

■ Capítulo 3

Procedimiento técnico para el sistema de selección recurrente modificado en palma de aceite

Silvio Bastidas Pérez

Los sistemas de mejoramiento de cultivos perennes, como los de palma de aceite (*E. guineensis*), tienen una visión de largo plazo y se definen a partir de objetivos preestablecidos y del consenso de un equipo de investigadores. Para definir los sistemas de selección se toman como referencia los éxitos logrados en distintos programas de mejoramiento, ya que esas experiencias permiten abreviar, ante todo, el tiempo requerido en el proceso de selección, los objetivos y prioridades, la variabilidad disponible, la base genética, los métodos de mejoramiento y el conocimiento productivo de la especie (Vallejo & Estrada, 2013). Además, los sistemas requieren grandes áreas de terreno debido a la baja densidad de siembra, que es de 143 ejemplares/ha en palma de aceite (Rocha et al., 2010; Rojas, 1981) y de 115 ejemplares/ha en los híbridos interespecíficos *E. oleifera* × *E. guineensis* (híbridos O × G) (Bastidas et al., 2013), y el número de materiales para evaluar en un ciclo de selección depende del área disponible.

El ICA implemento en el programa de mejoramiento de la palma de aceite el sistema de selección recurrente modificado (SSRm) (Vallejo, 1978, 1981), que es un sistema de selección adoptado por algunos programas de mejoramiento de palma de aceite, en Malasia y otros países palmeros (Amblard et al., 2004; Dumortier, 2004; Rey et al., 2004). En 1990, el ICA confirmó esa decisión con la ejecución del plan de cruzamientos interpopulacionales, del cual se obtuvieron las semillas para las pruebas de progenies. A partir de 1994, Corpoica continuó la ejecución del SSRm.

Las pruebas de progenies del SSRm aplicadas en palma de aceite (Sambanthamurthi et al., 2009) se basan en el sistema de selección de progenitores masculinos aplicado en mejoramiento genético del ganado vacuno (Falconer, 1984). La producción de semillas de palma de aceite depende de dos progenitores, una palma femenina y una masculina, de las cuales la masculina no puede ser evaluada por su propio desempeño ya que tiene el carácter de esterilidad femenina y no produce frutos (Corley & Tinker, 2003; Hartley, 1988).

En este capítulo se describen, de forma resumida, las actividades necesarias para establecer un sistema de selección recurrente para mejoramiento de la palma de aceite.

Sistema de selección recurrente (SSR)

Como su nombre lo indica, un SSR incluye actividades repetitivas, con dos propósitos principales: 1) incrementar la frecuencia de alelos favorables, al cambiar la media de la población en la dirección deseada, y 2) mantener la suficiente variabilidad genética como para sostener una selección continua mediante el entrecruzamiento de las progenies en cada ciclo de selección. Esto aumenta la posibilidad de encontrar genotipos superiores en cada ciclo de selección (Hallauer et al., 1988), y por esta característica, el SSR también se denomina “sistema de selección acumulativa”.

El SSR se diseñó para trabajar con dos poblaciones, en lo posible contrastantes pero complementarias; por ejemplo, una de alta producción y otra resistente a enfermedades. Cumplido este requisito, siguen las pruebas de progenies intrapoblacionales e interpoblacionales. El SSR tiene dos ventajas: permite mejorar de manera simultánea dos poblaciones y hace posible la producción de híbridos mejorados (Hallauer et al., 1981).

La diversidad genética es el número total de características en el acervo genético de una especie, mientras que la variabilidad es la tendencia de las características a variar entre plantas de una especie (Bakoumé, 2016). El éxito de un sistema de selección, por tanto, depende de la base genética de las poblaciones seleccionadas y de la variabilidad aprovechable presente en cada una de ellas (Lobo, 2008). Para lograr un mejoramiento continuo

de esas poblaciones, es necesario generar y mantener variabilidad, lo cual se logra con el cruce de plantas seleccionadas, ya que la recombinación conlleva la formación de nuevos alelos y genes (Tiessen, 2012), y con la introducción de nuevos genotipos en las poblaciones (Reyes, 1985).

El SSR consta de varias actividades, pero en esencia son obligatorias cuatro en cada ciclo de selección:

1. Evaluación de progenies.
2. Selección de plantas sobresalientes (S).
3. Introducción de germoplasma (I).
4. Plan de cruzamientos ($S \times S$, $S \times I$, $I \times S$).

Sistema de selección recurrente modificado (SSRm) aplicado al mejoramiento genético de la palma de aceite

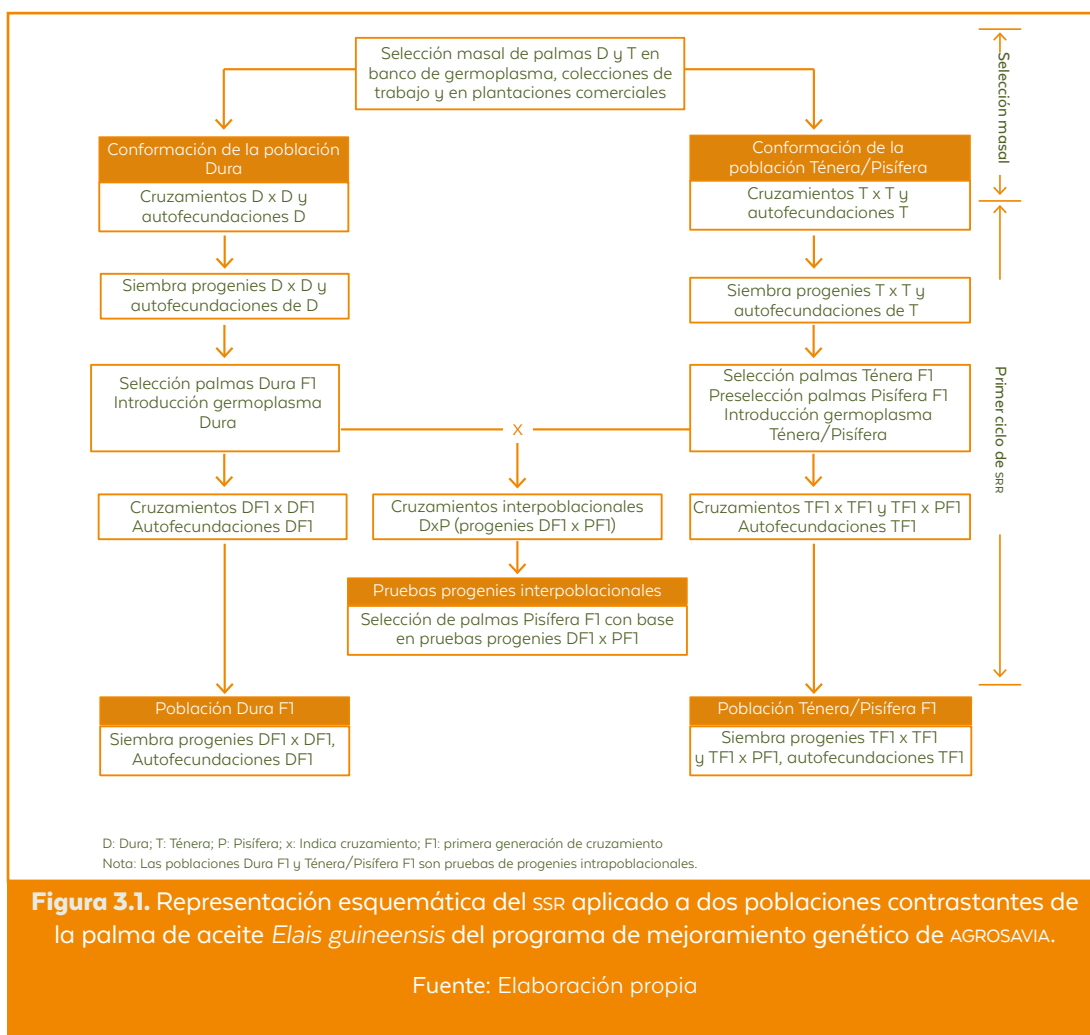
El SSRm se aplica en el programa de mejoramiento genético de la palma *Elaeis guineensis* Jacq. —iniciado por ICA y continuado por Corpoica, hoy AGROSAVIA— mediante la siembra de dos poblaciones contrastantes de la especie¹ en la Estación Experimental El Mira (Vallejo, 1978). Una de ellas es la *población Dura*, constituida por germoplasma de origen asiático, fuente de progenitores madre del tipo Dura, y la otra es la *población Ténera/Pisífera*,² conformada por germoplasma de origen africano, fuente de progenitores padre del tipo Pisífera (Kushairi et al., 2000). La aplicación total del sistema incluye ocho actividades por ciclo de selección:

-
- 1 Los resultados de la investigación indican que los cruzamientos entre palmas de distinto origen (interorígenes) son más productivos y tienen más vigor híbrido que los cruzamientos entre palmas del mismo origen (intraorigen).
 - 2 Con el término *Ténera/Pisífera* se identifica a la población de tipo Pisífera. Las palmas Pisífera se obtienen por segregación en los cruzamientos *Ténera* × *Ténera* y *Ténera* × *Pisífera*. Las palmas de tipo *Ténera* son híbridos entre palmas tipo *Dura* y polen de palmas tipo *Pisífera*.

1. Conformar y establecer las poblaciones base del SSRm.
2. Seleccionar palmas de tipo Dura (D) en su respectiva población.
3. Introducir germoplasma de origen asiático a la población Dura.
4. Seleccionar palmas de tipo Ténera (T) en la población Ténera/Pisífera, y preseleccionar en la misma población palmas de tipo Pisífera (P).
5. Introducir germoplasma de origen africano a la población Ténera/Pisífera.
6. Establecer pruebas de progenies interpoblacionales DF1 × PF1 (híbridos Ténera).³
7. Establecer pruebas de progenies intrapoblacionales DF1 × DF1 en la población Dura.
8. Establecer pruebas de progenies intrapoblacionales TF1 × TF1 y TF1 × PF1 en la población Ténera/Pisífera.

El SSRm, más que un sistema de selección, es una *estructura operativa* para manejar dos poblaciones de forma independiente e integrarlas en las pruebas de progenies interpoblacionales. Si es del caso, en cada población puede aplicarse un sistema de selección específico y diferente. La secuencia de actividades del SSRm se presenta en la figura 3.1 y cada una de ellas se describe en este capítulo.

³ El tipo Ténera es un híbrido entre los tipos Dura y Pisífera de palma de aceite (Kushairi et al., 2000). En el SSRm del programa de mejoramiento de AGROSAVIA, el Ténera interpoblacional se obtiene por cruzamiento entre el tipo Dura de origen asiático y el tipo Pisífera de origen africano, en otras palabras, es un híbrido interorigen, mientras que el Ténera intrapoblacional se obtiene mediante segregación a partir de cruzamientos Ténera × Ténera y Ténera × Pisífera de la población africana.



Criterios de selección

Antes de la secuencia de actividades, se aplican los criterios y metodologías para seleccionar las palmas progenitoras en los diferentes ciclos del SSRm, tanto en la población de tipo Dura como en la de tipo Tenera/Pisífera, con algunas diferencias.

En cada una de las poblaciones se emplea un determinado sistema de selección. En el SSRm del programa de mejoramiento de la palma de aceite de AGROSAVIA, se aplicó el sistema de selección combinada, que es una variación de los sistemas de selección combinada tradicionales (Molina, 1992) y que consta de tres acciones consecutivas en cada ciclo:

1. Selección de familias.
2. Selección de palmas superiores dentro de cada familia elegida.
3. Selección masal de palmas superiores en familias descartadas⁴ con bajo promedio, para corregir “defectos de familia”.

La selección masal o fenotípica consiste en elegir las plantas que fenotípicamente tengan la mejor expresión del carácter objeto de selección, para luego hacer una mezcla balanceada de sus semillas y conformar la población de la siguiente generación (Reyes, 1985). La selección aplicada a un carácter produce cambios fenotípicos, positivos o negativos, en otros caracteres correlacionados con el que se escogió (Falconer, 1984). Por ejemplo, en la palma de aceite el número y el peso de los racimos están relacionados de forma negativa (-0,297), mientras que la relación entre el número de racimos y su producción es positiva (0,752) (Bastidas et al., 2013).

Los criterios de selección, después de concluido un ciclo completo de evaluación,⁵ son los descritos en la tabla 3.1.

En la etapa juvenil de la palma, las características morfológicas se valoran con una frecuencia semestral, y una vez al año en etapa productiva. Por otra parte, para obtener una estimación confiable de la repetibilidad⁶ en la expresión de las características relacionadas con la producción —repetición del comportamiento productivo—, esta se debe registrar durante un periodo de 4 a 5 años continuos (Breure, 1988). En palma de aceite *E. guineensis*, los registros de cosecha se llevan a cabo con una frecuencia de ocho días en picos de alta producción y de quince en picos bajos. En cambio, en los híbridos O × G la frecuencia es de 21 y 25 días, respectivamente, debido a diferencias

4 El descarte de familias se realiza por bajo comportamiento de todas sus palmas. Sin embargo, en estas familias, algunas palmas son significativamente superiores al resto de sus hermanas, y por esta razón merecen seleccionarse para corregir los defectos de familia (bajo promedio).

5 Un ciclo genético completo abarca diez años, un año para cruzamientos controlados y germinación de semillas; uno para la etapa de vivero; 2,5 años en la etapa juvenil de campo; de cuatro a cinco años para registros de producción, análisis cuantitativo de frutos y medidas biométricas, y un año para procesamiento de información, análisis estadísticos y selección de progenitores.

6 La *repetibilidad* se define como la correlación entre mediciones sucesivas de una característica en la misma planta (Molina, 1992; Vencovsky, 1972).

en los criterios de cosecha.⁷ Los periodos de madurez óptima —máxima acumulación de aceite en el fruto— son prácticamente iguales, de 175 a 185 días después de la antesis en la palma de aceite (Narváez et al., 1996), y de 170 a 180 días en los híbridos O × G (Millán et al., 2017; Preciado et al., 2011). En la palma de aceite, además del color de la epidermis y del mesocarpio, el criterio de cosecha con el cual se obtiene mayor tasa de extracción es diez frutos desprendidos naturalmente del racimo, mientras que en los híbridos O × G de AGROSAVIA, bajo polinización natural, la tasa de extracción de aceite es de 20,23 %, con más de 25 frutos desprendidos por racimo y más de 5 % de frutos con cuarteamiento (Sinisterra et al., 2019).

Las variables relacionadas con la producción de aceite se resumen en el porcentaje de aceite en racimo, el cual se mide según el propósito de selección de familias o palmas individuales. La selección de familias se basa en el promedio de 60 análisis de los componentes de la producción de aceite por familia, mientras que la selección de palmas individuales se apoya en el promedio de seis análisis por planta (Breure, 1988, 1987a). En la selección de familias son prioritarios los criterios relacionados con la producción de frutos y aceite. En la selección de palmas individuales se emplean los mismos criterios considerados en la selección de familias.

Se consideran enfermedades letales la pudrición del cogollo, mancha anular, marchitez sorpresiva, marchitez letal y anillo rojo. Las palmas enfermas se erradican tan pronto se identifican, y el registro sanitario se hace con una frecuencia mensual.

El objetivo de la selección masal o fenotípica en familias descartadas es rescatar palmas superiores que de otra manera quedarían fuera por pertenecer a una familia con bajo comportamiento promedio en los diferentes criterios de selección (por ejemplo, baja producción de racimos o bajo porcentaje de aceite en racimo).⁸ Esta situación se presenta con frecuencia en las progenies

⁷ Criterios de cosecha en los híbridos O × G: color de la epidermis del fruto, color del mesocarpio del fruto, número de frutos desprendidos y cuarteamiento de los frutos. El color de la epidermis y de la pulpa presentan variabilidad dentro de un cultivar híbrido, y esta variabilidad es mayor entre cultivares híbridos.

⁸ Las especies alógamas presentan depresión por endogamia, pero los cruzamientos endogámicos también producen algunas plantas superiores.

derivadas de cruzamientos endogámicos (autofecundación y cruzamientos entre parientes). En este caso, los criterios de selección relacionados con las características de producción son más estrictos que en la escogencia de palmas de familias seleccionadas.

Tabla 3.1. Características y criterios de selección combinada en cada una de las poblaciones del sistema de selección recurrente modificado (SSRm)

Característica	Selección de familias	Selección de palmas en familias seleccionadas	Selección masal de palmas en familias descartadas
1. Morfológicas			
Diámetro del estípite	Igual al promedio de las familias	Igual al promedio de la familia seleccionada	Igual al promedio de toda la población
Tasa de crecimiento	Igual al promedio de las familias	Igual al promedio de la familia seleccionada	Igual al promedio de toda la población
Emisión de hojas	Mayor que el promedio de las familias	Mayor que el promedio de la familia seleccionada	Mayor que el promedio de toda la población
Vigor de pecíolo en hojas	Igual al promedio de las familias	Igual al promedio de la familia seleccionada	Igual al promedio de toda la población
Largo y ancho de folíolos	Mayor que el promedio de las familias	Mayor que el promedio de la familia seleccionada	Mayor que el promedio de toda la población
2. Producción			
Número de racimos	Mayor que el promedio de las familias	Mayor que el promedio de la familia seleccionada	Promedio de la población más una o dos desviaciones estándar
Peso por racimo	Mayor que el promedio de las familias	Mayor que el promedio de la familia seleccionada	Promedio de la población más una o dos desviaciones estándar
Producción de racimos	Mayor que el promedio de las familias	Mayor que el promedio de la familia seleccionada	Promedio de la población más una o dos desviaciones estándar
Porcentaje de aceite en racimo*	Mayor que el promedio de las familias	Mayor que el promedio de la familia seleccionada	Promedio de la población más una o dos desviaciones estándar
3. Reacción a enfermedades			
Presencia de enfermedades	Registro de la enfermedad	Sanas, libres de enfermedades	Sanas, libres de enfermedades
Porcentaje de incidencia	Menor de 1 %	0 %	0 %

* Incluye todas las variables relacionadas con la producción de aceite, pero el porcentaje de aceite en racimo prima sobre las demás (Chin, 2004).

Fuente: Elaboración propia

En los criterios de selección, nos apartamos de lo común. En algunos programas de mejoramiento se fijan valores de referencia —línea base— a cada uno de los criterios de selección, por ejemplo, producción de racimos de fruta fresca mayor de 35t/ha; número de racimos más 16 en palma/año, etc. En este documento, con el propósito de que los criterios de selección permanezcan vigentes en cualquier ciclo del SSRm, no se ponen valores de referencia; solo se trabaja con los promedios, y con más o menos desviaciones estándar, entre otras razones porque la selección permite obtener poblaciones de plantas genéticamente superiores a la original (Vallejo & Estrada, 2013). En palma de aceite, durante los primeros ciclos de selección, se espera una ganancia genética de 12 a 16 % por cada ciclo de ocho a diez años, esto es 1,5 % por año, pero en los siguientes ciclos estos valores disminuyen (Chin, 2004). Dado que esta ganancia incrementa los promedios, la línea base de los criterios quedaría por debajo del promedio poblacional, y para cada ciclo se deberían fijar líneas base. La ganancia genética hace que las palmas seleccionadas sean superiores a la generación anterior. El movimiento de la media puede ser insignificante en algunas características, sobre todo en aquellas con baja variabilidad. Cuando el desplazamiento de la media no corresponde a un movimiento positivo, el mejorador tiene que introducir nuevos recursos genéticos en las poblaciones del SSRm y generar variabilidad en las poblaciones mediante cruzamientos recombinantes, para que el sistema de selección siga en operación (Tiessen, 2012).

Al finalizar el primer ciclo de selección, se eligen las palmas con mayor producción de aceite, y esta variable es prioritaria con respecto a las demás (Chin, 2004). En los ciclos de selección posteriores, las características vegetativas, los parámetros de crecimiento y las características de los frutos y los racimos desempeñan un papel importante. Se consideran además otros atributos en esos ciclos, por ejemplo, si las palmas son compactas para altas densidades de siembra (Alvarado et al., 2010; Breure, 2011); si las palmas son eficientes en la partición de asimilados, los cuales darán origen a cultivares con bajo desarrollo de biomasa y alto rendimiento de aceite (Breure, 1987b; Sterling, 1993), y si las palmas son eficientes en el consumo de agua (Asemota & Conaire, 2010; Corley et al., 2017; Murugesan et al., 2017; Reyes et al., 2014).

Conformación y establecimiento de las poblaciones base del sistema

En el programa de mejoramiento de AGROSAVIA se asumió como norma el uso de palmas de origen asiático para la población Dura, como fuente de madres Dura, y de palmas de origen africano para la población Ténera/Pisífera, como fuente de padres Pisífera (Vallejo, 1981). La selección fenotípica de palmas de los tipos Dura y Ténera para conformar el SSRm se realiza en los bancos de germoplasma, en las colecciones de trabajo y en los cultivos comerciales, cuando se tiene la certeza del origen genético de las palmas. En cada una de estas fuentes de germoplasma se sigue una alta presión en la selección, de manera que solo se seleccionan entre cinco y quince palmas superiores de cada tipo, según los siguientes criterios:

- Número de racimos: promedio más una desviación estándar.
- Peso del racimo: promedio más una desviación estándar.
- Producción de racimos de fruta fresca: promedio más una desviación estándar.
- Porcentaje de aceite en racimo: promedio más una desviación estándar.

Las palmas seleccionadas, de cinco a quince, permiten crear un número de progenies igual al número de cruzamientos y autofecundaciones que se pueden llevar a cabo con ellas. Por ejemplo, con cinco palmas elegidas es posible producir hasta 20 cruzamientos, incluidos los recíprocos, y hasta cinco autofecundaciones, para un total de 25 progenies. El número de cruzamientos que se pueden realizar, incluidos los recíprocos, es igual a $P(P-1)$, donde P es el número de palmas seleccionadas, y sin los recíprocos es igual a $(P(P-1))/2$ (Vallejo & Estrada, 2013). La palmicultura mundial se desarrolló a partir de cuatro palmas de aceite ornamentales sembradas en el Jardín Botánico de Bogor, Java, Indonesia (Setiawati et al., 2018; Soh, 2012).

Conformación de la población de tipo Dura

Una vez realizada la selección de palmas tipo Dura, se espera hasta que algunas de ellas pasen a ciclo de floración masculina. Cumplido este requisito, se procede a aislar inflorescencias masculinas para evitar contaminación con polen de otras palmas y para garantizar su genealogía. Cuando las flores

liberan polen (antesis), se cortan por el pedúnculo para obtener y procesar el polen, el cual se conserva en frascos con tapa de cierre hermético e identificación, dentro de un refrigerador a menos de 5 °C (Forster et al., 2017).

Los cruzamientos se llevan a cabo con base en el Carolina Norte I (DCN1), uno de los diseños genéticos ideados por Comstock et al. (1949) y Comstock & Robinson (1952), para aprovechar la habilidad combinatoria general y específica de los progenitores (Márquez, 1985). En el DCN1, una planta masculina se cruza con dos a cuatro plantas en ciclo femenino para generar grupos de familias de hermanos completos en forma jerárquica o anidada. Los diseños de apareamiento permiten hacer estimaciones sobre algunos parámetros genéticos, como varianza aditiva y varianza de dominancia (Vallejo et al., 2005). El DCN1 es uno de los más apropiados para *E. guineensis*, porque las palmas de esta especie son alógamas, y aunque tienen la característica de cambiar de ciclo de floración, por lo general unas están en ciclo femenino y otras en masculino. En la tabla 3.2 se presenta el ejemplo de un plan de cruzamientos, en el cual se generan 35 progenies Dura × Dura para selección de palmas Dura F1. Las autofecundaciones se realizan para disminuir la variabilidad genética y para fijar algunos loci de una característica; en teoría, en una generación de autofecundación la proporción de heterocigotos disminuye en 50 % (Reyes, 1985). Se da por entendido que, en una especie alógama como la palma de aceite, no se debe avanzar más allá de la primera generación de autogamia, para prevenir la depresión en varias de las características de interés. El principal obstáculo para lograr una autofecundación es la permanencia prolongada de una palma en uno de los dos sexos, en algunos casos durante más de tres años.

Tabla 3.2. Plan de cruzamientos entre palmas tipo Dura con base en un diseño de apareamientos Carolina Norte 1

		Progenitores masculinos						
		Dura 3	Dura 5	Dura 6	Dura 7	Dura 10	Dura 12	Dura 14
Progenitores femeninos	Dura 1	×						
	Dura 2	×	×					
	Dura 4	×	×	×				
	Dura 7	×	×	×	∅			
	Dura 8	×	×	×	×	×		
	Dura 9		×	×	×	×	×	
	Dura 10			×	×	∅	×	×
	Dura 11				×	×	×	×
	Dura 13					×	×	×
	Dura 14						×	∅
	Dura 15							×

×: cruzamientos; ∅: autofecundaciones.

Fuente: Elaboración propia

En el plan de cruzamientos de las Dura × Dura (tabla 3.2), una palma Dura “masculina” es probada por cinco palmas Dura “femeninas”. Las progenies de este plan se establecen en campo con un diseño experimental tradicional, como bloques completos dispuestos al azar, con cuatro a cinco repeticiones por progenie y con ocho a 16 palmas por repetición o unidad experimental (Breure & Verdooren, 1995; Forster et al., 2017). Después de la siembra de las progenies, queda conformada la población Dura de origen asiático del SSRm.

Se lleva control genealógico para evitar una endogamia no planificada en el siguiente ciclo. En caso de obtener un mayor número de progenies, por ejemplo 64, se emplea un diseño en látice con las repeticiones apropiadas y mínimo doce palmas por parcela.

Conformación de la población de tipo Ténera/Pisífera

El objetivo primario de esta población es proveer progenitores tipo Pisífera, para producir semillas tipo Ténera, mediante cruzamientos Dura × Pisífera de

origen asiático y africano, respectivamente. Los cruzamientos segregantes Ténera × Ténera y las autofecundaciones Ténera son la fuente de las palmas progenitoras tipo Pisífera. En teoría, los cruzamientos Ténera × Ténera segregan 25% de palmas Dura, 50% de palmas Ténera y 25% de palmas Pisífera, y los cruzamientos Ténera × Pisífera, 50% de palmas Ténera y 50% de palmas Pisífera (Hartley, 1988). En la población T × T, el bajo porcentaje de palmas segregantes tipo Pisífera en cada progenie obliga a aumentar el tamaño de la parcela experimental, y como consecuencia de lo anterior, es más reducido el número de progenies por evaluar. El tamaño mínimo de la unidad experimental en estas progenies debe ser de 28 a 36 palmas (Breure & Verdooren, 1995), de las cuales teóricamente se esperan de siete a nueve palmas Pisífera.

Se elabora un plan de cruzamientos similar al descrito para la población Dura y con la misma metodología, con cinco a quince palmas Ténera seleccionadas. Un ejemplo de plan de cruzamientos se presenta en la tabla 3.3; en él una palma Ténera en ciclo de floración masculina se cruza con tres Ténera en ciclo de floración femenina, con lo cual se generan progenies Ténera × Ténera. En este plan una palma Ténera “masculina” es probada por tres Ténera “femeninas”.

Tabla 3.3. Plan de cruzamientos entre palmas tipo Ténera con base en un diseño de apareamientos Carolina Norte 1

		Progenitores masculinos						
		Ténera 1	Ténera 2	Ténera 5	Ténera 6	Ténera 8	Ténera 9	Ténera 11
Progenitores femeninos	Ténera 1	∅						
	Ténera 2	×	∅					
	Ténera 4	×	×	×				
	Ténera 7		×	×	×			
	Ténera 10			×	×	×		
	Ténera 12				×	×	×	
	Ténera 13					×	×	×
	Ténera 14						×	×
	Ténera 15							×

×: cruzamientos; ∅: autofecundaciones.

Fuente: Elaboración propia

Otros objetivos del plan de cruzamientos son generar variabilidad, complementar características de los dos progenitores y fijar características mediante autofecundación para explotar el vigor híbrido en los cruzamientos interpopulacionales (Reyes, 1985).

Las progenies que resultan del plan se siembran en un diseño experimental estándar como bloques completos al azar, con cuatro a cinco repeticiones por progenie y 36 palmas por repetición, con mínimo 27 palmas, como lo proponen Breure y Verdooren (1995). Hecho esto, queda conformada la población Ténera/Pisífera de origen africano para el SSRm, y se lleva control genealógico para evitar endogamias no planificadas.

Selección de palmas Dura F1 en la población Dura

En el capítulo 2 se describió la forma como se introdujo el germoplasma de palma de aceite en Colombia; de igual forma se indicó que el germoplasma de tipo Dura de origen asiático proviene de semillas de polinización abierta obtenidas en la Estación Experimental Lancetilla, en Honduras (Richardson, 1995). En esta estación también se tenían colecciones de origen africano, y esto, sumado al origen primario de *Elaeis guineensis*, que es africano, y al carácter alógamo de la especie, permite encontrar en la población introducida a Colombia algunos segregantes tipo Dura de origen africano (Hartley, 1974, 1969), que es necesario identificar y eliminar, de acuerdo con las siguientes características:

- Las palmas Dura de origen asiático producen pocos racimos, grandes y pesados; los frutos también son grandes y ovoides, y los raquídeos del racimo terminan en una espina corta y roma. El corte transversal de los frutos revela bajo contenido de pulpa y un cuesco grueso de forma circular, de 2 a 4 mm de espesor (Corley & Tinker, 2003).
- Las palmas Dura de origen africano producen muchos racimos, de peso y tamaño medianos; los frutos son grandes, de forma irregular, y los raquídeos del racimo terminan en una espina larga, delgada y puntiaguda. El corte transversal de los frutos revela mediano contenido de pulpa y un cuesco grueso de forma irregular, de 2 a 4 mm de espesor. Estas palmas son eliminadas del programa de mejoramiento (Kushairi et al., 2000).

Cuando las palmas de tipo Dura con características de origen africano tienen una frecuencia mayor de 2% en una familia o progenie, toda la familia debe ser descartada del proyecto de mejoramiento. Sin embargo, estas palmas no se erradican pues con ellas se conserva una competencia completa para las demás palmas en evaluación. Después de completar cinco años de registros de producción, se erradican todas las palmas Dura con características del origen africano.

Concluido un *ciclo completo de evaluación*, se llevan a cabo las acciones propias del sistema de selección combinada: selección de familias Dura × Dura, selección de palmas Dura F1 en las familias seleccionadas y selección masal de palmas Dura F1 en las familias descartadas, con los criterios de selección descritos en la tabla 3.1.

Selección de familias Dura × Dura

Esta selección se lleva a cabo de acuerdo con el comportamiento promedio de las familias Dura × Dura. La evaluación se hace con los criterios para selección de familias descritos en la tabla 3.1.

Selección de palmas Dura F1 en familias seleccionadas

Para la selección de palmas Dura F1, se valora su comportamiento individual, únicamente dentro de las familias seleccionadas. Se usan las variables y criterios de elección de palmas superiores en familias seleccionadas descritos en la tabla 3.1. Según el número de palmas superiores, se aplica una presión de selección de 5 a 10%, la cual proporciona suficiente número de palmas progenitoras para producir las progenes Dura F1 × Dura F1 del siguiente ciclo.

Selección masal de palmas Dura F1 en familias descartadas

La selección de palmas Dura F1 superiores en familias descartadas también se lleva a cabo por comportamiento, con base en los criterios descritos en la tabla 3.1. En este caso, la presión de selección es más estricta, entre 2 y 5%.

Una vez hecha la selección, se recolecta el polen de las palmas que se encuentren en ciclo masculino y con él se hacen cruzamientos (y una que otra autofecundación) con palmas Dura F1 seleccionadas de ciclo femenino, a fin de recombinar genes, generar variabilidad y hacer pruebas de progenies intrapoblacionales. Las progenies así obtenidas se llevan a siembra, lo que indica el inicio del segundo ciclo del SSRm en la población Dura de origen asiático.

Todas las palmas Dura F1 seleccionadas —en “Selección de palmas Dura F1 en familias seleccionadas” y “Selección masal de palmas Dura F1 en familias descartadas”— se clasifican según los siguientes tres grados, de acuerdo con la cantidad de características positivas que tengan:

- **Grado 1.** Agrupa palmas con cuatro criterios de selección positivos:
 - Producción de racimos (kg/palma/año)
 - Porcentaje de aceite/racimo
 - Número de racimos/palma/año
 - Peso promedio/racimo (kg)

La producción total de racimos (kg/palma/año) en el grado 1 se debe tanto al peso como al número de racimos (Bastidas, 1991).

- **Grado 2.** Incluye palmas con tres criterios de selección positivos:
 - Producción de racimos (kg/palma/año)
 - Porcentaje de aceite/racimo
 - Número de racimos/palma/año

En este caso, la producción (kg/palma/año) se sustenta más en el número de racimos que en su peso. Las palmas de grado 2 producen cosechas estables, con poca variación durante el año, y sus picos de cosecha no son tan pronunciados (Bastidas, 1991).

- **Grado 3.** Incluye palmas con tres criterios de selección positivos:
 - Producción de racimos (kg/palma/año)
 - Porcentaje de aceite/racimo
 - Peso promedio/racimo (kg)

En las palmas de grado 3, la producción (kg/palma/año) se sostiene más en el peso de los racimos que en el número de estos. Estas palmas tienden a producir picos de cosecha pronunciados, con alta variación durante el año (Bastidas, 1991).

Cada palma Dura F1 seleccionada como madre tiene un potencial de producción de 5.400 semillas germinadas/año. Esta cifra supone solo seis inflorescencias femeninas polinizadas/año, y cada una de ellas producirá 900 semillas germinadas diferenciadas del cultivar Ténera (híbrido Dura × Pisífera) (Bastidas et al., 2013; Figueredo, 1981; Peña et al., 2003).

Selección de palmas Ténera F1 y preselección de palmas Pisífera F1 en la población Ténera/Pisífera

Como se mencionó antes, el propósito principal de la población Ténera/Pisífera es proporcionar progenitores de tipo Pisífera para producir semillas Ténera mediante cruzamientos interpoblacionales con palmas tipo Dura. Otro propósito es seleccionar palmas superiores Ténera de origen africano, para avanzar al siguiente ciclo de selección.

Las palmas Pisífera se obtienen solo por segregación a partir de dos tipos de cruzamiento, Ténera × Ténera y Ténera × Pisífera, en las proporciones indicadas en la tabla 3.4.

Tabla 3.4. Proporciones teóricas de segregación en dos diferentes tipos de cruzamiento entre *Elaeis guineensis* para obtener palmas Pisífera

Tipos de cruzamiento	
Representación fenotípica	Representación genotípica
Ténera × Ténera	$Sh^+ Sh^- \times Sh^+ Sh^-$
↓	↓
25 % Dura 50 % Ténera 25 % Pisífera	25 % $Sh^+ Sh^+$ 50 % $Sh^+ sh^-$ 25 % $sh^- sh^-$
Ténera × Pisífera	$Sh^+ Sh^- \times sh^- sh^-$
↓	↓
50 % Ténera 50 % Pisífera	50 % $Sh^+ Sh^-$ 50 % $sh^- sh^-$

Nota:

Genotipo para fruto de tipo Dura con cuesco: $Sh^+ Sh^+$.

Genotipo para fruto de tipo Ténera con cuesco: $Sh^+ sh^-$.

Genotipo para fruto de tipo Pisífera sin cuesco: $sh^- sh^-$.

Sh: abreviatura del inglés *shell*, “cáscara” o “cuesco” en la palma de aceite, sugerida por Beirnaert en 1940 para el gen que determina la presencia de cuesco en el fruto (Ngando-Ebongue et al., 2011; Setiawati et al., 2018; Vieira da Cunha et al., 2010).

Fuente: Elaboración propia

La segregación en este tipo de cruzamientos impide establecer lotes experimentales con palmas 100 % tipo Pisífera o 100 % tipo Ténera. En el proceso de selección de palmas Ténera y de preselección de palmas Pisífera, lo primero que se hace es clasificar todas las palmas de la población Ténera/Pisífera según su tipo.

Identificación del tipo de palma

Los tipos de palma se clasifican según la estructura interna de su fruto. De cada palma en producción se corta un racimo, de este último se toman varios frutos y cada uno de ellos se corta transversalmente para observar su estructura interna. Luego se aplican los siguientes criterios:

- Palma Dura: fibras dispersas en la pulpa, y cuesco grueso, con espesor de 2 a 4 mm (figura 3.2b) (Müller & De Andrade, 2010).

- Palma Pisífera: fruto sin cuesco (característica común), pero con fibras agrupadas en el centro de la pulpa; en ocasiones presenta una almendra pequeña (endospermo) rodeada por un anillo de fibras (Müller & De Andrade, 2010).
- Palma Ténera: en el fruto, un anillo de fibras alrededor de un cuesco delgado, con menos de 2 mm de espesor (figura 3.2a), aunque algunas palmas producen frutos de cuesco más grueso. El tipo Ténera proviene de la hibridación intraespecífica de palmas Dura y Pisífera (Müller & De Andrade, 2010).



Figura 3.2. Identificación del tipo de palma según grosor de endocarpio. a. Ténera; b. Dura.

Fotos: Leidy Paola Moreno Caicedo

Cumplido este requisito, se siguen las acciones propias del sistema de selección combinada, como se hizo con la población Dura: selección de familias, selección de palmas superiores dentro de cada familia seleccionada y selección de palmas superiores en las familias descartadas. En la población Ténera/Pisífera se lleva a cabo una actividad adicional, la preselección de palmas Pisífera F1 en las familias seleccionadas.

Selección de familias Ténera x Ténera

Se lleva a cabo de acuerdo con el comportamiento de las palmas Dura y Ténera segregadas en cada familia. Ambos tipos se evalúan conforme a los criterios de la tabla 3.1, con la siguiente variación:

1. Se seleccionan familias Ténera × Ténera con base en el comportamiento de las palmas segregadas de tipo Dura.
2. Se seleccionan familias Ténera × Ténera con base en el comportamiento de las palmas segregadas de tipo Ténera.

Selección de palmas Ténera F1 en familias seleccionadas

Esta elección se lleva a cabo según el comportamiento individual de las palmas y solo dentro de las familias seleccionadas. Se emplean los mismos criterios y variables descritos en la tabla 3.1.

Una vez seleccionadas las palmas Ténera F1, se recolecta el polen de las que se encuentren en ciclo masculino, y con él se hacen cruzamientos con palmas Ténera F1 seleccionadas en ciclo femenino, con el fin de recombinar genes, generar variabilidad y hacer pruebas de progenie intrapoblacionales. Las progenies así obtenidas se llevan a siembra, lo que indica el inicio del segundo ciclo del SSRm en la población Ténera/Pisífera. Las palmas Ténera F1 solo se necesitan para producir progenies intrapoblacionales y avanzar al siguiente ciclo de selección; por lo tanto, su calidad es más importante que su cantidad. A estas palmas se les aplica alta presión de selección, entre 2 % y 5 %, lo cual proporciona suficiente número de individuos para producir las progenies Ténera F1 × Ténera F1 y Ténera F1 × Pisífera.

Selección masal de palmas Ténera F1 en familias descartadas

Esta elección también se realiza según comportamiento individual, con una presión más estricta que en las familias seleccionadas, de 2 a 3 %, y con los criterios descritos en la tabla 3.1.

Preselección de palmas Pisífera en familias seleccionadas

El proceso de selección de progenitores Pisífera es diferente al de selección de progenitores Dura en la población de tipo Dura. Las palmas Pisífera presentan

alta esterilidad femenina (Forster et al., 2017; Setiawati et al., 2018); algunas de ellas producen frutos, que en su mayoría son partenocárpicos, y por tal razón estas palmas solo se emplean como progenitores masculinos, donadores de polen.

Las palmas de tipo Pisífera son preseleccionadas por su fenotipo dentro de las familias seleccionadas Ténera x Ténera; en cuanto a características determinantes de la producción, la preselección de las Pisífera se realiza con base en el desempeño de sus hermanas Dura y Ténera, segregadas en cruzamientos T x T. El procedimiento es el siguiente:

- En las familias seleccionadas Ténera x Ténera se escogen todas las palmas Pisífera de mejor fenotipo, de acuerdo con características morfológicas relacionadas con la acumulación de biomasa.
- Las palmas elegidas son calificadas según su grado de fertilidad femenina, con los criterios indicados en la tabla 3.5.
- Se preseleccionan todas las palmas Pisífera medianamente fértiles. Este tipo de palmas, cruzadas con las Dura, producen descendencias Ténera con frutos de cuesco delgado (Figueredo, 1981; Hartley, 1988).
- Se lleva a cabo un plan de cruzamientos con polen de palmas Pisífera F1 preseleccionadas y palmas de tipo Dura F1 seleccionadas en la población Dura, para establecer pruebas de progenies interpoblacionales DF1 x PF1.

Los criterios más importantes son el porcentaje de frutos normales, el tamaño de la almendra y el porcentaje de racimos malogrados.

Las palmas de tipo Pisífera empleadas como padres tienen un potencial de producción de semillas (descendientes) mayor que los ejemplares tipo Dura. Con el polen de una palma Pisífera adulta se pueden producir unas 3.240.000 semillas/año (Bastidas et al., 2013), e incluso algunos consideran un potencial de producción de varios millones más de semillas/año (Dumortier & Konimor, 1999). Por esto, la preselección de palmas Pisífera debe ser más estricta que la de palmas Dura, con una presión de selección de máximo 2 % de ejemplares Pisífera preseleccionados.

Tabla 3.5. Criterios para clasificar palmas de tipo Pisífera por su grado de fertilidad

Criterio	Fértiles	Medianamente fértiles	Estériles
Número de racimos/palma/año	Más de 12	Menos de 12	Inflorescencias malogradas*
Racimos malogrados (%)	20 a 40	Más de 40	90 a 100
Peso de racimo promedio (kg)	Más de 6	Menos de 6	0
Tamaño de la almendra	Mediana a grande	Pequeña	Sin almendra
Frutos normales por racimo (%)	Más de 50	Menos de 50	0
Tamaño del fruto	Mediano a grande	Mediano a pequeño	Pequeño

* Una inflorescencia malograda se produce cuando las flores femeninas no son fecundadas, y como consecuencia la inflorescencia muere. El aborto de una inflorescencia es diferente, ocurre en las hojas del meristemo, tiempo antes de la emergencia de la hoja portadora de la inflorescencia (Bastidas et al., 2013).

Fuente: Elaboración propia

Pruebas de progenies Ténera F1

La selección definitiva de palmas Pisífera —confirmación de las preseleccionadas— se realiza mediante pruebas de progenies interpoblacionales Ténera F1, producidas por cruzamiento de palmas Dura F1 de la población Dura con polen de palmas Pisífera F1 preseleccionadas en la población Ténera/Pisífera.

Una prueba de progenies es una metodología que permite seleccionar progenitores, estimar el valor genético y la capacidad hereditaria de un progenitor masculino, según el desempeño de su descendencia en varios ambientes. Las pruebas de progenies en *E. guineensis* tienen varios propósitos, entre ellos confirmar el potencial productivo de los progenitores Pisífera usados como padres, los cuales son estériles en su parte femenina (Kushairi et al., 2000); valorar el potencial productivo de las progenies Ténera, y obtener estimaciones confiables de la habilidad combinatoria general y específica de los progenitores (Sambanthamurthi et al., 2009; Forster et al., 2017).

Una prueba de progenies Ténera F1 empieza con el plan de cruzamientos Dura F1 x Pisífera F1, y en él se debe emplear el mayor número posible de palmas Pisífera preseleccionadas. Este plan se lleva a cabo con base en el diseño genético Carolina Norte I, porque las palmas Pisífera solo pueden usarse como progenitores masculinos, es decir, por su polen. A fin de valorar

el potencial productivo de las Pisífera, cada una de ellas se debe cruzar con tres o cuatro palmas tipo Dura (Sambanthamurthi et al., 2009), ya que estas, por su comportamiento productivo conocido, cumplen la función de probadoras (tabla 3.6).

Tabla 3.6. Ejemplo de un diseño de cruzamientos Carolina Norte 1, donde N familias Ténera se emplean en prueba de progenies, y n palmas Pisífera son valoradas, cada una de acuerdo con cinco palmas Dura seleccionadas por su buen desempeño productivo

		Progenitores masculinos					
		Pisífera 1	Pisífera 2	Pisífera 3	Pisífera 4	Pisífera 5	Pisífera n
Progenitores femeninos	Dura 1	x					
	Dura 2	x	x				
	Dura 3	x	x	x			
	Dura 4	x	x	x	x		
	Dura 5		x	x	x	x	
	Dura 6			x	x	x	
	Dura 7				x	x	
	Dura 8					x	
	Dura n						x

x: cruzamiento

Fuente: Elaboración propia

Como se mencionó antes, la baja densidad de siembra de la palma de aceite –143 palmas/ha– impide evaluar un número alto de progenies. Por tal razón, es apropiado establecer algunas pruebas de progenies en plantaciones particulares, hasta evaluar todos los progenitores Pisífera. El diseño experimental para la siembra de las pruebas depende de la cantidad de progenies Ténera F1, tal como se indica a continuación:

- Con más de 35 progenies, se emplea un diseño látice con repeticiones necesarias, cada una con doce palmas (unidad experimental mínima).
- Con menos de 35 progenies, se usa un diseño de bloques completos dispuestos al azar con tres a cuatro repeticiones; en este caso, la unidad experimental tendrá de doce a 16 palmas.

Criterios para evaluar las progenies Ténera F1

Los criterios aplicados en las pruebas de progenies son los mismos usados para selección de palmas en las familias seleccionadas (tabla 3.1). Una vez concluidas estas pruebas, termina el *primer ciclo de selección recurrente*.

Pruebas de progenies intrapoblacionales Dura F1 × Dura F1

Con un plan de cruzamientos entre palmas Dura F1 seleccionadas en la población Dura, similar al ejemplo presentado en la tabla 3.2, se inicia del *segundo ciclo del SSRm* para esta población. Las progenies F2 resultantes del plan constituyen la prueba de progenies intrapoblacionales Dura F1 × Dura F1. Estas pruebas se llevan a cabo de forma simultánea con las pruebas de progenies interpoblacionales Ténera F1 y con las de progenies intrapoblacionales Ténera F1.

En este segundo ciclo del SSRm es necesario introducir nuevo germoplasma en el plan de cruzamientos, conservando el origen genético de la población Dura. Para lograrlo, el germoplasma introducido debe haberse originado en el continente asiático. El objetivo primario de estas pruebas es seleccionar la mayor cantidad de palmas Dura F2, para utilizarlas como progenitoras y avanzar al siguiente ciclo de selección. El diseño experimental de siembra es de bloques completos al azar, similar al de las pruebas de progenies Dura × Dura.

Pruebas de progenies intrapoblacionales Ténera F1 × Ténera F1

Con un plan de cruzamientos entre palmas Ténera F1 seleccionadas en la población Ténera/Pisífera, similar al del ejemplo presentado en la tabla 3.3, se inicia el *segundo ciclo del SSRm* para esta población. Las progenies resultantes del plan constituyen la prueba de progenies intrapoblacionales Ténera F1 × Ténera F1. Estas pruebas se llevan a cabo al mismo tiempo que las pruebas de progenies interpoblacionales Ténera F1 y que las de progenies intrapoblacionales Dura F1.

En este segundo ciclo del SSRm es necesario introducir nuevo germoplasma en el plan de cruzamientos, conservando el origen genético de la población

Ténera/Pisífera. En este caso, el germoplasma introducido debe haberse originado en el continente africano. El objetivo primario de estas pruebas es seleccionar palmas Ténera F2 y preseleccionar palmas Pisífera F2 a fin de utilizarlas como progenitoras y avanzar al siguiente ciclo de selección. El diseño experimental de siembra es de bloques completos al azar, similar al usado en la conformación de la población Ténera/Pisífera.

Referencias

- Alvarado, A., Escobar, R., & Peralta, F. (2010). El programa de mejoramiento genético de la palma de aceite de ASD Costa Rica y su contribución a la industria. *ASD Oil Palm Papers*, (34), 17-32. <https://asd-ec.com/wp-content/uploads/2021/10/ASD-OPP-No.34-2009-min.pdf>
- Amblard, P., Billotte, N., Cochard, B., Durand, T., Jacquemard, C. J., Louise, C., Novy, B., & Potier, F. (2004). El mejoramiento de la palma de aceite *E. guineensis* y *E. oleifera* por el CIRAD-CP. *Palmas*, 25(número especial, tomo II), 306-310.
- Asemota, O., & Conaire, B. (2010). Identification of moisture stress tolerant oil palm genotypes. *African Journal of Agricultural Research*, 5(22), 3116-3121. https://academicjournals.org/article/article1381319388_Asemota%20and%20Conaire.pdf
- Bakoumé, C. (2016). Genetic diversity, erosion, and conservation in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). In *Genetic diversity and erosion in plants* (pp. 1-33). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25954-3_1
- Bastidas, P. S. (1991). *Sistema de mejoramiento en palma africana en El Mira-Tumaco, Colombia* [Documento]. 11.º Curso Corto: Metodología para la Producción de Semilla Comercial de Palma Aceitera Africana, ago.-sept. 1989, Nariño, Colombia (n.º PROCIAND-IICA F03 I59). Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura [IICA].
- Bastidas, P. S., Peña, R. E., & Reyes, C. R. (2013). *Preguntas sobre palma de aceite *Elaeis guineensis* Jacq., palma nolí *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés y los híbridos interespecíficos nolí x palma de aceite (*E. oleifera* x *E. guineensis*)*. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica). <https://doi.org/10.21930/978-958-740-161-5>
- Breure, C. J. (1987a). Selección de progenitores de la palma de aceite con base en el índice de racimos y productividad en Nueva Bretaña Occidental. *Palmas*, 8(2), 39-40.

- Breure, C. J. (1987b). *Factors associated with the allocation of carbohydrates to bunch dry matter production in oil palm (Elaeis guineensis Jacq.)*. Harrisons Fleming Advisory Services Limited.
- Breure, C. J. (1988). *Metodología para el análisis fisicoquímico de racimos: reporte sobre visita a Colombia palma de aceite y palma de coco: consultoría para ICA*. Harrisons Fleming Advisors Services Limited.
- Breure, C. J. (2011). Tasa de expansión foliar: un criterio para identificar materiales de siembra de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) que pueden sembrarse a altas densidades. *Revista Oil Palm Papers*, 36, 1-13.
- Breure, C. J., & Verdooren, L. R. (1995). Guidelines for testing and selecting parent palms in oil palm: Practical aspects and statistical methods. *ASD Oil Palm Papers*, (9), 32-50.
- Chin, S. (2004). Selecting the ideal oil palm: What you see is not necessarily what you get! *Journal of Oil Palm Research*, 16(2), 121-128. <http://jopr.mpob.gov.my/wp-content/uploads/2013/09/jopr16dec2004-soh.pdf>
- Comstock, R. E., & Robinson, H. F. (1952). Estimation of average dominance of genes. In J. W. Gowen (ed.), *Heterosis: A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* (pp. 494 - 516). Iowa State University Press. <https://www.iastatedigitalpress.com/plugins/books/35/chapter/285>
- Comstock, R. E., Robinson, H. F., & Harvey, P. H. (1949). A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agronomy Journal*, 41(8), 360-367. <https://doi.org/10.2134/agronj1949.00021962004100080006x>
- Corley, R. H. V., Rao, V., Palat, T., & Praiwan, T. (2017). Breeding for drought tolerance in oil palm. *Journal of Oil Palm Research*, 30, 26-35. <https://doi.org/10.21894/jopr.2017.0011>
- Corley, R. H. V., & Tinker, P. B. (2003). *The oil palm*. Oxford Blackwell Science Ltda.; Blackwell Publishing Company. <https://doi.org/10.1002/9780470750971>
- Dumortier, F. (2004). Mejoramiento de progenies de altos rendimientos en Dami OPRS. *Palmas*, 25(número especial, tomo II), 276-282.

- Dumortier, F., & Konimor, J. (1999). Selection and breeding progress in planting material at Dami OPRS, Papua New Guinea. In *Seminar on sourcing of oil palm planting materials for local and overseas joint-ventures* (pp. 142-170). Palm Oil Research Institute.
- Falconer, D. S. (1984). *Introducción a la genética cuantitativa* (14.ª ed.). Compañía Editorial Continental S. A.
- Figueredo, V. P. (1981). Técnicas sobre producción de semilla mejorada y el establecimiento de viveros en la palma africana de aceite. *Temas de Orientación Agropecuaria*, (149), 71-81.
- Forster, B. P., Sitepu, B., Setiawati, U., Kelanaputra, E. S., Nur, F., Rusfiandi, H., Rahmah, S., Ciomas, J., Anwar, Y., Bahri, S., & Caligari, P. D. (2017). Oil palm (*Elaeis guineensis*). In *Genetic improvement of tropical crops* (pp. 241-290). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59819-2_8
- Hallauer, A. R., Carena, J. M., & Miranda, J. B. (1981). Quantitative genetics in maize breeding. In *Handbook of plant breeding* (pp. 205-265). Iowa State University Press.
- Hallauer, A. R., Russell, W. A., & Lamkey, K. R. (1988). Corn breeding. In G. F. Sprague & J. W. Dudley (eds), *Corn and corn improvement* (Vol. 18, 3.ª ed., pp. 463-564). American Society of Agronomy. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr18.3ed.c8>
- Hartley, C. W. S. (1969). Oil palm research in Colombia with special reference to selection, breeding seed production and supply [Informe de la visita realizada a las plantaciones de palma de Colombia entre 23 de mayo y 11 de junio de 1969]. En *Informes técnicos de 1969* (Tomo 1, Programa Oleaginosas Perennes, Regional 5). Instituto Colombiano Agropecuario (ICA).
- Hartley, C. W. S. (1974). *Oil palm research and development in Colombia* [Informe presentado al Instituto Colombiano Agropecuario (ICA)].
- Hartley, C. W. S. (1988). *The oil palm, Elaeis guineensis Jacq.* (3.ª ed.). Longman Group U.K.
- Kushairi, A., Rajanaidu, N., Jalam, B. S., Mohd Rafii, Y., & Mohd Din, A. (2000). Materiales de siembra de palma de aceite del Porim. *Palmas*, 21(3), 51-63.
- Lobo, M. (2008). Importancia de los recursos genéticos de la agrobiodiversidad en el desarrollo de sistemas de producción sostenibles. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 9(2), 19-30. https://doi.org/10.21930/rcta.vol9_num2_art:114

- Márquez, S. F. (1985). *Genotecnica vegetal: métodos, teoría, resultados* (Tomo I). AGT Editor S. A.
- Millán, E., Ruiz, R., & Romero, H. (2017). *Criterios de cosecha en cultivares híbridos: características que evalúan el punto óptimo de cosecha en palma de aceite* [Guía de bolsillo]. <http://repositorio.fedepalma.org/handle/123456789/107649>
- Molina, G. J. D. (1992). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (Algunas implicaciones en genotecnica)* (1ª ed.). AGT Editor S. A.
- Müller, A. A., & De Andrade, E. B. (2010). Aspectos gerais sobre a fenologia da cultura da palma de óleo. Em A. R. Filho & P. E. Ferreira da Motta, *Zoneamento agroecológico, produção e manejo para a cultura da palma de óleo na Amazônia* (pp. 83-92). Embrapa Solos. <http://www.abrapalma.org/pt/wp-content/uploads/2015/01/ABRAPALMA-Tudo-Sobre-Palma.pdf>
- Murugesan, P., Aswathy, G. M., Kumar, K. S., Masilamani, P., Kumar, V., & Ravi, V. (2017). Oil palm (*Elaeis guineensis*) genetic resources for abiotic stress tolerance: A review. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 87(5), 571-579. <https://doi.org/10.56093/ijas.v87i5.70087>
- Narváez, J., Chilito, L., & Bastidas, P. S. (1996). Determinación de la madurez óptima de cosecha para la palma de aceite en la región de Tumaco, Nariño. *Palmas*, 17(4), 15-22.
- Ngando-Ebongue, G. F., Ajambang, W. N., Koono, P., Lalu Firman, B., & Arondel, V. (2011). Oil palm. In *Technological innovations in major world oil crops* (Vol. 1, pp. 165-200). https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0356-2_7
- Peña, R. E., Bastidas, P. S., Reyes, C. R., & Rankin, C. J. (2003). *Procedimiento técnico para la producción de semilla de palma de aceite (Elaeis guineensis Jacq.) de material mejorado obtenido por Corpoica en el C.I. El Mira*. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica).
- Preciado, C. A., Bastidas, S., Betancourth, C., Peña, E., & Reyes, R. (2011). Predicción y control de la cosecha en el híbrido interespecífico *Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis* en la zona palmera occidental I. I. Determinación del periodo de madurez para obtener racimos con alto contenido de aceite. *Revista Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 12(1), 5-12. https://doi.org/10.21930/rcta.vol12_num1_art:210
- Rey, B. L., Ayala, D. I. M., Ruiz, R. R., Gómez, C. P. L., Reyes, R. A., & Martínez, M. D. (2004). Evaluación y selección de materiales Dura en plantaciones comerciales de palma de aceite *Elaeis guineensis* Jacq. *Palmas*, 25(número especial, tomo II), 330-338.

- Reyes, C. P. (1985). *Fitogenotécnica básica y aplicada* (1.ª ed.). AGT Editor, S. A.
- Reyes, R., Riaño, N. M., Chinchilla, C., & Ibarra, L. N. (2014). Physiological response of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) to soil water availability under field conditions in Tumaco, Colombia. *Revista Oil Palm Papers* 42, 11-20. <https://agriperfiles.agri-d.net/display/AS-pub-B65F43EBDE0DE67A96B3D22D47839DB4>
- Richardson, D. L. (1995). La historia del mejoramiento genético de la palma aceitera en la compañía Unit Fruit en América. *ASD Oil Palm Papers* (11), 1-22.
- Rocha, C. R. N., Rodrigues, L. M. R., Teixeira, P. C., Lopes, R., Da Cunha, V. R. N., De Macedo, V. J. L., De Moraes, R. R., & De Lima, A. W. A. (2010). Manejo sustentável para a cultura da palma de óleo: cobertura do solo e cultivos intercalares. Em A. R. Filho & P. E. Ferreira da Motta, *Zoneamento agroecológico, produção e manejo para a cultura da palma de óleo na Amazônia* (pp. 127-135). Embrapa Solos. <http://www.abrapalma.org/pt/wp-content/uploads/2015/01/ABRAPALMA-Tudo-Sobre-Palma.pdf>
- Rojas, C. L. A. (1981). Labores de establecimiento y mantenimiento del cultivo. *Temas de Orientación Agropecuaria*, (149), 82-92.
- Sambanthamurthi, R., Singh, R., Kadir, A. P. G., Abdullah, M. O., & Kushairi, A. (2009). Opportunities for the oil palm via breeding and biotechnology. In S. M. Jain & P. M. Priyadarshan (eds.), *Breeding plantation tree crops: Tropical species* (pp. 377-421). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-71201-7_11
- Setiawati, U., Sitepu, B., Nur, F., Forster, B. P., & Dery, S. (2018). *Crossing in oil palm: A manual* (Vol. 6). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781786395917.0000>
- Sinisterra, K., Caicedo, A., Castilla, C., Ceballos, D., Palacio, M., Cortés, Í, Camperos Reyes, J. E., Ayala, I., & Mosquera-Montoya, M. (2019). Validación del punto óptimo de cosecha en el cultivar híbrido interespecífico O × G Corpoica (Cereté × Deli y Cereté × Yangambi). *Ceniavances*, (189).
- Soh, A. C. (2012). Breeding and genetics of the oil palm. In *Palm oil* (pp. 31-58). AOCs Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-9818936-9-3.50005-8>
- Sterling, F. (1993). Modelo de selección y mejoramiento de PIPA/ASD: objetivos y necesidades del palmicultor del futuro. *Palmas*, 14(número especial), 26-39.

- Tiessen, A. (2012). *Fundamentos de mejoramiento genético vegetal: conceptos básicos de genética, biología molecular, bioquímica y fisiología vegetal*. Editorial Académica Española.
- Vallejo, R. G. (1978). Mejoramiento genético de la palma africana. Palma africana de aceite. *Manual de Asistencia Técnica* (22), 97-144.
- Vallejo, R. G. (1981). Mejoramiento genético. *Temas de Orientación Agropecuaria*, (149), 49-70.
- Vallejo, F. A., Espitia, M. M., Checa, C. O., Lagos, T. C., Salazar, V. F., & Restrepo, S. E. (2005). *Análisis estadístico para los diseños genéticos en fitomejoramiento*. Universidad Nacional de Colombia.
- Vallejo, F. A., & Estrada, E. I. (2013). *Mejoramiento genético de plantas* (2.^a ed.). Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/52016>
- Vencovsky, R. (1972). *Princípios de genética quantitativa*. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz; Universidade de São Paulo (ESALQ-USP).
- Vieira da Cunha, R. N., Lopes, R., Gomes Júnior, R. A., Lobato Rodrigues, M. R., Teixeira, P. C., Carvalho da Rocha, R. N., & Alves de Lima, W. A. (2010). Material genético utilizado para a produção sustentável da cultura da palma de óleo na Amazônia. Em A. R. Filho & P. E. Ferreira da Motta, *Zoneamento agroecológico, produção e manejo para a cultura da palma de óleo na Amazônia* (pp. 93-100). Embrapa Solos. <http://www.abrapalma.org/pt/wp-content/uploads/2015/01/ABRAPALMA-Tudo-Sobre-Palma.pdf>