes para el carácter en cuestión.

Una vez estimados los coeficientes de correlación genética, se confirmó la significación estadística para cada uno de ellos, a partir de una prueba t de Student. El valor calculado del estadístico t, se comparó con

valores de la distribución muestral del estadístico, para los niveles de significación seleccionados (0,05; 0,01 y 0,001), con (n - 2) grados de libertad. La fórmula del estadístico t de Student, empleada en la prueba de significación, fue la utilizada por Espitía *et al.* (2008) y Araméndiz *et al.* (2009).

$$t = \frac{r\sqrt{(n-2)}}{\sqrt{(1-r^2)}}$$

Donde:

r: coeficiente de correlación genética

n: tamaño de la muestra

La correlación fenotípica entre los caracteres y su significación estadística, se determinaron mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson (Falconer, 1989) y la prueba de significación de dicho coeficiente, respectivamente; para lo cual también se utilizó la relación progenie - progenitor.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa SPSS versión 21.0 (IBM SPSS, 2012).

RESULTADOS

La mayoría de los caracteres evaluados mostraron valores medios de heredabilidad en sentido estrecho. Los estimados fueron altos en los caracteres: altura de la planta y largo del fruto, y bajos para la masa total de las semillas por fruto y el largo de la hoja (Tabla 1). En este último carácter, se obtuvo un valor negativo de heredabilidad en sentido estrecho, debido a que el valor del coeficiente de regresión fue negativo, y ese valor se corresponde con el de heredabilidad del carácter. El estimado negativo fue considerado de valor nulo.

Los valores de heredabilidad en sentido estrecho, obtenidos en las tres poblaciones de guayabo, constituyen los primeros calculados en Cuba para este cultivo, y son de gran importancia porque indicaron el grado de transmisión de los caracteres de los progenitores a los descendientes.

El análisis del grado de asociación existente entre los caracteres, se realizó a partir del cálculo de los coeficientes de correlación genética y fenotípica entre todos los caracteres evaluados.

Tabla 1. Estimados de heredabilidad en sentido estrecho y su error estándar (EE), de los caracteres cuantitativos evaluados en las tres poblaciones de guayabo (*Psidium guajava* L.).

Table 1. Estimates of heritability in narrow sense and its standard errors (EE) for quantitative traits evaluated in three guava (*Psidium guajava* L.) populations.

Caracteres	Heredabilidad \pm EE
Largo de la hoja	-0,771 \pm 0,241
Ancho de la hoja	0,384 \pm 0,204
Altura de la planta	0,599 \pm 0,074
Masa del fruto	0,263 \pm 0,218
Largo del fruto	0,531 \pm 0,131
Ancho del fruto	0,377 \pm 0,231
Espesor externo de la pulpa	0,355 \pm 0,174
Espesor interno de la pulpa	0,380 \pm 0,221
Número de semillas por fruto	0,378 \pm 0,274
Masa total de las semillas por fruto	0,232 \pm 0,055

En la Tabla 2, se muestran los valores de los coeficientes de correlación genética (por encima de la diagonal) y fenotípica (por debajo de la diagonal), entre los diez caracteres evaluados, así como sus respectivos errores estándar. También se observa la significación estadística de los coeficientes de correlación genética y fenotípica, obtenidas a partir de una prueba t de Student y de la prueba de significación del coeficiente de correlación de Pearson, respectivamente.

La mayoría de los caracteres presentaron correlaciones genéticas estadísticamente significativas entre ellos, a diferencia de los coeficientes fenotípicos. Las correlaciones genéticas también fueron superiores en magnitud en la mayoría de los coeficientes calculados (Tabla 2). Este resultado es de gran importancia para el genetista vegetal, debido a que es la correlación genética la que le interesa para los fines del mejoramiento.

Ambos coeficientes también presentaron diferencias en signo, coincidiendo en 37 de los 45 pares de coeficientes calculados, de ellos 32 pares con ambos coeficientes de signo positivo y 5 con los coeficientes de signo negativo (Tabla 2). Estos resultados no sorprenden, debido a la doble naturaleza de la correlación fenotípica, que se debe al efecto no aditivo de las correlaciones genéticas y ambientales, por lo que la magnitud y el signo de los coeficientes de correlación genética y fenotípica no tienen que estar relacionados necesariamente.

Todos los caracteres vegetativos revelaron correlaciones genéticas significativas entre ellos. El largo de la hoja mostró una correlación genética negativa con el ancho de la hoja y la altura de la planta. Este resultado indicó una relación inversa entre estos caracteres desde el punto de vista genético. El ancho de la hoja y la altura de la planta mostraron una relación directa entre ellos. Los caracteres vegetativos mostraron correlaciones fenotípicas significativas y positivas entre ellos, con excepción de la altura de la planta con el largo de la hoja, que no estuvieron correlacionados.

Se observaron correlaciones genéticas significativas entre los caracteres vegetativos y los del fruto, con excepción de la altura de la planta con la masa, el largo y el ancho del fruto. Estas correlaciones genéticas fueron negativas entre el largo de la hoja y el espesor externo de la pulpa, y el ancho de la hoja con el largo del fruto. Sin embargo, al observar los valores obtenidos para los coeficientes de correlación fenotípica entre los caracteres vegetativos y del fruto, y su significación estadística, solo se detectó correlación fenotípica significativa y positiva, entre los caracteres: largo de la hoja y espesor externo de la pulpa; ancho de la hoja con masa y ancho del fruto, espesor externo e interno de la pulpa, número y masa total de las semillas por fruto; y la altura de la planta con el espesor interno de la pulpa, el número y la masa total de las semillas por fruto. Además, se observó una correlación fenotípica significativa pero negativa entre la altura de la planta y el largo del fruto.

Tabla 2. Valores de los coeficientes de correlación genética (por encima de la diagonal), correlación fenotípica (por debajo de la diagonal) y sus errores estándar, obtenidos para los caracteres evaluados en las tres poblaciones de guayabo. LH: largo de la hoja, AH: ancho de la hoja, ALT: altura de la planta, MF: masa del fruto, LF: largo del fruto, AF: ancho del fruto, EEP: espesor externo de la pulpa, EIP: espesor interno de la pulpa, NSEM: número de semillas por fruto, MTSEM: masa total de las semillas por fruto.

Table 2. Values of genetic (above diagonal) and phenotypic correlation (below diagonal), and its standard errors for quantitative traits evaluated in three guava population. LH: length of the leaf, AH: width of the leaf, ALT: height of the plant, MF: mass of the fruit, LF: length of the fruit, AF: width of the fruit, EEP: outer thickness of the pulp, EIP: internal thickness of the pulp, NSEM: number of seeds per fruit, MTSEM: total mass of seeds per fruit.

Caracteres	LH	AH	ALT	MF	LF	AF	EEP	EIP	NSEM	MTSEM
LH	-	-0,244*** ± 0,000	-0,835*** ± 0,000	0,263*** ± 0,000	0,691*** ± 0,000	0,625*** ± 0,000	-0,148*** ± 0,000	0,799*** ± 0,000	0,251*** ± 0,000	0,644*** ± 0,000
AH	0,665*** ± 0,051 0,067 ^{ns}	-	0,429*** ± 0,147	0,824*** ± 0,150 0,104 ^{ns}	-0,507*** ± 0,189 -0,074 ^{ns}	0,851*** ± 0,111 0,071 ^{ns}	0,457*** ± 0,285 0,542***	0,730*** ± 0,183 0,276***	0,852*** ± 0,120 0,498***	0,440*** ± 0,202 0,658***
ALT	0,042 ^{ns} ± 0,068	0,241*** ± 0,066	-	0,039 ^{ns} ± 0,068	0,567*** ± 0,229	0,244*** ± 0,150	0,832*** ± 0,146	0,916*** ± 0,083	0,146* ± 0,166	0,591*** ± 0,215
MF	0,051 ^{ns} ± 0,068	-0,041 ^{ns} ± 0,068	-0,169* ± 0,067	0,651*** ± 0,051	-	0,487*** ± 0,209	0,451*** ± 0,120	-0,414*** ± 0,222	-0,610*** ± 0,188	-0,910*** ± 0,029
LF	0,032 ^{ns} ± 0,068	0,208** ± 0,066	0,131 ^{ns} ± 0,067	0,876*** ± 0,033	0,308*** ± 0,065	-	0,911*** ± 0,066	0,879*** ± 0,096	0,347*** ± 0,114	0,264*** ± 0,151
AF	0,158*** ± 0,067	0,146* ± 0,067	-0,053 ^{ns} ± 0,068	0,742*** ± 0,045	0,594*** ± 0,055	0,616*** ± 0,053	-	-0,943*** ± 0,058	0,600*** ± 0,344	-0,473*** ± 0,187
EEP	-0,083 ^{ns} ± 0,068	0,155* ± 0,067	0,234*** ± 0,066	0,458*** ± 0,060	-0,177** ± 0,067	0,690*** ± 0,049	-0,035 ^{ns} ± 0,068	-	0,585*** ± 0,202	0,348*** ± 0,254
EIP	0,031 ^{ns} ± 0,068	0,239*** ± 0,066	0,259*** ± 0,066	0,162* ± 0,063	-0,174** ± 0,076	0,291*** ± 0,065	-0,189** ± 0,067	0,601*** ± 0,054	-	0,526*** ± 0,212
NSEM	0,002 ^{ns} ± 0,068	0,166* ± 0,067	0,136* ± 0,067	0,381*** ± 0,067	0,010 ^{ns} ± 0,068	0,500*** ± 0,059	0,053 ^{ns} ± 0,068	0,646*** ± 0,052	0,737*** ± 0,046	-
MTSEM										

*, **, *** - Indican la significación estadística para los niveles de significación empleados: 0,05, 0,01 y 0,001, respectivamente.

Todos los coeficientes de correlación genética calculados para los caracteres del fruto fueron significativos. La correlación genética fue negativa entre los caracteres: largo del fruto con el espesor interno de la pulpa, el número y la masa total de las semillas por fruto; y el espesor externo con el espesor interno de la pulpa y la masa total de las semillas por fruto. Los restantes caracteres mostraron una asociación positiva.

No se detectó correlación fenotípica significativa entre los caracteres: largo del fruto y masa total de las semillas por fruto; y el espesor externo de la pulpa con el espesor interno de la pulpa y la masa total de las semillas por fruto. En los caracteres del fruto se observó una correlación fenotípica significativa y negativa entre el largo del fruto con el espesor interno de la pulpa y el número de semillas por fruto; y el espesor externo de la pulpa con el número de semillas por fruto; los

restantes caracteres correlacionados mostraron una asociación positiva.

DISCUSIÓN

Se obtuvieron estimados muy variables de heredabilidad en sentido estrecho, lo que es frecuente en la práctica del mejoramiento genético. La mayoría de los caracteres mostraron valores medios de heredabilidad en sentido estrecho, por lo que en ellos, tanto la varianza genética como la ambiental influyen de manera similar en su transmisión.

En el carácter largo de la hoja se obtuvo un valor negativo de heredabilidad en sentido estrecho, que fue asumido como valor cero siguiendo lo planteado por Linch y Walsh (1998). Otros autores como: Gusmini y Wehner (2007) en melón de agua (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum & Nakai), Jung *et al.* (2008) en maracuyá dulce

(*Passiflora alata* Curtis) y Rakonjac *et al.* (2011) en melocotonero (*Prunus pérsica* (L.) Batsch), también obtuvieron estimados negativos de heredabilidad. En todos los casos los estimados se consideraron como de valor cero.

Valores medios de heredabilidad en sentido estrecho, para caracteres vegetativos y del fruto, fueron obtenidos también en familias de hermanos completos por Dinesh y Yadav (1998) y Dos Santos *et al.* (2017) en guayabo y Muranty *et al.* (2015) en manzano (*Malus domestica* Borkh). Sin embargo, Singh *et al.* (2015), Paiva (2017) y Quintal *et al.* (2017) detectaron altos valores de heredabilidad en sentido estrecho en caracteres de los frutos evaluados en progenies de guayabo. Los altos valores de heredabilidad obtenidos en esos estudios, permitieron asegurar que los caracteres evaluados manifestaban una alta variabilidad genética y era posible realizar una selección efectiva para su mejoramiento con una ganancia satisfactoria (Paiva *et al.*, 2016).

En los caracteres con altos valores de heredabilidad, como: la altura de la planta y el largo del fruto, los efectos aditivos tuvieron una alta contribución a la varianza genética, por lo que su transmisión será muy efectiva, pues este es el componente que se hereda, a diferencia de los efectos de dominancia e interacción epistática que se rompen durante la meiosis y no se transmiten a la descendencia. Además, estos caracteres tendrán una respuesta positiva a la selección (Bello *et al.*, 2006). Este resultado tiene gran valor, pues se conoce que estos caracteres, importantes para el mejoramiento del cultivo, son altamente heredables. Los caracteres con altos estimados de heredabilidad pueden ser fijados por simple selección, resultando en un rápido progreso. Sin embargo, los estimados de heredabilidad de conjunto con la ganancia genética tienen mayor importancia práctica para la selección de genotipos superiores (Patel *et al.*, 2015).

En los caracteres donde se detectaron bajos valores de heredabilidad como: el largo de la hoja y la masa total de las semillas por fruto, su transmisión genética será baja, lo que indica que estuvieron muy influenciados por las condiciones ambientales en que se desarrollaron los individuos, pues los factores ambientales fueron la causa de la mayor parte de la variabilidad observada en las poblaciones para esos caracteres y, por consiguiente, el beneficio genético esperado por selección será limitado (Dobzhansky, 2004). Se debe

tener en cuenta la marcada influencia de los efectos ambientales en su transmisión, al ser evaluados en programas de mejoramiento genético del cultivo; por lo que es importante determinar si estos caracteres se encuentran correlacionados con otros de elevada heredabilidad, antes de elegir el método de selección en el programa de mejora.

Los resultados obtenidos en la estimación de la heredabilidad en sentido estrecho tienen un gran valor para el mejoramiento genético del cultivo, pues revelaron el grado de transmisión de los caracteres evaluados en las poblaciones objeto de estudio, de los progenitores a los descendientes. De ahí la importancia de obtener estos estimados por primera vez en Cuba en poblaciones de guayabo, pues este conocimiento va a ser de gran utilidad para elevar la eficiencia del programa de mejoramiento genético del cultivo.

Los análisis de correlación ayudan a determinar las relaciones mutuas entre varios caracteres y sugieren la ventaja de un esquema de selección para más de un carácter a la vez (Patel *et al.*, 2015). Se detectaron valores significativos de los coeficientes de correlación genética entre la mayoría de los caracteres evaluados, lo cual permitirá una selección más efectiva en aquellos caracteres con baja heredabilidad que estén correlacionados con caracteres de alta heredabilidad (Falconer, 1989). Las correlaciones genéticas resultaron ser mayores en magnitud (con pocas excepciones) y en significación, que las correlaciones fenotípicas, lo que permitió detectar asociaciones significativas en algunos casos, donde no fue posible mediante las correlaciones fenotípicas. Este resultado indica que los factores genéticos fueron más relevantes que los ambientales en las poblaciones de guayabo del estudio (Paiva *et al.*, 2016).

En los caracteres donde se detectaron correlaciones genéticas significativas pero fenotípicas no significativas, se puede asegurar que la interdependencia entre estos caracteres está muy influenciada por los factores ambientales o genéticos no aditivos (incluidos en las correlaciones ambientales), que actúan en dirección opuesta a los factores genéticos, de tal forma que la correlación genética no se manifiesta por sí misma en el fenotipo (Rakonjac, 2005), o sea, afectan negativamente la expresión del nivel de correlación entre los caracteres.

Diferencias en magnitud y significación estadística, entre los coeficientes de correlación genotípica y fenotípica en algunos de los caracteres evaluados, también fueron detectadas por otros autores como: Rakonjac (2005) en melocotonero, Singh *et al.* (2015) y Paiva *et al.* (2016) en guayabo. Sin embargo, los resultados de la presente investigación difieren de los encontrados en los trabajos antes mencionados, que obtuvieron una mayor coincidencia en los signos de los coeficientes de correlación genotípica y fenotípica, para cada par de caracteres asociados. Además, estos autores también encontraron valores de correlación genotípica y fenotípica de similares magnitudes, aunque generalmente las correlaciones genotípicas fueron superiores. Cuando ambos coeficientes tienen valores similares no existe un efecto significativo de los factores ambientales sobre el nivel de asociación real de los caracteres en estudio (Espitúa *et al.*, 2008).

Se obtuvieron correlaciones genéticas y fenotípicas positivas y significativas entre la masa, el largo, el ancho del fruto y el espesor externo de la pulpa, así como, entre el número y la masa total de las semillas con la masa del fruto, en todas sus combinaciones. Los valores positivos indican que los dos caracteres correlacionados se benefician o desfavorecen por las mismas causas de variación. Este resultado es favorable para los mejoradores porque puede ser una ventaja en el mejoramiento simultáneo de ambos caracteres (Shiva *et al.*, 2017). Estos caracteres se encuentran entre los de mayor contribución a la variabilidad total, y están relacionados con el rendimiento, por lo que al aumentar o disminuir estos se debe incrementar o reducir el rendimiento del cultivo. De esta manera, se pudieron detectar en las poblaciones, genotipos con frutos de mayor tamaño, mayor espesor de la pulpa, que contribuyan a incrementar el rendimiento. Este tipo de cultivares es muy atractivo para una agricultura competitiva, pues lo que interesa es obtener cultivares de altos rendimientos, con frutos grandes y con buen grosor de la pulpa.

También se obtuvieron correlaciones genéticas y fenotípicas positivas y significativas entre el espesor interno de la pulpa, el número y la masa total de las semillas por fruto. Sin embargo, al relacionar estos caracteres con las dimensiones del fruto, se observaron correlaciones genéticas negativas entre el largo del fruto con el espesor interno, el número y la masa total de las semillas; así como, correlaciones fenotípicas negativas entre el largo del fruto con el espesor interno de la pulpa y el número de semillas.

Estos resultados son de gran importancia, ya que uno de los caracteres que se quiere mejorar en el guayabo es el número de semillas, pues los mejoradores desean obtener cultivares con pocas semillas que sean más rentables tanto para la industria como para el consumo en fresco. Además, al seleccionar alguno de estos caracteres debe considerarse si su asociación negativa con los restantes, resulta beneficiosa o perjudicial para el mejoramiento genético del cultivo.

En relación con los caracteres vegetativos se encontraron correlaciones genéticas y fenotípicas significativas entre la mayoría de los caracteres evaluados, aunque no todas coincidieron en signo. Sin embargo, de mayor interés para el investigador, las correlaciones genéticas, en este estudio fueron significativas y negativas entre el largo de la hoja con el ancho de la hoja y la altura de la planta. Este resultado pudiera estar relacionado con adaptaciones morfológicas asociadas con el crecimiento y desarrollo de la hoja, teniendo en cuenta que, a mayor largo, se presenta un menor ancho. Sería interesante determinar si se mantiene el área foliar y por tanto, la posibilidad de fotosíntesis y recepción de la luz. En este sentido, el resultado también pudiera estar relacionado con la disposición de las hojas en el tallo para tener más posibilidad de captación de la luz.

Resulta interesante también, la correlación inversa con la altura de la planta, y su valor como indicador para estimar la posibilidad de obtener plantas de porte bajo, que es de gran interés para los mejoradores. Sin embargo, las mediciones se realizaron en poblaciones adultas, y no en plantas en etapas de vivero, donde si sería muy conveniente medir estos caracteres, para poder predecir, desde las etapas tempranas de desarrollo de la planta, si va a ser de porte alto o bajo a partir de mediciones de las hojas, y si la hoja va a mantener esa forma en la etapa adulta de la planta. Para estudios futuros sería conveniente realizar estas mediciones en las etapas tempranas del desarrollo de la planta.

Los resultados obtenidos en esta investigación coinciden con los presentados por Valdés-Infante (2009) y Valdés-Infante *et al.* (2011) al construir mapas de ligamiento en guayabo, con el empleo de marcadores moleculares de AFLP y SSR, en las poblaciones 1 y 3. Estos autores pudieron detectar correlaciones fenotípicas significativas y positivas entre los caracteres: largo y ancho de la hoja; masa del fruto con el largo y el ancho del fruto, y el espesor externo e interno de la

pulpa; largo del fruto con el ancho del fruto, y el espesor externo de la pulpa; ancho del fruto con el espesor externo e interno de la pulpa; el número con la masa total de las semillas; y el espesor interno la pulpa con la masa total de las semillas; las cuales fueron también observadas en el presente trabajo. Otros autores como Ritter *et al.* (2010) publicaron los resultados del mapa genético obtenido en la población resultante del cruzamiento entre los cultivares 'EEA 18-40' y 'Suprema Roja', pero no mostraron la información referente a las correlaciones fenotípicas, por lo que no se pueden comparar con los resultados obtenidos en el presente estudio. Entre los tres mapas, aunque se encontraron puntos de coincidencia, no había suficientes puntos de anclaje para integrarlos en un mapa único del cultivo, lo que hubiese sido muy conveniente para poder comparar con nuestros resultados.

El conocimiento adquirido con este análisis resulta útil para el mejoramiento genético del cultivo, pues se determinaron las asociaciones que se establecen entre caracteres cuantitativos de importancia para el cultivo, en poblaciones obtenidas de cruzamientos dirigidos, por primera vez en Cuba.

Se puede concluir que los genes con efecto aditivo tuvieron un papel dominante en la expresión de caracteres de importancia para el mejoramiento del cultivo, como altura de la planta y largo del fruto, por lo que pueden transmitirse de forma más efectiva a los descendientes y se puede hacer una selección de ellos. Además, la correlación genética detectada en algunos caracteres no se manifestó a nivel fenotípico, debido a la marcada influencia de efectos ambientales o genéticos no aditivos, lo que afectó la expresión del nivel de correlación de estos.

LITERATURA CITADA

- Ali, D.O., R.A. Ahmed y E.B. Babikir (2014) Physicochemical and nutritional value of red and white Guava cultivars grown in Sudan. *J. Agric. Fd. Applied Sci.* 2(2): 27-30.
- Araméndiz, H., C.E. Cardona y M.M. Espitia (2009) Correlaciones fenotípicas, ambientales y genéticas en berenjena. *Acta Agron.* 58(4): 285-291.
- Becker, W.A. (1984) *Manual of procedures in quantitative genetics.* Pullman, Washington State University Press. 130 pp.
- Bello, D., A.A. Sajo, D. Chubado y J.J. Jellason (2006) Variability and correlation studies in okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench). *J. Sust. Dev. Agric. Environ.* 2(1): 120-126.
- Dinesh, M.R. e I.S. Yadav (1998) Half-sib analysis in guava (*Psidium guajava* L.). *Indian J. Hortic.* 55(1): 20-22.
- Dobzhansky, R. (2004) Reflexiones sobre la evolución, la ciencia y el mundo en general. *Desarrollo:* 9-11.
- Dos Santos, P.R., S.C. Preisike, A.P. Viana, N.R. Cavalcante, *et al.* (2017) Associations between vegetative and production traits in guava tree full-sib progenies. *Pesq. Agropec. Bras.* 52 (5): 303-310.
- Espitia, M.M., H. Araméndiz y J. Cadena (2008) Correlaciones y análisis de sendero en algodón (*Gossypium hirsutum* L.) en el Caribe colombiano. *Rev. Fac. Nac. Agron.* 61(1): 4325-4335.
- Falconer, D.S. (1989) *Introduction to quantitative genetics.* Longmans Green/John Wiley & Sons, London/New York. 383pp.
- Flores, G., S.B. Wu, A. Negrin y E.J. Kennelly (2015) Chemical composition and antioxidant activity of seven cultivars of guava (*Psidium guajava* L.) fruits. *Food Chem.* 170: 327-335.
- Gusmini, G. y T.C. Wehner (2007) Heritability and genetic variance estimates for fruit weight in watermelon. *Hort. Science* 42(6): 1332-1336.
- Hernández, A., J.M. Pérez, D. Boch y N. Castro (2015) *Clasificación de los suelos de Cuba 2015.* Ediciones INCA, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba, 93pp.
- IBM SPSS (2012) *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0.* Armonk, NY: IBM Corp.
- Jung, M.S., E.A. Vieira, A. Brancker y R.O. Nodari (2008) Herdabilidade e ganho genético em caracteres do fruto do maracujazeiro-doce. *Rev. Bras. Fruticultura* 30(1): 209-214.
- Lepitre, V., G. Nansot, R. Grangeon, V. Pomies (2010) The microsatellite (SSR)/AFLP reference linkage map of guava. *Acta Hortic.* 849: 183-191.
- Linch, M. y B. Walsh (1998) *Genetics and analysis of quantitative traits.* Sinauer Associates, Sunderland. 980 pp.
- Mehmood, A., M.J. Jaskani, I.A. Khan, S. Ahmad, *et al.* (2014) Genetic diversity of Pakistani guava (*Psidium guajava* L.) germplasm and its implications for conservation and breeding. *Scientia Horticulturae* 172: 221-232.
- Mehmood, A., M.J. Jaskani, S. Ahmad y R. Ahmad (2013) Evaluation of genetic diversity in open pollinated guava by iPBS primers. *Pak. J. Agri. Sci.* 50(4): 91-97.
- MINAG (2011) *Instructivo Técnico para el cultivo de la Guayaba.* Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical, La Habana. 38 pp.
- Muranty, H., M. Troggio, I.B. Sadok, M.A. Rifai, *et al.* (2015) Accuracy and responses of genomic selection on key traits in apple breeding. *Hortic. Res.* 2: 15060.
- Nimisha, S., D. Kherwar, K. M. Ajay, B. Singh, *et al.* (2013) Molecular breeding to improve guava (*Psidium guajava* L.): current status and future prospective. *Sci. Hortic.* 164: 578-588.

- Padmakar, B., C. Kanupriya, P. MadhaviLatha, K.S. Prashant, M.R., *et al.* (2015b) Development of SRAP and SSR marker-based genetic linkage maps of guava (*Psidium guajava* L.). *Sci. Hortic.* 192: 158-165.
- Padmakar, B., D. Sailaja y C. Aswath (2015a) Molecular exploration of guava (*Psidium guajava* L.) genome using SSR and RAPD markers: A step towards establishing linkage map. *J. Hort. Sci.* 10: 130-135.
- Paiva, C.L. (2017) Índices multivariados e BLUP multisafras na seleção de genótipos de goiabeira. Tesis de Doctorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense, Brasil.
- Paiva, C.L., P.A. Viana, A.E. Santos, O.J.C. Freitas, *et al.* (2016) Genetic gain estimated by different selection criteria in guava progenies. *Bragantia* 75: 418-427.
- Pandey, P., R. Kumar, D. Shankar y A. Singh (2017) Morphological and molecular characterization of guava. *Int. J. Chem.* 5: 533-538.
- Patel, R.K., C.S. Maiti, B.C. Deka, V.K. Vermav, *et al.* (2015) Genetic variability, character association and path coefficient study in guava (*Psidium guajava* L.) for plant growth, floral and yield attributes. *Int. J. Bio-resource Stress Manag.* 6(4):457-466.
- Pelea, L.P., A.S. González, E.B. Fernández, N.N. Rodríguez Medina, *et al.* (2012) Heritability estimates of guava (*Psidium guajava* L.) agricultural important characters evaluated in three populations. *Acta Hortic.* 959: 117-123.
- Pérez, L. (2013) Análisis de la variabilidad genética y de la interacción genotipo - ambiente en poblaciones de guayabo (*Psidium guajava* L.). Tesis de Doctorado. Universidad de La Habana, Cuba.
- Quintal, S.S.R., A.P. Viana, V.M. Campos, M. Vivas, *et al.* (2017) Selection via mixed models in segregating guava families based on yield and quality traits. *Rev. Bras. Fruticultura* 39 (2): e-866.
- Rakonjac, V. (2005) Genetic parameters of the major pomological properties of peach. *J. Pomology* 39: 3-12.
- Rakonjac, V., D. Nikolocy M. Fotiric-Akšić (2011) Genetic gain from selection of vineyard peach native population. *Genetika* 43 (3): 457-463.
- Ramírez, L. y B. Egaña (2003) Guía de conceptos de Genética Cuantitativa. Universidad Pública de Navarra. 12 pp.
- Rawls, B., K. Harris-Shultz, S. Dhekne, I. Forrester, *et al.* (2015) Clonal fidelity of micropropagated *Psidium guajava* L. plants using microsatellite markers. *Am. J. Plant. Sci.* 6(14): 2385-2392.
- Ritter, E., A. Herran, J. Valdés-Infante, N.N. Rodríguez, *et al.* (2010) Comparative linkage mapping in three guava mapping populations and construction of an integrated referent map in guava. *Acta Hortic.* 849: 175-182.
- Rodríguez, N.N., E. Fermín, J. Valdés-Infante, B. Velázquez, *et al.* (2010) Illustrated descriptor for guava (*Psidium guajava*). *Acta Hortic.* 849: 103-109.
- Rodríguez, N.N., J. Valdés-Infante, D. Becker, B. Velázquez, *et al.* (2004) Morphological, agronomic and molecular characterization of Cuban accessions of guava (*Psidium guajava* L.). *J. Genet. Breed.* 58: 79-90.
- Rodríguez, N.N., J. Valdés-Infante, D. Becker, B. Velázquez, *et al.* (2007) Characterization of guava accessions by SSR markers, extension of the molecular linkage map, and mapping of QTLs for vegetative and reproductive characters. *Acta Hortic.* 735: 201-215.
- Shiva, B., A. Nagaraja, M. Srivastav y A.K. Goswami (2017) Correlation studies among vegetative, fruit physico-chemical characters of guava (*Psidium guajava* L.). *Int. J. Agric. Sci.* 9: 4322-4324.
- Singh, D. (2013) Morphological and molecular characterization of guava (*Psidium guajava* L.) germplasm and F1 hybrids. Tesis doctoral. Punjab Agricultural University, India.
- Singh, D., M.I.S. Gill, R.S. Boora y N.K. Arora (2015) Estimates of genetic variability, heritability, genetic advance, correlation coefficients and their prospects for crop improvement in guava (*Psidium guajava* L.). *J. App.Hortic.* 17 (1): 76-78.
- UPOV. Union for the Protection of New Varieties of Plants (1987) Guidelines for the conduct of test for distinctness, homogeneity and stability. Guava (*Psidium guajava* L.). TG/110/3. Geneva, Switzerland. 27 pp.
- Valdés-Infante, J. (2009) 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, Universidad de la Habana, Cuba.
- Valdés-Infante, J., N.N. Rodríguez, E. Ritter E y W. Rohde (2011) Mapa de ligamiento genético y análisis de QTLs en guayabo (*Psidium guajava* L.). Población de mapeo de 'Enana Roja Cubana' x 'Belic L-207'. *CitriFruit* 28: 56-66.



Editor para correspondencia: Dra. Patricia Ortega-Rodes