

Desarrollo de herramientas genómicas para el mejoramiento de palma de aceite. El proyecto OPGP*

Development of Genomics Tools for Oil Palm Breeding.
The OPGP Project

CITACIÓN: Billote, N. (2019). Desarrollo de herramientas genómicas para el mejoramiento de palma de aceite. El proyecto OPGP. Palmas, 40 (Especial Tomo I), 121-129.

PALABRAS CLAVE: palma de aceite, *E. guineensis*, *E. oleifera*, genoma, OPGP.

KEYWORDS: oil palm, *E. guineensis*, *E. oleifera*, genomics, OPGP.

*Artículo original recibido en inglés y traducido por Carlos Arenas París.



NORBERT BILLOTTE

Centro de Cooperación Internacional
en Investigación Agronómica para el
Desarrollo (CIRAD)
Agricultural Research and International
Cooperation Organization, CIRAD

Resumen

Creado en 2008, el Consorcio Internacional Oil Palm Genome Projects (OPGP) es una asociación de 14 entidades públicas y privadas para el desarrollo de herramientas genómicas en el cultivo de la palma de aceite. Este trabajo describe las principales pautas y resultados de su innovadora investigación realizada en palma de aceite cultivada, así como en las especies silvestres de *E. oleifera* en Suramérica, útiles en la selección interespecífica. Se generó una gran cantidad de información, incluyendo secuencias transcriptómicas, mapas genéticos, genes candidato para rasgos agronómicos clave, secuenciación del genoma completo (WGS, por sus siglas en inglés) de la palma de aceite y marcadores de ADN cerrados de cualquier gen de interés agronómico. La mayoría de los resultados obtenidos en grandes germoplasmas y sistemas de reproducción de múltiples padres, aceleran la validación y uso de las herramientas de OPGP para la selección asistida por marcadores. En particular, se ha establecido un método preciso de selección genómica de la palma de aceite para acelerar la creación de

variedades mejoradas, resistentes a enfermedades graves y con mayor rendimiento de aceite de palma. De hecho, la hoja de ruta de investigación de los miembros de OPGP es un plan a largo plazo que prevé variedades de palma de aceite totalmente nuevas, también haciendo uso de genes favorables de *E. oleifera*, dedicada a intensificar el rendimiento del aceite de palma por un menor costo, así como la calidad y estabilidad en diversos entornos agroclimáticos, mediante sistemas operativos amigables con el ambiente.

Abstract

Created in 2008, the Oil Palm Genome Projects (OPGP) International Consortium is an association of fourteen private and public entities for developing genomic tools in oil palm. We describe main guidelines and results of its innovative researches conducted in the cultivated oil palm, as well as in the South-American wild relative *E. oleifera* species useful in interspecific selection. A huge amount of information was generated including transcriptomic sequences, genetic maps, candidate genes of key agronomic traits, own whole genome sequence (WGS) of oil palm and tight DNA markers of any gene of agronomic interest. Most results obtained on large germplasms and multi-parent breeding systems accelerate the validation and use of OPGP tools for marker-assisted selection. In particular, an accurate genomic selection method in oil palm is set up to accelerate the creation of better-improved varieties, more yielding in palm oil and resistant to major diseases. The research roadmap of the OPGP members is in fact a long-term plan foreseeing totally novel oil palm varieties, also making use favorable genes of *E. oleifera*, devoted to intensify at lower costs the palm oil yield, quality and stability in various agroclimatic environments through the implementation of operating systems respectful of the environment.

El consorcio internacional OPGP

El consorcio internacional Oil Palm Genome Projects (OPGP) es una entidad federativa creada en 2008 y conformada por 14 compañías privadas e institutos públicos de investigación en el sector de la agroindustria de la palma de aceite (Figura 1). El coordinador es el Centro Francés de Cooperación Internacional en Investigación Agronómica para el Desarrollo (CIRAD), y el Vicecoordinador es Neiker-Tecnalia, el Instituto Vasco de Investigación y Desarrollo Agrario. Los 14 miembros actuales del consorcio internacional Oil Palm Genome Projects, OPGP son: Cenipalma (Colombia), CIRAD (Francia), Neiker-Tecnalia Institute (España), Socfin Group (Luxemburgo), Asian Agri Group, PT Astra Agro Lestari Tbk, Indonesian Oil Palm Research Institute (IOPRI), PT Matahari Kahuripan Indonesia (MAKIN Group), PT SMART Tbk, PT Sampoerna Agro Tbk (Indonesia), Applied Agricultural Resources (AAR) Sdn. Bhd., Felda Glo-

bal Ventures Holdings Berhad (FGV), Genting Plantations Berhad e IOI Corporation Berhad (Malasia).

El principal objetivo del consorcio OPGP es desarrollar herramientas genómicas, conocimiento científico y métodos para acelerar el mejoramiento de la palma de aceite. La mayoría de sus miembros son grandes fincas y productores de semillas, lo que significa que dan prioridad a los principales rasgos de interés agronómico y valorizan los resultados de OPGP mediante aplicaciones de reproducción efectivas para mejorar las variedades de palma de aceite. De hecho, los asociados de OPGP representan cerca del 25 % del área total cultivada en palma de aceite del mundo. El espíritu del consorcio es alcanzar una visión y estrategia común para lograr una investigación genómica más avanzada, aplicada al mejoramiento de la palma de aceite y a mayores beneficios para los cultivadores. OPGP se ocupa de objetivos innovadores para cerrar las brechas actuales o futuras de información pública, o de resultados de otros centros de investigación que

Figura 1. Miembros actuales del consorcio internacional Oil Palm Genome Projects, OPGP.



estudian la palma de aceite. Sus miembros unen fuerzas en proyectos biotecnológicos ambiciosos y costosos (fondos, materiales genéticos, personal técnico y de investigación involucrado, etc.), para realizar investigaciones básicas de interés general.

Una lista enunciativa de los principales campos de investigación en proyectos de genómica que OPGP ha emprendido incluye:

- Estudios genómicos aplicados al mejoramiento genético de la palma de aceite.
- Desarrollo masivo de los recursos genómicos de *Elaeis guineensis* y de *Elaeis oleifera*.
- Identificación, aislamiento y marcación intragénica de todos los genes útiles tanto en *E. guineensis* como en *E. oleifera* (esta última siendo de gran valor para crear híbridos interespecíficos).
- Secuenciación de ADN en cromosomas y anotación de genes de *E. guineensis* y de *E. oleifera*.
- Herramientas basadas en ADN para aplicaciones de reproducción descendiente, que ayuden a los cultivadores y compañías productoras de semillas del consorcio OPGP
- Métodos y marcadores moleculares para la selección asistida por marcadores en palma de aceite.

Para llevar a cabo sus proyectos de investigación, los miembros de OPGP colaboran estrechamente con varios centros públicos de investigación en Francia, tales como el Instituto Nacional para la Investigación Agronómica (INRA), el Genoscope Centro Nacional de Secuenciación y el Centro de Recursos Genómicos de Plantas (CNRGV). El INRA, primer instituto de investigación agronómica de Europa y el segundo más grande del mundo en publicaciones en ciencias agrícolas y en ciencias animales y de las plantas, está llevando a cabo una investigación sobre una dieta saludable y de calidad para la agricultura sostenible y para un medioambiente conservado y valorado. Genoscope está desarrollando métodos y proyectos para la explotación de la biodiversidad, en particular respecto a la secuenciación masiva de ADN y a la bioinformática. CNRGV suministra herramientas genómicas innovadoras y eficientes para una mejor caracterización de la biodiversidad de las plantas, y un mayor entendimiento de cómo estas se adaptan a su entorno mediante el análisis de sus genomas. Otros actores clave de la investigación en el mejoramiento y el sector de producción de semillas de la palma de aceite, están entre los colaboradores cercanos del consorcio OPGP: Palmelit S.A. (Filial de CIRAD)

en Francia, Hacienda La Cabaña S.A. en Colombia, el Instituto Nacional de Investigación Agrícola (INRAB) en Benín y el PT. Socfindo en Indonesia.

Hoja de ruta de los proyectos genómicos de OPGP y la valorización de reproducción por parte de los socios

Los miembros de OPGP financian y llevan a cabo proyectos genómicos sucesivos y conjuntos, siguiendo las pautas de una hoja de ruta a largo plazo para el mejoramiento genético de la palma de aceite, con la ayuda de biotecnologías. Hasta el momento se han realizado tres: proyecto A, Proyecto A_PLUS y Proyecto B. En paralelo, se transfieren sus resultados a los socios en apoyo de sus propios planes internos de reproducción (clásica o esquemas de selección asistida por marcadores, MAS), así como su producción de semillas de variedades mejoradas.

Ya hemos mencionado los grandes problemas económicos, ecológicos y sociales de la palma de aceite, la primera fuente de grasas vegetales (Bilotte *et al.*, 2015). Es la planta oleaginosa con mayor capacidad para satisfacer las necesidades de grasas vegetales de la población del mundo a un menor costo. Una gran preocupación es ayudar a intensificar el cultivo de palma de aceite de una manera sostenible y amigable con el medioambiente, reduciendo la deforestación y la presión sobre la biodiversidad natural. Una verdad obvia es que plantar N hectáreas de palma de aceite es mejor que 10 x N hectáreas de soya, o incluso, más hectáreas de cualquier otra planta oleaginosa, en detrimento de bosques naturales y otras zonas ricas en biodiversidad. El consorcio OPGP se concentra en el conocimiento y metodologías científicas, particularmente para acelerar el mejoramiento genético y responsabilidad ambiental en el desarrollo de la palma de aceite. Los principales desafíos incluyen estabilizar y aumentar la producción de aceite de palma, en el contexto de las restricciones del cambio climático. Las variedades deseadas deben tener un conjunto de rasgos agronómicos relacionados con el crecimiento, la producción y la calidad del aceite de palma. La resistencia a las enfermedades según las áreas cultivadas completa estas características.

Resumimos nuestras pautas clave para ajustar la selección de las mejores variedades nuevas de palma de aceite, mediante una mejor vinculación de información de cromosomas (genes) con rasgos agronómicos para predecir su desempeño en campo, y para realizar una selección asistida de marcadores más efectiva. En este sentido, los proyectos de OPGP se enfocan en establecer correlaciones entre la información genómica y la de fenotipos (rasgos agronómicos observados que queremos mejorar).

Pautas clave para resultados más avanzados y nuevas variedades de palma de aceite

Es necesario introducir mayor variedad genética a las estrategias de reproducción, buscando variedades que estén mejor adaptadas a las limitaciones ambientales (bióticas y abióticas), y a prácticas que son menos demandantes en términos de capacidades técnicas, especialmente en plantaciones pequeñas. Además del enfoque que se basa exclusivamente en el mejoramiento genético de *E. guineensis*, la introducción y uso sistemático de rasgos y genes heredables de *E. oleifera* cumplirían mejor con algunos de estos requisitos. Adicionalmente, la riqueza genética de *E. oleifera* aporta la posibilidad de desarrollar palmas interespecíficas de menor tamaño que las que se cultivan en la actualidad, abriendo perspectivas para diferentes aceites y usos. Este criterio, respaldado por el que actualmente se centra casi que exclusivamente en la especie *E. guineensis*, constituye una base más robusta en respuesta a lo que está en juego. Por lo tanto, los proyectos de OPGP realizan investigaciones tanto en *E. guineensis* como en *E. oleifera*, permitiendo una mejor explotación de los genes favorables de *E. oleifera* en la creación y selección de *E. guineensis* y de variedades híbridas interespecíficas.

En el pasado, la mayoría de las variedades comerciales de palma de aceite eran *E. guineensis* puras. El rápido crecimiento del estípote resulta en altos costos de cosecha manual, limitando la duración de la explotación de cultivos con más de 25 años de edad, y reduciendo el desarrollo y rentabilidad de las plantaciones. El cultivo de híbridos interespecíficos de *E. oleifera* x *E. guineensis* ha aumentado durante las úl-

timas décadas en Latinoamérica, gracias a su calidad de resistencia genética a la enfermedad Pudrición del cogollo, endémica de esta región. Con un crecimiento de altura intermedio entre *E. oleifera* y *E. guineensis*, su cosecha es menos costosa en mano de obra, pero los híbridos interespecíficos tienen una menor producción.

OPGP apoya la creación y explotación de variedades enanas de *Elaeis*, igual de productivas que las actuales y puras de *E. guineensis*. Estas serán más fáciles de cosechar y menos costosas. También facilitarán el uso agroforestal, tal como la asociación de palmas con especies de alto valor como la teca u otras de fruto. Por lo tanto, los proyectos de OPGP están identificando los genes de enanismo de *E. oleifera* para introgresarlos en variedades élite de palma de aceite, mediante el retrocruzamiento interespecífico asistido por marcadores o por selección genómica. Otros genes de *E. oleifera* están siendo investigados con el objetivo de crear palmas que también produzcan sin abscisión y sin frutos de baja actividad de lipasa (para cosechas menos frecuentes), más ricas en aceite de palma de la pulpa del fruto y genéticamente resistentes a enfermedades graves.

Principales rasgos agronómicos y protocolos de caracterización

Los proyectos de OPGP estudian rasgos fenotípicos clásicos y, en particular, aquellos nuevos de interés para los cultivadores, utilizando innovadores protocolos estándar y los mejores diseños experimentales del campo de la genética. Estos rasgos incluyen: los elementales de rendimiento, la composición del ácido graso del aceite de palma, la eficiencia de fotosíntesis, el incremento en la altura del tallo, la eficiencia de las raíces para absorber elementos minerales de N, P, K, Mg, la tolerancia a la sequía y la resistencia genética a enfermedades.

Por ejemplo, se caracterizan los componentes físicos elementales del racimo en *E. guineensis*, en *E.*

Es necesario introducir mayor variedad genética a las estrategias de reproducción, buscando variedades que estén mejor adaptadas a las limitaciones ambientales (bióticas y abióticas), y a prácticas que son menos demandantes en términos de capacidades técnicas, especialmente en plantaciones pequeñas.

oleifera y en varios materiales genéticos interespecíficos, utilizando el mismo procedimiento estándar adaptado de un protocolo del socio de OPGP, Asian Agri Group. Este permite determinar con precisión la elaboración fenotípica del llenado y la morfología del fruto, la cantidad de aceite de palma y la composición de ácidos grasos en la pulpa, etc., dependiendo de la ubicación del fruto dentro del racimo (externos, medios e internos). También se estudian otros rasgos importantes tales como el número de espigas por racimo y el de frutos en desarrollo por espiga que contribuyen o no al rendimiento final de aceite de palma de un racimo determinado.

Aquí, se precisa el contenido y la calidad de aceite de palma en una relación cercana con la arquitectura física del racimo, permitiendo realizar un mejoramiento genético “al interior del racimo”, e incluso “al interior de la pulpa”, con mayor profundidad para el máximo rendimiento.

También estudiamos los frutos partenocárpicos presentes en una proporción significativa de *E. oleifera*, un rasgo natural que se transfiere genéticamente a los híbridos interespecíficos. Estos frutos, completamente pulposos, se desarrollan sin fertilización de polen y, en parte, dependen del origen genético de *E. oleifera* y en la posición a lo largo de las espigas del racimo. Esta investigación abre un potencial camino a variedades completamente partenocárpicas, que pueden representar un aumento del 20 % en la productividad, en comparación con las variedades tradicionales de Tenera. Otra ventaja es que no necesita

polinización asistida para el desarrollo del fruto, tal y como si la requieren los híbridos interespecíficos de *E. oleifera* x *E. guineensis* actuales.

Para identificar los genes que controlan los principales rasgos agronómicos estudiados, los proyectos de OPGP utilizan grandes germoplasmas de *Elaeis* y poblaciones reproductoras de múltiples padres, de varios miles de palmas, cuyos genomas son analizados individualmente con marcadores de ADN de todo el genoma, desarrollados recientemente. El gran tamaño de las poblaciones experimentales garantiza resultados estadísticos altamente precisos, una carencia actual en la mayoría de estudios de reproducción molecular en palma de aceite. Adicionalmente, las poblaciones de reproducción de múltiples padres aumentan la capacidad de muestra y detección de QTL (locus de carácter cuantitativo) (Muranty, 1996; Billoite *et al.* 2010), y permite estimar de mejor manera sus verdaderos efectos sobre los rasgos agronómicos. Así mismo, varias palmas de referencia de *E. guineensis* y *E. oleifera*, y varias progenies de mapeo genético, relacionan de mejor manera el nuevo conocimiento de OPGP con otra información publicada. Gracias a sus nuevos protocolos estándar de caracterización y a sus experimentos genéticos, los proyectos pueden asociar los valores de rasgos agronómicos con la información del genoma de una forma adecuada, y generar marcadores genéticos/QTL masivamente precisos para la selección asistida por marcadores. Este enfoque facilita las aplicaciones de reproducción hacia el extremo 3' para los socios de OPGP en su proceso paralelo de creación de variedades.

Ejemplos de logros de proyectos OPGP

Desarrollo de recursos genómicos mundiales en el género *Elaeis* (Proyecto A)

Dentro del Proyecto A de OPGP, se generaron más de 2,3 millones de ADN a partir de 49 bibliotecas de transcripción de genes. Estos expresaron secuencias (transcripciones secuenciadas (ADNc) y anotadas) de los genes de *Elaeis* y sus varios alelos expresados en la hoja, meristemo, raíz, pulpa, núcleos, flores femeninas, embriones, gérmenes y polen. Estas bibliotecas derivaron de diferentes tejidos de orígenes

genéticos de *E. guineensis* y *E. oleifera*, así como de varias etapas del desarrollo y condiciones abióticas y bióticas de estrés. En esta etapa, el Proyecto A desarrolló casi 5.000 marcadores intragenéticos de repetición de secuencia única (SSR), más de 16.000 marcadores intragenéticos funcionales de polimorfismo de nucleótido único (SNP), y más de 8.000 SNP GBS (genotipado por secuenciación). Se estableció un mapa de proyección genética en la palma de aceite, conformado por varios mapas genéticos integrados y alineados con toda la secuencia del genoma de la palma de aceite publicado por Singh *et al.* (2013). El mapa de proyección contiene 295 QTL para rasgos productivos y rasgos de calidad y cantidad de aceite de palma. Así se permite el mapeo de cualquier marcador o gen de interés para realizar un análisis eficiente de ubicación conjunta con QTL para la detección de genes candidato relacionados con los principales rasgos agronómicos (Figura 2).

Secuenciación y anotación de genes de los cromosomas de la palma de aceite (Proyecto A_PLUS)

Por último, el Proyecto A_PLUS ha desarrollado su propia secuencia del genoma completo (WGS) de la palma de aceite, utilizando las últimas tecnologías de secuenciación y montaje. Este WGS de alta precisión también contiene las 16 pseudomoléculas que corresponden a los 16 cromosomas de la palma de aceite. Cerca de 38.000 genes han sido pronosticados y anotados en el WGS, por su estructura y función, gracias a los recursos transcriptómicos homólogos del Proyecto A y a modelos de plantas heterólogas (*Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa*, *Zea mays*). Este WGS de OPGP es un complemento altamente valioso al WGS disponible al público de Singh *et al.* (2013) y de Jin *et al.* (2016). Se identificaron las regiones de cromosomas (QTL) que controlan los principales rasgos agronómicos, y se estableció una corta lista de genes candidato para la morfología y calidad de la fruta, la composición de ácido graso del aceite de palma (Montoya *et al.*, 2013, 2014), la resistencia a las enfermedades de *Ganoderma* y marchitamiento, el crecimiento de tallo, tolerancia a estrés hídrico, la eficiencia de absorción de elementos minerales (NPKMg) de las raíces y la eficiencia de la fotosíntesis.

Figura 2. Especies x Rasgos x Sistema de órganos para muestreo de ADNc.

Órgano Acrónimo		Especies										SNPs de los genes
		<i>E. guineensis</i>					<i>E. oleifera</i>					
		La Mé	Deli	Yangambi	Nigeria	Angola	Brasil	Colombia	Costa Rica	Guyana	Surinam	
		LAME	DELI	YANG	NIFO	ANGO	BRES	COLO	COST	GUYA	SURI	
Hoja	F	X	X	X	No usado	X	X	X	X	No usado	X	→ X
Meristemo	M	X	X	X	No usado	X	X	X	X	X	No usado	→ X
Raíz	R	X	X	X	No usado	X	X	X	X	X	No usado	→ X
Librería adicional de órganos												
Pulpa	P	X	X	X	X	No usado	X	X	X	No usado	X	→ X
← Núcleo	K		X				X					
← Flores jóvenes	Fl		X				X					
Raquis	Ra		No usado				No usado					
← Embrión	E		X				X					
← Semilla	G		X				X					
← Polen	Pol		X				X					

Desarrollo en masa de marcadores de ADN ultradensos de todos los cromosomas (Proyecto B)

El Proyecto B, se concentra más en el análisis de los marcadores SNP de todo el genoma, o en la variación alélica de genes candidato de interés agronómico y en sus efectos sobre los rasgos fenotípicos, mediante el mapeo de asociación o la selección genómica a través de la resecuenciación de cromosomas de la palma de aceite *E. oleifera* o por medio del desarrollo de marcadores masivos de ADN (SNP o INDEL), los cuales constituyen una marcación fina y/o intragénica de casi todos los genes de ambas especies de *Elaeis* (millones de marcadores SNP). Se produjo un chip optimizado de ADN Affymetrix Axiom® de 78.000 marcadores SNP optimizados (un SNP polimórfico por ≈ 20 Kb) que se utiliza en los análisis genéticos de alta densidad para apoyar la selección asistida por marcadores.

Un sistema de base de datos central del genoma de la palma con un navegador (Jbrowse), de acceso

privilegiado para los investigadores de OPGP, almacena toda la información sobre los cromosomas de *E. guineensis* y de *E. oleifera*: secuencias de ADN junto con la estructura y función de los genes, secuencias de genes expresada (ADNc), marcadores de ADN, etc. (Figura 3). También se integra información disponible al público.

El método de selección genómica en la palma de aceite del proyecto OPGP

La selección genómica (GS) es un método de selección asistida por marcadores que utiliza marcadores ultradensos de ADN para predecir los valores de reproducción y el desempeño en campo de los genotipos (Meuwissen *et al.*, 2001). OPGP refina este método en la palma de aceite, utilizando conjuntos de datos de rasgos en campo en cerca de 1.500 palmas de varios cruces de reproducción conectados. Estos validan los efectos de los marcadores de ADN (poder de predicción) en los cruces de reproducción objeti-

vo de los socios (diversos orígenes genéticos). De esta manera, será posible operar rápidamente en las especies de palma de aceite una preselección genómica de los padres de híbridos a ser evaluados en el campo y una selección genómica juvenil de las plántulas (en vivero) (Cros *et al.*, 2015).

Con base en los marcadores de ADN más precisos, los datos fenotípicos y las pruebas de campo, este método de GS en la palma de aceite acelerará la creación y selección de variedades mejoradas, según lo simulado anteriormente por Cros *et al.* (2015). Esto logrará un “salto en la selección” en el progreso genético, estimado en 50 % por año para el rendimiento de aceite de palma de variedades puras, es decir, 1,5 % por año en contra del 1 % actual para los mejores esquemas clásicos recíprocos recurrentes.

Adicionalmente, los resultados de los proyectos de OPGP favorecen activamente el cultivo de la palma de aceite en Suramérica, al acelerar la selección asistida por marcadores de híbridos interespecíficos de *E. oleifera* x *E. guineensis* adaptados a las condiciones locales en términos de:

- Mejor calidad del racimo y mayor productividad de aceite de palma, sin polinización asistida.
- Menores costos de producción (crecimiento lento del tallo, sin abscisión y sin frutos de actividad lipasa).
- Resistencia genética a la Pudrición del cogollo, un impedimento importante para el desarrollo de la palma de aceite en Suramérica.
- Aceite de palma alto oleico “similar al de oliva”, de un nicho de alto valor agregado para el mercado comercial mundial.

Figura 3. Visión de genes y marcadores SNP proyectados bajo el Centro de Genoma de Palma de OPGP.



Referencias

- 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.). *Theoretical and Applied Genetics*, 120(8), 1673-1687. doi: 10.1007/s00122-010-1284-y
- Cros, D., Denis, M., Sánchez, L., Cochard, B., Flori, A., Durand-Gasselin, T., Nouy, B., ... & Bouvet, J. M. (2015). Genomic selection prediction accuracy in a perennial crop: case study of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theoretical and Applied Genetics*, 128(3), 397-410. doi: 10.1007/s00122-014-2439-z.
- Jin, J., Lee, M., Bai, B., Sun, Y., Qu, J., Rahmadsyah, Alfiko, Y., Lim, C.H., & Yue, G. H. (2016). Draft genome sequence of an elite Dura palm and whole-genome patterns of DNA variation in oil palm. *DNA Research*, 23(6), 527-533.

- Meuwissen, T. H., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, *157*, 1819-1829.
- Montoya, C., Cochard, B., Flori, A., Cros, D., Lopes, R., Cuéllar, 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) Cortes. *PLoS ONE*, *9*(5), e95412. doi: 10.1371/journal.pone.0095412.
- Montoya, C., Lopes, R., Flori, A., Cros, D., Cuéllar 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* (HBK) Cortés and oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Tree Genetics & Genomes*, *9*, 1207–1225. doi:10.1007/s11295-013-0629-5.
- Muranty, H. (1996). Power of tests for quantitative trait loci detection using full-sib families in different schemes. *Heredity*, *76*, 156-165.
- Singh, R., Ong-Abdullah, M., Low, E. T., Manaf, M. A., Rosli, R., Nookiah, R., ... & Sambanthamurthi, R. (2013). Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in old and new worlds. *Nature*, *500*(7462), 335-9.