# **LEGITIMIDAD EN EL MEJORAMIENTO**

# genético de la palma de aceite – Una revisión

# ILLEGITIMACY IN OIL PALM Breeding - A Review

#### **AUTORES**

#### Corley, RHV

Highlands, New Roas, Great Barford, Bedford MK44 3LQ, United Kingdom. E-mail: herewardo@aol.com

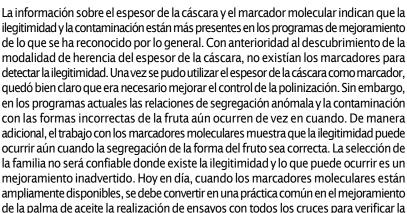
#### Palabras CLAVE

Contaminación, formas del fruto, marcadores moleculares, espesor de la cáscara.

Contamination, fruit forms, molecular markers, segregation, shell thickness.

Tomado de: Journal of Oil Palm Research v.17 june 2005, p.64-69 Traducido por Fedepalma.

### RESUMEN



## legitimidad. En el presente estudio se analizan los requisitos.

# Summary

Shell thickness and molecular marker data indicate that illegitmacy and contamination are more widespread in oil palm breeding programmes than is usually acknowledged. Before the discovery of the mode of inheritance of shell thickness, no markers were available to detect illegitimacy. Once shell thickness could be used as a marker, it became clear that control of pollination needed improvement. However, in present day programmes anomalous segregation ratios and contamination with the wrong fruit



forms still occur from time to time, and work with molecular markers shows that illegitimacy may occur even when fruit form segregation is correct. Where there is illegitimacy, family selection will be unreliable, and inadvertent inbreeding may take place. Now that molecular markers are widely available, it should be standard practice in oil palm breeding to test all crosses for legitimacy. The requirements for this are discussed.



#### Introducción

Es necesario por varias razones conocer el parentesco de las familias y de los individuos en cualquier programa de mejoramiento. Los expertos en mejoramiento de la palma de aceite usan las plantas individuales dentro de las mejores familias. Esta selección es efectiva solo si las familias han sido identificadas en forma correcta, y si son realmente familias; en otras palabras, que todos los individuos tengan el mismo parentesco. De igual modo, se ha utilizado la prueba de progenie, se evalúan las palmas padres individuales sobre la base de su desempeño. Esto no tendría validez si parte de la progenie es ilegítima.

Una de las características notables de los programas de mejoramiento de la palma de aceite es la base genética estrecha de algunas de las poblaciones ancestrales. Por su naturaleza, la palma es de polinización cruzada y la endogamia causa una reducción en cuanto al rendimiento (Hardon, 1970; Luyindula et al., en la prensa). Para asegurarse que los padres utilizados para la producción de semillas de híbridos comerciales no estén relacionados, los especialistas en mejoramiento de palma de aceite dependen del pedigrí (e.g., Rosenquist, 1986). Para que un pedigrí sea de utilidad, es necesario que se hagan los cruces en forma correcta.

Es difícil lograr la polinización controlada de las palmas de aceite, además está sujeta a varias fuentes de error; se han publicado descripciones detalladas sobre los métodos, revisiones necesarias y procedimientos de control de calidad (Donough et al., 1993; Chin, 1999; Rao y Kushairi 1999); sin embargo, no hay claridad sobre si estas prácticas de control fueron adoptadas en el pasado.

Entre los posibles problemas se tiene el daño a las bolsas causado por las ratas, ardillas, espinas de la palma de aceite o simplemente por el uso repetido de las mismas; los polinizadores entran a las bolsas dañadas causando la contaminación por el polen ilegítimo. En algunas inflorescencias femeninas, las *flores mascu*linas acompañantes podrían producir polen viable (Beiranert, 1935), para que pueda ocurrir algo de autopolinización. Debido al riesgo de errores obvios, por lo general la polinización está sujeta a una supervisión cuidadosa, sin embargo, los errores también pueden ocurrir en la recolección del polen o en el almacenamiento del mismo, en la marcación de los racimos, en el almacén de semillas o en el vivero, al igual que durante la siembra en el campo de los ensayos. El objetivo de este estudio es mostrar que la ilegitimidad y la contaminación (algunas palmas ilegítimas en una familia) están a lo mejor más diseminadas en los programas de mejoramiento de la palma de aceite que lo que con frecuencia se tiene registrado.

# ESPESOR DE LA CÁSCARA E ILEGITIMIDAD

El espesor de las cáscaras es un componente importante en el rendimiento, tal como lo han comentado Beirnaert y Vanderweyen (1941). El control se hace mediante un solo gen y la forma de la fruta de las palmas dentro de las familias puede revelar la existencia de cruces ilegítimos y contaminados de dos maneras. Cuando se presentan formas inesperadas de frutos es un indicio de que existen problemas; entre los ejemplos figuran Teneras (T) de cáscaras delgadas en una familia de dura x dura de cáscaras gruesas, D en un cruce de dura x pisifera (P) con cáscara delgada, o P sin cáscara en un cruce TxD. En algunos casos la forma inesperada del fruto no es el único contaminante; por ejemplo, si resultan las Ts en un cruce DxD de la contaminación con polen de *Tenera*, algunas de las *Duras* en la familia también serán ilegítimas.

ico

La segunda como la forma de la fruta puede indicar contaminación es mediante las relaciones de segregación, las cuales son diferentes en términos estadísticos de las expectativas Mendelianas. Esto es de menor utilidad, ya que los bajos niveles de contaminación no van a alterar de manera significativa la relación de segregación a menos que se involucre a un gran número de palmas. Por ejemplo, en un cruce TxT con 80 palmas, un número típico por familia en un programa de mejoramiento de palma, una contaminación con polen de *dura* del 30% daría los siguientes números:

Polen legítimo T	14D	28T	14P
Polen ilegítimo D	12D	12T	-
Total	26D	40T	14P

Estos números, comparados con un 20:40:20 esperado darían un valor Chi² de 3.6 (probabilidad de un mayor valor = 5,8%). Así las cosas, debe ocurrir una contaminación de más del 30% antes que la relación de segregación se diferencia de manera significativa de 1:2:1 D:T:P esperada.

Se debe notar que la identificación de las formas de la fruta puede ser difícil con frecuencia. Las Ds de cáscara muy delgada pueden clasificarse como T; es esencial buscar el diagnóstico de las fibras del mesocarpio en un T, lo que se ve como un anillo alrededor de la almendra en cortes transversales de fruta. Otra posible fuente de error es la existencia de Ps fértiles, las cuales tienen pequeñas cantidades de tejido lignificado al lado de la almendra. El tejido no rodea completamente la almendra para formar la cáscara, sin embargo, es perceptible en cortes transversales de fruta.

El trabajo de Beirnaert y Vanderweyen fue publicado hace alrededor de 60 años, pero muchos informes anuales y otras publicaciones aún no mencionan la segregación de la forma de la fruta. Tal como lo muestran los ejemplos antes mencionados, queda claro que muchos programas de mejoramiento han incluido cruces ilegítimos y contaminados. Sin embargo, no queda claro hasta qué punto esto ha sido reconocido.

#### Palma SP540

Después de la Primera Guerra Mundial se inició un trabajo muy serio sobre mejoramiento en Sumatra.

Una de las palmas más importantes fue la *Tenera* SP540 en Sungei Pantjur, la cual fue parte de una consignación de semillas enviada por el director de los Jardines Botánicos de Eala en el Congo. Se registró esta semilla como palma Djongo *Tenera* del programa Yangambi (Rosenquist, 1986). Sobrevivió un total de 13 palmas de vivero: de éstas, ocho eran Ds y cinco Ts, así que la semilla Djongo era aparentemente un cruce de polinización abierta de TxD o TxT.

La Figura 1 muestra que la SP540 fue uno de los ancestros de las *Pisíferas* Avros usadas ampliamente en la producción de semillas en Indonesia, Malasia, Papua Nueva Guinea y Costa Rica (Rajanaidu y Jalan, 1999). Como ha sido publicado con frecuencia, el pedigrí muestra una familia Pol 820 como uno propio de SP540. Sin embargo, la familia solo tenía dos Ps entre 123 palmas (Hartley, 1977), mientras se esperaban alrededor de 30 de uno propio de T. Hartley no mencionó el número de Ds y Ts en la familia, pero una prueba Chi<sup>2</sup> muestra que la desviación de la segregación esperada de 1:3 P:D+T es muy significativa. Así, la familia Pol 820 era posible un cruce de distinto tipo de TxD predominantemente ilegítimo (a lo mejor algo del polen T estuvo presente para dar las dos Ps en la familia). En ese momento no se entendía la herencia del espesor de la cáscara, por tanto esa ilegitimidad no era reconocida. El trabajo reciente que se ha hecho con los marcadores moleculares sustentan esto, ya que hubo mayor grado de heterocigosidad en la familia Avros DM742 (Figura 1) de lo esperado del pedigrí (Mayes, 1995).

Con frecuencia se refieren al material Avros como 75% *Dongo*, sin embargo, si la SP540 viene de una semilla de polinización abierta y la Pol 820 es ilegítima, podría haber menos de 20% de genes de la palma Djongo en el material Avros que se tiene hoy en día.

#### Primeros trabajos con Teneras y Pisíferas en Malasia

El trabajo de selección se inició en la población Deli *Dura* en Malasia antes de la Segunda Guerra Mundial. A raíz de la publicación de la Teoría Congo sobre la herencia del espesor de la cáscara se aumentó el interés en las Ts y las Ps. Se importó el polen de África y se hicieron los cruces DxT. La segregación de las formas de la fruta en los cruces realizados en

Vol. 27 No. 2, 2006 PALMAS

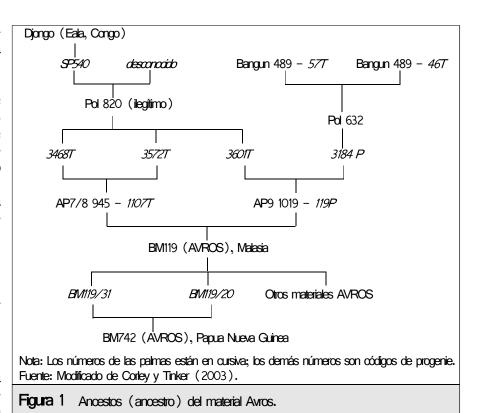
la década de los cincuenta fue incorrecta con cierta frecuencia: de 24 cruces DxT en un programa, siete presentaron relaciones de segregación que se diferenciaban de manera significativa de lo esperado 1:1 D:T, con base en una prueba Chi<sup>2</sup> (Rosenquist, comunicación personal, 1994). En todos éstos, con excepción de uno, hubo un exceso de Ds. Entre casi 3.000 palmas de cruces DxP en el mismo programa, 22% era Ds.

Oil Palms of Malaya hizo las primeras siembras comerciales de DxP en 1958. Una

muestra aleatoria de 20 palmas de la plantación OPM de 1958 incluía 13 Ds (Corley, inédito); ésta es una pequeña muestra, pero para una distribución binaria, los límites de confianza del 95% para la población como un todo están entre 41 y 85% de D (Snedecor y Cochran, 1966). Una muestra similar de 20 palmas de una siembra de 1.960 incluía 17 Ds; los límites de confianza para esa población están del 62 al 97 de D. Por tanto estas siembras tuvieron un alto grado de ilegitimidad. Probablemente la fuente de contaminación con el polen D habrían sido otras Ds alrededor de las madres.

#### Programa de mejoramiento de Camerún

En los ensayos sembrados en Camerún a mediado de los años sesenta, las segregaciones de la forma de la fruta mostró numerosos errores (Langham, RM, inédito). De los 132 cruces sembrados en 1966 y 1967, de éstos 42 mostraron unas desviaciones significativas sobre las relaciones de segregación esperadas o contaminación con formas de fruto incorrectas. Nunca se tuvo claridad sobre las causas de los errores, sin embargo, 17 cruces de DxD estuvieron



contaminados, con un promedio de 8% de las Ts. Probablemente estos cruces se hicieron en bloques que contenían muchas Ts, así que la contaminación con polen de las palmas adyacentes podría resultar en Ts en un cruce DxD. Sin embargo, dos cruces DxD incluyeron una P, la cual no pudo haber sido el resultado de la contaminación de una palma madre D en el campo; la explicación más clara es que pudo haber sido la mezcla de semilla o de plantas de vivero. Dos supuestos cruces DxP segregaron 50:50 D:T, lo que indica que se hicieron de manera errónea con polen T en lugar de P.

#### Programa de mejoramiento de Binga (Congo)

Dumortier *et al.* (1992) presentaron un programa extenso en el Congo, el cual consistía de más de 30 ensayos sembrados durante la década de los setenta; su informe muestra que tanto la contaminación como las relaciones de segregación son comunes. Entre 88 cruces DxD, TxD y TxP, 52% de los mismos estaba contaminado con formas incorrectas de fruto, con una tasa de contaminación total del 3%. Ignorando la contaminación con formas incorrectas del fruto,

tico

21% de 452 cruces de TxT, TxP, TxD y DxT presentó relaciones de segregación de forma del fruto, las cuales fueron bastante diferentes a las expectativas.

Estas cifras sugieren que el control de la polinización no fue el adecuado, pero en 147 cruces de DxP sembrados de manera simultánea, solo hubo una contaminación de 0,7% de D. Un análisis más estrecho indica una discrepancia: 4 cruces DxP incluidos en los ensayos con otras clases de cruces tenían 13% de Ds, mientras que los 143 cruces restantes, en ensayos que solo incluían cruces DxP tuvieron 0,3% de Ds. Esto indica que probablemente el problema principal no fue la contaminación durante la polinización, pero sí la mezcla de familias ya sea en el vivero o durante la siembra en el campo. Si se mezclaron las familias en un ensayo DxP, eso no se podría detectar en las formas del fruto, mientras que en un ensayo con diferentes clases de cruces, la mezcla podría resultar tanto en una contaminación detectable como en relaciones de segregación incorrectas.

Un problema adicional en este programa es el del exceso de Ts. Al hacer un promedio de todos los cruces TxT, en cuatro ensayos con 1.500 hasta 2.500 palmas cada uno, la proporción de Ts estaba entre 54 y 58%. Con base en los totales en cada ensayo, la desviación de la expectativa (prueba Chi²) fue altamente significativa. La mejor explicación de esta anomalía parece ser la tipificación incorrecta del fruto, sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de un efecto genético, tal como el gen letal recesivo estrechamente relacionado con el gen del espesor de la cáscara.

# **M**ARCADORES MOLECULARES Y LA ILEGITIMIDAD

Por la forma del fruto no se puede detectar un bajo nivel de contaminación de un cruce de TxT, o por el polen T en un cruce de DxT. De igual modo, no se puede detectar la mezcla de familias a través de ensayos de DxD y DxP. Sin embargo, el desarrollo de los marcadores moleculares ha permitido la identificación de cruces ilegítimos inclusive cuando el gen de espesor de la cáscara no esté segregando. También se puede ensayar la legitimidad de las palmas individuales.

#### Familia Bg143

Esta familia, la cual fue sembrada en 1973 en Binga (República Democrática del Congo), ha sido usada de manera extensiva en algunos programas recientes de mejoramiento (Rosenquist et al., 1990). Se suponía que la familia era pura de la palma T 312/3; las formas del fruto segregadas en la relación 26:44:30 D:T:P, lo que no es muy diferente a lo esperado 1:2:1. El rendimiento de la familia estuvo mucho mejor de los esperado para ser una pura y Rosenquist et al., (1990) observaron que parecía que la palma 312/3 era tolerante a la endogamia. Sin embargo, cuando se desarrollaron las técnicas de marcadores moleculares quedó claro que la Bg143 no era un cruce legítimo: de las 12 palmas analizadas, 8 tenían bandas de marcadores no reconocidas por 312/3, por tanto, no hubieran podido venir de la autopolinización de esa palma (Mayes, comunicación personal, 1993). A lo mejor esto es lo que explica el alto rendimiento inesperado de la familia y no la tolerancia a la endogamia.

#### llegitimidad en un ensayo DxP

En un ensayo DxP sembrado en 1990, la contaminación de D fue insignificante. Sin embargo, el análisis de los marcadores moleculares indicó que 6 cruces de 58 ensayados tenían bandas que no estaban presentes en alguno de los padres y que estaban ya sea contaminados o eran ilegítimos. Tal como se mencionó, lo más probable es que la contaminación en el campo en un semillero sea por el polen de D. Una familia ilegítima DxP que no contiene Ds pudo haber surgido por el uso del polen de la *Pisífera* incorrecta, o de una inadecuada rotulación de la semilla de las plantas de vivero en algún momento.

## Discusión

Gran parte del trabajo de mejoramiento antes de la Segunda Guerra Mundial se realizó con Deli *dura*. No había manera de saber si el control de la polinización era el adecuado en ausencia de un buen gen marcador. Inclusive cuando se usaron Ts o Ps, no se pudo entender la herencia del espesor de la cáscara y aparentemente no se reconoció la ilegitimidad, tal como en los descendientes de SP540. Solo después del trabajo realizado por Beirnaert y Vanderweyen (1941) se volvió factible monitorear la eficacia de la

Vol. 27 No. 2, 2006 PALMAS

polinización controlada. En este sentido, las primeras siembras comerciales del material DxP en Malasia son bien interesantes. Tal como se observó, las primeras siembras tuvieron un alto nivel de contaminación de *Dura*. La siembra de 1958 ha debido empezar a producir frutos en 1961, momento en el cual se hubiera podido reconocer la contaminación. Queda claro que se tomaron pasos inmediatos y efectivos para mejorar el control de la polinización: una muestra de 20 palmas de la siembra de 1963 del OPM era de 100% T. Una implicación importante de esto es que la contaminación pudo haber sido bien extensa en

Una de las características notables de los programas de mejoramiento de la palma de aceite es la base genética estrecha de algunas de las poblaciones ancestrales. los programas de mejoramiento con las primeras Deli *duras*, sin embargo, esto no se pudo detectar ya que todas las palmas eran D.

Muchos de los productores de semilla y de los especialistas en mejoramiento están de acuerdo que con un buen control de la polinización, la contaminación de D en los cruces DxP debe estar por debajo del 1%. A partir de 1963 hasta la introducción del *Elaeidobius kameruni* 

cus en 1982, la contaminación en las siembras comerciales de Malasia eran por lo general bajas. Aparentemente el *Thrips hawaiiensis*, el principal agente polinizador en ese momento rara vez tuvo acceso a las inflorescencias femeninas en bolsas. Sin embargo, el *E. kamerunicus* es mucho más persistente y posterior a su introducción la contaminación de D se convirtió en un problema serio. Rao *et al.*, (1994) citaron cifras promedios de 10-20% para dos compañías con plantaciones, mientras que Donough y Law (1995) encontraron hasta 45% de Ds en las siembras individuales. Parece que este problema persistió durante gran parte de los años ochenta, sin embargo, en 1991 se hizo una comparación de las fuentes de semillas y la contaminación se había redu-

cido por debajo del 2% (Rao y Kushairi, 1999) indicando que se había restaurado el control.

En vista de los problemas que surgieron cuando se introdujo el gorgojo a Malasia, vale la pena considerar que tan efectivo pudo haber sido el control de la polinización durante los primeros días del mejoramiento de la palma de aceite en África, donde siempre se vio la presencia de varias especies del *Elaeidobius*. Beirnaert encontró algunos cruces entre sus cruces TxT y T-puros, los cuales se desviaron de manera significativa de la relación esperada 1:2:1. La proporción de Teneras permaneció constante en aproximadamente 50%, sin embargo, unas cuantas palmas dieron tanto como 35% o tan poco como 15% de Ds, con una proporción correspondie baja o alta de Ps (Beirnaert y Vanderweyen, 1941). Aparentemente Beirnaert no consideró la posibilidad de contaminación, pero a simple vista esto explica los resultados. La contaminación del cruce TxT con el polen de *Dura* daría un exceso de Ds, sin afectar la proporción de Ts. De igual manera, la contaminación con el polen de *Pisifera* resultaría en un exceso de Ps sin afectar la proporción de Ts. Sin embargo, los resultados de Beirnaert fueron muy consistentes, con una palma arrojando la misma divergencia de la expectativa aunque fuese el padre masculino o femenino en un cruce; no es fácil explicar esto en términos de contaminación.

Beirnaert no mencionó el anillo de fibra que es una característica de Ts y que ahora es visto como un diagnóstico. Aparentemente el clasificó las formas del fruto sencillamente sobre la base del espesor de la cáscara. Así, una posible fuente de error en su información sería una confusión entre las Ts con cáscara gruesa y las Ds con cáscara delgada. Donde encontró un exceso de Ds, fue a expensas de Ps y no de Ts, pero gran parte de su información parecen ser resultados combinados de diferentes familias con el mismo padre, y no la información de una sola familia, lo que lleva a mayor confusión. No se tiene certeza de si el control de la polinización era bueno en la época de Beirnaert, sin embargo, lo que si se sabe es que era lo suficientemente bueno como para permitirle deducir como se hereda el espesor de la cáscara.

En otras partes de África si que hubo problemas claros. En Nigeria, en 1954, se mencionó que "en muchos casos, las segregaciones... no están para nada

tico

en línea con las teorías" (Waifor Second Annual Report, 1953-1954). No se dieron muchos detalles, sin embargo, sí se pudo observar que la mayoría de los cruces afectados se hicieron en sitios o en momentos en que la supervisión era deficiente. "La mezcla de las familias en los viveros es inversamente proporcional a la motivación del personal encargado, o a la distancia entre la oficina y el campo" (Durand-Gasselin, comunicación personal, 2004). En 1958, el Dr. A G Prendergast visitó el Congo (comunicación personal, 2000) y consideró que el control de la polinización en Yangambi era muy bueno, con las inflorescencias femeninas aisladas en doble bolsas, pero en los demás sitios vio el uso de una sola bolsa con orificios perforados.

En apariencia la contaminación pudo haber sido un problema serio en las primeras etapas de muchos programas, por lo menos hasta que se entendió la herencia del espesor de la cáscara y pudo ser utilizado como un gen marcador. Desde ese momento, el control sí mejoró, sin embargo, se ha visto que la contaminación y las segregaciones incorrectas fueron muy frecuentes en los programas de mejoramiento de Camerún y Congo en la década de los sesenta y setenta y se pudo identificar la ilegitimidad en un programa de los noventa usando marcadores moleculares.

#### **C**onclusión

Se desprende del presente estudio que la contaminación y la ilegitimidad han sido significativos a lo largo de la historia en el mejoramiento de la palma de aceite. Hasta el momento, esto no ha sido tan relevante: se ha logrado un progreso estable en el mejoramiento, con unos rendimientos que se han duplicado entre 1950 y 1990 (Corley y Lee, 1992). Siempre y cuando los registros de los rendimientos sean precisos, la selección en masa de los mejores individuos deberá asegurar progreso, sean o no legítimos esos individuos. Sin embargo, el progreso futuro en mejoramiento va a depender cada vez más en la selección de la familia y la prueba del progenie, lo que requiere un alto grado de legitimidad; también se requiere un pedigrí confiable para evitar la endogamia.

Hoy día que se tienen disponibles los marcadores moleculares, sugiero que estos deben convertirse en prácticas estándares en todos los programas de mejoramiento de la palma de aceite para verificar la legitimidad de los cruces usando marcadores. Es necesario encontrar marcadores que sean polimórficos (mostrando diferentes bandas) entre padres legítimos e ilegítimos. A continuación aparecen varias causas posibles de ilegitimidad:

- Uso del polen de la palma incorrecta. Aquí se necesitan marcadores polimórficos entre todas las palmas de donde se ha recolectado el polen
- Contaminación durante la operación de polinización, mediante el polen de las palmas adyacentes.
   Aquí se necesitan marcadores que sean polimórficos dentro de la población parental femenina; estos pueden ser difíciles de encontrar en un material homogéneo como lo son algunas poblaciones de Deli dura, principalmente si las palmas adyacentes son parientes de la palma madre
- Autopolinización accidental acompañando flores masculinas. Posiblemente esto no se puede detectar con los marcadores moleculares, pero causará contaminación de D en un cruce DxP
- Rotulación incorrecta de semillas y plantas de semilleros. Aquí se necesitarán marcadores para las poblaciones parentales femeninas y masculinas. En algunas estaciones, la producción de semillas y las operaciones de mejoramiento se mantienen físicamente separadas, sin el riesgo o con poco riesgo de que se mezclen entre ellas. Esto podría simplificar la escogencia de marcadores.

Una vez se han encontrado los marcadores moleculares, se puede usar un gran volumen de DNA de diferentes palmas en una familia para hacer los ensayos, por lo tanto la cantidad de trabajo no tiene que ser oneroso. Se puede probar la ilegitimidad mediante la presencia de alelos marcadores que no se encuentran en ninguno de los padres putativos, sin embargo, la legitimidad es cuestión de probabilidad y no puede probarse. Entre más marcadores se prueben, mayor es la confianza que uno puede tener. Suponiendo dos alelos por cada marcador, la confianza sería de 2<sup>a</sup>, donde n es el número de marcadores. Así, si cinco marcadores todos dan resultados consistentes con legitimidad, la posibilidad de que la familia sea ilegítima será de uno en 32, o de 3%, lo que sería lo suficientemente bueno para la mayoría de los propósitos. Por lo general con los microsatélites se pueden identificar más de dos alelos por marcador, por tanto el número de marcadores que se necesitan sería menor a cinco.

Lim y Rao (2004) describen las instalaciones requeridas y estimaron los costos para establecer y operar un laboratorio de marcadores. Existen hoy día métodos que son sencillos y económicos que se pueden usar y un laboratorio de marcadores debe formar un adjunto para cada programa de mejoramiento de palma de aceite serio. A largo plazo, los mejores beneficios vendrán del desarrollo de la selección

asistida con marcadores, sin embargo, la detección de cruces contaminados e ilegítimos también es muy importante y se lograrán ahorros significativos en los costos eliminando dichos cruces antes de la siembra en el campo (Lim y Rao, 2004).

#### **A**GRADECIMIENTOS

Estoy muy agradecido con varias personas encargadas del mejoramiento de la palma y con PL Jack por el análisis de los métodos de marcadores.



### **B**IBLIOGRAFÍA

- Beimaert, A. 1935. Introduction à la biologie florale du palmier à huile (Elaeis guineensis Jacquin). Publ. Inst. Nat. Etude agron. Congo Belge, Ser. Sci., 5:3-42.
- Beimaert, A; Vanderweyen, R. 1941. Contribution a l'étude génétique et biométrique des variétés d'Elaeis guineensis Jacquin. Inst. Nat. Etude agron. Congo Belge, Ser. Sci., 27:1-101.
- Chin. CW. 1999. Oil palm breeding techniques. *Proc. of the Science* of Oil Palm Breeding Seminar (Rajanaidu, N and Jalani, B eds.). Porim, Bangi: 49-64.
- Corley, RHV; Lee, CH. 1992. The physiological basis for genetic imporvement of oil palm in Malaysia. Euphytica, 60:179-184.
- Corley, RHV; Tinker, PB. 2003. The Oil Palm. Blackwell Science,
- Donough, CR; Ng, M; Lai, C. 1993. Pamol's approach to quality control in controlled pollination for DxP seed production. The Planter; 69:163-175.
- Donough, CR; Law, IH. 1995. Breeding and selection for seed production at Pamol Plantations Sdn Bhd and early performance of Pamol DxP. The Planter, 71:513-530.
- Dumonifier, F; Van Amstel, H; Corley, RHV. 1992. Oil Palm Breeding at Binga, Zaire, 1970-1990. Unilever Plantations, London.
- Hardon, JJ. 1970. Inbreeding in populations of the oil palm (Elaeis guineensis Jacq.) and its effects on selection. Oléagineux,
- Hartley, CWS. 1977. *The Oil Palm*. 2<sup>nd</sup> edition. Longmans, London and New York: 201.

- Lim, CC; Rao, V. 2004. DNA marker technology and private sector oil palm breeding. The Planter, 80:611-628.
- Luyindula, N; Mantantu, N; Dumortier, F; Corley RHV. Effects of inbreeding on growth and yield of oil palm. Euphytica. In press.
- Mayes, S. 1995. The Application of Biotechnology toward the Genetic Improvement of Oil Palm. Thesis. Open University, United Kingdom.
- Rajanaidu, N.; Jalani, BS. 1999. World-wide production, performance and issues related to oil plam planting materials. Proc. of the 1996 Seminar on Sourcing of Oil Palm Planting Materials for Local and Overseas Joint Ventures (Rajanaidu, N and Jalani Bs eds.). Porim, Bangi: 28-70
- Rao, V; Jalani, BS; Rajanaidu, N. 1994. Effect of dura contamination on oil extraction rate (OER). Proc. ot the National Seminar on Palm Oil Extraction Rate: Problems and Issues (Arifin, D. and Jalani, BS eds.). Porim, Bangi: 58-60.
- Rao, V; Kushairi, A. 1999. Quality of oil palm planting material. Proc. of the 1996 Seminar on Sourcing of Oil Palm Planting Materials for Local and Overseas Joint Ventures (Rajanaidu, N and Jalani Bs eds.). Porim, Bangi: 188-197.
- Ronsenguist, EA. 1986. The genetic base of oil palm breeding populations. Proc. of the International Workshop on Oil Palm Gemplasm and Utilisation. Porim, Bangi: 27-56.
- Rosenquist, EA; Corley, RHV; De Greef, W. 1990. Improvement of tenera populations using germplasm from breeding programmes in Cameroon and Zaire. Proc. of the Workshop on Progress of Oil Palm Breeding Populations. Porim, Bangi: 37-69.
- Snedecor, GW and Cochran, WG. 1966. Statical Methods. Fifth edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa.