

¿Qué se debe saber sobre los QTL (*Quantitative Trait Loci*) y su utilidad en el mejoramiento genético de palma de aceite?

What should we know about QTL (*Quantitative Trait Loci*) and its importance for oil palm genetic improvement?

CITACIÓN: Montoya, C., & Romero, H. M. (2016). ¿Qué se debe saber sobre los QTL (*Quantitative Trait Loci*) y su utilidad en el mejoramiento genético de palma de aceite? *Palmas*, 37(3), 65-75.

PALABRAS CLAVE: QTL, palma de aceite, mejoramiento, marcadores moleculares.

KEYWORDS: QTL, oil palm, plant breeding, molecular markers.

RECIBIDO: abril de 2016

APROBADO: junio de 2016

CARMENZA MONTOYA JARAMILLO

Investigadora Titular. Programa de Biología y Mejoramiento, Cenipalma
cmontoya@cenipalma.org

HERNÁN MAURICIO ROMERO

Coordinador Programa de Biología y Mejoramiento, Cenipalma
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia
hromero@cenipalma.org

Resumen

Estudiar el genoma, definido como la totalidad de la información genética de un individuo en un contexto poblacional, ha permitido desarrollar potentes y novedosas estrategias de mejoramiento en especies de importancia agrícola. En el caso de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.), se han estudiado los genes responsables de características como tipo de fruto, color y acidez del aceite. Cada una de estas características está controlada por uno o pocos genes, facilitando su selección o identificación en los programas de mejora vegetal. Sin embargo, otras variables como producción, tolerancia a la sequía, perfil de ácidos grasos o altura de la palma, están controladas por conjuntos de genes, lo cual dificulta una selección directa en las estrategias de mejoramiento convencional. Aquellas variables que son producto de la acción conjunta de varios genes y que actúan en simultáneo para expresar características de tipo cuantitativo, se estudian mediante la identificación de las regiones en

el genoma que los contienen. A estas regiones se les denomina *locus* de caracteres cuantitativos o QTL (*Quantitative Trait Locus*, por sus siglas en inglés). Es así como la identificación de los QTL sirve de guía para buscar genes de interés, facilitando su seguimiento y detección. Este artículo tiene por objetivo acercar al lector al concepto de QTL y su aplicación en estrategias de mejoramiento vegetal en palma de aceite a través de la definición de conceptos y herramientas claves para su detección.

Abstract

The study of the genome, which is defined as the total genetic information of an individual in a population, has allowed the development of powerful and novel breeding strategies in species of agricultural importance. In the case of the Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.), there have been studies of the genes in control of phenotypic characteristics such like type or color of fruit and acidity of the palm oil. Each of these traits is controlled by one or few genes, facilitating its selection or identification in the breeding programs. Nevertheless, other variables as production, drought tolerance, palm oil fatty acids composition or stem height are controlled by numerous genes, which makes difficult a direct selection in conventional breeding programs. Those variables that are a product of the joint action of several genes that act simultaneously to express phenotypic quantitative traits are studied by the identification of the genome regions, which contain them. These regions are named Quantitative Trait Locus (QTL). That is how the identification of the QTL serves as guide to search genes of interest, facilitating its pursuit and detection. The purpose of this paper is to bring an overall insight to the reader over the QTL concept and its application in strategies in oil palm breeding through the definition of concepts and key tools for its detection.

Introducción

Este artículo explica de forma general el procedimiento para encontrar en una población de estudio y al interior del mapa genético que la representa, aquellas regiones responsables de la variación de caracteres de tipo cuantitativo. Para la agroindustria de la palma, por ejemplo, las características asociadas a producción de aceite, la altura o el perfil de ácidos grasos.

Si se imagina que un viajero quiere llegar a un sitio específico en cualquier lugar del mundo, es necesaria una dirección (país, departamento, ciudad, calle y número del inmueble), y si no hay claridad al respecto, el viajero deberá guiarse utilizando el máximo de referencias geográficas posibles y un buen mapa. Con esto en mente, ¿para qué se desearía tener estos datos? Es posible que quiera buscar una ciudad famosa

por sus ventas en flores. Sin un conocimiento previo, lo primero que debe hacer es recolectar información que le permita encontrar la zona de la ciudad donde se concentra la venta de flores y finalmente llegar a los lugares responsables de la fama del sector. La “ciudad” en el ejemplo representa a un genoma, es decir, la totalidad de la información genética de un individuo y la “dirección” de interés es la posición de un gen particular. Como gen, se entiende la alineación particular de una secuencia de ADN que posee las instrucciones para sintetizar los elementos claves de un organismo. En genética, a esta dirección se le llama *locus* (*loci* en plural). Es así como se debe transitar a través de los cromosomas y la molécula de ADN para encontrar el destino final del viajero en la denominada “ciudad genoma”.

Por ejemplo, si se quiere saber dónde se concentra todo aquello concerniente a la producción de racimos por palma, en “ciudad genoma” las grandes vías y sus señales de tránsito se constituyen de secuencias específicas de ADN, que a manera de señales dicen dónde se pueden encontrar los genes que son de interés y los sectores de la “ciudad” donde estos se concentran.

Siguiendo con la analogía, la localización de un almacén en la ciudad cambia como respuesta a factores económicos y, por ende, las zonas de comercio cambian a través de los tiempos. En el genoma, la posición de los genes en los cromosomas resulta de un proceso físico de intercambio entre porciones de los cromosomas del padre y de la madre. En “ciudad genoma” las regiones que concentran los genes que interesan son dinámicas y las interacciones génicas sumadas a interacciones medioambientales cambian la “guía de ruta” en la búsqueda.

Ahora, encontrar los genes de interés depende de la genética intrínseca del carácter de estudio (altura, producción de aceite, entre otros). Muchas de las características de los seres vivos son codificadas por uno o pocos genes responsables de una característica en particular. Por ejemplo, en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq) el gen responsable de características como color del fruto, tamaño del cuesco o actividad de la enzima lipasa (responsable del grado de acidez del aceite) son codificadas por genes mayores (Beirnaert & Vanderweyen, 1941; Hartley 1988; Morcillo *et al.*, 2013) y en la práctica su detección y/o seguimiento a través de varias generaciones se facilita siguiendo la lógica de las leyes de herencia mendeliana. Otro panorama se observa cuando variables como producción, tolerancia a sequía, perfil de ácidos grasos o altura de la palma son el resultado de la expresión conjunta de varios genes, que contribuyen simultáneamente a definir aquello que finalmente observamos y definimos como una sola variable a nivel fenotípico (Zhang & Gai, 2009; van Eeuwijk *et al.*, 2010).

Los caracteres de tipo cuantitativo se definen como aquellos que presentan una variación continua (como el peso del fruto o la altura de la palma) en la población de estudio. Dado que muchas de las variables a medir en los seres vivos están codificadas por genes que en conjunto suman “esfuerzos” (efectos

genéticos) para expresar las características medibles en una escala cuantitativa, se define como un QTL (*Locus* de Caracteres Cuantitativos o *Quantitative Trait Locus*, por sus siglas en inglés) a la región del genoma donde se concentran los genes responsables de esta variación (Wright 1968; Paterson *et al.*, 1988). Aterrizando estos conceptos y su importancia a nivel agronómico, la identificación de un QTL es una guía en la búsqueda del gen o genes de interés en una población de estudio, facilitando su seguimiento y detección. Ahora bien, acumular en una población las variantes (alelos) de los genes de interés genera la posibilidad de diseñar poblaciones que responden a un interés agronómico en particular. Lo anterior es posible a través de la denominada selección asistida por marcadores moleculares (*Marker Assisted Selection*, MAS, por sus siglas en inglés), una estrategia de mejoramiento vegetal en la cual la detección y selección de secuencias de ADN (alelos y/o genes) en etapas tempranas como previvero, permite escoger el material vegetal más promisorio en las diferentes fases del proceso de mejora vegetal (Hospital, 2009). Este es, a grandes rasgos, el objetivo del mejoramiento genético tradicional, con la diferencia de que con las herramientas de la biología molecular como la detección de QTL, se puede usar la información de “ciudad genoma” para encontrar los genes que interesan y facilitar su estudio a través de diversas interacciones en el ámbito agronómico.

¿Qué herramientas se utilizan para detectar un QTL?

Antes de definir específicamente las herramientas, un ejemplo práctico. Es posible suponer que se tiene en una misma población diferencias en la producción media de número de racimos por palma. Identificar las variantes del genoma de cada palma (genotipar) y asociarlas a los registros de producción (fenotipar) permitirá contrastar estadísticamente todos los individuos. Si se encuentra que existen diferencias estadísticas en el promedio de producción de racimos para aquellos individuos con la variante “A” (mayor producción) en su genoma, en comparación con aquellos de la variante “B” (menor producción), se puede decir que se ha detectado uno o varios QTL

(regiones) en el genoma, responsables de las diferencias entre individuos en lo referente al número de racimos por palma.

Según la revisión presentada por Collard *et al.*, (2005), existen tres puntos claves en la detección de QTL: i) los marcadores moleculares para llevar a cabo la caracterización genotípica; ii) la generación del mapa genético en una población de mapeo; y iii) la detección estadística del QTL.

Marcadores moleculares

Una de las formas de definir un marcador molecular es: secuencia de ADN de posición conocida en el genoma, que permite identificar (etiquetar) y monitorear a nivel individual o poblacional las diferencias o similitudes entre individuos relacionados genéticamente (Collard *et al.*, 2005; Semagn *et al.*, 2006). Los diferentes tipos de marcadores moleculares ofrecen diversas características que los hacen pertinentes, según el tipo de estudio. Para este propósito, los marcadores más recomendables son aquellos que permiten identificar en el individuo la porción genética que se hereda del padre y de la madre (*locus* heterocigoto). Para su detección en el genoma se utilizan principalmente tres técnicas: a) hibridación de la molécula de ADN; b) reacción en cadena de polimerasa (PCR); y c) secuenciamiento de ADN. Estas

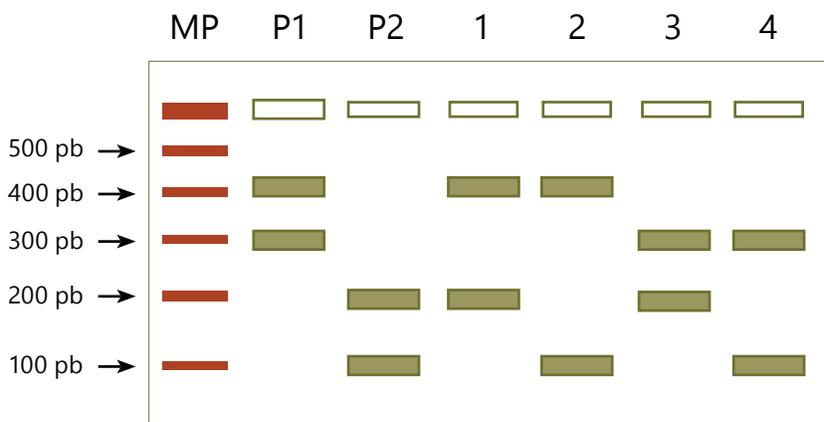
dos últimas constituyen la denominada segunda generación de marcadores moleculares y son actualmente las más utilizadas (Maheswaran, 2004). Para la detección de QTL favorece que estos marcadores estén distribuidos aleatoriamente en todo el genoma, y que permitan detectar las diferencias entre los individuos (es decir, polimórficos) e identificar los segmentos del genoma que se entremezclaron para dar origen a la progenie de estudio. Una revisión más detallada de los diferentes tipos de marcadores y sus aplicaciones está disponible en Maheswaran (2004). En la Figura 1 se observa un ejemplo de amplificación y segregación de un marcador molecular tipo microsatélite (*Simple Sequence Repeats*, SSR, por sus siglas en inglés) el cual permite monitorear el patrón de herencia de los respectivos alelos, desde los parentales a la progenie.

Mapas genéticos y población de mapeo

Un mapa genético es una representación del genoma de una especie, a través de una (o más) progenies, en las cuales están identificados los marcadores moleculares para cada *locus* y cuya posición u orden relativo es lo que se conoce como un grupo de ligamiento, que representa los cromosomas (Lewontin, 1964). La progenie utilizada para establecer un mapa genético es lo que se conoce como población de mapeo.

Figura 1. Diagrama que representa un marcador polimórfico tipo microsatélite (SSR). Los Códigos P1 y P2 corresponden a los parentales y los números del 1 al 4 representan una parte de la progenie. Cada individuo es diploide (tiene dos copias del gen) y es posible identificar los alelos que provienen de cada parental. MP es el marcador de pares de bases para identificar el tamaño de los alelos.

Fuente: adaptado de Collard *et al.*, (2005).



La población que se va a mapear debe tener suficientes individuos, como mínimo 200, y los parentales deben ser contrastantes para el carácter de interés, en este caso, el QTL a detectar. En el caso de palma de aceite, ensayos genéticos con esta cantidad de individuos son difíciles de encontrar por la cantidad de tierra y recursos económicos que se requieren. Por esta razón, poblaciones entre 80 y 120 individuos han constituido la población de mapeo y búsqueda de QTL para los caracteres agronómicos de interés en esta especie (Rance *et al.*, 2001; Singh *et al.*, 2009; Billette *et al.*, 2010; Montoya *et al.*, 2013). En lo referente a la población de estudio, esta debe caracterizarse por presentar individuos recombinantes, es decir, que muestren todas las variaciones de la característica a estudiar. En la Figura 2, se muestran algunos ejemplos de poblaciones de mapeo y como segrega la información genética en cada generación. La observación de las asociaciones alélicas en los individuos de la población de mapeo permite estimar las frecuencias de recombinación y distancias genéticas entre *loci*. Finalmente, la construcción de un mapa genético con marcadores moleculares se basa en la estimación de la tasa de recombinación entre todos los pares de *loci* (Young, 2000).

Realizar un mapa genético depende de varios factores: i) la diversidad alélica de cada parental y de la progenie; ii) la diversidad genética entre los parentales (polimorfismo parental); iii) La posición relativa de los alelos en cada parental; y iv) el ta-

maño de la progenie, para poder estimar todos los recombinantes posibles.

Diferentes poblaciones y marcadores moleculares se han utilizado para construir mapas genéticos de cruces específicos en palma de aceite y, algunos de ellos, para hacer la detección de QTL, sobre todo de caracteres de producción agronómica o calidad de aceite (Mayes *et al.*, 1997; Moretzsohn *et al.*, 2000; Billette *et al.*, 2005; Singh *et al.*, 2008; Seng *et al.*, 2011; Jeennor & Volkaert, 2013; Montoya *et al.*, 2013; Montoya *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2015; Ting *et al.*, 2016).

Detección estadística del QTL

En este paso es necesario retomar el concepto de carácter de tipo cuantitativo, como aquel que es medible y cuya variación depende de la acción de muchos genes, su interacción con el medio ambiente, el cual puede variar entre individuos en un rango determinado, exhibiendo una distribución continua de los valores fenotípicos (Sham *et al.*, 2002). Los métodos estadísticos para detección de QTL comprueban la relación entre el polimorfismo del marcador molecular y la variación continua del carácter de estudio. La población de mapeo se divide en grupos según las categorías genotípicas y posteriormente, con los datos fenotípicos asociados a cada grupo, se puede determinar si hay una diferencia significativa entre las medias de los valores registrados. Si se comprueba una

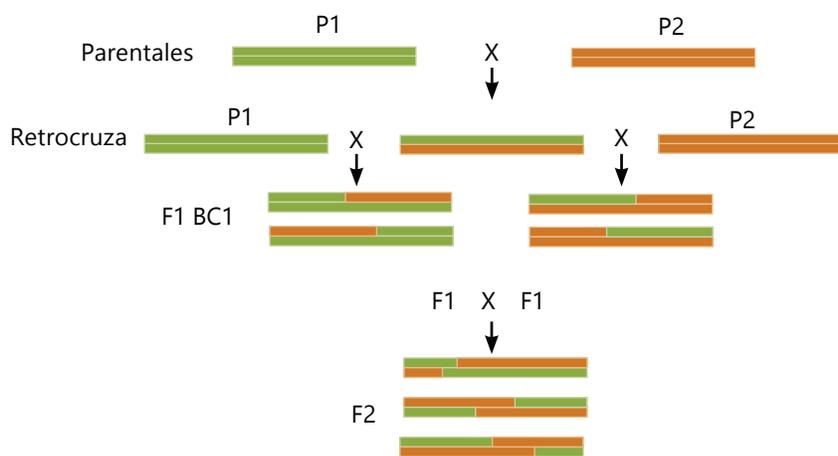


Figura 2. Ejemplo de poblaciones de mapeo (diseños experimentales) para búsqueda de QTL. En cada generación se identifican los segmentos cromosómicos recombinantes. Los colores permiten identificar los fragmentos recombinantes en cada generación. F1 BC1 hace referencia a la primera generación de la primera retrocruza (BC, del inglés Backcross).

Fuente: adaptado de Li (2004).

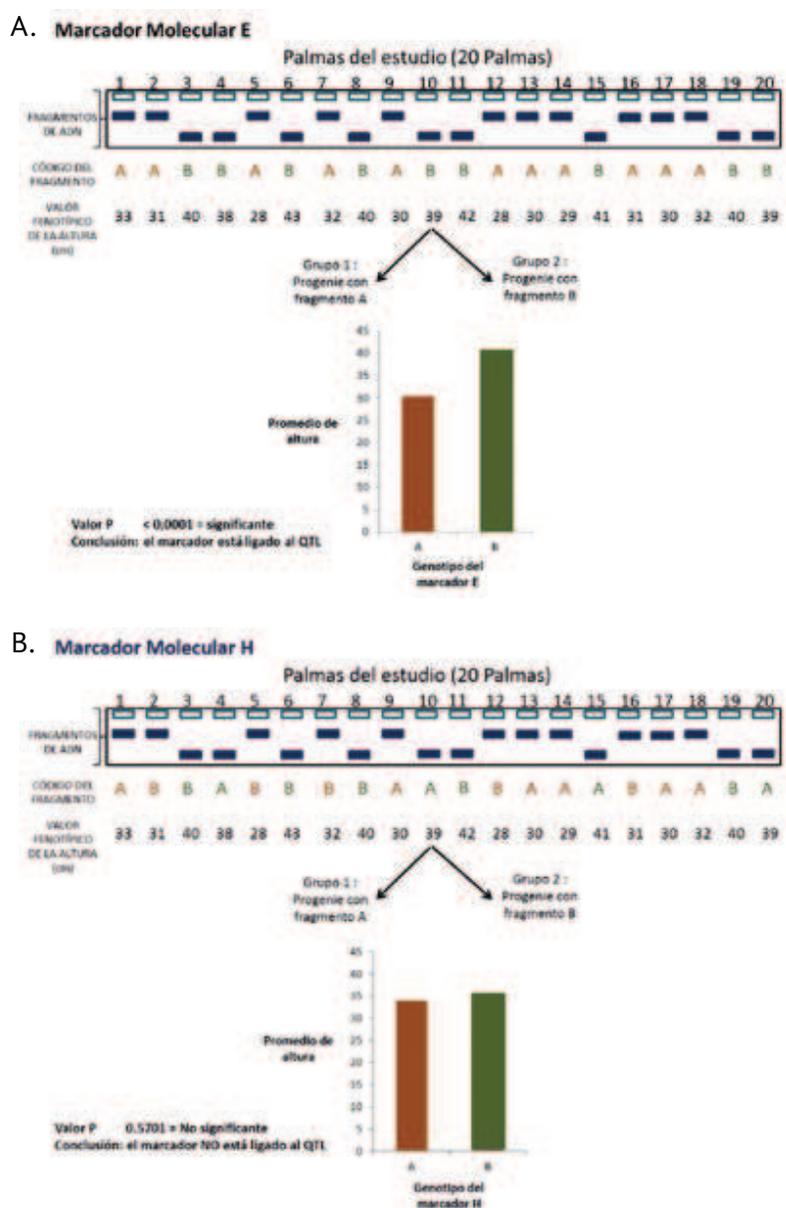
diferencia entre las medias fenotípicas de los grupos, se está ante la presencia de un QTL. La Figura 3 ilustra el principio de detección de un QTL en un ejemplo hipotético en palma, utilizando la altura como variable fenotípica.

Normalmente, la representación gráfica de un QTL se presenta como un segmento en un grupo de ligamiento (representación de un cromosoma) con límites definidos.

La Figura 4 muestra dos ejemplos. A la izquierda, grupo de ligamiento número 6 con QTL asociados a genes que controlan la proporción de ácidos grasos

y el índice de Yodo (Montoya *et al.*, 2013). A la derecha, grupo de ligamiento 12 con QTL asociados a caracteres de producción como % PF (porcentaje de la proporción de pulpa en fruto), FFB6_9 (producción de fruto fresco en racimo entre 6 y 9 años(kg/palma/año)), aBwt (promedio de peso del racimo (kg)), Fwt (promedio de peso del fruto (g)), Bwt6_9 (promedio de peso del racimo entre 6 y 9 años (kg)) y Bn6_9 (promedio de número de racimos/palma/año entre 6 y 9 años) (Billotte *et al.*, 2010). En ambas imágenes, cada barra de color representa un carácter y su longitud, la distancia en *centimorgan* (cM) que abarca el QTL.

Figura 3. Caracterización genotípica de dos marcadores moleculares (H y E) en 20 palmas y sus respectivos valores fenotípicos de la variable altura. A) El marcador “E” está ligado al QTL, porque hay una diferencia significativa entre las medias de los dos grupos de marcadores (A y B). B) Por el contrario, el marcador “H” no presenta esta diferencia entre los grupos de marcadores y su distribución en el genoma no está asociado a la presencia de un QTL.



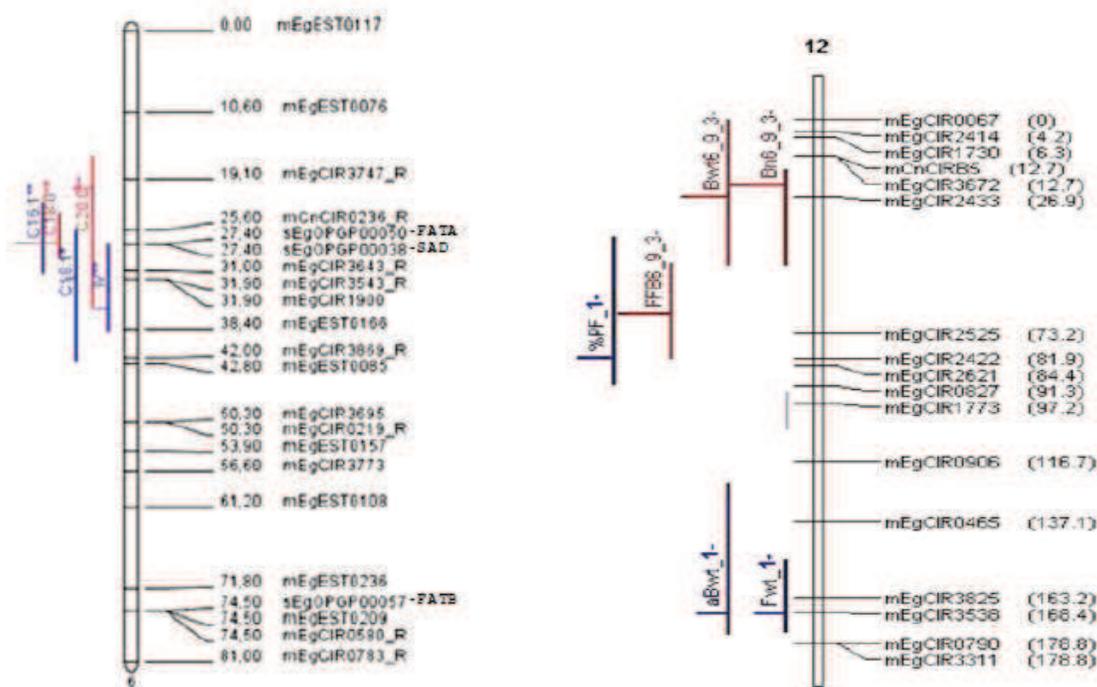


Figura 4. Imágenes correspondientes a la ubicación de segmentos asociados a QTL, en dos estudios diferentes en poblaciones de mapeo de *Elaeis guineensis*.

Debido a que las variables de medición son generalmente influenciadas por el medio ambiente, se debe verificar la presencia del QTL a través del tiempo y el espacio. Es decir, se deben realizar mediciones de la variable de interés en lugares y años diferentes, para así comprobar que la asociación del marcador molecular es independiente del efecto medioambiental. Un gen puede tener un gran efecto sobre el genotipo bajo ciertas condiciones ambientales, sin embargo, el mismo gen podría no ser detectado al cambiar algunas de las condiciones (Zhang & Gai, 2009).

Investigaciones sobre QTL en palma de aceite

En la búsqueda de QTL asociados a caracteres de interés comercial en palma de aceite, diferentes QTL relacionados con variables vegetativas y componentes de producción se han puesto en evidencia en diferentes estudios (Rance *et al.*, 2001; Billotte *et al.*, 2010; Jeennor & Volkaert 2013; Ting *et al.*, 2016). En cuanto a la variación de la composición de ácidos

grasos al interior del género *Elaeis*, los trabajos de Singh *et al.*, (2009), Montoya *et al.*, (2013), Montoya *et al.*, (2014) y Ting *et al.*, (2016), han puesto en evidencia algunos de los QTL y genes responsables en las progenies de estudio. Lo anterior, con el fin de poder hacer seguimiento a los genes responsables, por ejemplo, de frutos con mayor proporción de ácido oleico en mesocarpo. En 2015 se publicó un trabajo que detecta QTL/genes asociados al crecimiento del estípite, utilizando un mapa genético muy completo, datos del genoma de *E. guineensis* y herramientas bioinformáticas (Lee *et al.*, 2015).

En el tema de las enfermedades, lastimosamente, hay un rezago para este tipo de estudios. En una revisión reciente sobre *Ganoderma boninense*, agente causal de la Pudrición de estípite, Cooper *et al.*, (2011) exponen la necesidad de encontrar un protocolo de inoculación robusto/eficaz para hacer el tamizaje de materiales resistentes, pero sobre todo para tener una escala de incidencia que permita cuantificar el avance de la infección y sus diferentes estados. En general, la variable fenotípica de respuesta a la infección (número, tamaño, área de la lesión), su acertada medi-

ción y el adecuado diseño estadístico en la población de estudio, se constituye en la clave para la búsqueda de QTL asociados a resistencia total o parcial ante un patógeno (Young, 1996).

Actualmente, en la práctica aún no se han comercializado protocolos de selección temprana mediante herramientas moleculares, para identificar los genes responsables de variaciones cuantitativas. Sin embargo, la mayor parte de institutos y compañías dedicadas a este tipo de investigación trabaja por el desarrollo de estas metodologías. Por el contrario, ya existen los protocolos para identificación temprana de tipo de fruto, gracias a la identificación del gen mayor que controla este carácter (Singh *et al.*, 2013; Reyes *et al.*, 2015).

Perspectivas y consideraciones finales

En general, los trabajos relacionados con la detección de QTL se orientan a: i) descubrir la naturaleza homóloga de los genes (por ejemplo de resistencia) entre las diferentes clasificaciones de especies, a través de la comparación de mapas genéticos; ii) a través de diferentes poblaciones de mapeo, compilar en un solo mapa concenso los QTL y genes responsables de la variación de un carácter dado. Por ejemplo, en el caso

del trigo, Rosewarne *et al.*, (2013) presentan un estudio donde compilan los últimos 10 años de trabajo en torno a la resistencia a *Puccinia striiformis*, causante de la roya amarilla del trigo. Como resultado, 49 QTL asociados a la disminución de la severidad de la enfermedad y que probablemente contengan más de un locus ligado a resistencia han sido identificados; iii) identificar los genes responsables de un carácter dado y los marcadores moleculares que permitan rastrear este gen en etapas tempranas de desarrollo (selección asistida por marcadores); y por último, iv) dilucidar las interacciones entre fenotipo, fondos genéticos, expresión de genes y condiciones medioambientales.

La búsqueda e identificación de QTL se considera una parte integral del gran conjunto de herramientas que desde la biología molecular buscan dilucidar el trasfondo genético de un carácter en particular. Finalmente, se pretende poner a disposición mecanismos de selección y seguimiento de aquellas variantes alélicas que son de interés, a través de los diferentes ciclos de la mejora vegetal.

En conclusión y al día de hoy, desplazarse por la “ciudad genoma” haciendo uso de un mapa preciso y detallado para encontrar aquellos genes y variantes responsables de características relevantes, es posible para la gran mayoría de especies vegetales de interés agroindustrial.

Referencias bibliográficas

- Beirnaert, A., & Vanderweyen, R. (1941). *Contribution à l'étude génétique et biométrique des varités d' Elaeis guineensis* Jacq. Publ. l' Inst. Nac. pour l'étude Agron. du Congo Belgue. *Serié Scientifique* 27.
- Billotte, N., Jourjon, M. F., Marseillac, N., Berger, A., Flori, A., Asmady, H., ... & Mangin, B. (2010). QTL detection by multi-parent linkage mapping in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theor Appl Genet*, 120, 1673–1687. doi: 10.1007/s00122-010-1284-y.
- Billotte, N., Marseillac, N., Risterucci, A. M., Adon, B., Brottier, P., Baurens, F. C., ... & Charrier, A. (2005) Microsatellite-based high density linkage map in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theor Appl Genet*, 110: 754–765. doi: 10.1007/s00122-004-1901-8

- Collard, B. C. Y., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B., & Pang, E. C. K. (2005). An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, *142*, 169–196. doi: 10.1007/s10681-005-1681-5
- Cooper, R. M., Flood, J., Rees, R. W. (2011). *Ganoderma boninense* in Oil Palm Plantations: Current Thinking on Epidemiology, Resistance and Pathology. *The Planter*, *87*, 515–526.
- Van Eeuwijk, F. A., Bink, M., Chenu, K., & Chapman, S. C. (2010). Detection and use of QTL for complex traits in multiple environments. *Curr Opin Plant Biol*, *13*, 193–205. doi: 10.1016/j.pbi.2010.01.001
- Hartley, C. W. S. (1988). *The oil palm*. Third Edition. London: Longman Scientific & Technical.
- Hospital, F. (2009). Challenges for effective marker-assisted selection in plants. *Genetica*, *136*, 303-10. doi: 10.1007/s10709-008-9307-1
- Jeennor, S., & Volkaert, H. (2013). Mapping of quantitative trait loci (QTL) for oil yield using SSRs and gene-based markers in African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq). *Tree Genet Genomes*, *10*, 1-14. doi: 10.1007/s11295-013-0655-3.
- Lee, M., Xia, J. H., Zou, Z., Jian, Y., Rahmadsyah, Y. A., Jingjing, J., ... & Gen, H. Y. (2015). A consensus linkage map of oil palm and a major QTL for stem height. *Sci Rep*, *5*, 8232. doi: 10.1038/srep08232.
- Lewontin, R. C. (1964). The Interaction of Selection and Linkage. I. General Considerations; Heterotic Models. *Genetics*, *49*(1), 49-67.
- Li, J. (2004). *Development of multiple interval mapping for mapping QTL in ordinal traits*. PhD. Dissertation. North Carolina State University, USA.
- Maheswaran, M. (2004). Molecular Markers: History, Features History, Features and Applications. *Adv Biotech*, 17-24.
- Mayes, S., Jack, P. L., Marshall, D. F., Corley, R. H. (1997) Construction of a RFLP genetic linkage map for oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq). *Genome*, *40*, 116-122.
- Montoya, C., Cochard, B., Flori, A., Cros, D., Lopes, R., Cuellar, T., ... & Billote, N. (2014). Genetic architecture of palm oil fatty acid composition in cultivated oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) compared to its wild relative *E. oleifera* (H.B.K) Cortés. *PLoS One*, *9*, e95412. doi: 10.1371/journal.pone.0095412.
- Montoya, C., Lopes, R., Flori, A., Cros, D., Cuellar, T., Summo, M., ... & Billote, N. (2013). Quantitative trait loci (QTLs) analysis of palm oil fatty acid composition in an interspecific pseudo-backcross from *Elaeis oleifera* (H.B.K.) Cortés and oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Tree Genet Gen*, *9*, 1207-1225. doi: 10.1007/s11295-013-0629-5.
- Morcillo, F., Cros, D., Billotte, N., Ngando-Ebongue, G. F., Domonhédó, H., Pizot, M., ... & Arondel, V. (2013). Improving palm oil quality through identification and mapping of the lipase gene causing oil deterioration. *Nat Commun*, *4*, 2160. doi: 10.1038/ncomms3160

- Moretzsohn, M. C., Nunes, C. D. M., Ferreira, M. E., Grattapaglia, D. (2000). RAPD linkage mapping of the shell thickness locus in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theor Appl Genet*, 100, 63-70.
- Paterson, A. H., Lander, E. S., Hewitt, J. D., Peterson, S., Lincoln, S. E., & Tanksley, S. D. (1988). Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, 335, 721-726. doi: 10.1038/335721a0.
- Rance, K. A., Mayes, S., Price, Z., Jack, P. L., & Corley, R. H. V. (2001). Quantitative trait loci for yield components in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theor Appl Genet* 103, 1302-1310.
- Reyes, P. A., Ochoa, J. C., Montoya, C., Daza, E., Ayala, I., & Romero, H. M. (2015). Development and validation of a bi-directional allele-specific PCR tool for differentiation in nurseries of dura, tenera and pisifera oil palms. *Agronomía Colombiana*, 33(1), 5-10. doi: 10.15446/agron.colomb.v33n1.47988.
- Rosewarne, G. M., Herrera-Foessel, S. A., Singh, R. P., Huerta-Espino, J., Lan, C. X., & He, Z. H. (2013). Quantitative trait loci of stripe rust resistance in wheat. *Theor Appl Genet*, 126(10), 2427-2449. doi: 10.1007/s00122-013-2159-9.
- Semagn, K., Bjørnstad, Å., & Ndjiondjop, M. N. (2006). An overview of molecular marker methods for plants. *African J Biotechnol*, 5, 2540-2568.
- Seng, T. Y., Mohamed-Saad, S. H., Chin, C. W., Ting, N. C., Harminder-Singh, R. S., Qamaruz-Zaman, F., ... & Alwee, S. S. (2011). Genetic linkage map of a high yielding FELDA Deli×Yangambi oil palm cross. *PLoS One*, 6, e26593. doi: 10.1371/journal.pone.0026593.
- Sham, P. C., Purcell, S., Cherny, S. S., Abecasis, G. R. (2002). Powerful Regression-Based Quantitative-Trait Linkage Analysis of General Pedigrees. *Am J Hum Genet*, 71, 238-253. doi: 10.1086/341560.
- Singh, R., Low, E. T. L., Ooi, L. C. L., Ong-Abdullah, M., Ting, N. C., Nagappan, J., ... & Martienssen, R. A. (2013). The oil palm SHELL gene controls oil yield and encodes a homologue of SEEDSTICK. *Nature*, 500, 340-344. doi: 10.1038/nature12356.
- Singh, R., Soon-Guan, T., Panandam, J., Rahman, R. A., & Chea, S. C. (2008). Identification of cDNA-RFLP Markers and Their Use for Molecular Mapping in Oil Palm (*Elaeis guineensis*). *Asia Pac J Mol Biol Biotechnol*, 16, 53-63.
- Singh, R., Tan, S. G., Panandam, J. M., Ooi, L. C., Low, E. T., Sharma, M., ... & Chea, S. C. (2009). Mapping quantitative trait loci (QTLs) for fatty acid composition in an interspecific cross of oil palm. *BMC Plant Biol*, 9, 114. doi: 10.1186/1471-2229-9-114.
- Ting, N. C., Yaakub, Z., Kamaruddin, K., Mayes, S., Massawe, F., Sambanthamurthi, R., ... & Singh, R. (2016). Fine-mapping and cross-validation of QTLs linked to fatty acid composition in multiple independent interspecific crosses of oil palm. *BMC Genomics*, 17, 289. doi: 10.1186/s12864-016-2607-4.
- Wright, S. (1968). *Evolution and the Genetics of Populations, Volume 1: Genetic and Biometric Foundations*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press

Young, N. D. (2000). Constructing a plant genetic linkage map with DNA markers. In: Phillips, R. L., & Vasil, J. K. (Eds). DNA-Based Markers in Plants. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

Young, N. D. (1996). QTL Mapping and Quantitative Disease Resistance in Plants. *Annu Rev Phytopathol*, 34, 479-501.

Zhang, Y. M., Gai, J. (2009). Methodologies for segregation analysis and QTL mapping in plants. *Genetica*, 136, 311-318. doi: 10.1007/s10709-008-9313-3.



VIGILADO SUPERINTENDENCIA DE ECONOMÍA

Además de soluciones financieras, damos razones para sentir que TODO SE PUEDE LOGRAR

Somos personas expertas que trabajamos en equipo con nuestros clientes en el sector agroindustrial, para ofrecerles un portafolio integral de soluciones financieras y el respaldo que necesitan para asumir grandes retos.

Grupo
Bancolombia
le estamos poniendo el alma