

Selección de parentales elite tipo *dura* para la producción de progenies enanas de *Elaeis guineensis* mediante parámetros genéticos*

Selection of Elite *dura*-Type Parents to Produce Dwarf Progenies of *Elaeis guineensis* Using Genetic Parameters

CITACIÓN: Tupaz-Vera, A., Ayala-Díaz, I., Barrera, C. F. & Romero, H. M. (2022). Selección de parentales elite tipo *dura* para la producción de progenies enanas de *Elaeis guineensis* mediante parámetros genéticos (Traductor Arenas C.). *Palmas*, 43(1), 21-39.

PALABRAS CLAVE: Introgresión, Heredabilidad, Rasgos genéticos, Crecimiento reducido, Palma de aceite.

KEYWORDS: Introgression, Heritability, Genetic traits, Reduced growth, Oil palm.

* Traducido del original *Selection of Elite dura-Type Parents to Produce Dwarf Progenies of Elaeis guineensis Using Genetic Parameters*, publicado en la revista *Agronomy*, número 11 de 2021. Recuperado de: <https://doi.org/10.3390/agronomy11122581>

DERECHOS DE AUTOR: © 2021 de los autores. Licenciatarío MDPI, Basilea, Suiza. Este artículo es de acceso abierto, bajo los términos y condiciones de la licencia Creative Commons Atribución (CC BY) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

TUPAZ-VERA ANDRÉS

Asistente de Investigación, Programa de Biología y Mejoramiento de Cenipalma

AYALA-DÍAZ IVÁN

Líder de Fitomejoramiento, Programa de Biología y Mejoramiento de Cenipalma

BARRERA CARLOS FELIPE

Departamento de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Medellín

ROMERO HERNÁN MAURICIO

Director de Investigación de Cenipalma
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá
Autor de correspondencia
hromeroa@cenipalma.org

Resumen

Una baja tasa de crecimiento anual de la estípite en las progenies de palma de aceite es deseable para incrementar la vida productiva y económica de este cultivo. Por ello, la selección recíproca recurrente (SRR) ha permitido el desarrollo de poblaciones de palma de aceite a través de varios ciclos de reproducción, los cuales han resultado en una mayor frecuencia de alelos favorables asociados a rasgos de interés para esta especie. En esta investigación se analizaron

las familias derivadas de los cruces Deli *dura* x Africana *dura*, evaluando la productividad, las características vegetativas y la cantidad de aceite de 7 progenies de *dura* por un periodo de 12 años, con el fin de estimar, a partir de la información recopilada, los parámetros genéticos, la heredabilidad y las correlaciones fenotípicas de los rasgos genéticos cuantitativos de las progenies enanas de alto rendimiento. Para ello, se acudió a un análisis de varianza, seguido de una comparación de medios para todos los rasgos estimados. El efecto de las progenies fue significativo ($p \leq 0,01$) para la mayoría de los rasgos analizados. Las cifras de productividad de las progenies, expresados en racimos de fruta fresca (RFF), oscilaron entre 165 y 208 kg RFF/palma/año. La relación aceite a racimo (A/R) osciló entre 17 y 19 %, con un promedio general de 18 %. Una de las características esenciales de este estudio fue el crecimiento vertical de la estípita. Los resultados señalan que las progenies P6 y P7 son aquellas con el menor incremento anual de altura, con valores que oscilan entre 0,29 y 0,33 m/año, indicando que se trata de cultivares de crecimiento lento con un alto rendimiento de RFF y A/R. Las heredabilidades más altas se encontraron para el rasgo vegetativo de altura (71,62 %) y el número de foliolos (46,64 %). Así mismo, se identificó que el desarrollo de los parentales *dura* con características de crecimiento lento, junto con una alta producción de racimos y de aceite, permite extender la vida productiva del cultivo a más de 35 años, otorgando un importante valor agregado a la obtención de cultivares diferenciados de palma de aceite.

Abstract

The low annual growth rate of the stipe in oil palm progenies is desirable to increase these crops' productive and economic life. Recurrent reciprocal selection (RRS) has allowed the development of oil palm populations through several breeding cycles with an increased frequency of favorable alleles associated with traits of interest. The present study evaluated families derived from Deli *dura* × African *dura* crosses. For 12 years, the yield, vegetative characteristics, and the amount of oil in seven *dura* progenies were assessed to estimate, from the information collected, the genetic parameters, heritability, and phenotypic correlations among quantitative genetic traits of high-yielding dwarf progenies. The analysis was carried out using analysis of variance, followed by a comparison of means for all estimated traits. The effect of the progenies was highly significant ($p \leq 0.01$) for most traits. The yield values, expressed in fresh fruit bunches (FFB) for the progenies, ranged from 165 to 208 kg per palm per year. The oil-to-bunch ratio (O/B) ranged from 17% to 19%, with an overall average of 18%. One of the essential characteristics in this study was the vertical growth of the stipe. Progenies P6 and P7 were identified as those with the lowest annual increase in height, with values of 0.29 and 0.33 m year⁻¹. The values indicate that these are slow-growing cultivars with a high FFB yield and O/B. The highest heritabilities were found for the vegetative trait height (71.62%) and the number of leaflets (46.64%). The development of *dura* parents with slow growth characteristics in combination with a high bunch and oil production allows extending the productive life of the crop to more than 35 years, providing added value to obtaining differentiated cultivars of oil palm.

Introducción

La palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) es un cultivo perenne de semillas oleaginosas que se cultiva en regiones tropicales. La importancia agronómica de esta especie deriva de su alta capacidad para producir aceite, puesto que en condiciones óptimas alcanza entre 3 y 10 toneladas de aceite por hectárea [1]. Esta planta es la segunda fuente más importante de aceite vegetal a nivel mundial después de la soya, y cuenta con un área total sembrada cercana a 23 millones de

hectáreas. Latinoamérica es una de las regiones llamadas a satisfacer la demanda mundial de aceites, ya que posee el área suficiente de suelos aptos para la expansión de los cultivos oleaginosos, como la palma de aceite.

Se estima que en 2050 la producción global de aceite de palma será de 240 millones de toneladas [2], siendo una de las razones para incrementar la producción de este aceite, la alta demanda de aceites vegetales y biocombustibles. Actualmente, Colombia ocupa el cuarto lugar entre los países productores de

aceite de palma a escala mundial, superado por Indonesia, Malasia y Tailandia, y se ubica primero en Latinoamérica [1].

La palma de aceite cuenta con tres formas de fruto: *dura*, *pisífera* y *tenera*; esta última es un híbrido intraespecífico entre *dura* x *pisífera* [3]. Los tipos de fruto que definen el grosor o la ausencia del endocarpio están codificados por el gen *Sh* [4, 5]. Los cultivares comerciales son comúnmente del tipo *tenera*, ya que estos tienen una mayor proporción de mesocarpio en el fruto que el tipo *dura* y, por lo tanto, generan una mayor producción de aceite por hectárea [6, 7].

Para la producción de semillas comerciales, el parental femenino empleado es siempre de tipo *dura* [8]. Sobre el tema, los programas de mejoramiento genético de la palma de aceite, entre los que se incluyen el desarrollado por el Malaysian Palm Oil Board (MPOB), en Malasia; el CIRAD (*La Recherche Agronomique pour de Developement*), en Francia; A. S. D. (Semillas y clones de palma de aceite), en Costa Rica; y otros llevados a cabo en Ecuador y Colombia, han realizado colecciones o intercambios de germoplasma de palma de aceite como un recurso esencial para el desarrollo de nuevos cultivares [8]. En este sentido, el desarrollo de progenies juega un papel fundamental para la identificación de genotipos de alto rendimiento con alta variabilidad genética y la posibilidad de generar introgresiones de rasgos genéticos deseables [9].

En el país, la Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma) ha llevado a cabo ensayos de progenies tipo *dura* de genotipos asiáticos y africanos. Originalmente, los genotipos de la palma tipo Deli *dura* fueron introducidos en la década de 1940 a la estación agrícola de Lancetillas, en Honduras (América Central), desde el sudeste asiático [10]. Posteriormente, el Instituto de Fomento Algodonero (IFA) introdujo a Colombia progenies seleccionadas que fueron sembradas en las plantaciones Patuca y Pepilla, en el Caribe colombiano, donde las mejores familias fueron cruzadas con genotipos africanos. Esto dio lugar, en la década de 1960, a las primeras plantaciones comerciales de palma de aceite en Colombia, las cuales fueron desarrolladas con cultivares *dura*-IFA. A diferencia de las plantaciones actuales, que son de tipo *tenera*, estos eran cultivares con frutos tipo *dura*. Así, se realizaron nuevos procesos de mejoramiento genético con evaluaciones y selecciones de los mejores individuos, que fueron

identificados a partir de sus cifras de rendimiento y características vegetativas, tales como el lento crecimiento de la estípita. Posteriormente, se crearon progenies élite de *dura* a partir de las mejores variables genéticas identificadas, introduciendo características adicionales como un crecimiento lento y un alto potencial de producción de racimos y aceite. Las palmas seleccionadas fueron sembradas en campo en 2005, y actualmente se conocen como la población *dura* de lento crecimiento, o también como progenies enanas *dura*, de Cenipalma.

La selección recíproca recurrente (SRR) en la palma de aceite permite el desarrollo de dos poblaciones diferentes, independiente de los rasgos de interés. Posteriormente, estas poblaciones se combinan con el objetivo de evaluar y seleccionar los mejores ejemplares para un nuevo ciclo de reproducción, manteniendo un alto grado de variación genética. El ciclo productivo del cultivo de palma de aceite es de entre 25 y 30 años, el cual puede llegar a extenderse si se generan cultivares de crecimiento reducido con alta productividad y otras características de interés [11].

La estimación de los parámetros genéticos de las poblaciones en mejoramiento genético es de gran importancia, ya que esto permite conocer la estructura genética de dichas poblaciones y controlar las características deseadas. Además, este proceso es esencial para evaluar la variabilidad genética de las poblaciones y orientar la selección del método de mejoramiento apropiado para la obtención de los resultados esperados [12-15]. Por lo anterior, esta investigación tuvo como objetivo estimar el comportamiento de los parámetros genéticos de los principales rasgos de interés en las poblaciones enanas de palma de aceite variedad *dura*, con el fin de optimizar los procesos de selección y mejoramiento de cultivares altamente productivos y con un ciclo de vida más largo.

Materiales y métodos

Material vegetal

La población *dura* enana, o de lento crecimiento, de Cenipalma está compuesta por siete progenies de hermanos completos (HC) resultantes de procesos recurrentes de selección de poblaciones *dura*-IFA y *dura* africana provenientes de Eala, en el Congo (anteriormente Zaire) [10]. Las poblaciones de *dura*-IFA, caracterizadas por una alta producción de aceite y racimos, fueron cruzadas con parentales de crecimen-

to vertical lento, identificadas en este estudio como P1 a P7. Las progenies obtenidas estuvieron en vivero durante 12 meses y posteriormente fueron trasplantadas a su sitio final, en 2005. Para ello, se utilizó un diseño de bloques completos al azar (DBCA) con 3 bloques y 12 plantas por cada unidad experimental. Las mediciones se realizaron entre 2008 y 2020. En el área de estudio, las condiciones climáticas registraron precipitaciones anuales de entre 2.194 y 4.005 mm/año, con una media de 3.155 mm. Por su parte, las prácticas de manejo agronómico se realizaron bajo los estándares de siembra del Campo Experimental El Palmar de la Vizcaína (CEPV), entre las que se incluye la fertilización balanceada (expresada en kilogramos por planta) de N (1,23), P (0,50), K (2,51), Mg (0,34), S (0,21) y B (0,05), según los resultados de los análisis foliares y de suelos efectuados [16].

Variables de respuesta

Los registros de producción fueron tomados entre el año 3 y 12 después de la siembra, registrando los racimos de fruta fresca (RFF), número de racimos (NR) y peso promedio de racimo (PMR) para cada palma en todas las unidades experimentales analizadas y durante 2 y 3 ciclos de cosecha por mes. Los valores de estos componentes se obtuvieron empleando la expresión (1), que se presenta a continuación:

$$\begin{aligned} \text{RFF (kg palma}^{-1} \text{ año}^{-1}) &= \sum_{i=1}^n \text{PTR}_i \quad (1)^1 \\ \text{NR (racimos palma}^{-1} \text{ año}^{-1}) &= \sum_{i=1}^n \text{PTR}_i \\ \text{PMR (kg)} &= \frac{\text{RFF}}{\text{NR}} \end{aligned}$$

Entre 2009 y 2020 se realizaron cinco rondas de mediciones de las características vegetativas. El cálculo de la producción de hojas (PF), la sección transversal del peciolo (STP), la longitud del raquis (LR), la longitud del foliolo (LF), el número de foliolos (NF), el área foliar (AF), el índice de área foliar (IAF) y el diámetro del estípite (DT) fue realizado utilizando la metodología propuesta por Corley y Breure [16]. Para calcular el incremento anual de la altura (AT), se midió la altura de la palma desde el nivel del suelo hasta la base de la hoja 41, según la filotaxis

de la palma [17]. Posteriormente, el AT fue calculado utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{AT por año (aumento de altura/año)} = \frac{\text{(altura en año } t) - \text{(altura en año } t-2)}{t-2}$$

Donde t es la edad de la palma (en años) desde la fecha de siembra hasta el momento de una medición determinada. El área foliar (AF) se calculó utilizando la ecuación propuesta por Hardon, Williams y Watson [18], la cual se muestra a continuación:

$$\text{AF} = b \times (n \times lw)$$

donde:

AF: área foliar (m²)
n: número de foliolos
lw: ancho x largo de los foliolos (cm)
b: factor de corrección (0,55).

El índice del área foliar (IAF) se define como la proporción del área foliar por unidad de área de suelo. Este se considera un factor esencial para determinar la capacidad del cultivo de capturar energía solar [19]. El IAF se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{IAF} = \text{AF} \times \text{PF} \times \text{densidad de siembra} / 10.000$$

donde:

AF: área foliar
PF: producción de hojas (total de hojas por palma)

Las metodologías propuestas anteriormente [19-20], modificadas por Prada y Romero [21], fueron utilizadas para calcular el contenido de aceite y los componentes de los RFF, tomando muestras de dos a tres racimos de cada palma entre 2008 y 2020. Para evitar la variación estacional con el tiempo, se tomaron muestras de racimos maduros (mínimo cinco frutos sueltos) al menos tres meses después de tomada la muestra anterior en una misma palma. Los rasgos de producción evaluados de aceite fueron, peso medio del fruto (PMF), la relación racimo a espiga (R/E), la relación aceite a mesocarpio seco (A/MS), la relación aceite a mesocarpio fresco (A/MF), la relación aceite a racimo (A/R), la relación fruto normal a racimo (FN/R), el *fruit set* (FS), la relación mesocarpio a fruto (M/F), la relación almendra a fruto (A/A) y la relación de cuesco-fruto (C/F).

1 n representa el número de rondas de cosecha y PTR el peso total de los RFF (kg).

Análisis estadístico

Los datos recopilados fueron sometidos a un análisis de varianza (ANOVA) bajo un modelo lineal generalizado, como se detalla en la Tabla 1, utilizando el *software* GENES y la versión 4.1.1 del paquete R. Debido a la naturaleza perenne del cultivo de palma de aceite, los años se consideraron como ambientes para el modelo lineal. A continuación, se presenta el modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + B_k + A_j + GE_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

- Y_{ijk} : fenotipo de la palma k de la progenie i y la réplica j
- G_i : efecto de la progenie i
- B_k : efecto del bloque k
- A_j : efecto del año j
- GE_{ij} : la interacción entre la progenie y el año
- ε_{ijk} : error residual resultante de las contribuciones ambientales.

Las medias se compararon utilizando la prueba de diferencia honestamente significativa (DHS), o prueba de Tukey. Además, se utilizó el coeficiente de correlación de clase o heredabilidad en sentido amplio (H^2) para estimar la heredabilidad en todos los rasgos evaluados [22]:

$$H^2_B = \frac{\sigma^2_g}{(\sigma^2_g + \sigma^2_{ga} + \sigma^2_e)}$$

donde:

- σ^2_g : varianza de genotipo
- σ^2_{ga} : interacción entre varianza de genotipo y varianza anual
- σ^2_e : varianza ambiental.

Tabla 1. Esquema del modelo ANOVA y cuadrados medios esperados (CME) para el análisis de progenie de hermanos completos.

Esquema	df	CM	CME
Réplicas (R)	(r-1)	MS1	$\sigma^2 e + \sigma^2 ga + \sigma^2 r$
Progenie (G)	(g-1)	MS2	$\sigma^2 e + \sigma^2 ga + \sigma^2 g$
Año (E)	(a-1)	MS3	$\sigma^2 e + \sigma^2 ga + \sigma^2 a$
G × E	(g-1)(a-1)	MS4	$\sigma^2 e + \sigma^2 ga$
Error			$\sigma^2 e$

σ^2_g = varianza de genotipo; σ^2_{ga} = interacción entre varianza de genotipo y varianza anual; σ^2_e = error.

En cuanto a las correlaciones múltiples, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para medir el grado de asociación de los rasgos genéticos cuantitativos de las progenies estudiadas.

Resultados y discusión

Rasgos del componente de productividad

La Tabla 2 presenta los cuadrados medios del análisis de varianza para las características RFF, NR y PMR. Nuestros hallazgos muestran que los efectos de las progenies y el año de siembra fueron significativos para todos los componentes de la variable productividad. Del mismo modo, la interacción G × E reportó datos significativos en los componentes NR y PMR, pero no para RFF, lo cual muestra un comportamiento consistente de la producción de RFF durante el periodo analizado. No obstante, aunque se encontraron diferencias significativas para la interacción G × E, el componente de varianza de esta fue bajo en comparación con el reportado para las progenies y las réplicas. Así, la alta significancia obtenida ($p \leq 0,01$) para RFF, NR y PMR en las progenies analizadas durante el periodo de evaluación, da cuenta de una alta variabilidad genética con un amplio margen de selección que permite avanzar en la obtención de progenies altamente productivas. Arolo *et al.* [23] reportaron resultados similares en cultivares de Deli *dura* y Nigeria *pisifera*, identificando una alta significancia para el efecto de las progenies en los componentes de la productividad (RFF, NR, PMR) del cultivo de palma de aceite. Así mismo, estudios realizados en Indonesia con 23 progenies de *dura* × *pisifera* mostraron diferencias significativas entre los años de evaluación estudiados [24].

Tabla 2. Componentes de cuadrados medios y varianza para los factores de productividad de progenies *dura x dura*.

Fuente de la variación	df	RFF	NR	PMR
Réplicas (R)	2	5.329,40	15,29	4,72
Progenie (G)	6	7.739,85**	47,99**	50,45**
Año (E)	9	29.154,64**	782,39**	533,39**
G × E	54	808,50 ns	10,54**	3,00**
Error	138	854,14	3,66	2,02
Componentes de varianza				
σ^2 G		231,05 (21,5)§	1,25 (18,2)	1,58 (40,7)
σ^2 G.E.		-13,04 (-1,2)	1,96 (28,6)	0,28 (7,2)
σ^2 e		854,14 (79,7)	3,66 (53,3)	2,02 (52,0)

RFF: racimos de fruta fresca (kg/palma); NR: número de racimos (racimos/palma), PMR: peso promedio del racimo (kg/racimo); σ^2 G: varianza de las progenies, σ^2 GE: varianza de las progenies por año; σ^2 e: varianza del error; § componente de la varianza como porcentaje de la varianza total.

** $p < 0,01$; no significativo (ns) $p > 0,05$.

La comparación de medias a través de la prueba de Tukey mostró que el rasgo RFF oscilaba entre 165 y 208,4 kg/palma, siendo las progenies P3 (209,4) y P1 (192,6) significativamente diferentes a las demás. El componente de NR estuvo entre 11,04 y 14,25 racimos/palma, donde las progenies P5 y P3 fueron significativamente diferentes a las demás y reportaron los valores más altos, con 13,99 y 14,25 racimos/palma, respectivamente. Los valores para PMR se ubicaron entre 15,30 y 18,75 kg/racimo, con progenies sobresalientes como P1 (18,75 kg) y P6 (18,15 kg), como se muestra en la Tabla 3. Noh *et al.* [25] reportaron valores de NR entre 5,9 y 11 racimos/palma y cifras para PMR entre 18 y 28,1 kg/racimo en progenies *dura* nigeriana y *dura* × Deli, los cuales son menores que los resultados para NR y mayores que los valores de PMR registrados en este estudio.

La prueba de Tukey efectuada arrojó diferencias significativas para los años evaluados (Tabla 3). Durante los primeros años productivos (o etapa joven), las progenies analizadas muestran un NR alto (15-20 racimos/palma) y un PMR bajo (9-13 kg/racimo), lo que contrasta con los datos obtenidos para la etapa adulta de la planta, donde los valores de NR fueron inferiores (7-13 racimos/palma) y los de PMR incrementaron (14-23 kg/racimo). Este comportamiento era de esperarse y los valores obtenidos coinciden con los reportados en cultivares comerciales de *tenera* [16]. El año 14 después de la siembra en campo presentó los valores más bajos para los rasgos RFF y NR, lo cual se debe principalmente a los efectos cli-

máticos que impactaron el rendimiento de los cultivos en el CEPV, donde se llevó a cabo el ensayo, puesto que la precipitación en este lugar tuvo una disminución de más de 300 mm en comparación con años anteriores, con el agravante de que dicho año, en particular, registró 5 meses de déficit hídrico, con registros mensuales de menos de 150 mm (valor óptimo para el cultivo).

Rasgos vegetativos

La Tabla 4 incluye los datos correspondientes a los cuadrados medios de los rasgos vegetativos, evidenciando que la influencia de las progenies fue bastante significativa ($p \leq 0,01$) en casi todos los rasgos, excepto en DT. Del mismo modo, el efecto del año mostró altas significancias en las características vegetativas, excepto para AT, lo cual resulta esencial para determinar la estabilidad del crecimiento de las progenies. Debido a que esta última característica representa más de 71 % de la varianza genética, se estima que debe ser poco influenciada por las condiciones ambientales. Al respecto, estudios realizados en progenies de palma *dura x pisifera* mostraron que el componente de varianza genética para estos rasgos vegetativos está entre 35,2 y 82,5 %, siendo la altura el rasgo vegetativo con la influencia genética más significativa [26]; información que contrasta con los resultados del presente estudio, donde el efecto genético más importante es el rasgo AT, con valores de 12 a 71 %. Por otro lado, otras investigaciones reportan

Tabla 3. Medias de los rasgos del componente de productividad de las progenies estudiadas.

Progenie	RFF	NR	PPR
P1	192,62 b	11,52 bc	18,75 a
P2	173,07 cd	11,75 bc	16,71 b
P3	208,44 a	13,99 a	17,40 b
P4	165,02 d	12,17 b	15,30 c
P5	182,50 bc	14,25 a	15,86 c
P6	169,34 cd	11,04 c	18,15 a
P7	166,27 cd	11,64 bc	15,81 c
Media del ensayo	179,61	12,34	16,85
CV (%)	8,94	10,25	7,69
Años después de la siembra (ADS)			
ADS 3	185,07 c	20,80 b	9,15 g
ADS 4	221,70 a	23,28 a	9,55 g
ADS 5	206,65 ab	15,87 c	13,02 f
ADS 6	193,49 bc	13,13 d	14,72 e
ADS 7	175,87 c	9,05 f	19,51 c
ADS 10	207,77 ab	11,76 e	17,71 d
ADS 11	176,01 c	8,95 f	19,76 c
ADS 12	186,44 c	9,67 f	19,37 c
ADS 13	154,39 d	7,07g	21,96 b
ADS 14	88,69 e	3,78 h	23,78 a
Media en la etapa joven (ADS 3-5)	204,47	19,98	10,57
CV (%)	9,00	18,88	20,13
Media en la etapa adulta (ADS 6-14)	168,95	9,05	19,54
CV (%)	23,13	33,68	14,84
Media del ensayo	179,61	12,34	16,85
CV (%)	20,75	49,48	29,90

RFF: racimo de fruta fresca (kg/palma); NR: número de racimos (racimos/palma); PPR: peso promedio del racimo (kg/racimo); CV: coeficiente de variación. Las medias seguidas por la misma letra dentro de una misma columna no son significativas para $p < 0,05$ por prueba de Tukey ($n = 252$).

diferencias significativas para el IAF entre progenies y años de evaluación. Sobre el tema, trabajos recientes con germoplasma de *E. guineensis* han generado instrucciones particulares para el análisis de este rasgo vegetativo [27].

El efecto del genotipo y el año mostraron diferencias bastante significativas ($p \leq 0,01$) para la característica LR. Al respecto, Arolu *et al.* [22] dan cuenta de significancia en la interacción genotipo, réplica y reproducción de genotipo en los rasgos de esta característica (LR) en progenies *dura x pisifera*. Por su parte, Myint *et al.* [27] reportaron diferencias signi-

ficativas por el efecto de la interacción de familias, poblaciones y poblaciones familiares para el rasgo LR en germoplasma de *E. guineensis* proveniente de Senegal. En general, el efecto ambiental contribuye significativamente a determinar las características vegetativas menos estables, las cuales se modifican durante las etapas de desarrollo de la planta, como en el caso específico del diámetro de la estípita.

Alvarado y Henry [28] señalan que se requieren entre 4 y 5 ciclos de cultivo (60 años de pruebas de campo) para poder fijar el rasgo genético de un fenotipo compacto con valores de productividad aceptables.

Tabla 4. Componentes de los cuadrados medios y varianza de los rasgos de productividad de progenies *dura x dura*.

Fuente de la variación	df	PF	STP	LR	LF	AnF	NF	AT	AF	IAF	DT
Réplicas (R)	2	50,280	0,100	0,020	119,870	0,410	35,200	0,019	0,656	0,495	0,000
Progenie (G)	6	91,480**	0,200**	0,640**	520,360**	3,080**	410,760**	0,061**	2,200**	1,213**	0,005 ns
Año (E)	4	3.269,880**	102,300**	7,610**	27.410,430**	154,850**	3.276,130**	0,003 ns	58,512**	13,218**	0,347**
G × E	24	22,720 ns	0,060 ns	0,060 ns	75,260**	0,840**	29,610 ns	0,002 ns	0,454 ns	0,300 ns	0,003**
Error	68	23,880	0,070	0,050	44,380	0,180	28,860	0,002	0,284	0,252	0,000
Componentes de varianza											
$\sigma^2 G$		4,584 (16,3)§	0,009 (12,2)	0,039 (42,2)	29,673 (35,8)	0,149 (28,8)	25,410 (46,6)	0,004 (71,6)	0,116 (25,9)	0,061 (18,7)	0,000 (12,6)
$\sigma^2 G.E.$		-0,331 (-1,2)	-0,003 (-3,7)	0,003 (3,1)	8,823 (10,6)	0,189 (36,4)	0,214 (0,4)	0,000 (0,7)	0,049 (10,8)	0,014 (4,3)	0,001 (55,0)
$\sigma^2 e$		23,880 (84,9)	0,070 (91,5)	0,050 (54,6)	44,380 (53,5)	0,180 (34,8)	28,860 (53,0)	0,002 (27,7)	0,284 (63,3)	0,252 (77,1)	0,000 (32,4)

PF: producción de hojas (número de hojas/palma); STP: sección transversal del pecíolo (cm²); LR: longitud del raquis (cm); LF: longitud de los foliolos (cm); AnF: ancho de los foliolos (cm); NF: número de foliolos; AT: altura anual de la palma (m/año); AF: área foliar (cm²); IAF: índice del área foliar; DT: diámetro del tronco de la palma (m); $\sigma^2 G$: varianza de las progenies; $\sigma^2 G.E.$: varianza de las progenies por réplica; $\sigma^2 e$: varianza del error. La estimación negativa de la varianza se considera igual a cero; § componente de la varianza como porcentaje de la varianza total.

* Significativo en $p < 0,05$; ** significativo en $p < 0,01$; ns no significativo en $p > 0,05$.

No obstante, el presente estudio registró valores para los diferentes rasgos genéticos de dos ciclos de reproducción con progenies significativamente promotoras en cuanto a los rasgos de fenotipo compacto y alta productividad en un menor tiempo. Las diferencias identificadas en este estudio muestran una amplia variabilidad entre las progenies analizadas, lo que permitirá avanzar en la obtención de cultivares de crecimiento lento, una característica esencial para incrementar el ciclo de vida económico de las plantaciones de palma de aceite, haciendo posible que la fase de resiembra se pueda llevar a cabo hacia los 25 años, con lo cual se estima un aumento de 35 % en la vida productiva de este cultivo.

La Tabla 5 muestra los rasgos vegetativos de las progenies evaluadas y la comparación entre cada año de evaluación. Las medias de PF oscilaron entre 40,74 y 46,67 hojas/palma y solo P1 y P7 fueron significativamente diferentes ($p \leq 0,01$) para este rasgo. Para el rasgo STP, P3 y P4 fueron significativamente diferentes con respecto a las demás, con valores de 26,32 y 22,68 cm², respectivamente.

Para el rasgo LR, se formaron dos grupos significativamente diferentes, donde P1, P3, P5 y P6 registraron valores que oscilan entre 4,6 y 4,76 y P2, P4 y P7 valores entre 4,28 y 4,34.

Para los rasgos LF y AnF, P1, con valores de 93,78 y 8,71 cm, respectivamente, fue significativamente diferente a las demás progenies, destacándose por presentar los valores más altos para estas dos características de desarrollo vegetativo. En varias progenies de Deli *dura x AVROS pisifera*, los promedios generales de LF y AF fueron de 94,89 y 5,57 cm, respectivamente [24], los cuales son valores comparables con los obtenidos en esta investigación. Por su parte, el NF no presentó una amplia variación estadística entre progenies, tras incluir a P1, P3, P5 y P6 en un mismo grupo y a P2 y P7 en otro; P4 fue significativamente diferente, registrando el valor más bajo. Por último, el AF varió entre 6,40 m² en P4 y 7,35 m² en P1, con un promedio general de 6,84 m² para toda la población.

Para la variable IAF se registraron diferencias significativas entre las progenies evaluadas, donde P1 reportó el valor más alto (5,49) y P5 el más bajo (4,72), considerando que un rango entre 5 y 5,5 es óptimo para las plantas de palma de aceite una vez transcurridos diez años desde el momento de siembra [18, 29], lo que en la práctica se puede lograr con una densidad de siembra adecuada.

Según la literatura, con un IAF entre 5,5, y 6 [30] se podría alcanzar el máximo rendimiento por hectárea

Tabla 5. Medias de los rasgos vegetativos de las progenies evaluadas.

Progenie	PF	STP	LR	LF	AnF	NF	AT	AF	IAF	DT
P1	46,67 a	24,16 ab	4,68 a	93,78 a	8,71 a	157,71 a	0,47 a	7,35 a	5,49 a	0,33 a
P2	45,90 ab	23,87 ab	4,34 b	75,09 c	7,62 c	150,49 b	0,43 ab	6,59 cd	5,09 ab	0,33 a
P3	41,33 ab	26,32 a	4,76 a	85,46 b	8,57 a	156,98 a	0,42 b	7,19 ab	5,17 ab	0,30 bc
P4	46,21 a	22,68 b	4,28 b	78,68 bc	7,56 c	144,08 c	0,43 ab	6,40 d	5,12 b	0,32 ab
P5	43,06 ab	24,01 ab	4,68 a	82,54 b	7,86 bc	157,38 a	0,39 b	6,54 d	4,72 b	0,29 c
P6	42,33 ab	24,81 ab	4,69 a	84,57 b	8,28 ab	158,42 a	0,29 d	7,17 bc	5,43 ab	0,29 c
P7	40,74 b	23,50 ab	4,34 b	81,55 bc	7,92 bc	154,01 ab	0,33 c	6,63 bcd	5,09 b	0,30 c
Media del ensayo	43,75	24,19	4,54	83,09	8,07	154,15	0,39	6,84	5,16	0,31
CV (%)	5,64	4,72	4,56	7,09	5,61	3,39	16,14	5,60	4,93	5,65
Años después de la siembra (ADS)										
ADS 4	63,05 a	9,96 d	4,28 c	103,60 b	5,62 d	135,00 d	0,38 a	4,76 e	4,30 b	0,25 a
ADS 6	48,04 b	11,84 c	4,77 b	114,74 a	6,12 c	150,28 c	0,40 a	5,91 d	4,02 b	0,26 a
ADS 8	30,43 d	40,54 b	3,60 d	47,65 c	11,10 a	157,23 b	0,41 a	6,76 c	2,94 c	0,25 a
ADS 10	37,68 c	12,39 c	4,96 ab	109,41 a	6,58 b	160,03 b	0,40 a	7,61 b	4,06 b	0,25 a
ADS 14	39,53 c	65,66 a	5,06 a	40,07 d	10,96 a	168,23 a	0,39 a	9,16 a	5,16 a	N,A,
Media del ensayo	43,75	28,08	4,54	83,09	8,08	154,15	0,40	6,84	4,10	0,25
CV (%)	28,53	87,34	13,27	43,48	33,66	8,10	2,88	24,43	19,37	1,98

PF: producción de frondas (número de hojas/palma); STP: sección transversal del peciolo (cm²); LR: longitud del raquis (cm); LF: longitud de los foliolos (cm); AnF: ancho de los foliolos (cm); NF: número de foliolos; AT: altura anual de la palma (m/año); AF: área foliar (cm²); IAF: índice de área foliar; DT: diámetro del tronco de la palma (m); CV: coeficiente de variación. Las medias seguidas por la misma letra dentro de una misma columna no son significativas para $p < 0,05$ por prueba de Tukey ($n = 252$).

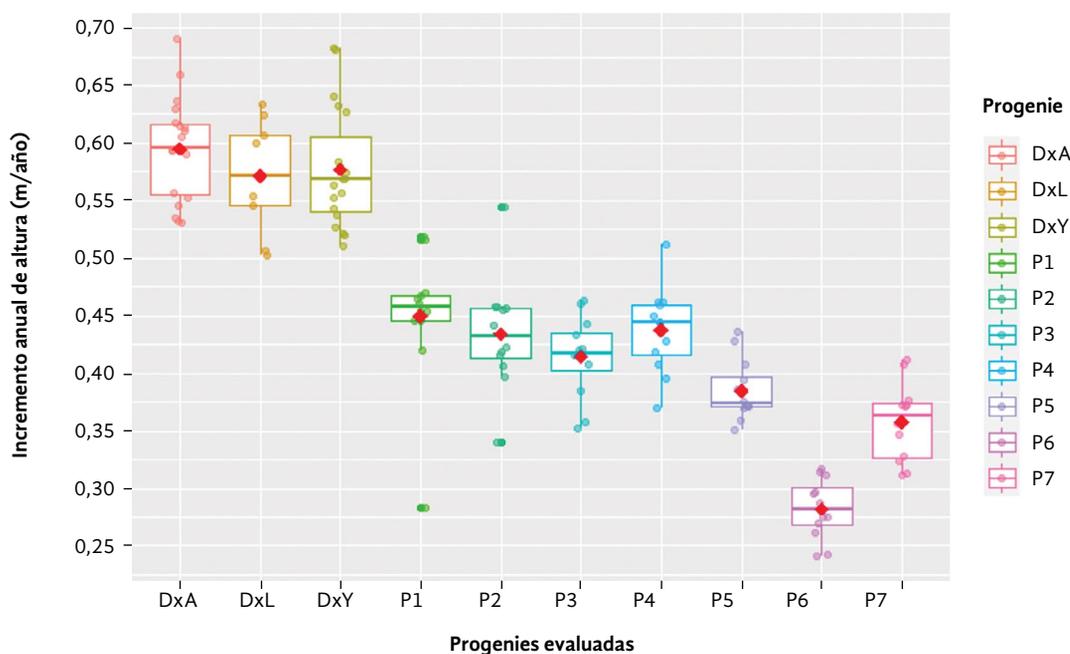
en los cultivares comerciales de palma de aceite. Los valores de IAF presentados en este estudio se refieren al año 14 después de la siembra (última medición de esta característica), con un promedio general de 5,16 para toda la población, donde P1 y P6 reportaron valores de IAF cercanos a 5,5, cifra que coincide con el valor óptimo para la productividad del cultivo.

Las comparaciones en los años de evaluación muestran un desarrollo normal para este tipo de cultivo, donde las cifras de algunos rasgos vegetativos, como LF, AnF, NF, AF e IAF, incrementan a medida que la planta crece. Estos rasgos definen la arquitectura de la planta, la cual es esencial para la implementación de prácticas agronómicas orientadas a reducir los costos de la mano de obra y mejorar la mecanización de la labor de cosecha [31].

El incremento anual en la altura de la palma varió entre 0,29 m/año en P6 y 0,47 m/año en P1, con un promedio general de 0,19 m/año para toda la población evaluada. Los autores también compararon esta tasa de crecimiento con aquella de cultivares comerciales sembrados en el CEPV, bajo condiciones de

suelos y manejo similares, identificando que las progenies enanas de Cenipalma reportaron valores inferiores que los cultivares más comunes sembrados alrededor del mundo, como Deli x AVROS, Deli x La Mé y Deli x Yangambi (Figura 1). Arolu *et al.* [22] reportaron las características de los cultivares compactos Deli *dura* x Nigeria *pisifera*, en los que se evidencian incrementos de altura entre 0,22 y 0,34 m/año en diferentes progenies de *tenera*. Los estudios realizados en cultivares comerciales de palma de aceite *Deli* x AVROS y *Deli* x Ghana registraron un crecimiento anual en la altura del tallo entre 0,90 y 1,20 m [32], cifras mucho más altas a las registradas en las progenies *dura* de Cenipalma. Por el contrario, investigaciones con híbridos interespecíficos OxG (*E. oleifera* x *E. guineensis*) mostraron un incremento anual promedio de 0,41 m/año en la altura de la palma, con una rango entre 0,23 y 0,65 m/año [33], similar a los resultados obtenidos por este estudio. Sin embargo, a pesar de que la tasa de crecimiento del tallo en nuestro ensayo es altamente consistente (H^2) a lo largo de los años, con un bajo $G \times E$, esta puede variar al realizar comparaciones entre palmas sembradas en otros lugares

Figura 1. Incremento anual de la altura de siete progenies de *dura* x *dura* y tres cultivares comerciales de *tenera*. Los puntos rojos corresponden al promedio general de las progenies (o cultivares) y las líneas horizontales a la mediana. DxA: Deli x AVROS; DxL: Deli x La Mé; DxY: Deli x Yangambi; P1 a P7: progenies enanas de *dura* x *dura*



debido a la fertilidad del suelo, la disponibilidad de agua y el manejo agronómico.

A partir de los resultados obtenidos en las progenies *dura* x *dura*, es posible seleccionar las mejores familias y las mejores palmas por familia adoptando la metodología FIPS de selección familiar e individual [34]. De esta manera, los mejores individuos podrían ser empleados para desarrollar nuevas progenies enanas a través de un nuevo ciclo de SRR. Por lo anterior, se identificaron aquellos individuos que crecían a una tasa inferior a 0,20 m/año, buscando obtener cultivares comerciales de crecimiento lento y prolongar el crecimiento económico y la vida productiva de los cultivos de palma de aceite, aumentando con ellos la rentabilidad de este negocio.

Rasgos de la calidad del racimo

Los cuadrados medios correspondientes a los rasgos de conformación del racimo se presentan en la Tabla 6, donde se observa que el efecto de las progenies evaluadas fue significativo ($p \leq 0,01$) para la mayoría de las características del aceite, excepto A/MS, FN/R

y FS. Estas diferencias indican una gran diversidad genética en tales características, ampliando así la oportunidad de seleccionar los parentales con las mejores características y avanzando en el desarrollo de programas de mejoramiento genético de la palma de aceite. La investigación realizada por Marhalil *et al.* [35] da cuenta de diferencias significativas para estas características en las progenies evaluadas en germoplasmas de Nigeria, Zaire y Camerún. En el caso de esta investigación, la influencia de los años evaluados mostró diferencias bastante significativas ($p \leq 0,01$) para todos los rasgos considerados, mientras que el efecto de la interacción entre G x E no presentó diferencias significativas en ANOVA, excepto para el rasgo R/E ($p \leq 0,05$).

La variación genética encontrada en las progenies de este estudio para los componentes del racimo y la cantidad de aceite en racimo permitirá la introgresión de nuevos rasgos, lo que ampliaría el alcance de la selección de madres del tipo *dura*. El rasgo A/R es una de las características más importantes para los programas de mejoramiento de cultivos. Así, y con base en los resultados obtenidos en esta investiga-

Tabla 6. Componentes de varianza de cuadrados medios para los rasgos de calidad de racimos de las progenies *dura* x *dura*.

Fuente de la variación	df	PMF	R/E	A/MS	A/MF	A/R	FN/R	FS	M/F	A/F	C/F
Réplicas (R)	2	5,51	3,6	15,52	60,32	18,69	88,1	45,63	18,56	2,53	9,05
Progenie (G)	6	11,62**	21,21**	5,86 ns	68,96**	20,14**	158,12 ns	83,51 ns	114,52**	47,48**	32,74**
Año (E)	5	42,24**	9,00**	76,46**	94,4**	61,26**	1037,93**	1782,49**	98,99**	51,7**	50,32**
G x E	30	1,47 ns	1,90**	7,54 ns	11,78 ns	6,01 ns	85,18 ns	44,93 ns	11,83 ns	3,1 ns	5,67 ns
Error	82	1,99	1,04	4,84	11,44	5,79	58,35	52,44	11,88	3,07	5,22
σ^2 G		0,56 (23,44)§	1,07 (45,49)	0,09 (-1,69)	3,18 (21,59)	0,79 (11,83)	4,05 (5,78)	2,14 (4,09)	5,71 (32,47)	2,47 (44,47)	1,50 (21,95)
σ^2 GE		-0,15 (-6,18)	0,25 (10,42)	0,77 (13,98)	0,10 (0,66)	0,06 (0,95)	7,67 (10,94)	-2,15 (-4,09)	-0,01 (-0,08)	0,01 (0,15)	0,13 (1,88)
σ^2 e		1,99 (82,73)	1,04 (44,10)	4,84 (87,71)	11,44 (77,75)	5,79 (87,23)	58,35 (83,28)	52,44 (100)	11,88 (67,61)	3,07 (55,37)	5,22 (76,18)

PMF: peso promedio del fruto (gr); R/E: racimo a espiga (%); A/MS: aceite-mesocarpio seco (%); A/MF: aceite-mesocarpio fresco (%); A/R: aceite-racimo (%); FN/R: fruto normal-racimo (%); FS: *fruit set* (%); M/R: mesocarpio-fruto (%); A/F: almendra-fruto (%); C/F: cuesco a fruto (%); σ^2 G: varianza de la progenie; σ^2 GE: varianza de progenie por año; σ^2 e: varianza del error; σ^2 ga: varianza anual de la progenie; la estimación negativa de la varianza se considera igual a 0; § componente de varianza como porcentaje de la varianza total.

* Significativo en $p < 0,05$; ** significativo en $p < 0,01$; ns no significativo en $p > 0,05$.

ción, es posible avanzar en la creación de nuevas progenies que mantengan altos valores de extracción de aceite y rasgos de componentes de fruto como la relación entre M/F, C/F y A/F. Nuestros hallazgos frente a estos rasgos dan cuenta de aspectos prometedores para la generación de progenies con más de una característica de alto valor agronómico para el cultivo de la palma de aceite, mejorando con ello tanto la relación A/R como la producción de RRF. Al respecto, los resultados de los estudios de Marhalil *et al.* [35] resaltan la importancia de identificar una amplia variabilidad y diversidad genética de estas características para la selección de los parentales indicados. Por ello, el conocimiento sobre los parámetros genéticos de los materiales de palma de aceite es estratégico para la selección de los mejores materiales de siembra. En lo que respecta al rasgo A/R, los resultados de esta investigación muestran que existe una amplia variación, lo que concuerda con una investigación realizada en germoplasma africano de palma de aceite, en la que se registraron valores que oscilan entre 19,51 y 5,61 % para esta variable [36].

La Tabla 7 muestra la comparación de la prueba de Tukey para los rasgos de los componentes del racimo en las progenies y los años de evaluación. Las

progenies presentaron un promedio de 9,88 g para este rasgo, mientras que el rasgo R/E osciló entre 88,97 y 91,81 %, con un promedio general de 90,48 %. Para el rasgo PMF, P5 y P2 registraron valores de 8,53 y 10,94 g, respectivamente, lo que corresponde al valor más alto y el más bajo entre las progenies analizadas. De otro lado, los valores para el rasgo de A/MS se situaron entre 78 y 79,62 %, mientras que los resultados para A/MF oscilaron entre 50,68 y 55,12 %. P5 obtuvo los valores más altos de toda la población para estos dos rasgos genéticos.

Los datos recopilados para el rasgo O/B muestran que P4 tiene el valor más alto (19,02 %), seguida por P5 (18,98 %) y P2 (18,96 %), mientras que la población general presentó un valor promedio de 18,25 %. La de palmas Deli *dura* del programa de mejoramiento genético de A. S. D., en Costa Rica, muestra un contenido promedio en A/R de 20 % [28], cifras comparables con las de esta investigación. Por otra parte, estudios realizados con diferentes progenies de *tenera* reportan valores en A/R entre 21 y 23 % [35]. Sin embargo, la combinación apropiada de palmas *dura* con palmas *pisifera* podría incrementar esta variable, según informan los registros de diferentes progenies de *dura* x *pisifera* evaluadas en Malasia, cuya A/R oscila entre 25 y 29 % [22].

Tabla 7. Media de los rasgos de calidad del racimo de las progenies analizadas.

Progenie	PMF	R/E	A/MS	A/MF	A/R	FN/R	FS	M/F	A/F	C/F
P1	10,42 ab	90,54 bc	78,77 a	51,19 b	18,51 a	67,46 a	74,09 a	57,30 ab	13,81 bc	28,89 b
P2	10,94 a	91,81 a	78,42 a	53,32 ab	18,96 a	65,86 a	76,35 a	56,04 bc	14,82 b	29,13 b
P3	10,08 ab	89,78 cd	78,38 a	52,03 ab	16,84 a	61,03 a	69,98 a	52,89 cd	14,68 b	32,42 a
P4	9,67 bc	91,49 ab	78,00 a	55,07 a	19,02 a	66,39 a	74,71 a	53,97 bcd	15,27 b	30,75 ab
P5	8,53 c	88,97 d	79,62 a	55,12 a	18,98 a	68,67 a	72,44 a	54,55 bcd	15,18 b	30,27 ab
P6	10,29 ab	89,50 d	78,29 a	50,68 b	16,61 a	65,34 a	71,92 a	51,87 d	17,82 a	30,31 ab
P7	9,25 bc	91,23 ab	79,21 a	55,21 a	18,84 a	61,17 a	71,60 a	59,04 a	12,48 c	28,48 b
Media del ensayo	9,88	90,48	78,67	53,23	18,25	65,13	73,01	55,10	14,87	30,04
CV (%)	8,13	1,20	0,73	3,68	5,80	4,55	2,95	4,58	10,92	4,49
Años después de la siembra (ADS)										
ADS 3	8,70 d	91,49 a	79,55 a	51,34 c	17,93 b	74,88 a	87,13 a	53,28 c	16,6 a	30,12 a
ADS 5	9,18 cd	90,85 ab	74,94 b	51,47 bc	15,61 c	68,51 ab	79,72 b	52,95 c	15,54 ab	31,51 a
ADS 7	11,85 a	89,95 bc	79,48 a	54,48 ab	17,82 b	54,93 d	62,77 e	54,10 c	14,93 b	30,98 a
ADS 9	11,12 ab	89,80 c	80,25 a	56,88 a	20,86 a	63,62 bc	70,38 cd	58,16 a	11,96 c	29,87 a
ADS 11	10,21 bc	90,71 bc	79,23 a	52,89 bc	18,96 ab	68,51 ab	73,32 bc	54,71 bc	14,66 b	30,63 a
ADS 14	8,25 d	90,05 bc	78,57 a	52,32 bc	18,31 b	60,33 cd	64,75 de	57,37 ab	15,52 ab	27,11 b
Media del ensayo	9,89	90,48	78,67	53,23	18,25	65,13	73,01	55,10	14,87	30,04
CV (%)	14,35	0,72	2,43	3,98	9,36	10,79	12,62	3,94	10,55	5,15

PMF: peso medio del fruto (gr); R/E: racimo a espiga (%); A/MS: aceite a mesocarpio seco (%); A/MF: aceite a mesocarpio fresco (%); A/R: aceite-racimo (%); FN/R: fruto normal-racimo (%); FS: *fruit set* (%); M/R: mesocarpio a fruto (%); A/F: almendras a fruto (%); C/F: cuesco a fruto (%); CV: coeficiente de variación. Las medias seguidas por la misma letra dentro de una misma columna no son significativas para $p < 0,05$ por prueba Tukey ($n = 252$).

La prueba de Tukey no mostró diferencias significativas para NF/B y FS, cuyos valores se ubicaron en 65,13 y 73,01 %, respectivamente. Estas características definen la eficiencia de la polinización entomófila para el cultivo de palma de aceite, donde el insecto *Elaeidobius kamerunicus* es considerado el polinizador más eficiente. Sobre este tema, estudios realizados por Swaray *et al.* [26] en diferentes progenies *dura x pisifera* muestran los beneficios de la dinámica poblacional de estos insectos entre diferentes cultivos, registrando porcentajes satisfactorios para el rasgo FS (entre 70 y 75 %). Frente a la estimación del rasgo M/F, los resultados obtenidos por esta investigación muestran que los valores más altos fueron reportados por P7 (59,04 %), seguida de P1 (57,30 %) y P2 (56,04 %), mientras que P6 presentó el valor más bajo para este rasgo (51,87 %).

En cuanto a M/F, es pertinente mencionar que se trata de uno de los rasgos cuya introgresión en progenies mejoradas de palma de aceite es bastante deseada. Por ende, y considerando que el aceite

se almacena en el mesocarpio del fruto, la variabilidad genética encontrada en este estudio permitirá la reproducción y el avance en la selección de buenas parentales hembra que presentan esta característica de interés. En las progenies de *dura* de origen nigeriano se han reportado valores para M/F entre 52,5 y 61,2 % [9], que coinciden con los valores encontrados en esta investigación. Según lo observado, M/F, A/F y C/F definen la composición de los frutos, aspecto frente al cual P7 reportó los valores más bajos para A/F (12,48 %) y C/F (28,48 %). Adicionalmente, dentro de las mejores familias (que más adelante darán lugar a los mejores individuos), siguiendo la estrategia F.I.S. identificamos parentales con M/F entre 60 y 70 %, que son similares a los valores reportados en parentales Deli *dura* de Sudeste Asiático, que oscilan entre 58 y 68 % [18].

Por otra parte, P6 mostró el valor más alto para A/F (17,82 %) y P3 el valor más alto para C/F (32,42 %). Estos resultados podrían obedecer a que C/F se reduce a expensas de M/F cuando se generan progenies *dura*

x *pisifera*. Por lo tanto, la selección adecuada de los parentales y la evaluación de la capacidad combinatoria de las progenies es decisiva para seleccionar las mejores progenies.

Heredabilidad y parámetros genéticos

En general, identificar y estimar la variabilidad genética y la heredabilidad en las progenies de palma de aceite asegura beneficios para las generaciones futuras de esta especie y, por lo tanto, un progreso continuo en los programas de mejoramiento genético

[37]. La Tabla 8 presenta los datos correspondientes a los cuadrados medios de los rasgos de conformación del racimo, donde el porcentaje de heredabilidad (H^2_B) más alto se presentó para AT (71,62 %), seguido de NF (46,64 %), R/E (45,49 %), A/F (44,47 %), LR (42,25 %) y PMR (40,73 %). Dentro del análisis de estos rasgos, Swaray *et al.* [26] estimaron una probabilidad de 82,56 % de heredabilidad para AT, evidenciando lo alta que puede ser en este rasgo genético. Por otro lado, las investigaciones realizadas por Myint *et al.* [27] en germoplasma MPOB-Senegal plantado *ex-situ* registraron valores de 22,41 % de H^2_B para este mismo rasgo genético, registro que contrasta con

Tabla 8. Componentes de varianza y parámetros genéticos de rasgos cuantitativos.

Rasgo	σ^2g	σ^2ge	σ^2e	σ^2p	H^2_B (%)
RFF	231,0452	-13,0404	854,1390	1072,14	21,55
NR	1,2485	1,9637	3,6625	6,87	18,16
PMR	1,5816	0,2805	2,0212	3,88	40,73
PF	4,5840	-0,3314	23,8800	28,13	16,29
STP	0,0093	-0,0029	0,0700	0,08	12,20
LR	0,0387	0,0029	0,0500	0,09	42,25
LF	29,6733	8,8229	44,3800	82,88	35,80
AnF	0,1493	0,1886	0,1800	0,52	28,83
NF	25,4100	0,2143	28,8600	54,48	46,64
AT	0,0039	0,0000	0,0015	0,01	71,62
AF	0,1164	0,0486	0,2840	0,45	25,93
IAF	0,0609	0,0139	0,2516	0,33	18,65
DT	0,0001	0,0006	0,0004	0,00	12,60
PMF	0,5639	-0,1486	1,9900	2,41	23,44
R/E	1,0728	0,2457	1,0400	2,36	45,49
A/MS	0,0933	0,7714	4,8400	5,52	1,69
A/MF	3,1767	0,0971	11,4400	14,71	21,59
A/R	0,7850	0,0629	5,7900	6,64	11,83
FN/R	4,0522	7,6657	58,3500	70,07	5,78
FS	2,1433	-2,1457	52,4400	52,44	4,09
M/F	5,7050	-0,0143	11,8800	17,57	32,47
A/F	2,4656	0,0086	3,0700	5,54	44,47
C/F	1,5039	0,1286	5,2200	6,85	21,95

σ^2g : varianza de progenie; σ^2 : progenie ge por varianza anual; σ^2e : varianza de error; σ^2p : varianza fenotípica; H^2_B : heredabilidad de sentido amplio (%); RRF: racimos de fruta fresca (kg/palma); NR: número de racimos (racimos/palma); PMR: peso medio del racimo (kg/manojo); PF: producción de hojas (número de hojas/palma); STP: sección transversal del peciolo (cm²); LR: longitud del raquis (cm); LF: longitud del foliolo (cm); AnF: ancho del foliolo (cm); NF: número de foliolos; AT: altura anual de la palma (m/año); AF: área foliar (cm²); IAF: índice de área foliar; DT: diámetro del tronco de la palma (m); PMF: peso medio del fruto (gr); R/E: relación racimo-espiga (%); A/MS: relación aceite-mesocarpio seco (%); A/MF: relación aceite-mesocarpio fresco (%); A/R: relación aceite-racimo (%); FN/R: relación fruto normal-racimo (%); FS: *fruit set* (%); M/F: relación mesocarpio-fruto (%); A/F: relación almendra/fruto (%); C/F: relación cuesco-fruto (%).

los altos valores reportados en las progenies *dura x pisifera* y *dura x dura*, como las analizadas en esta investigación.

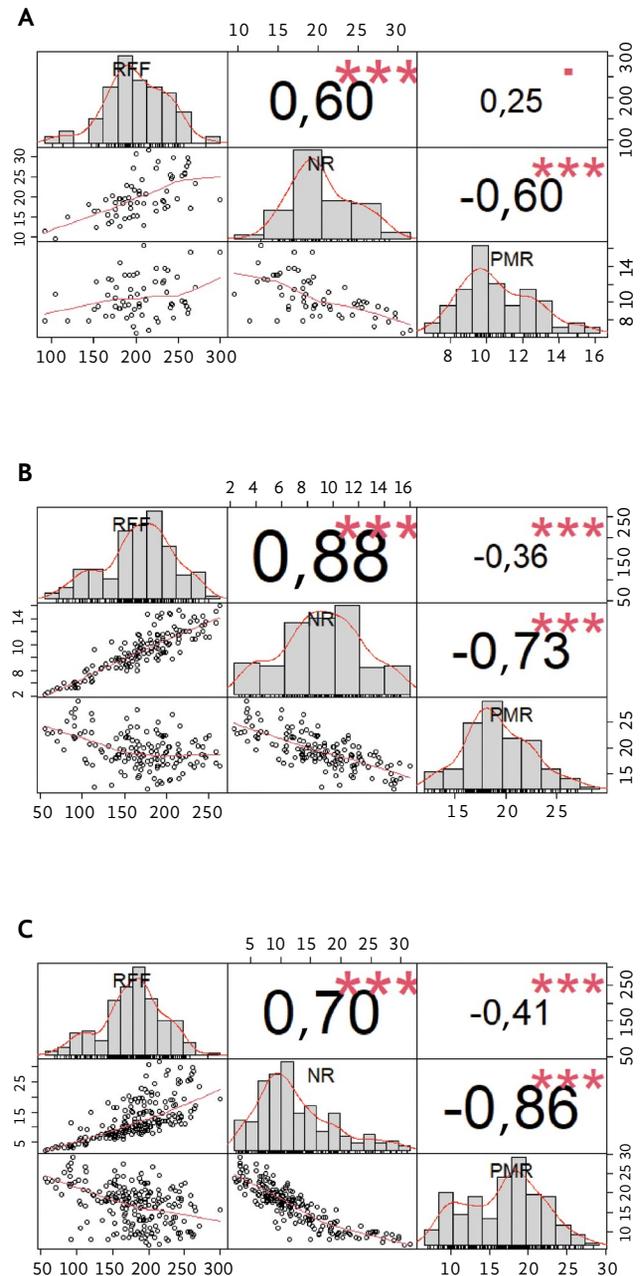
El valor de H^2_B obtenido para AT confirma la buena selección de los parentales que forman parte de las progenies utilizadas en el presente estudio. Además, esta característica permite anticipar buenos resultados en futuros ciclos de reproducción. El H^2_B más bajo se presentó para A/MS (1,69 %), seguido de FS (4,09 %) y FN/R (5,78 %); estos dos últimos se vieron afectados por factores externos al genotipo, como el trabajo de polinización entomófila [18]. De otro lado, según Sunilkumar *et al.* [33], la heredabilidad de FS es muy baja en el híbrido interespecífico OxG (4,9 %), lo cual se corrobora mediante los resultados de este estudio.

Análisis de los rasgos agronómicos

El análisis de correlación para los rasgos de productividad se dividió según la etapa de desarrollo del cultivo (joven y adulta). Al respecto, se observaron comportamientos similares en el análisis para todo el ciclo de cultivo entre los rasgos de rendimiento con alta correlación de Pearson entre RFF y NR ($r = 0,70$, $p \leq 0,01$) y RFF y PMR ($-0,41$), así como una alta correlación entre NR y PMR con un valor de $-0,86$ ($p \leq 0,01$). Estos valores sugieren que el incremento de NR y PMR permitirá mejorar significativamente la producción de RFF (Figura 2). Marhalil *et al.* [35] encontraron correlaciones similares a las de este estudio para RFF y NR ($r = 0,58$) y RFF y PMR ($r = 0,21$) en diferentes genotipos genéticos derivados de Nigeria, Congo (Zaire) y Camerún. Por su lado, en las muestras tipo *dura* del germoplasma *E. guineensis* de Embrapa (Brasil), los análisis de correlación fenotípica mostraron valores altos y positivos para los rasgos RFF y NR ($r = 0,78$; $p \leq 0,01$) [38].

Para los principales rasgos vegetativos de interés, los coeficientes de correlación de Pearson mostraron valores de correlación de $r = 0,10$, $p \leq 0,01$ entre AT y AF, y una baja asociación entre AT e IAF ($0,13$; $p \leq 0,01$). Por el contrario, se logró una correlación significativa entre AF e IAF ($r = 0,54$; $p \leq 0,01$), como se evidencia en la Figura 3. Así, el conocimiento sobre la asociación de los diferentes rasgos genéticos en la palma de aceite es fundamental para la selección de progenies con ganancias genéticas directas [39].

Figura 2. Correlaciones de Pearson para rasgos de calidad de racimo en progenies *dura x dura*. A: etapa joven, B: etapa adulta y C: todo el ciclo del cultivo. *** Correlaciones significativas ($p \leq 0,01$)



Con respecto a las características del aceite, se presentaron coeficientes de correlación fuertes y positivos entre A/MS y A/R ($r = 0,61$; $p \leq 0,01$), seguidos de la correlación entre M/F y A/R ($r = 0,51$; $p \leq 0,01$), M/F y C/F ($r = 0,41$; $p \leq 0,01$) y entre A/R y FN/R

($r = 0,18$; $p \leq 0,01$). Finalmente, entre M/F y C/F se registró un coeficiente de correlación de $r = 0,84$ ($p \leq 0,05$), el más alto entre las diferentes comparaciones analizadas (Figura 4). Con base en lo anterior, las

correlaciones altas y positivas encontradas para A/R con respecto a otros rasgos genéticos de interés generan mayores posibilidades de aumentar el contenido de aceite en las siguientes progenies reproductoras.

Figura 3. Correlaciones de Pearson para rasgos de calidad de racimo en progenies *dura* x *dura*. HT: altura anual de la palma (m/año), AF: área foliar (cm²), IAF: índice de área foliar.
*** Correlaciones bastante significativas ($p \leq 0,01$)

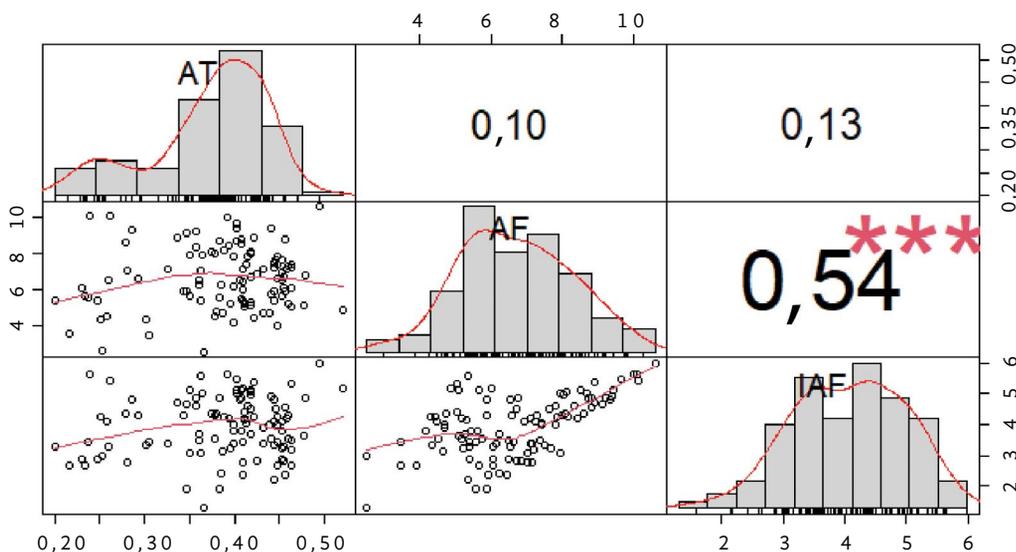
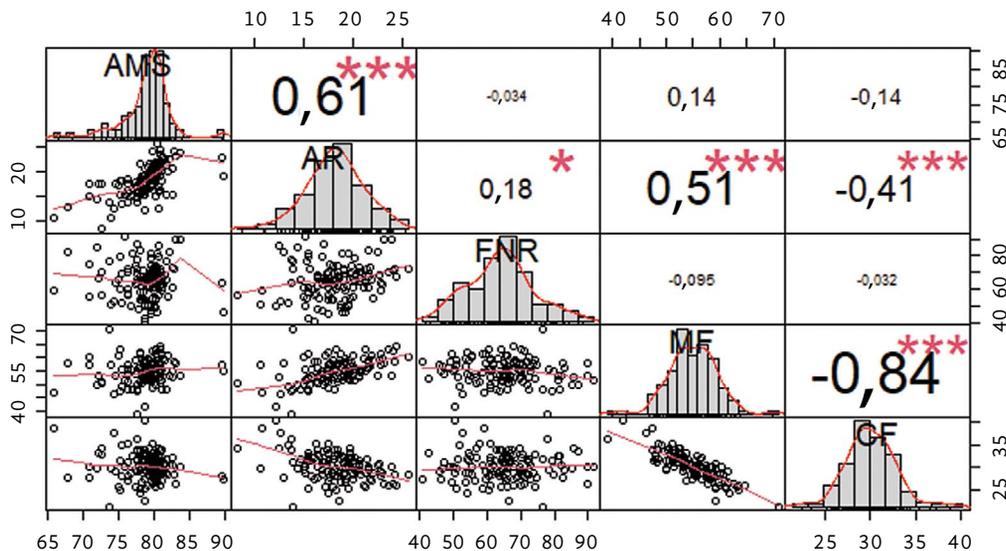


Figura 4. Correlaciones de Pearson para rasgos de calidad de racimo en progenies *dura* x *dura*. A/MS: aceite a mesocarpio seco (%), A/R: aceite a racimo (%), FN/R: frutos normales a racimo (%), M/F: mesocarpio a fruto (%), A/F: almendra-fruto (%)
* Correlaciones significativas ($p \leq 0,05$) y *** ($p \leq 0,01$)



Algunas investigaciones con diferentes materiales derivados de Nigeria, Congo (Zaire) y Camerún han mostrado las ventajas y perspectivas de tener altas correlaciones en aquellos rasgos genéticos que fortalecen la selección de palma de aceite y el progreso genético de esta planta [35].

Conclusiones

El desarrollo de cultivares comerciales de palma de aceite con una vida productiva y económica de más de 35 años es posible a través del desarrollo de progenies enanas tipo *dura* de alto rendimiento, con lo cual será posible lograr una mayor rentabilidad y sostenibilidad de los cultivos de palma de aceite.

De acuerdo con los resultados obtenidos para los rasgos genéticos de productividad, parámetros vegetativos y componentes del racimo, existe una amplia variabilidad en las progenies de la población de crecimiento lento desarrolladas por Cenipalma, lo cual hará posible orientar la adecuada selección de parentales hembra de palma de aceite. Para el rasgo de incremento anual de la altura, P6 destaca con la tasa de crecimiento anual más baja (0,29 m/año), posicionándola como una de las mejores candidatas para la producción de cultivares comerciales. Por otra parte, la heredabilidad en el sentido amplio de este rasgo fue la más alta, con un 72 %, un rasgo con baja influencia ambiental, permitiendo el desarrollo futuro de progenies enana en diferentes ambientes. De otro lado, el IAF identificado en P1 (5,49) y P6 (5,43) permite destacar otros rasgos genéticos de interés

del cultivo de palma de aceite para futuras progenies mejoradas. Por su parte, la producción de RFF en las progenies evaluadas osciló entre 165 y 208 kg/palma/año, frente a lo cual el último valor identificado en P3 la convierte en candidata ideal para aumentar la selección de plantas con altos rendimientos que pueden combinarse con otros rasgos genéticos. En general, el rendimiento de estas progenies fue similar al de los cultivares mejorados de Deli *dura*, con valores para los RFF de 180-210 kg/palma/año y NR de 6-11 RFF/palma/año [9].

Las nuevas poblaciones de parentales hembra, desarrolladas a partir de la SRR, permitirán que la introgresión de los rasgos genéticos de interés añada valor a los nuevos cultivares. Este es el caso de la población enana *dura* de Cenipalma, que sería empleada para avanzar en nuevos ciclos de reproducción, maximizando así las ganancias genéticas de este desarrollo. Además de las palmas enanas y altamente productivas, rasgos como la resistencia a enfermedades, la tolerancia a los factores abióticos y la mejora de la calidad del aceite podrían ser introgresados para generar cultivares diferenciados en futuros ciclos de reproducción.

Agradecimientos

Al Fondo de Fomento Palmero, administrado por Fedepalma, por la financiación de esta investigación. Al Campo Experimental El Palmar de la Vizcaína por la información proporcionada durante los años de realización del experimento.

Referencias

- Fedepalma. *Anuario estadístico 2020. Principales cifras de la agroindustria de la palma de aceite en Colombia y en el mundo*. Fedepalma: Bogotá, Colombia, 2020; p. 238.
- Tabi, K.M.A. Effect of dry heat treatment along with some dormancy breaking chemicals on oil palm seed germination. *S. Afr. J. Bot.* 2017, 112, 489-493.
- Beirnaert, A.D.F.; Vanderweyen, R. *Contribution À L'étude Génétique et Biométrique des Variétés D' Elaeis Guineensis Jacquin*; East African Standard: Nairobi, Kenia, 1941; p. 27.
- Reyes, P.A.; Ochoa, J.C.; Montoya, C.; Daza, E.; Ayala, I.M.; Romero, H.M. Development and validation of a bi-directional allele-specific PCR tool for differentiation in nurseries of *dura*, *tenera* and *pisifera* oil palms. *Agron. Colomb.* 2015, 33, 5-10.

- Singh, R.; Low, E.-T.L.; Ooi, L.C.-L.; Ong-Abdullah, M.; Ting, N.-C.; Nagappan, J.; Nookiah, R.; Amiruddin, M.D.; Rosli, R.; Manaf, M.A.A. The oil palm SHELL gene controls oil yield and encodes a homologue of SEEDSTICK. *Nature* 2013, 500, 340-344.
- Babu, B.K.; Mathur, R.; Kumar, P.N.; Ramajayam, D.; Ravichandran, G.; Venu, M.; Babu, S.S. Development, identification and validation of CAPS marker for SHELL trait which governs dura, pisifera and tenera fruit forms in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *PLoS ONE* 2017, 12, e0171933.
- Mondragon-Serna, A.; Baena-Snata, M.A.; González-Díaz, A.; García-Nuñez, J.A.; Ayala-Díaz, I.M.; Romero, H.M. The Oil Palm. En *Oil Crops. Growth, Uses, and Toxicity*; Perea-Flores, M.J., Camacho-Díaz, B.H., Quintanilla-Carvajal, M.X., Eds.; Nova Science Publishers, Inc.: Nueva York, NY, EE. UU., 2021; pp. 105-146.
- Rajanaidu, N. A Review of Oil Palm Breeding for the Past 50 Years. *Rev. Palmas* 2016, 37, 190-202.
- Noh, A.; Rafii, M.Y.a. Variability and performance evaluation of introgressed Nigerian *dura* x Deli *dura* oil palm progenies. *Genet. Mol. Res.* 2014, 13, 2426-2437.
- Bastidas, S. Genealogía del germoplasma de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) del proyecto de mejoramiento genético de Corpoica. *Rev. Palmas* 2003, 24, 21-29.
- Ishak, Z.; Hashim, A.T.; Rosli, S.K.; Bakar, D.A.; Ooi, S.E.; Mohd, N.; Ong-Abdullah, M. Oil Palm Tissue Culture: Fast Tracking Elite Commercial Lines. In *The Oil Palm Genome*; Springer: Berlín/Heidelberg, Alemania, 2020; pp. 47-68.
- Domiciano, G.P.; Alves, A.A.; Laviola, B.G.; da Conceio, L.D.H.C.S. Parámetros genéticos e diversidade em progenies de macauba com base em características morfológicas e fisiológicas. *Cienc. Rural* 2015, 45, 1599-1605.
- Hefena, A.; Sultan, M.; Abdel-Moneam, M.; Hammoud, S.; Barutular, C.; El-Sabagh, A. Assessment of Genetic Variability and Correlation Coefficient to Improve Some Agronomic Traits in Rice. *J. Exp. Agric. Int.* 2016, 14, 1-8.
- Machado, E.L.; Silva, S.A.; Fernandes, L.d.S.; Brasileiro, H.S. Genetic variability and homozygosity in a F4 castor bean population by microsatellite markers. *Bragantia* 2016, 75, 307-313.
- Shafique, M.S.; Ahsan, M.; Mehmood, Z. Genetic variability and interrelationship of various agronomic traits using correlation and path analysis in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Acad. J. Agric. Res.* 2016, 4, 82-85.
- Ayala, I.; Romero, H.M.; Tupaz, A.; Daza, E.; Rincón, A.; Caicedo, A.; Fontanilla, C.; Mosquera, M. *Comportamiento Agronómico de Cultivares Comerciales de Palma de Aceite en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína*; Cenipalma: Bogotá, Colombia, 2017; p. 138.
- Corley, R.H.V.; Breure, C.J. *Measurements in Oil Palm Experiments*; Internal Report; Unilever Plantations: London, UK, 1981. 18. Hardon, J.J.; Williams, C.N.; Watson, I. Leaf area and yield in the oil palm in malaya. *Exp. Agric.* 1969, 5, 25-32.

- Hardon, J.J.; Williams, C.N.; Watson, I. Leaf area and yield in the oil palm in malaya. *Exp. Agric.* 1969, 5, 25-32.
- Corley, R.H.V.; Tinker, P.B. *The Oil Palm*, 5th ed.; Wiley Blackwell: Oxford, UK, 2016; p. 650.
- Blaak, G.; Sparnaaij, L.; Menedez, T. Breeding and inheritance in the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) II. Methods of bunch quality analysis. *J.W. Afr. Inst. Oil Palm Res.* 1963, 4, 146-155.
- Prada, F.; Romero, H.M. *Muestreo y Análisis de Racimos en el Cultivo de la Palma de Aceite. Tecnologías para la Agroindustria de la Palma de Aceite, Guía de Facilitadores*; Cenipalma: Bogotá, Colombia, 2012; p. 158.
- Falconer, D.; Mackay, T. *Introduction to Quantitative Genetics*; Longman Group: Essex, UK, 1996.
- Arolu, I.W.; Rafii, M.Y.; Marjuni, M.; Hanafi, M.M.; Sulaiman, Z.; Rahim, H.A.; Abidin, M.I.Z.; Amiruddin, M.D.; Din, A.K.; Nookiah, R. Breeding of high yielding and dwarf oil palm planting materials using Deli *dura* × Nigerian *pisifera* population. *Euphytica* 2017, 213, 154.
- Sapey, E.; Peprah, B.B.; Adusei-Fosu, K.; Agyei-Dwarko, D. Genetic Variability of Fresh Fruit Bunch Yield (FFB) Yield in Some *dura* × *pisifera* Breeding Populations of Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Am. -Eurasian J. Agric. Environ. Sci.* 2015, 15, 1637-1640.
- Noh, A.; Rafii, M.Y.; Saleh, G.; Kushairi, A.; Latif, M.A. Genetic performance and general combining ability of oil palm Deli *dura* × AVROS *pisifera* tested on inland soils. *Sci. World J.* 2012, 2012, 792601.
- Swaray, S.; Amiruddin, M.D.; Rafii, M.Y.; Jamian, S.; Ismail, M.F.; Jalloh, M.; Marjuni, M.; Mohamad, M.M.; Yusuff, O. Influence of parental *dura* and *pisifera* genetic origins on oil palm fruit set ratio and yield components in their D × P Progenies. *Agronomy* 2020, 10, 1793.
- Myint, K.A.; Amiruddin, M.D.; Rafii, M.Y.; Samad, M.Y.A.; Ramlee, S.I.; Yaakub, Z.; Oladosu, Y. Genetic diversity and selection criteria of MPOB-Senegal oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) germplasm by quantitative traits. *Ind. Crop. Prod.* 2019, 139, 111558.
- Alvarado, A.; Henry, J. Evolution blue: A new oil palm variety with reduced growth and high oil content. *A.S.D. Oil Palm Pap.* 2015, 45, 45.
- Saldaña-Villota, T.M.; Cotes-Torres, J.M. Radiation interception and leaf area index from foliage cover in diploid potato. *Agron. J.* 2020, 112, 2805-2811.
- Breure, C.J. Rate of leaf expansion: A criterion for identifying oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) types suitable for planting at high densities. *NJAS-Wagening. J. Life Sci.* 2010, 57, 141-147.
- Barcelos, E. Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Front. Plant Sci.* 2015, 6, 190.

- Alvarado, A.; Chinchilla, C.; Rodríguez, J. Desempeño de dos variedades de palma aceitera (Deli × AVROS y Deli × Ghana) plantadas a diferentes densidades en dos sitios en Costa Rica. *ASD Oil Palm Pap.* 2007, 8, 35-41.
- Sunilkumar, K.; Mathur, R.K.; Sparjanbabu, D.S.; Pillai, R.S.N. Evaluation of interspecific oil palm hybrids for dwarfness. *J. Plant. Crop.* 2015, 43, 29-34.
- Donough, C.R. *Breeding Oil Palms for High Oil Yield in I.O.I. Group: 1. First Cycle Development of OPGL-Derived Materials*; MPOB National Seminar: Kuala Lumpur, Malasia, 2005; p. 125.
- Marhalil, M.; Zulkifli, Y.; Kushairi, A.; Adura, Z.S.; Nurniwalis, A.; Zubaidah, R. Potential oil palm genetic materials derived from introgression of germplasm (MPOB-Nigeria, MPOB-Zaire and MPOB-Cameroon accessions) to advanced (AVROS) breeding populations. *J. Oil Palm Res.* 2020, 32, 569-581.
- Murugesan, P.; Rani, K.L.M.; Ramajayam, D.; Kumar, K.S.; Mathur, R.K.; Ravichandran, G.; Kumar, P.N.; Arunachalam, V. Genetic diversity of vegetative and bunch traits of African oil palm (*Elaeis guineensis*) germplasm in India. *Indian J. Agric. Sci.* 2015, 85, 892-895.
- Ortega Cedillo, D.; Barrera, C.F.; Ortega Cedillo, J.; Orellana Carrera, J.; Vilela de Resende, M.D.; Damião Cruz, C. Estimates of parameters, prediction and selection of an oil palm population in Ecuador. *Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín* 2018, 71, 8477-8487.
- De Almeida Rios, S.; da Cunha, R.N.V.; Lopes, R.; Barcelos, E.; da Rocha, R.N.C.; de Lima, W.A.A. Correlation and Path analysis for yield components in *dura* oil palm germplasm. *Ind. Crop. Prod.* 2018, 112, 724-733.
- Cedillo, D.S.O.; Barros, W.S.; Ferreira, F.M.; Dias, L.A.D.S.; Rocha, R.B.; Cruz, C.D. Correlation and repeatability in progenies of African oil palm. *Acta Sci. Agron.* 2008, 30, 197-201.