Biotecnología y selección de la palma de aceite: la Palma Dorada del futuro*

Biotechnology and Breeding of Oil Palm: the Golden Palm of the Future

COAUTORES: Cuellar, T.[1]; Espeout-Fois, S.[1]; Rivallan, R.[1]; Ilbert, P.[1]; Droc, G.[1]; Bocs, S.[1]; Flori, A.[1]; Verdeil, J.L.[1]; Montoya, C.[2]; Ayala-Diaz, I.M.[2]; Pardo Vargas, A.[2]; Zambrano, J.[3]; Syahputra, I.[4]; Omore, A.[5]; Escobar, G.A.[6]; Nouy, B.[7]; Amblard, P.[7]; Romero, M.[2]; Ritter, E.[8]; Lanaud, C.[1]

CITACIÓN: Billotte, N. ~~et al.,~~ (2015). Biotecnología y selección de la palma de aceite: la Palma Dorada del futuro. *Palmas, Memorias XVIII Conferencia Internacional sobre Palma de Aceite*. pp. 109-124 Tomo X

PALABRAS CLAVE: biotecnología, manipulación genética, productividad.

KEYWORDS: biotechnology, genetic manipulation, yield.

*Editado por Fedepalma a partir de la grabación de video y la presentación en PowerPoint.

[1] CIRAD, France; [2] Cenipalma, Colombia; [3] Hacienda La Cabaña, Colombia; [4] PT Socfindo, Indonesia; [5] INRAB, Benin; [6] Indupalma, Colombia; [7] PalmElit, France; [8] Neiker-Technalia, Spain.

Norbert Billotte
Líder de Equipo, Genoma y Selección, CIRAD, Team Leader, Genome and Breeding, CIRAD
billotte@cirad.fr

Resumen

Los marcadores de ADN, la secuenciación con sistemas NGS, la manipulación genética y las tecnologías de cultivo *in vitro*, combinadas con la caracterización fenotípica de alta tecnología, ponen al alcance de los cultivadores las variedades que desearían cultivar sin que hubieran podido imaginar siquiera que fuese posible sembrarlas. Se espera que las variedades de palma de aceite sufran muchos cambios desde el día de hoy hasta el año 2050, por medio de una selección biotecnológica de las especies *E. guineensis* y *E. oleifera*.

La productividad de la palma de aceite está ligada estrechamente a su potencial fisiológico. El determinismo genético completamente dilucidado de la morfología de la fertilidad del fruto permite que existan nuevas variedades que solo contengan pulpa, tales como las *pisifera* fértiles y *tenera* partenocárpicos. El bajo crecimiento del tallo y la voluminosidad reducida logran que las palmas se cultiven

en menos hectáreas de tierra, lo cual genera una cosecha menos costosa. La reducción de la frecuencia de cosecha (tan baja como una vez al mes) será posible gracias al no desprendimiento de frutos. La baja actividad de lipasa en la pulpa de los frutos maduros garantizará la producción de un aceite de palma sin ácidos libres significativos en los racimos entregados a las plantas extractoras, lo cual asegurará la producción en campo sin incurrir en pérdidas económicas. Las variedades con hasta 90 % de ácido oleico entrarán al mercado y este novedoso aceite de palma "aceitunado" se venderá a precios marcadamente más competitivos para la mesa de la mayoría de las personas del mundo, destronando así al mercado privilegiado del aceite de oliva mediterráneo, de mayor costo. El imperio del cultivo de palma de aceite ha expandido sus territorios a lo largo de América del Sur gracias a las variedades interespecíficas resistentes a la enfermedad de la Pudrición del cogollo, a la vez que se preservan considerablemente la mayoría de los bosques naturales al convertir los grandes pastizales en palmares.

Abstract

The DNA markers, NGS-based sequencing, genetic manipulation and in vitro culture technologies combined to latest High-Tech phenotypic characterization put within the reach of growers varieties they want to cultivate without having ever dare to imagine being able to plant. Oil palm varieties are expected to go through major changes from now to 2050, by a biotech-based breeding of both species *E. guineensis* and *E. oleifera.* The productivity in palm oil largely approaches the plant physiological potential. The fully elucidated genetic determinism of the fruit morphology and fertility allows novel varieties with only pulp such as fertile pisifera or parthenocarpic tenera varieties. The low stem growth and reduced bulkiness make palm trees orchards leading to a less costly harvest. The reduced harvest frequency (as low as once a month) will be possible thanks to non-shedding fruits. A low lipase activity in the pulp of mature fruits will ensure a palm oil without significant free acids for bunches rendered to the factory, securing the field production without economic loss. Varieties with up to 90 % oleic acid will be released and this novel tropical "olive-like" palm oil will be sold at far better price on the table of most people in the world, dethroning the privileged market of the more expensive Mediterranean olive oil. The empire of oil palm cultivation has expanded its territories all over South America thanks to interspecific varieties resistant to the bud rot disease, while preserving most of natural forests notably by judiciously converting large pastures into palm groves.

Introducción

El consumo de aceites vegetales se divide en dos aplicaciones principales: la industria alimenticia (con más de 80 % del mercado) y la industria química, para la formulación de pinturas, tintas, resinas, barnices, plastificantes, producción de biocombustibles, etc. (Rosillo-Calle *et al.,* 2009). La palma de aceite es el cultivo oleaginoso más productivo del mundo, produciendo un promedio de 4 toneladas de aceite de palma junto con 0,5 t de aceite de palmiste por hectárea por año (Oil World, 2015). Está clasificada como la primera en la contribución a la producción mundial de aceite vegetal, seguida por el fríjol de soya y la colza. Corley (2009) estimó que la demanda de aceite de palma para el año 2050 estará muy probablemente entre 120 y 156 tm, en comparación con las 45 tm de 2009 (FAOSTAT, 2011), debido al crecimiento de la población humana que podría llegar a cerca de 9 mil millones según las actuales proyecciones de crecimiento (Figura 1).

En promedio, la producción global de aceite de palma es diez veces mayor que la de fríjol soya y cuatro veces la de la colza. Los cultivos activos logran fácilmente hasta 6 t/ha en miles de hectáreas, y en algunos cultivos incluso superan 8 t/ha. De esta manera, para satisfacer la creciente demanda de aceite se necesita mucho menos superficie dedicada a la palma

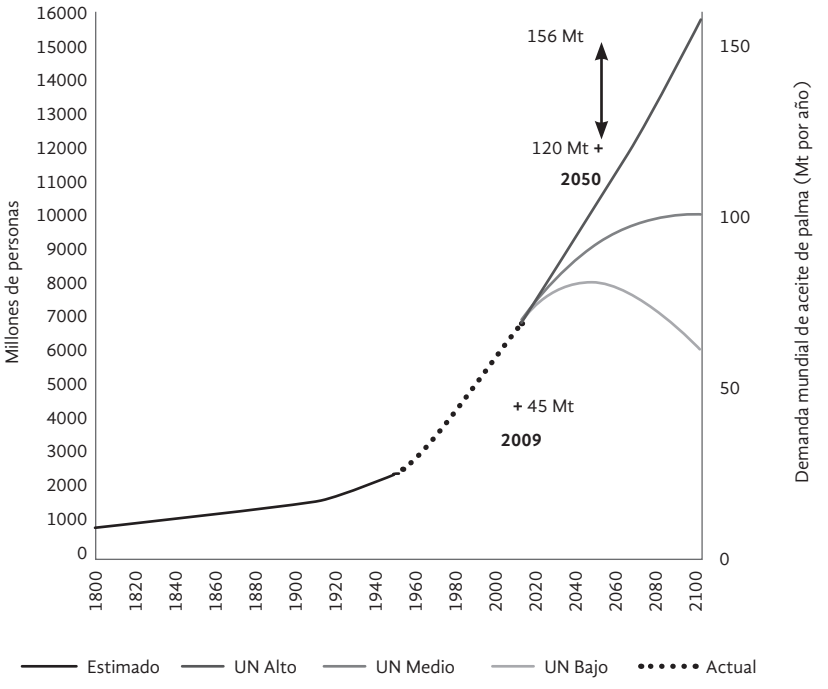


Figura 1. Estimados de población mundial desde el año 1800 hasta 2100, con base en las proyecciones "alta", "media" y "baja" de las Naciones Unidas (son las curvas en escala de grises), y los estimados históricos de la Oficina de Censos de EE. UU. (curva en negro), y en la escala de la derecha los estimados de la demanda mundial de aceite de palma en 2009 y 2050, según Corley (2009).

de aceite que para cualquier otro cultivo, a la vez que los desafíos más patentes relacionados con la industria del aceite de palma son los relativos a reducir la deforestación y a la presión que se hace sobre la biodiversidad natural, y adoptar prácticas agrícolas con un bajo impacto ambiental (ICOP, 2014). Esto significa intensificar la productividad de la palma de aceite mediante sistemas operativos sostenibles respetuosos del medio ambiente, también dentro del contexto de los cambios climáticos en el planeta.

Además de esto, la rentabilidad de los cultivos de palma de aceite depende fuertemente de los costos operativos como el costo de la mano de obra, el de los insumos, especialmente de los fertilizantes (cerca de 60 % de todos los costos operativos), y las pérdidas pre y post cosecha debido a causas naturales (enfermedades, plagas, sequías) o técnicas. Una de las prioridades de los cultivadores es reducir el costo de la mano de obra, aunque el manejo de los cultivos esté siendo condenado a tener una mecanización pobre. Otra de las prioridades es reducir los costos que representan los fertilizantes manteniendo los mismos niveles de productividad. Es obvio que se han de explotar variedades de palma de aceite más resistentes a las principales enfermedades y plagas, al igual que a las variaciones climáticas. Por supuesto, el mercado mundial del aceite de palma no se limita a la demanda y a los mejores precios competitivos, sino también a las calidades del aceite de palma crudo (CPO, por su sigla en inglés) *versus* otros aceites vegetales. Para incrementar el mercado del aceite de palma es crucial ampliar el panorama de cualidades del CPO con respecto a los requerimientos del consumo humano o el uso para biocombustibles.

Cirad-PalmElit y sus aliados han diseñado un plan innovador de investigación integrada desde el año 2015 hasta 2050, con el fin de acelerar el mejoramiento genético de la palma de aceite y su desarrollo mundial. Sus principales objetivos generales para los cultivadores son los que se mencionaron en el apartado anterior. En nuestra presentación nos enfocamos en la manera como los resultados de dicho plan tendrán impacto sobre el modo de cultivar la palma de aceite. Ofrecemos ejemplos de cómo las biotecnologías y el mejoramiento genético, apoyado por los marcadores de ADN, pueden impulsar la productividad y la rentabilidad de la palma de aceite y el desarrollo sostenible.

Se espera que las variedades de palma de aceite sufran grandes cambios desde este momento hasta 2050, mediante el mejoramiento genético con base en la biotecnología sobre ambas especies *Elaeis*. Los marcadores de ADN, los métodos basados en la Secuenciación de Nueva Generación (NGS, por su sigla en inglés), la

manipulación genética y las tecnologías de cultivo *in vitro* combinadas con los últimos avances en alta tecnología de caracterización fenotípica, ponen al alcance de los cultivadores variedades que ni siquiera hubieran imaginado poder cultivar. Singh *et al.* (2013) lograron un paso importante en dicha dirección mediante la secuenciación del ADN de los cromosomas de la palma de aceite y con el descubrimiento de la codificación del gen *SHELL* para el tipo de fruto de la palma de aceite. Aún queda camino por recorrer y mucho trabajo a partir del ADN y el genoma hasta lograr variedades superiores totalmente novedosas.

La palma de aceite y su pariente silvestre, *E. oleifera:* una combinación clave

La palma de aceite es una planta perenne y alógama originaria de África (Hartley, 1988). Su genoma diploide (2n = 32) consta de 16 pares de cromosomas (Schwendiman *et al.,* 1982). Las condiciones naturales del suelo y el clima para la palma de aceite son las de las regiones húmedas tropicales de latitudes bajas, entre 0 y 300 msnm. La palma de aceite es de gran plasticidad y adaptación, lo que explica el crecimiento significativo en condiciones agrícolas relativamente diversas y hasta 1.000 m de altitud. Al inicio del segundo año después de plantada y continuando durante su ciclo de vida, la palma cultivada produce inflorescencias unisexuales masculinas o femeninas en ciclos sucesivos, que emergen en la axila de cada hoja. La parte aérea de la planta adulta consta de un estípite de crecimiento relativamente rápido. Las inflorescencias femeninas crecen en racimos que poseen entre 200 y 4.000 frutos. El fruto de la palma de aceite es una drupa que se produce en grandes cantidades dentro de racimos compactos, y contiene dos aceites vegetales muy diferentes: el aceite de palma (del mesocarpio) saturado aproximadamente en 50 % y compuesto principalmente de ácido palmítico (C_{16}:0) y ácido oleico (C_{18}:1), y el aceite de palmiste, saturado en más de 80 % y compuesto principalmente de ácido láurico (C_{12}:0). Los cultivos de palma de aceite tienen una vida económica útil aproximadamente de 25 a 30 años.

Existen tres tipos de frutos en la palma de aceite, dependiendo del espesor del cuesco, que es controlado por un gen principal codominante llamado *Sh* (por la palabra *Shell* en inglés) (Beirnaert and Vanderweyen, 1941), que quiere decir cuesco, ya sea grueso (*dura*), sin cuesco (*pisifera*) para las raras flores femeninas fértiles, o con cuesco delgado (*tenera*) que proviene del cruce de los otros dos tipos. El tipo *tenera* es el de las variedades comerciales, ya que asegura una mayor productividad de aceite de palma. Singh *et al.* (2013) identificaron el gen *Sh* como un homólogo del gen *SEEDSTICK* (STK), un gen box MADS que controla la identidad del óvulo y el desarrollo de la semilla en la *Arabidopsis thaliana.* Ellos abrieron el camino para predecir el tipo *dura, pisifera* o *tenera* de una palma de aceite mediante el simple análisis del ADN de esta.

Las variedades *tenera*, naturalmente más productivas en la palma de aceite y derivadas de cruces de *dura* x *pisifera* o de *dura* x *tenera,* usualmente son mejoradas mediante selección recurrente y recíproca, como la realizada por el *Institut des Huiles et des Oléagineux* (IRHO) (Meunier et Gascon, 1972) y luego por Cirad-PalmElit. Un ciclo completo de mejoramiento genético demora entre 15 y 20 años, con un avance genético para la producción de aceite de palma alrededor de 1 % por año.

Solo existen dos especies en el género *Elaeis*: la palma de aceite cultivada (*E. guineensis* Jacq.) y la *E. oleifera* (HBK), Cortés de América del Sur (Hartley, 1988) (Figura 2).

La diversidad genética de *E. guineensis* es baja dentro del género *Elaeis* y mucho menor que la de *E. oleifera,* que está establecida en cuatro grandes grupos geográficos: Brasil, América Central, Perú, Surinam y Guyana Francesa (Barcelos *et al.*, 2002). La *E. oleifera* tiene muchos carácteres deseables, si bien su producción de aceite de palma es muy pobre, principalmente gracias al porcentaje bajo de pulpa (todas las palmas *E. oleifera* son del tipo *dura*) y con bajo contenido de aceite en la pulpa. Mientras que el aceite de palma de variedades *E. guineensis* es rico en ácidos grasos saturados, principalmente el ácido palmítico (C16:0), las especies silvestres de *E. oleifera* produce un equivalente tropical del aceite de oliva en la pulpa de sus frutos, principalmente rico en ácido oleico (C_{18}:1). La *E. oleifera* presenta resistencia genética a la enfermedad de la Pudrición del cogollo, la cual ha sido endémica en América del Sur y letal para cualquier palma de aceite en las áreas afectadas. El creci-

Palma de aceite (*E. guineensis)* de África

***E. oleifera* de Sudamérica**

- Inter fértil con *E. guineensis*
- con crecimiento muy lento del estípite
- resistente a la enfermedad de la Pudrición del cogollo
- alta proporción de ácido oleíco en su aceite de palma
- no desprendimiento de los frutos
- casi sin actividad de lipasa en la pulpa de frutos maduros (sin degradación del aceite de palma en ácidos grasos libres)
- alta tasa de frutos partenocárpicos en algunos origenes geográficos
- pero tiene mala productividad debido a una baja proporción de pulpa en sus frutos y un bajo porcentaje de aceite en la pulpa

Figura 2. Palma de aceite africana cultivada (*E. guineensis* Jacq.) y *E. oleifera* de Sudamérica.

miento lento del estípite, el no desprendimiento de frutos y una baja actividad de la lipasa en la pulpa de los frutos maduros, son otros carácteres agronómicos de interés para los cultivadores.

E. oleifera es interfértil con la palma de aceite. Cirad-PalmElit emplea el alto grado de diversidad genética entre las palmas *E. oleifera* para el desarrollo de híbridos interespecíficos, y mediante estrategias de retrocruzamiento asistidas con marcadores de ADN para la creación de variedades novedosas de palma de aceite Elite que posean los genes más favorables de *E. oleifera*.

Hoja de ruta de un plan de investigación integrada para el mejoramiento y el desarrollo genético

El núcleo del mejoramiento genético de la palma de aceite está sujeto a dos tendencias muy fuertes que buscan:

- Integrar las tecnologías de marcadores de ADN dentro de la clásica selección recurrente recíproca.
- Desarrollar una Selección Asistida por Marcadores (MAS, por su sigla en inglés) *versus* la introgresión de genes de la especie silvestre suramericana *E. oleifera,* de interés a nivel agronómico.
- Tomar en cuenta las interacciones Genotipo x Ambiente que incluyan prácticas agrícolas (interacciones genotipo x fertilización).
- Abrir más prospectos para una intensificación ecológica del cultivo de la palma de aceite.

En esta publicación no se describen las herramientas y métodos biotecnológicos de nuestro plan, que está diseñado a 35 años (hasta 2050) que corresponden aproximadamente a dos ciclos convencionales de mejoramiento genético. Hay dos líneas principales: de una parte, el mejoramiento genético asistido por biotecnologías y, de otro lado, la revelación del potencial genético mediante investigaciones agronómicas, también asistidas por las biotecnologías. Algunas rutas útiles se encuentran dentro del siguiente concepto.

La idea consiste en desarrollar una "revolución" experimental y de selección, preparada de antemano, teniendo en cuenta los cambios climáticos, mediante

la inclusión de estudios de Genotipo x Ambiente (GxE, por sus siglas en inglés) para predecir si los materiales genéticos pueden mantener su potencial de productividad. Por ejemplo, ¿cuáles materiales genéticos productivos estarán adaptados a 600 ppm de CO_2 en el año 2100? También, un desafío importante será el de plantar palmas de aceite en áreas que dejarán de ser las más favorables, en paralelo con la preservación de regiones ecológicas biodiversas, lo que significa aceptar plantar en áreas menos favorables. En el enfoque GxE se incluyen los estudios de la interacción genotipo x nutrición mineral & agua (GxMN&W, sigla en inglés).

La resistencia genética a las enfermedades es otro tema de investigación muy problemático, al mismo tiempo que la preservación de la diversidad de los materiales de las plantas. Esta es una aplicación estratégica separada. Actualmente se da una respuesta con respecto a la enfermedad *Ganoderma* o la enfermedad de la marchitez mediante el tamizaje de los materiales genéticos (a través de pruebas de inoculación de la enfermedad en el vivero), que es una solución a corto plazo. Un desafío clave para Suramérica es crear variedades de alta productividad y además resistentes a la Pudrición del cogollo.

Los desarrolladores de palma deben proyectarse sobre las implicaciones que se deben considerar sobre la MAS en el desarrollo, operación e interpretación de redes experimentales para las pruebas genéticas. El diseño de ensayos genéticos está adaptado de manera que evolucione en estrategias y conceptos, para generar aplicaciones tangibles de mejoramiento genético. El largo paso del tiempo y la alta inercia relacionada con la durabilidad de la planta se deben integrar a la reflexión y al programa científico a largo plazo.

Los criterios de selección incluyen el concepto de ideotipos y, por tanto, llevan al diseño y construcción de estos ideotipos. En agronomía un ideotipo es una variedad de cosecha seleccionada por su capacidad de aprovechar un cierto entorno en forma óptima. Otra definición es la de "una planta nueva que en condiciones de cultivo utiliza mejor los recursos del entorno que los tipos actualmente conocidos y soporta mejor los cambios a fin de probar ser un mejor insumo". De esta manera, existen varios ideotipos para la misma especie, de acuerdo con los diferentes tipos de entornos.

Algunos criterios son independientes del entorno, tales como algunas características de los frutos.

En dicho enfoque se sugieren dos reglas: 1) olvidar la palma de aceite como es actualmente y cómo puede afectar al ideotipo imaginado; 2) al conocer el ideotipo deseable, ¿cómo crearlo con la especie *E. guineensis* combinándola o no con *E. oleifera*?

El actual ideotipo estándar (sin cambio, excepto por el enriquecimiento del genoma para lograr resistencia genética a la enfermedad) está evolucionando en un cuadro completo de ideotipos deseables:

- Ideotipo por un entorno específico, para entornos muy contrastantes.
- Ideotipo en una condición muy favorable, enfrentando el problema de feminidad haciendo plantas dioicas (que producen solamente inflorescencias femeninas y racimos) y creando polinizadores hípermasculinos interplantados con las palmas productoras híperfemeninas.

La principal limitación es la duración del ciclo de mejoramiento genético y el desafío de la MAS será superado, si es posible acortar los ciclos de mejoramiento, particularmente en los programas de introgresión interespecífica.

Por ejemplo, en la elección de genotipos que se buscan en un vivero, un tamizaje de marcadores de ADN de un gran número de plántulas, en menos de un año, permite dos ciclos sucesivos de MAS (sin prueba de campo) adicionados a un único ciclo de selección fenotípica para confirmación en el campo. En promedio, se puede lograr un ciclo de mejoramiento de ocho años en vez de los 20 años, a partir de un gran número de plántulas, mediante una selección rasgo a rasgo para recomposición o mediante la selección de rasgos múltiples.

Líneas de mejoramiento genético usando marcadores moleculares

Los marcadores de ADN hacen posible enriquecer la selección fenotípica directa de rasgos importantes mediante la selección indirecta, con base en los marcadores vinculados estrechamente a los genes de interés (Gallais, 1996). El mérito principal es identificar

la(s) parte(s) cromosomal(es) que portan los genes responsables de un rasgo cuantitativo (denominados *Loci* de Caracteres Cuantitativos o QTL, por su sigla en inglés), relacionando la variación en el ADN molecular (polimorfismo) de los marcadores con la variación fenotípica de ese carácter (Charcosset, 1996). Las secuencias de ADN de los cromosomas de la palma de aceite que Singh *et al.* (2013) hicieron disponibles, permiten identificar con mayor facilidad cuáles genes son responsables de QTLS y luego diseñar marcadores de ADN intragenes que ayuden a predecir los valores genéticos de las palmas de aceite y acelerar su selección. Según Gallais *et al.* (2000), dicha MAS en la palma de aceite puede ser realizada utilizando el método de *construcción recurrente de genotipo asistida por marcadores* (MARGB).

Otro método (más reciente) que puede optimizar los esquemas de mejoramiento genético es la selección genómica (SG), la cual utiliza un número de marcadores de ADN muy grande, a la vez que no requiere un conocimiento particular de los genes mismos (Meuwissen *et al.*, 2001). La selección genómica se basa en un cubrimiento amplio de marcadores genómicos a fin de producir valores estimados de mejoramiento genómico (GEBV) a partir de un análisis completo de todos los marcadores. Mediante la simulación se ha comprobado que ese método es preciso en la palma de aceite (Cros *et al.,* 2015), con ciclos reducidos y un avance genético incrementado en 50 %, comparado con el método actual de mejoramiento, es decir, de 1,5 % por año en comparación con 1 %. (Figura 3).

En los programas de introgresión interespecífica se identifican los genes de *E. oleifera* que son de interés agronómico y el ADN es etiquetado en accesiones naturales de esta especie y en retrocruces interespecíficos, combinando información molecular (tal como el ADN) y fenotípica. Un *retrocruce asistido por marcadores* (o MABC, por su sigla en inglés) tal como lo describen Gallais *et al.* (2000) es uno de los principales métodos para el mejoramiento genético que hace uso de *E. oleifera.* Los resultados esperados del método MABC están disponibles, tras el trabajo teórico de varios equipos, incluyendo los de Hospital y Charcosset (1997). El método MABC consistirá en una introgresión rápida y simultánea de genes principales o alelos favorables de QTLS/genes menores provenientes de *E. oleifera* en genotipos de palma de aceite de Elite. También se aplicará un método de SG interespecífico.

Demos ahora un vistazo a las variedades futuras de la palma de aceite.

Las palmas de oro del futuro

Productividad de la palma de aceite y estabilidad de las variedades Tenera clásicas

El potencial fisiológico en la productividad de la palma de aceite se ha estimado en 18 toneladas de aceite

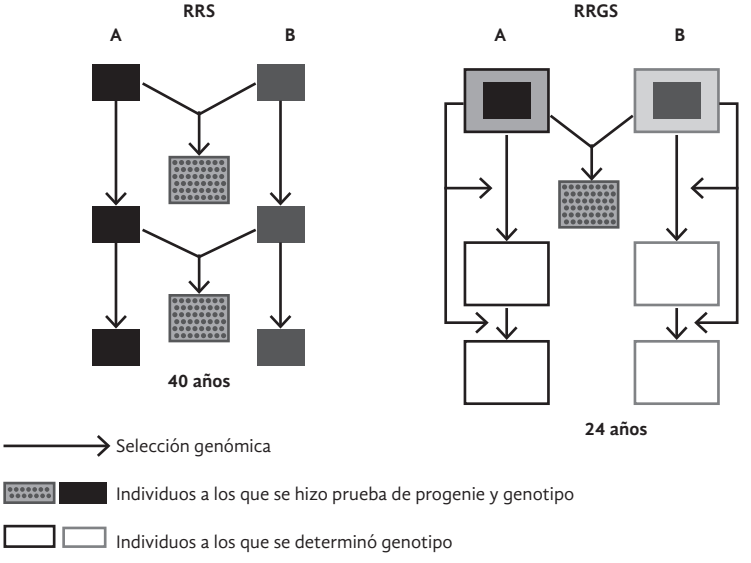


Figura 3. Selección recurrente recíproca (RRS, izquierda) versus selección genómica recurrente reíproca (GS, derecha) (Cros *et al.,* 2015).

Nota. Los Bloques sólidos representan individuos con prueba de progenie (RRS) o con prueba de progenie y genotipo (SG). Los Bloques punteados representan individuos genotipados (caracteres genéticos). Los Bloques en blanco representan individuos genotipados, pero sin prueba de progenie. Las líneas punteadas: aplicación de GS. Se espera un avance genético global de 1,5 % por año al aplicar la GS en la palma de aceite.

de palma/ha/año (Corley y Tinker, 2003). Actualmente, las mejores variedades examinadas en los estudios genéticos del Cirad y sus aliados ya están produciendo cerca de 10 toneladas de aceite de palma/ha/año. Una selección genómica recurrente recíproca (SG) de *E. guineensis* usando marcadores de ADN acelerará el incremento de la productividad de las variedades clásicas *tenera* de la palma de aceite (Cros *et al*., 2015). Al igual que lo descrito por estos autores, la selección recurrente recíproca convencional (RRS) requiere cerca de 20 años debido a la preselección antes de efectuar pruebas de progenie sobre los carácteres más heredables, pruebas de progenie y recombinación entre individuos seleccionados. Mediante la SG, son suficientes 24 años para completar dos ciclos, dentro de los cuales se utilizan 18 años del primer ciclo para calibrar el modelo SG (ya no se requiere la preselección sobre carácteres heredables) y seis años para completar el segundo ciclo solamente con selección sobre los marcadores (Figura 3). Para la SG, con la secuenciación de la siguiente generación o con un chip de marcadores de Polimorfismo Nucleótido Único (SNP), por ejemplo, se podría hacer selección entre individuos a los que no se haya hecho la prueba de progenie y que pertenezcan ya sea a la misma generación que los individuos de entrenamiento o a la(s) siguiente(s) generación(es).

La productividad en el aceite de palma se aproximará al potencial fisiológico de la planta en 2050, muy probablemente con 14 t/ha/año, mediante el mejoramiento de las características clave de productividad como el número de racimos/palma/año, la cantidad de frutos, el porcentaje de frutos en el racimo, el porcentaje de la pulpa en el fruto, el porcentaje de aceite de palma en el fruto, etc., en conjunto con grandes estudios fisiológicos en los niveles de células, órganos y las plantas completas principalmente sobre la eficiencia de la fotosíntesis y la capacidad de las raíces para adsorber nutrientes, minerales y agua.

Una consecuencia para los palmicultores también será que el lanzamiento de variedades que son mejores productoras se adicionará cada ocho años en promedio. En este sentido, la transferencia del avance genético a los palmicultores será más rápida (en aproximadamente 2,5 veces) por una mayor frecuencia de nuevas variedades comerciales, lo que les permitirá optimizar sus programas de siembra o renovación con materiales más productivos.

La estabilidad de la productividad incluye la resistencia genética a las enfermedades *Ganoderma* o marchitez. El método de SG antes mencionado se aplicará igualmente a estos últimos carácteres, lo cual hará mucho más segura la productividad de aceite de palma con respecto a estas enfermedades en Asia y África.

"Saltos de selección" por nuevos tipos de materiales genéticos de palma de aceite

Un mejoramiento genético continuo y de mayor rendimiento está en camino para las palmas de aceite de la variedad *Tenera* clásica. Además, se lograrán varios "saltos de selección" por la concepción de materiales genéticos completamente novedosos (que no existen aún) en el género *Elaeis.*

Una palma de aceite "dioica": palmas de aceite súper femeninas y súper masculinas en los cultivos

La palma de aceite es monoica (también calificada como "temporalmente dioica") ya que produce inflorescencias masculinas y femeninas en ciclos alternos en la misma planta. Los mejoradores trabajan para incrementar la proporción de sexos, definida como el número de inflorescencias femeninas relativas al número total de inflorescencias. Para los cultivadores de palma de aceite, una palma ideal produciría solamente inflorescencias femeninas, en tanto sea posible. Se sabe que la proporción sexual en la palma de aceite está influenciada por factores genéticos y ambientales. Adam *et al.* (2011) revisaron el estado actual del conocimiento sobre el proceso de determinación del sexo en la palma de aceite (Figura 4a). Ellos afirmaron que nuevas técnicas basadas en genómica combinadas con estudios de campo y estudios bioquímicos y moleculares con base citológica deberían aportar una nueva forma de entender los procesos complejos que rigen la determinación de sexo en la palma de aceite dentro de un futuro previsible. Afirman también que el hecho de que la proporción sexual de la palma de aceite pueda ser mejorada o reducida dependiendo del genotipo, eleva la posibilidad de identificar los genes determinantes del sexo.

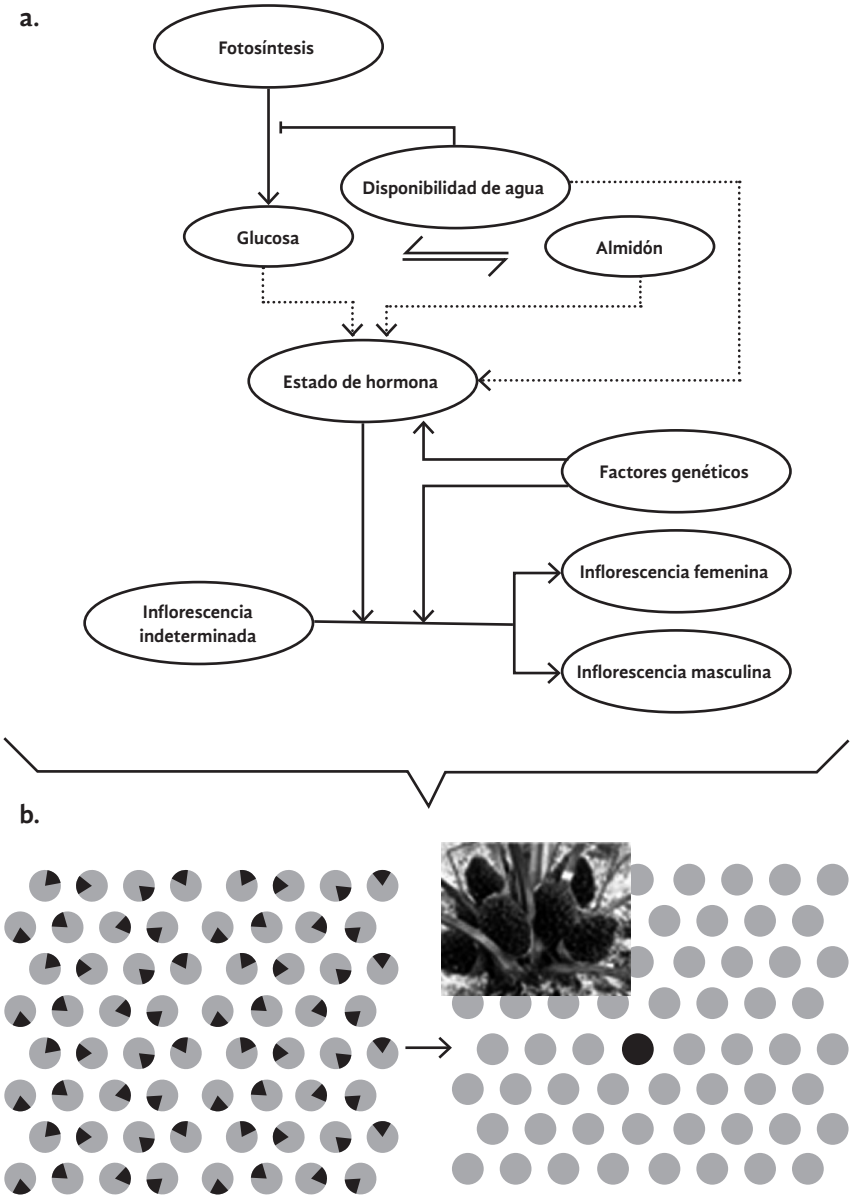


Figura 4. Bio-ingeniería para una dioicidad en la palma de aceite y sistema de siembra de nuevas plantaciones de palma de aceite.

a. Posibles modos de interaccion de los factores que afectan el sexo de la inflorescencia y los objetivos de los estudios moleculares en la palma de aceite, según Adam *et al.* (2011). Nota: Como objetivos de investigaciones de biotecnología e ingeniería genética para crear una *E. guineensis* con dioicidad.

b. Sistema de plantación en futuras parcelas de palmas "dioicas". Nota: Arriba, las palmas comerciales actuales producen principalmente racimos en proporción (ilustrados en gris con parte de inflorescencias masculinas (ilustradas en cuarto negro) que polinizan los racimos. Abajo, palmas dioicas súper femeninas que solamente producen inflorescencias femeninas desarrolladas en racimos (círculos totalmente grises). Su polinización es asegurada por unas pocas palmas dioicas súper masculinas intercaladas por hectárea.

Por ejemplo, se reveló que un gen putativo de aldo-ceto reductasa (denominado EgAKR1) es un candidato promisorio para la determinación de la proporción sexual en la palma de aceite, el cual puede contribuir a la proporción sexual mediante la capacidad de respuesta al estrés (Somyong *et al.*, 2014). La ingeniería genética en busca de una palma dioica también podría aprovechar la existencia del sistema cromosómico homomórfico XY que controla la dioicidad en la palma de dátil (Cherif *et al.*, 2013). Los futuros cultivos de palma de aceite serán de palmas súper femeninas, interplantadas por unas pocas palmas súper masculinas para su polinización (Figura 4b.)

Frutos completamente pulposos en la palma de aceite

Haber aclarado el determinismo genético de la morfología y la fertilidad del fruto permitirá crear nuevas variedades en las que sus frutos solo tengan pulpa (aunque hay que tener en cuenta las limitaciones en fábrica). En este punto el publicitado gen *SHELL (Sh)* (Singh *et al.*, 2013) es un paso clave. Los frutos completamente pulposos representarán entre 10 y 20 % más de pulpa aceitosa, en comparación con los frutos de las actuales palmas comerciales *tenera,* lo que significa igualmente un incremento drástico en la pro-

ductividad del aceite de palma. Se están investigando dos formas utilizando biotecnologías para tener solamente pulpa en los frutos de la palma de aceite: palmas *pisifera* totalmente fértiles y palmas completamente partenocárpicas (Figura 5).

Las palmas *pisifera* producen cerca de 90 % de pulpa en sus frutos sin cuesco, pero generalmente son estériles en lo femenino. En la naturaleza existen palmas *pisifera* completamente fértiles, aunque son muy raras. Los estudios actuales están identificando y clonando el gen principal que controla la fertilidad de las flores femeninas en la palma de aceite, del cual se sabe que está estrechamente ligado al gen *Sh*. Sin duda se crearán variedades *pisifera* comerciales completamente fértiles y altamente productivas mediante la introgresión intraespecífica o ingeniería genética, usando el alelo del gen favorable que confiere la fertilidad del fruto. Se obtendrá una ganancia cercana a 10 % de la productividad de aceite de palma en las variedades *pisifera* fértiles, en comparación con la de las variedades *tenera* clásicas (Figura 5a).

La partenocarpia de todos los frutos de un racimo, en todos los racimos de una palma, es difícil de conseguir ya que se encuentra bajo un determinismo muy complejo, y los frutos partenocarpicos jóvenes son en parte sometidos a aborto. Por lo que sabemos, no existe una palma que produzca 100 % de frutos partenocárpicos no abortivos en el género *Elaeis*, pero las palmas presentan una tasa parcial variable de frutos partenocárpicos dentro de cada especie, dependiendo del origen genético. Aquí se requieren los estudios moleculares y fisiológicos combinados para crear variedades totalmente partenocárpicas. Sin embargo, las ventajas económicas son tan importantes y las posibilidades en biotecnología virtualmente tan ilimitadas, que el trabajo en esa característica puede ser indudablemente exitoso.

Las variedades totalmente pulposas significan más aceite de palma a expensas del aceite de palmiste. El precio del aceite de palmiste usualmente es mayor que el del aceite de palma; por ejemplo, 194 dólares por tonelada métrica en promedio en los últimos cuatro años (Fuente: Banco Mundial, 2015). También, las fábricas de aceite de palma utilizan el cuesco de los frutos en el proceso de extracción del aceite. Los frutos sin cuesco requerirán una adaptación en los métodos de extracción de la palma de aceite en las fábricas. Se deberán considerar las limitaciones en los planes de negocio.

Selección de variedades interespecíficas con base en la biotecnología utilizando *E. oleifera*

El alto contenido de ácidos grasos insaturados (de 59 a 61 % según Ngando-Ebongue, 2010) y la fluidez

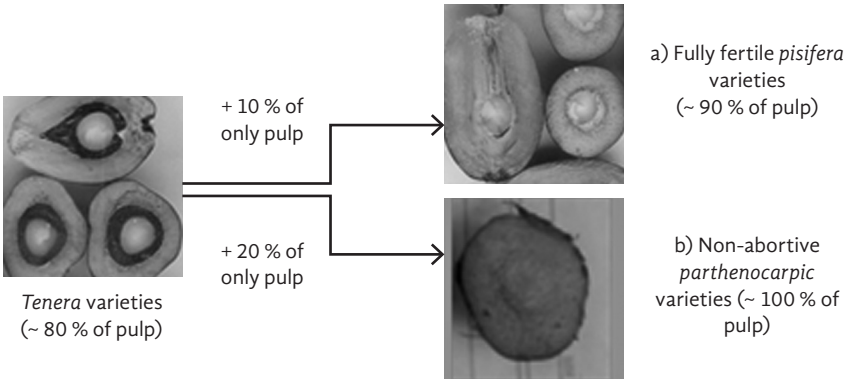


Figura 5. Frutos totalmente pulposos en futuras variedades de palma de aceite. a) Variedades de pisifera completamente fértiles. b) Variedades partenocárpicas no abortivas.

Además, es apropiado pensar en una palma de aceite que produzca 100 % de frutos partenocárpicos (sin cuesco, ni almendra) desarrollada a partir de flores femeninas no fertilizadas, lo que significa 100 % de frutos totalmente pulposos (Figura 5b.). Las variedades partenocárpicas pueden ganar cerca de 20 % más de aceite de palma, comparadas con las variedades tenera tradicionales. Otra ventaja de las variedades partenocárpicas es que sus flores femeninas no necesitan polinización alguna para desarrollarse en fruto. Por tanto, no representan un costo relacionado con el defecto en la polinización natural o por la (casi obligatoria) polinización asistida de las variedades clásicas a una edad joven.

del aceite de palma de *E. oleifera* fueron los primeros motivadores del interés en las especies sudamericanas y el mejoramiento genético interespecífico con la palma de aceite (Meunier y Boutin, 1975). Las dificultades de una selección sin marcadores moleculares en ese tiempo, y la falta de compensación financiera para los productores de aceite de palma conforme a la calidad del aceite, explican en gran medida porqué el mejoramiento de esa característica estuvo detenido hasta muy recientemente.

En la década de los sesenta muchos estudios de investigación en aceite de palma recogieron poblaciones de *E. oleifera.* Se implementó un programa importante de hibridación interespecífica y de mejoramiento genético de híbridos interespecíficos de *E. guineensis* x *E. oleifera* para la explotación rápida de genes favorables de *E. oleifera,* y en el futuro, para la introgresión de estas últimas, dentro del genoma de variedades de palma de aceite mediante retrocruces sucesivos (Meunier *et al.,* 1976).

El programa interespecífico se enfocó en la creación de variedades resistentes genéticamente a la enfermedad de la Pudrición del cogollo, y en el aceite de palma suficientemente productivo para la explotación económica, mas no especialmente en la composición de ácidos grasos del aceite de palma. Infortunadamente, los problemas de esterilidad parcial y la baja tasa de extracción del aceite en los híbridos interespecíficos explican su menor productividad en comparación con la del aceite de la palma de aceite (Le Guen *et al.,* 1991). Sin embargo, la productividad de estos híbridos ha mejorado desde la década de los noventa.

Los híbridos interespecíficos comerciales, resistentes a la Pudrición del cogollo, se producen y utilizan en áreas contaminadas en América del Sur, como en Colombia (Bastidas *et al.*, 2011). Hoy día los marcadores de ADN ya no son un cuello de botella en el programa de mejoramiento genético interespecífico y las biotecnologías abren virtualmente la explotación de todos los genes útiles con fines económicos de *E. oleifera,* a través de su introgresión en las palmas de aceite Elite. En la especie *E. oleifera* yacen los principales saltos de selección y un futuro novedoso para el cultivo de la palma de aceite.

Palmas sin desprendimiento de frutos y baja actividad de lipasa en los frutos

El costo de producción del aceite de palma está entre las principales preocupaciones de los cultivadores. Esto es válido sin importar el tamaño de los cultivos, especialmente en países emergentes en donde los salarios de la mano de obra en los campos están incrementando. En Indonesia, el costo actual de mantenimiento de los cultivos de palma de aceite en grandes haciendas está alrededor de 500 dólares/ha, del cual el costo del fertilizante representa alrededor de 60 %. Además el costo de la cosecha (principalmente el costo de mano de obra) está alrededor de 120 dólares/ha. Este último costo incluye 15 % del costo de mano de obra necesaria para recoger del suelo los frutos maduros desprendidos. En este ejemplo, un costo de producción del aceite de palma de aproximadamente 620 dólares/ha debe compararse con el precio de venta del CPO después del procesamiento de 600 dólares en promedio para el año 2015 (Fuente: Banco Mundial, 2015). Con una cifra de 4 toneladas de aceite de palma por hectárea por año, el costo total de producción es equivalente más o menos a 25 % del precio de venta del CPO.

Facilidad de cosecha

Se ha logrado un avance genético para un menor incremento del estípite en la palma de aceite; por ejemplo, una tasa de crecimiento vertical de 40-50 cm/año en África para plántulas actuales, Cirad® (http://www.palmelit.com). Se continúa el trabajo utilizando únicamente materiales de *E. guineensis* en la mayoría de los centros de investigación de palma de aceite. Además de esto, el estípite de *E. oleifera* se caracteriza por un crecimiento muy lento (5-10 cm/año), que es aproximadamente una quinta parte del de *E. guineensis* (Hartley, 1988). Se están identificando los genes que rigen el crecimiento del estípite del género *Elaeis* en *E. guineensis* (Lee *et al.,* 2015), al igual que en *E. oleifera* (Cirad y sus aliados, no publicado). Las formas del gen de *E. oleifera,* que ha sido objeto de introgresión, y que confieren un crecimiento muy bajo del estípite harán que las palmas de parcelas (enanas)

tengan alturas tan bajas como 2.5 metros a una edad máxima de 25 años, lo que llevará a que el tiempo de cosecha con trabajadores en el campo sea mucho menor y, por tanto, menos costoso (Figura 6). Sobre dicho logro se puede hacer una analogía con la selección del manzano a partir de tipos de árboles enanos silvestres. Por supuesto, el enanismo estará combinado con la productividad y demás cualidades mejoradas del aceite de palma.

Una selección paralela de un estípite largo de racimo (característica también presente en *E. oleifera*) haría más factible una cosecha parcialmente mecanizada de las palmas utilizando cuchillos eléctricos.

Baja frecuencia de cosecha

La frecuencia reducida de la cosecha (tan baja como una vez al mes) comparada con cada diez días en promedio en los cultivos clásicos de palma de aceite será posible gracias a dos características combinadas: 1) el no desprendimiento de frutos maduros, lo que ahorrará cerca de 15 % en costos de mano de obra para la cosecha que usualmente se dedica a recoger frutos desprendidos que caen al suelo, y 2) una baja actividad de lipasa en la pulpa de frutos maduros, lo que significa que no hay cantidad significativa de aceite de palma que se degrade en ácidos grasos libres para los racimos que se lleven a las plantas de beneficio; esta calidad garantiza la producción en campo sin pérdida económica. Igualmente, podría modificar y hacer menos costoso el proceso de esterilización de los racimos en la planta de beneficio.

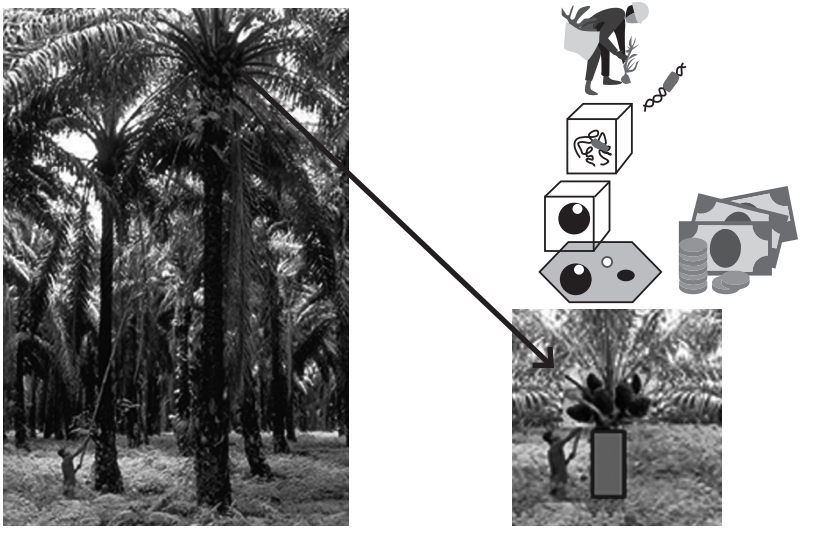
Las investigaciones recientes con respecto a la abscisión del fruto de la palma de aceite (Roongsattham *et al*., 2012) y la actividad de la lipasa (Morcillo *et al*., 2013) son pasos clave hacia la creación de palmas con baja frecuencia de cosecha. Esto se logrará en variedades puras de palma de aceite y palmas interespecíficas.

La resistencia genética a la enfermedad de Pudrición del cogollo

Este es un plan complejo de investigación, y usa *E. oleifera* y los híbridos interespecíficos. En resumen, se están creando variedades Elite futuras de *Elaeis* resistentes a la enfermedad de la Pudrición del cogollo mediante la identificación de genes resistentes en *E. oleífera,* los cuales son transferidos al mismo tiempo a los ideotipos superiores de las especies de palma de aceite. De nuevo, este es un proceso que las biotecnologías aceleran enormemente.

Una consecuencia de la próxima disponibilidad de variedades resistentes a la Pudrición del cogollo y de

Figura 6. Ilustración esquemática de una palma de parcela (enana) interespecífica con una edad cercana a 25 años.



alta productividad es que desbloqueará por completo las regiones suramericanas en donde las condiciones agroclimáticas son adecuadas para el cultivo de la palma. El imperio del cultivo de la palma expandirá sus territorios en toda América del Sur gracias a estas variedades interespecíficas. Por supuesto, estas últimas también estarán disponibles para el Sureste Asiático o para África, en caso de presentarse una introducción accidental o de la propagación de la enfermedad en estas regiones de cultivos libres de PC.

Calidad del aceite para nuevos nichos de mercado

Aceite de palma

Las críticas actuales y recurrentes a nivel mundial, especialmente en los países occidentales en cuanto a la calidad del aceite de palma con respecto a los problemas para la salud humana, de nuevo motivan a los mejoradores de palma a crear y usar variedades particulares con una composición más deseable de dicho aceite.

Elaeis guineensis es una especie superior a nivel de los ácidos grasos del aceite, con una enzima FATB especialmente activa sobre el sustrato del ácido palmítico, el cual favorece la producción de ácido palmítico en la pulpa (Montoya *et al.*, 2013). Por el contrario, el alto contenido de ácido oleico en la pulpa de *E. oleifera* se explica notablemente por una fuerte actividad enzimática de KAS II sobre el ácido palmítico con respecto a *E. guineensis*.

Las variaciones entre la especie *Elaeis* en C_{16}:0 y C_{18}:1 pueden ser descifradas mediante actividades de las enzimas de unos pocos genes (FATB, SAD, KAII) (Montoya *et al.*, 2013), los cuales pueden seleccionarse utilizando marcadores intragenes. Una palma de aceite que produzca mucho más ácido oleico en proporción que la *E. oleifera* pura es incluso factible. Variedades particulares hasta con 90 % de ácido oleico serán lanzadas, y este aceite de palma tropical "similar a la oliva" se venderá a un precio mucho mejor e irá a la mesa de la mayoría de personas en el mundo, destronando el mercado privilegiado del más costoso aceite de oliva mediterráneo. El precio actual de este último es aproximadamente 10 veces más alto en comparación con el del aceite de palma clásico. Este aceite de palma "similar al de oliva" será un nuevo nicho de mercado muy rentable para los cultivadores de palma de aceite.

Aceite de palmiste

Una palma de aceite que produzca casi únicamente aceite de palmiste de frutos con una almendra muy grande, cuesco delgado pero sin mesocarpio, puede considerarse un sustituto rentable de la producción de aceite de coco, rico en ácido láurico (C_{12}:0). Los estudios genómicos comparativos entre los cromosomas del ADN de la palma de aceite y el coco identificarán los genes responsables del tamaño del cuesco y el espesor de la pulpa, lo que permite crear variedades de palma de aceite "de palmiste" que apuntan más al mercado del aceite de coco y específicamente al mercado comercial de cosméticos, para un mayor precio de venta por tonelada de aceite.

> Las investigaciones recientes con respecto a la abscisión del fruto de la palma de aceite y la actividad de la lipasa son pasos clave hacia la creación de palmas con baja frecuencia de cosecha.

Genotipo mediante variedades comerciales optimizadas al entorno

Un gran desafío es diseñar mejor el potencial genético de la palma de aceite de acuerdo con los sitios en que se cultivarán las variedades comerciales. De esto trata la agronomía de precisión. La Ciencia de la Información Geográfica (CIG) permite extraer y analizar el conocimiento disponible sobre las condiciones agroclimáticas a nivel local y del país. En paralelo,

varios experimentos complejos de referencia sobre el Genotipo x Ambiente de la palma de aceite realizados en todo el mundo diseñarán y probarán cómo las variedades que están siendo creadas (ideotipos), revelarán su mejor potencial agronómico dependiendo del ambiente en el sentido amplio. Aquí todos los temas científicos agrícolas se preocupan de que la genética y la agronomía en conjunto utilicen todas las herramientas y métodos de biotecnología que sean apropiados. En particular, los experimentos de genotipo x nutrición mineral y agua buscan una mayor absorción de la raíz y que en toda la planta se dé una valorización optimizada de los nutrimentos minerales y el agua. Las variedades con menos insumos, pero con las mismas productividades, estarán disponibles para reducir los costos de fertilización. También se da prioridad para desarrollar variedades particulares adaptadas a las áreas marginales, menos fértiles o sujetas a la sequía, las cuales en parte serán expandidas por el cambio climático continuo en el planeta, la ruta de la fotosíntesis, y de manera más amplia, toda la fisiología de la planta es estudiada activamente para ser optimizada genéticamente en este contexto de cambio climático que incluye una mayor cantidad de CO_2 y eleva la temperatura de la atmósfera.

Entendemos que los resultados del mejoramiento genético con base en la biotecnología traerán muchos avances genéticos y riqueza económica a la agroindustria de la palma de aceite en el futuro cercano. La alta tasa de intensificación combinada con un gran panel de ideotipos nuevos, y políticas ecológicamente responsables como las promovidas por gobiernos nacionales interesados y por la Mesa Redonda de Aceite de Palma Sostenible (RSPO, por su sigla en inglés), permitirá la conservación de la mayoría de los bosques con la conversión notable y de manera sensata de grandes áreas de pastos en cultivos de palma, como se está desarrollando en Brasil.

Referencias bibliográficas

Adam H., Myriam, Collin, M., Richaud, F., Beulé, T., David, D., Omoré, A., Nodichao, L., Nouy, B., Tregear, JW (2011). Environmental regulation of sex determination in oil palm: current knowledge and insights from other species. *Ann Bot*. 108(8): 1529-1537.

Barcelos, E., Amblard, P., Berthaud, J., Seguin, M. (2002). Genetic diversity and relationship in American and African oil palm as revealed by RFLP and AFLP molecular markers. *Pesq agropec bras*, Brasilia 37:1105-1114.

Bastidas, S., Betancourth, C., Preciado, CA, Peña, E., Reyes, R. (2011). Predicción y control de la cosecha en el híbrido interespecífico *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* en la Zona palmera Occidental de Colombia. II. Determinación del ciclo con alto contenido de aceite. *Corpoica Cienc Tecnol Agropecu* 12:13-20.

Beirnaert, A., and Vanderweyen, R. (1941). Contribution à l'étude génétique et biométrique des variétés d'*Elaeis guineensis* Jacquin, *Série scie*. Bruxelles: Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge (INEAC).

Charcosset, A. (1996). L'identification de locus affectant des caractères quantitatifs (QTL) à l'aide de marqueurs génétiques est-elle justifiée pour la sélection? *Le Sélectionneur Français*, 46: 35-45.

Cherif, E., Zehdi, S., Castillo, K., Chabrillange, N., Abdoulkader, S., Pintaud, JC, Santoni, S., Salhi-Hannachi, A., Glémin, S., Aberlenc-Bertossi, F. (2013). Male-specific DNA markers provide genetic

evidence of an XY chromosome system, a recombination arrest and allow the tracing of paternal lineages in date palm. *New Phytol*. 197(2): 409-15.

Corley, RHV (2009). How much palm oil do we need? *Environmental Science & Policy*, Vol. 12, pp. 134-139.

Corley, RHV, and Tinker, PHV (2003). *The Oil Palm*. 4th ed. Ed. Wiley-Blackwell.

Cros, D., Denis, M., Sanchez, L., Cochard, B., Flori, A., Durand-Gasselin, T., Nouy, B., Omoré, A., Pomies, V., Riou, V., Suryana, E., Bouvet, JM (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.

Gallais, A. (1996). Utilisation des marqueurs en sélection. *Le Sélectionneur Français*, 46: 47-58.

Gallais, A., Charcosset, A., Goldringer, I., Hospital, F., Moreau, L. (2000). Prospects for marker-assisted selection in plant breeding. Proc 11th Meeting Eucarpia Section "Biometrics in Plant Breeding", Ed Gallais A., Dillmann C., Goldringer I., Paris, 30-31 August-1 September.

Hartley, CWS (1988). *The oil palm*. Third ed. London: Longman Scientific & Technical.

Hospital, F., and Charcosset, A. (1997). Marker-assisted introgression of quantitative trait loci. *Genetics*, 147: 1469-1485.

Le Guen, Vincent, Amblard, Philippe, Omoré, Alphonse, Koutou, Anatole, Meunier, Jacques (1991). Le programme hybride interspécifique *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* de l'IRHO. *Oléagineux*, 46 (12): 479-487.

Lee, M., Xia, JH, Zou, Z., Ye, J., Rahmadsyah, Alfiko Y, Jin, J., Lieando, JV, Purnamasari, MI, Lim, CH, Suwanto, A., Wong, L., Chua, NH, & Yue, GH (2015). A consensus linkage map of oil palm and a major QTL for stem height. *Nature. Scientific Reports* 5, Article number: 8232 (2015).

Meunier, J., Vallejo, G., Boutin, D. (1976). L'hybride *Elaeis melanococca* x *Elaeis guineensis* et son amélioration. Un nouvel avenir pour le palmier à huile. *Oléagineux*, 31:519-525.

Meunier, J., and Boutin, D. (1975). *L'Elaeis melanococca* et l'hybride *Elaeis melanococca* x *Elaeis guineensis*. Premières données. *Oléagineux*, 30:5-8.

Meunier, J., and Gascon, JP (1972). Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO. *Oléagineux*, 27:1-12.

Meuwissen, THE, Hayes, BJ, Goddard, ME (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157:1819-1829.

Montoya, C., Lopes, R., Flori, A., Cros, D., Cuellar, T., Summo, M., Espeout, S., Rivallan, R., Risterucci, AM, Bittencourt, D., Zambrano, RJ, Alarcón, GWH, Villeneuve, P., Pina, M., Nouy, B., Amblard, P., Ritter, E., Leroy, T., Billotte, N. (2013). Quantitative trait loci (QTLs) analysis of palm oil fatty acid composition in an interspecific pseudo-backcross from *Elaeis oleifera* (H.B.K) and oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Tree Genet Genomes,* 9(5): 1207-1225.

Morcillo, F., Cros, D., Billotte, N., Ngando-Ebongue, GF, Domonhédo, H. M., Pizot, M., Cuéllar, T., Espéout, S., Dhouib, R., Bourgis, F., Claverol, S., Tranbarger, TJ, Nouy, B., Arondel, V. (2013). Improving palm oil quality through identification and mapping of the lipase gene causing oil deterioration. *Nature Communications*, 4, Article number: 2160.

Ngando-Ebongue, GF, Ajambang, WN, Koona, P., Lalu Firman, B., Arondel, V. (2010). Oil Palm. In: Gupta SK, editors. *Technologic innovations in major world oil crops*, vol 1: bredding. New York: Springer.

Roongsattham, P., Morcillo, F., Jantasuriyarat, C., Pizot, M., Moussu, S., Jayaweera, D., Collin, M., Gonzalez-Carranza, ZH, Amblard, P., Tregear, JW, Tragoonrung, ST, Verdeil, JL, Tranbarger, TJ

(2012). Temporal and spatial expression of polygalacturonase gene family members reveals divergent regulation during fleshy fruit ripening and abscission in the monocot species oil palm. *BMC Plant Biology*, 2012 (12): 150.

Rosillo-Calle, F., Pelkmans, L., Walter, A. (2009). A global overview of vegetable oils, with reference to biodiesel. *IEA Task* 40. Report.

Somyong, S., Poopear, S., Jomchai, N., Uthaipaisanwong, P., Ruang-Areerate, P., Sangsrakru, D., Sonthirod, C., Ukoskit, K., Tragoonrung, S., Tangphatsornruang, S. (2014). The AKR gene family and modifying sex ratios in palms through abiotic stress responsiveness. *Funct. Integr. Genomics*. 15(3): 349-62.

Singh, R., *et al.* (2013). The oil palm SHELL gene controls oil yield and encodes a homologue of SEEDSTICK. *Nature*, 500 (7462): 340-4.

Singh, R., *et al.* (2013). Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in old and new worlds. *Nature*, 500 (7462): 335-9.

Schwendiman, J., Pallares, P., Amblard, P. (1982). Premiers examens des accidents de fertilité chez l'hybride interspécifique de palmier à huile *Elaeis melanococca* × *E. guineensis*. *Oléagineux*, 37:331-341.