

TRANSFORMASI PEMULIAAN TANAMAN KELAPA SAWIT MELALUI SELEKSI GENOMIK DAN KECERDASAN BUATAN MENUJU DATA-DRIVEN SMART BREEDING

Fauziatul Fitriyah* dan Heri Adriwan Siregar

Abstrak - Penggunaan *genomic selection* (GS), *machine learning* (ML), dan *artificial intelligence* (AI) semakin mendorong pergeseran paradigma dari pemuliaan fenotipik tradisional menuju *predictive breeding*. Pendekatan ini memanfaatkan data genetik untuk memprediksi potensi suatu individu pada tahap perkembangan awal, sehingga secara drastis dapat mempercepat *genetic gain*. Tinjauan ini mengkaji transformasi menuju pemuliaan prediktif yang memanfaatkan GS dan AI untuk mempercepat target kemajuan genetik. GS memungkinkan prediksi pemuliaan individu menggunakan penanda genomik, mengatasi keterbatasan *marker-assisted selection* (MAS). Integrasi dengan algoritma AI seperti *artificial neural networks* (ANN) meningkatkan akurasi prediksi hingga 32.8% dengan memperhitungkan interaksi non-linear dan epistasis. Implementasi komersial oleh Sime Darby Plantation (GenomeSelect™) membuktikan viabilitas ekonomi GS melalui strategi seleksi induk dan reduksi marker. Roadmap ke depan memerlukan pendekatan hibrid (GBLUP, model multi-trait, AI), investasi dalam *high-throughput phenotyping* dan *enviromics*, serta kolaborasi global untuk menciptakan ekosistem pemuliaan berbasis data (*data-driven smart breeding*) yang powerful.

Kata kunci: *genomic selection* (GS), genetika kuantitatif, *machine learning*, pemuliaan tanaman, *predictive breeding*

PENDAHULUAN

Pemuliaan tanaman merupakan pilar fundamental bagi peningkatan produktivitas pertanian dan ketahanan pangan global. Selama beberapa dekade, seleksi fenotipik konvensional telah memberikan kontribusi signifikan terhadap perbaikan sifat-sifat penting seperti produktivitas, adaptasi, dan kualitas (Bernardo, 2020). Pada tanaman perennial seperti kelapa sawit (*Elaeis guineensis*), seleksi fenotipik membutuhkan waktu yang sangat panjang karena sifat target baru dapat dievaluasi setelah tanaman berbuah, dengan interval generasi mencapai 10–12 tahun (Xu & Crouch, 2008; Cros et al., 2015). Kondisi ini secara signifikan memperlambat laju perolehan kemajuan genetik (*genetic gain*).

Era pemuliaan molekuler membawa terobosan

melalui *Marker-Assisted Selection* (MAS), yang memungkinkan pelacakan gen atau lokus pengendali sifat menggunakan penanda molekuler. Teknologi ini diklaim efektif untuk sifat sederhana yang dikendalikan oleh gen mayor, misalnya ketahanan monogenik dan morfologi tertentu (Collard et al., 2005; Collard & Mackill, 2007; Hospital, 2009). Namun, efektivitas MAS menjadi terbatas ketika diterapkan pada sifat kuantitatif kompleks yang menentukan produktivitas, seperti hasil, ketahanan penyakit poligenik, dan toleransi cekaman abiotik (Bernardo, 2008; Heffner et al., 2009).

Keterbatasan tersebut mendorong lahirnya paradigma baru, yaitu *Genomic Selection* (GS) (Meuwissen et al., 2001). Tidak seperti MAS yang berfokus pada sejumlah kecil lokus, GS memanfaatkan seluruh penanda genom yang tersedia untuk mengestimasi nilai pemuliaan genomik (*Genomic Estimated Breeding Value*, GEBV) tanpa tergantung pada fenotipe langsung (Heffner et al., 2009). Pendekatan ini tampak berpotensi efektif menangkap kontribusi kumulatif gen mayor maupun minor, sehingga sangat berguna untuk perbaikan sifat

Penulis yang tidak disertai dengan catatan kaki instansi adalah peneliti pada Pusat Penelitian Kelapa Sawit

Fauziatul Fitriyah* (✉)
Pusat Penelitian Kelapa Sawit
Jl. Brigjen Katamso No. 51 Medan 20158, Indonesia

Email: fauziatulfitriyah.91@gmail.com

kompleks (Alemu et al., 2024). Penerapannya menjadi sangat relevan pada tanaman perennial tropis dengan siklus panjang seperti kelapa sawit, kakao, dan karet (Seyum et al., 2022).

Kemajuan terkini menunjukkan adanya konvergensi GS dengan kecerdasan buatan (*Artificial Intelligence*, AI). Algoritma *machine learning* dan *deep learning* mampu menangkap hubungan non-linear, interaksi gen-gen, serta interaksi genotipe-lingkungan (G×E) yang sering luput dari model linear tradisional (Crossa et al., 2017; Montesinos-López et al., 2021). AI juga berperan dalam otomasi fenotipik secara presisi tinggi (*high-throughput phenotyping*), perancangan persilangan virtual, hingga pembuatan sistem komputer pintar yang membantu pengambil keputusan (Araus & Kefauver, 2018; Shakoor et al., 2017). Integrasi GS dan AI melahirkan kerangka *predictive breeding* sebuah pendekatan proaktif yang mempersingkat siklus pemuliaan, meningkatkan akurasi seleksi, dan merancang kultivar unggul adaptif terhadap perubahan iklim dan tekanan penyakit (Seyum et al., 2022).

Kelapa sawit menempati posisi strategis sekaligus rentan dalam lanskap pemuliaan modern ini. Sebagai sumber minyak nabati paling produktif di dunia, kelapa sawit menyumbang 35–40% pasokan global meski hanya menempati kurang dari 10% total luas lahan tanaman penghasil minyak (Barcelos et al., 2015; Corley & Tinker, 2016). Produktivitas tinggi menjadikannya komoditas efisien secara lingkungan, tetapi industri kelapa sawit menghadapi ancaman serius: penyakit *Ganoderma boninense* yang semakin agresif (Khoo & Chong, 2023), dampak variabilitas iklim yang menekan hasil (Chiwarwipa et al., 2020), serta kebutuhan varietas toleran kekeringan (Bayona-Rodríguez & Romero, 2024). Dengan siklus pemuliaan konvensional yang dapat melebihi 20 tahun, pendekatan standar yang selama ini dilakukan jelas tidak memadai.

Oleh karena itu, pemuliaan prediktif berbasis GS dan AI berpotensi menjadi jalur transformasi yang tak terelakkan. Bukti empiris dari uji kelayakan GS, seleksi klonal berbasis genom, desain populasi contoh (*training population*), pemodelan hibrida, hingga penerapan Jaringan Saraf Tiruan (*Artificial Neural Network*–ANN) menunjukkan bahwa pendekatan ini bukan sekadar wacana, tetapi strategi yang siap diimplementasikan (Kwong et al., 2017; Cros et al.,

2018; Nyouma et al., 2020; Osorio-Guarín et al., 2019). Integrasi data genomik dengan *phenotyping* berkapasitas tinggi melalui citra drone, satelit, dan sensor lapangan akan semakin memperkuat strategi ini, menandai dimulainya era pemuliaan cerdas berbasis data (*data-driven smart breeding*) bagi kelapa sawit untuk mendukung produktivitas, keberlanjutan, dan ketahanan pangan global (Araus & Kefauver, 2018).

EVOLUSI PEMULIAAN PREDIKTIF

Perjalanan menuju pemuliaan prediktif ditandai dengan evolusi metodologi yang berlapis, dari pendekatan untuk karakter sederhana hingga teknologi yang dirancang untuk mengurai genetika kuantitatif yang kompleks.

Dari *Linkage Mapping* ke *Genome-Wide Association Study*

Pemetaan pautan biparental (*bi-parental linkage mapping*) umum digunakan untuk memetakan gen atau QTL yang dilakukan menggunakan populasi hasil persilangan dua tetua. Pendekatan ini pada awalnya menjadi andalan untuk mengidentifikasi QTL pada sifat-sifat sederhana hingga moderat. Namun, pemetaan pautan biparental memiliki resolusi yang terbatas untuk sifat-sifat kompleks yang dikendalikan oleh banyak gen dengan efek kecil. Keterbatasan ini memicu peralihan ke pemetaan asosiasi, yang awalnya dilakukan melalui pendekatan kandidat gen (*candidate gene approach*). Meskipun relative murah dan mudah dijalankan, pendekatan kandidat gen sangat bergantung pada pengetahuan awal tentang gen yang diduga terlibat dan sering menghasilkan temuan yang tidak konsisten (*non-reproducible*) serta banyak mengalami *false negatives* (kesalahan tipe II) akibat kemampuan statistik yang terbatas dan kegagalan dalam mengevaluasi interaksi genetik × lingkungan (Myles et al., 2009; Patnala et al., 2013; Sandhu et al., 2024).

Metode *Genome-Wide Association Study* (GWAS) kemudian berkembang sebagai terobosan signifikan dalam identifikasi QTL. Berbeda dengan *linkage analysis* yang mengandalkan rekombinasi dalam keluarga terkontrol, GWAS memanfaatkan prinsip *Linkage Disequilibrium* (LD) dalam populasi besar yang tidak terstruktur. GWAS memanfaatkan seluruh

rekombinasi yang terakumulasi dari forces evolusioner (mutasi, *genetic drift*, seleksi) sepanjang sejarah populasi, sehingga memberikan resolusi pemetaan yang jauh lebih tinggi (Varshney et al., 2021).

Publikasi dalam konteks kelapa sawit, ketersediaan genom referensi (Singh et al., 2013) dan pengembangan OP200K SNP array berkapasitas tinggi (Kwong et al., 2016) memberikan fondasi teknis yang solid bagi pelaksanaan GWAS. Studi GWAS pertama berhasil mengidentifikasi QTL yang *linkage* untuk sifat kandungan minyak mesokarp (Teh et al., 2016). Analisis profil LD menunjukkan perbedaan yang

jelas antara populasi komersial Deli × AVROS (LD decay: 25 Kb pada $r^2 = 0.12$) dan populasi semi-liar Deli × Nigerian (LD decay: 20 Kb pada $r^2 = 0.15$), sekaligus membuktikan bahwa kepadatan marker pada array OP200K (1 SNP per 11 Kb) telah mencukupi untuk analisis GWAS. QTL mayor untuk kandungan minyak berhasil dipetakan pada kromosom 5.

Studi lebih lanjut menggunakan teknologi sekuensing generasi lanjut (*Next-Generation Sequencing*-NGS) semakin memperjelas arsitektur genetik sifat-sifat penting kelapa sawit (Tabel 1).

Tabel 1. Pemetaan Genetik dan GWAS pada Tanaman Kelapa Sawit menggunakan Teknologi NGS

Sumber	Temuan Utama
Pootakham et al. (2015)	Identifikasi 3 QTL untuk tinggi batang dan 1 QTL untuk bobot tandan.
Teh et al. (2016)	Menemukan SNP yang berasosiasi signifikan dengan rendemen minyak, dengan QTL mayor di Kromosom 5.
Bai et al. (2017)	Melaporkan penanda GBS yang terkait erat dengan 4 QTL untuk kandungan minyak.
Bai et al. (2018)	Membangun peta linkage berdensitas sangat tinggi untuk kelapa sawit Afrika.
Gan et al. (2018)	Mengembangkan dan mengintegrasikan peta genetik menggunakan marker SNP dan DArT.

Meskipun GWAS memiliki daya deteksi yang kuat, tapi rentan terhadap faktor pengganggu, seperti struktur populasi dan hubungan kekerabatan tersembunyi (*cryptic relatedness*), yang dapat menghasilkan asosiasi positif palsu (*false-positive*). Berbagai metode koreksi seperti *kontrol genomik*, koreksi Bonferroni, dan pengendalian *false discovery rate* (FDR) digunakan untuk mengatasi hal ini. Hasil GWAS dapat digunakan untuk memulai program MAS, bahkan tanpa mengetahui gen kandidat yang terlibat. Namun, untuk karakter-karakter kompleks, efektivitas MAS seringkali terbatas karena efek genetik individual dari QTL yang terdeteksi terlalu kecil untuk memberikan respons seleksi yang

signifikan (Bernardo, 2008). Deteksi gen dengan efek kecil melalui GWAS umumnya membutuhkan lebih dari 10.000 akses, jumlah yang tidak mudah untuk dipenuhi dalam banyak sistem tanaman (Bush dan Moore, 2012). Variasi genetik umum seperti *single nucleotide variants* (SNV) yang sering digunakan tampak kesulitan menjelaskan heritabilitas pada karakter kompleks (*missing heritability*). GWAS pada akhirnya cenderung kurang mumpuni menilai asosiasi langsung antara fenotipe dengan gen atau *causal variants*. GWAS juga rentan menghasilkan asosiasi nyata yang cukup banyak, sehingga menjadi tidak informatif (Zhou et al. 2022).

Genomic Selection

Keterbatasan mendasar pada MAS, diatasi oleh Meuwissen et al. (2001) dengan memperkenalkan *Genomic Selection* (GS). Pendekatan GS tidak berusaha mengidentifikasi QTL individual tertentu, melainkan mengkonsolidasikan efek semua penanda di seluruh genom untuk mengestimasi nilai pemuliaan total (GEBV). Studi simulasi awal oleh Wong & Bernardo (2008) menunjukkan bahwa meskipun pemendekan siklus pemuliaan belum signifikan (dari 14–25 tahun menjadi 11–23 tahun), GS telah berhasil meningkatkan *genetic gain* per unit biaya sebesar 26–65%; bahkan dengan ukuran populasi yang relatif kecil ($N=50-70$).

Temuan ini kemudian divalidasi secara empiris dalam populasi kelapa sawit sungguhan (Cros et al., 2015; Kwong et al., 2017). Akurasi prediksi GS terbukti lebih tinggi menjadi menarik ketika modelnya "dipandu" atau diinformasikan oleh hasil-hasil GWAS (*informed genomic selection*), menunjukkan sinergi yang kuat antara kedua pendekatan tersebut (Kwong et al., 2017).

Penerapan Komersial: Kasus GenomeSelect™

Bukti paling nyata dari keberhasilan GS datang dari implementasi komersial. Sime Darby Plantation pada tahun 2016 meluncurkan dan menanam secara komersial benih GenomeSelect™—benih kelapa sawit pertama di dunia yang dipilih secara genetik untuk sifat hasil tinggi menggunakan GS (Teh et al., 2020).

Implementasi ini memecahkan kendala ekonomi dengan strategi yang inovatif. Alih-alih menggenotipe setiap benih *tenera* yang mahal, model GS diterapkan pada induk dura dan pisifera. Cukup dengan satu kali genotipisasi untuk setiap induk, produksi massal benih *tenera* unggul dapat langsung dihasilkan dari persilangan induk-induk terpilih. Selain itu, densitas marker secara drastis dikurangi melalui filtering LD tanpa mengorbankan akurasi (Kwong et al., 2017). Kombinasi kedua strategi ini berhasil memangkas biaya *genotyping* lebih dari 95%, memungkinkan produksi skala besar benih GenomeSelect™ untuk memenuhi target peremajaan (*replanting*) tahunan seluas 1000 hektar, dengan tujuan akhir mencapai tingkat *replanting* tahunan 5% di seluruh perkebunan Sime Darby.

Evolusi secara keseluruhan dari *linkage-mapping*

→GWAS→GS merepresentasikan transisi paradigmatis dalam pemuliaan prediktif. *Linkage mapping* efektif untuk sifat sederhana, GWAS memberikan resolusi tinggi untuk penemuan QTL pada karakter kompleks, dan GS memungkinkan prediksi nilai pemuliaan secara holistik, sehingga mempercepat perbaikan genetik dalam skala industri.

IMPLEMENTASI GS DALAM PEMULIAAN KELAPA SAWIT

Penerapan GS dalam pemuliaan kelapa sawit menjadi mungkin dan semakin matang setelah tersedianya dua infrastruktur genomik kunci: (1) publikasi sekuens genom referensi (*Elaeis guineensis*) oleh Singh et al. (2013), dan (2) pengembangan OP200K SNP *array* berdensitas tinggi oleh Kwong et al. (2016). Kedua terobosan ini menjadi fondasi untuk mengevaluasi akurasi prediksi GS bagi berbagai sifat agronomi penting.

Studi-studi pendahuluan membuktikan bahwa GS dapat memprediksi sifat-sifat kompleks yang dikendalikan oleh banyak gen dengan efek kecil (*minor genes*), seperti hasil minyak per pohon dan per hektar (Cros et al., 2015; Kwong et al., 2017). GS juga menunjukkan potensi untuk memprediksi komposisi asam lemak (mis., rasio palmitat dan oleat) yang sangat penting bagi industri pangan dan oleokimia, serta ketahanan terhadap penyakit *Ganoderma boninense* yang merupakan ancaman eksistensial bagi perkebunan di Asia Tenggara (Corley & Tinker, 2016; Nyouma et al., 2020). Seperti yang diharapkan, akurasi prediksi (r_g) bervariasi antar sifat, di mana sifat dengan heritabilitas tinggi (seperti komposisi asam lemak) secara konsisten lebih mudah diprediksi daripada sifat dengan heritabilitas rendah (seperti hasil minyak total).

Keberhasilan GS tidak hanya tergantung pada data peta genotipe yang beresolusi tinggi, tetapi juga pada kualitas dan kuantitas data fenotipe. Hal ini menjadi tantangan besar mengingat siklus hidup kelapa sawit yang sangat panjang (14-25 tahun per generasi) dan sifat-sifat targetnya yang kompleks, seringkali memerlukan pengukuran destruktif dan analisis laboratorium yang intensif (Cros et al., 2018). Variabilitas lingkungan yang tinggi di lokasi tropis semakin memperumit pengumpulan data fenotipe yang konsisten. Untuk mengatasi kendala ini,

teknologi fenotipik secara presisi tinggi berbasis drone, citra multispektral/hiperspektral, dan sensor LiDAR mulai diintegrasikan. Teknologi ini, yang dikombinasikan dengan algoritma *machine learning*, memungkinkan akuisisi data fenotipik skala besar dengan resolusi tinggi dan relatif efisien, yang kemudian dapat digunakan untuk meningkatkan akurasi model prediksi GS (*genomic-enabled prediction*) (Araus & Kevaufer, 2018; Bongomin et al., 2024).

Upaya meningkatkan kinerja GS juga dilakukan melalui pengembangan model statistik yang lebih canggih. GBLUP (*Genomic Best Linear Unbiased Prediction*) tetap menjadi model standar yang robust dan banyak digunakan. Model-model Bayesian (seperti BayesA, BayesB, BayesC π) mulai diadopsi untuk sifat-sifat yang diduga memiliki arsitektur genetik dengan beberapa QTL berefek besar (Kwong et al., 2017; Cros et al., 2018). Algoritma AI dan *machine learning* (seperti *Random Forest* dan *Deep Learning*) yang paling mutakhir sedang diuji untuk menangkap interaksi non-linear (epistasis) dan interaksi genotipe-lingkungan (G×E) yang tidak dapat dimodelkan dengan baik oleh pendekatan linear tradisional (Crossa et al., 2025; Montesinos-López et al., 2021). Hasil awal menunjukkan bahwa hibridisasi antara model tradisional dan algoritma AI dapat menghasilkan prediksi yang lebih stabil dan akurat untuk sifat-sifat paling kompleks (Osorio-Guarín et al., 2022).

Meskipun potensinya sangat besar, implementasi GS masih menghadapi beberapa tantangan yaitu:

- Biaya: Meskipun harga genotip terus menurun, biaya untuk program pemuliaan skala besar tetap signifikan (Wong & Bernardo, 2008).
- Ukuran Populasi Contoh (*training population*): Akurasi GS sangat bergantung pada ukuran dan keragaman *training population*, yang sering kali terbatas dalam program pemuliaan kelapa sawit. Akibatnya, akurasi prediksi yang kadang kurang dapat diandalkan untuk populasi berkerabat jauh dengan *training population* (Cros et al., 2018).
- Interaksi Genotipe × Lingkungan (G×E): Kondisi lingkungan tropis yang sangat heterogen menciptakan interaksi G×E yang kompleks, menyulitkan pembangunan model prediksi yang stabil across locations (Nyouma et al., 2020).

- Infrastruktur dan SDM: Keterbatasan infrastruktur pengelolaan data berskala besar (bioinformatika, komputasi awan) dan kurangnya SDM yang terampil dalam bidang pemuliaan, statistik, dan ilmu data merupakan hambatan utama (Osorio-Guarín et al., 2022).

Jika tantangan-tantangan ini dapat diatasi, GS berpotensi mentransformasi pemuliaan kelapa sawit. Pendekatan ini dapat memperpendek siklus pemuliaan dari 14-25 tahun menjadi hanya 11-23 tahun atau bahkan lebih singkat (Cros et al., 2018). GS juga meningkatkan efisiensi seleksi untuk sifat-sifat kompleks yang sebelumnya tidak dapat ditangani oleh MAS, dan pada akhirnya mengurangi biaya jangka panjang dengan meminimalkan kebutuhan akan uji lapang multi-tahun yang mahal (Kwong et al., 2017). GS bukan sekadar inovasi teknis, melainkan pendekatan utama untuk mengembangkan varietas/klon kelapa sawit yang lebih produktif, berkelanjutan, dan tangguh terhadap tekanan penyakit dan iklim (Osorio-Guarín et al., 2022).

PERAN KECERDASAN BUATAN (AI)

Perkembangan terkini menunjukkan bahwa penerapan GS konvensional saja belum cukup untuk mengatasi kompleksitas sifat kuantitatif pada kelapa sawit, yang sangat dipengaruhi oleh interaksi genetik non-aditif (dominansi, epistasis) dan variabilitas lingkungan yang tinggi. Dalam konteks ini, Kecerdasan Buatan (AI), khususnya *Machine Learning* (ML) dan *Deep Learning* (DL), muncul sebagai pelengkap strategis yang sangat efektif.

Model linear seperti GBLUP efektif untuk komponen aditif, tetapi seringkali gagal menangkap pola non-linear yang kompleks. Kontribusi AI dievaluasi melalui kemampuannya meningkatkan akurasi prediksi (r_g) yang didefinisikan sebagai korelasi antara *Genomic Estimated Breeding Value* (GEBV) dan *True Breeding Value* (TBV):

$$r_g = \text{cor}(GEBV, TBV) \quad (1)$$

Nilai r_g ini secara langsung menentukan laju kemajuan genetik tahunan (R_a)

$$R_a = \frac{i \times r_g \times \sigma_g}{L} \quad (2)$$

Tabel 2. Perkembangan Genomic Selection dan Predictive Breeding pada tanaman kelapa sawit

Sumber	Temuan	Teknologi	Dampak terhadap Pemuliaan Prediktif
<i>Meuwissen et al. 2021</i>	Konsep awal Genomic Selection (GS) diperkenalkan	GS, BLUP	Teori dasar – Landasan pemuliaan prediktif
<i>Wong & Bernardo 2008</i>	Simulasi menunjukkan GS meningkatkan genetic gain 26–65%, siklus diperpendek 14–25 thn → 11–23 thn	Simulasi GS	Teori dasar – Membuktikan kelayakan GS pada tanaman perennial
<i>Cros et al. 2015</i>	Reciprocal Recurrent GS meningkatkan annual gain hingga 71.8%	RRGS	Strategi pemuliaan – Perkuat hibrida & manajemen inbreeding
<i>Kwong et al. 2016</i>	~200K SNP, resolusi tinggi (1/11 kb), LD & domestikasi, SNP array	SNP array	Infrastruktur genomik – Platform utama GS kelapa sawit
<i>OP200K SNP array</i>	GWAS QTL S/F %	(OP200K)	
<i>Sime Darby Plantation, 2016</i>	Komersialisasi benih GenomeSelect™ generasi pertama	GS, MAS	Aplikasi komersial – Implementasi pertama GS di industri
<i>Kwong et al. 2017</i>	1.218 tenera, 92K SNP; heritabilitas 0.40–0.80; akurasi $r=0.65$; 200–400 SNP cukup	GS dengan SNP	Validasi empiris – Bukti GS pada populasi nyata
<i>Cros et al. 2018</i>	Cycle-to-cycle training (Tr2Gen) → +10.7% gain per cycle, +4.9% akurasi	Cross-cycle GS	Strategi pemuliaan – Optimalkan data lintas generasi
<i>Nyouma et al. 2020</i>	Seleksi ortet berbasis GS pada tahap bibit lebih unggul dari fenotipe (6/8 sifat)	GS klonal	Pemuliaan klonal – Seleksi lebih cepat & hemat biaya

(continued)

Sumber	Temuan	Teknologi	Dampak terhadap Pemuliaan Prediktif
<i>Osorio-Guarín et al.</i> 2022	Prediksi sifat berheritabilitas rendah meningkat hingga 30% dengan model multi-trait	Multi-trait GS model	Model canggih – Atasi keterbatasan sifat kompleks
<i>Garzón-Martínez et al.</i> , 2022	Evaluasi GS pada populasi hibrida interspesifik (OxG) dan backcross (BC1). Model multi-trait meningkatkan akurasi prediksi hasil (0.22–0.44) dengan memanfaatkan BLUP korelasi genetik antar sifat.	Multi-trait GS, G-	Validasi pada hibrida – Bukti potensi GS untuk pemuliaan hibrida interspesifik dan pentingnya strategi training population.
<i>Montesinos-López et al.</i> (2025)	Deep Learning (DL) mengungguli GBLUP pada sifat kompleks dan dataset kecil, terutama dalam identifikasi top-20% (Matching20). Namun, tidak ada metode yang konsisten unggul di semua skenario. Hyperparameter tuning sangat kritis untuk kinerja DL.	Deep Learning (MLP/ResNet), GBLUP, Bayesian Optimization	Panduan praktis – Menunjukkan bahwa pilihan model (DL vs. GBLUP) harus didasarkan pada kompleksitas sifat, ukuran dataset, dan metrik prioritas (korelasi vs. ranking). Memperluas aksesibilitas DL untuk program pemuliaan dengan data terbatas.
<i>Cros et al.</i> 2025	ANN mengungguli GBLUP, +32.8% akurasi hasil; tangkap efek non-aditif	AI (ANNs) untuk GS	Era AI – Buka jalan pemuliaan berbasis AI & fenomik

Tabel 3. Perbandingan metode prediksi untuk pemuliaan kelapa sawit

Metode	Karakteristik	Kelebihan	Kelemahan	Aplikasi
GBLUP (<i>Genomic Best Linear Unbiased Prediction</i>)	Model linear aditif berbasis matriks hubungan genomik.	Stabil, sederhana, dan banyak digunakan sebagai baseline.	Kurang menangkap efek dominansi, epistasis, dan interaksi $G \times E$.	Prediksi sifat aditif seperti hasil tandan dan kandungan minyak awal (Kwong et al. 2017).
Bayesian Methods (BayesA, BayesB, BayesCp)	Model probabilistik dengan distribusi prior berbeda.	Baik untuk sifat dengan distribusi efek gen tidak merata.	Perlu komputasi intensif; performa bergantung pada asumsi prior.	Estimasi komposisi asam lemak (oleat, palmitat) dengan akurasi tinggi (Teh et al. 2020).
Random Forest (RF)	Algoritma <i>ensemble</i> berbasis pohon keputusan.	Menangkap hubungan non-linear, relatif tahan terhadap overfitting.	Interpretasi model terbatas; kurang efektif untuk data genomik ultra-besar.	Klasifikasi ketahanan <i>Ganoderma</i> pada bibit dengan data citra (Azmi et al. 2021).
Support Vector Machine (SVM)	Algoritma berbasis hyperplane optimal.	Akurat untuk klasifikasi biner/multi-kelas; cocok untuk dataset kecil–menengah.	Skala buruk untuk dataset genomik besar; tuning parameter rumit.	Deteksi dini infeksi <i>Ganoderma</i> menggunakan citra hiperspektral (Azmi et al. 2021).
Artificial Neural Networks (ANN)	Model jaringan syaraf berlapis sederhana.	Menangkap interaksi genetik non-linear; fleksibel.	Membutuhkan data besar; rawan overfitting tanpa regularisasi.	Prediksi hasil minyak dengan akurasi lebih tinggi dibanding GBLUP (Cros et al. 2025).

(continued)

Metode	Karakteristik	Kelebihan	Kelemahan	Aplikasi
Deep Learning (DL) (CNN, RNN, dll.)	Model neural network dengan banyak lapisan.	Dapat memproses data multi-modal (genomik + citra + omics); sangat kuat untuk pola kompleks.	Butuh dataset masif, komputasi mahal, interpretabilitas rendah.	Analisis fenotipe otomatis dari citra drone/satelit, serta integrasi genomik-fenotipe (Ng et al., 2024; Prasiwinigrum & Lubis, 2025; Kwong et al., 2021).

di mana i = intensitas seleksi, σ_g = deviasi genetik, dan L = panjang siklus generasi (Heffner et al. 2009). Nilai r_g dapat ditingkatkan dengan AI, sehingga mempercepat kemajuan genetik meski siklus generasi kelapa sawit panjang (14–25 tahun).

r_g yang meningkat, AI secara langsung dapat mempercepat Ra , mengkompensasi siklus generasi kelapa sawit yang panjang. Bukti terbaru menunjukkan bahwa ANN yang dioptimalkan dapat meningkatkan akurasi prediksi untuk hasil minyak hingga 32.8% dibandingkan dengan GBLUP (Cros et al., 2025).

Peran AI melampaui sekedar pemodelan prediktif. AI menjadi pendorong untuk:

1. Fenotipik secara presisi tinggi (*high-throughput phenotyping*): Algoritma AI memproses data mentah dari drone, sensor multispektral, LiDAR, dan pencitraan hiperspektral untuk mengekstraksi trait fenotipik secara otomatis dan akurat (Husin et al., 2020).
2. Diagnosis Penyakit: AI telah digunakan untuk mendeteksi infeksi *Ganoderma boninense* pada tahap bibit secara non-destruktif menggunakan data hiperspektral, mencapai akurasi klasifikasi 94.8% dengan *Support Vector Machine* (SVM) (Azmi et al., 2020).
3. Integrasi Multi-Omics: AI mampu mengintegrasikan data heterogen dari genomik, transkriptomik, metabolomik, dan fenomik untuk membangun model prediksi yang lebih komprehensif (Martin et al., 2022).

4. Pemodelan Interaksi Genotipe × Lingkungan (G×E): Konsep enviromics — integrasi data lingkungan ke dalam model pemuliaan — diperkuat oleh AI. Model statistik untuk G×E:

$$y_{ij} = \mu + g_i + e_j + (g \times e)_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (3)$$

dimana y_{ij} = fenotipe, g_i = efek genotipe, e_j = efek lingkungan, $(g \times e)_{ij}$ = interaksi genotipe × lingkungan dan ε_{ij} = galat residual (Cooper et al. 2014).

Meskipun menjanjikan, integrasi AI menghadapi tantangannya sendirikebutuhan akan dataset pelatihan yang sangat besar dan berkualitas tinggi, infrastruktur komputasi berkinerja tinggi, dan yang paling krusial, SDM yang kompeten di persimpangan ilmu pemuliaan tanaman, bioinformatika, dan ilmu data sebuah kolaborasi yang masih dalam tahap perkembangan di banyak negara produsen kelapa sawit.

ROADMAP STRATEGIS PEMULIAAN PREDIKTIF KELAPA SAWIT

Implementasi pemuliaan prediktif memerlukan pendekatan komprehensif yang mengintegrasikan metodologi pemodelan canggih, teknologi fenomik terbaru, dan implementasi throughout seluruh siklus pemuliaan. Strategi ini dirancang untuk menciptakan sistem pemuliaan yang efisien dan akurat.

Pendekatan Pemodelan Hibrid yang Adaptif

Tidak ada satu model universal yang optimal untuk semua skenario pemuliaan. Oleh karena itu, diperlukan strategi pemodelan hibrid yang memanfaatkan keunggulan berbagai pendekatan. Model GBLUP tetap menjadi pilihan utama untuk seleksi rutin karena stabilitas dan efisiensi biayanya. Untuk sifat-sifat dengan heritabilitas rendah, penerapan model multi-sifat dan multi-lingkungan terbukti meningkatkan akurasi prediksi secara signifikan. Sementara untuk karakter kompleks yang melibatkan interaksi non-linear dan epistasis, algoritma kecerdasan buatan seperti ANN dan *Random Forest* menawarkan kemampuan prediktif yang unggul (Cros et al., 2025; Crossa et al., 2017). Integrasi berlapis ini memungkinkan program pemuliaan mencapai optimasi antara akurasi prediksi dan efisiensi biaya.

Integrasi Teknologi Prediksi dalam Siklus Pemuliaan

Teknologi genomik dan prediksi perlu diintegrasikan secara menyeluruh ke dalam seluruh tahapan siklus pemuliaan. Implementasi mencakup seleksi dini progeni berbasis nilai pemuliaan genomik, simulasi persilangan *in silico* untuk identifikasi pasangan orangtua terbaik, dan seleksi klon pada tahap pembibitan. Konsep *Reciprocal Recurrent Genomic Selection* (RRGS) menjadi relevan untuk program hibrida kelapa sawit dalam memaksimalkan pemanfaatan heterosis (Cros et al., 2018). Pendekatan ini memungkinkan percepatan siklus pemuliaan yang signifikan.

Investasi dalam Fenomik dan Enviromik

Kualitas data fenotipik menjadi penentu utama keberhasilan pemuliaan prediktif. Investasi dalam teknologi fenotipik secara presisi tinggi (*high-throughput phenotyping*) berbasis drone, sensor canggih, dan pencitraan satelit diperlukan untuk akuisisi data fenotipik skala besar. Pengembangan platform *enviromics* secara paralel untuk integrasi data tanah, iklim, dan manajemen perkebunan akan meningkatkan akurasi prediksi performa genotipe pada kondisi spesifik lokasi (Cooper et al., 2014; Resende et al., 2021). Konvergensi antara data

genotipik, fenotipik, dan lingkungan ini menciptakan dasar yang kuat untuk pengambilan keputusan pemuliaan yang presisi.

KESIMPULAN

Pemuliaan prediktif yang memanfaatkan *Genomic Selection* (GS) dan Kecerdasan Buatan (AI) menandai perubahan paradigma mendasar dalam pemuliaan kelapa sawit. Pendekatan ini menawarkan solusi untuk mengatasi kendala klasik berupa siklus generasi yang panjang dan inefisiensi seleksi untuk sifat-sifat kompleks. Keberhasilannya bergantung pada ketersediaan data genotipe dan fenotipe berkualitas tinggi, integrasi teknologi *phenomics* dan *enviromics*, serta pengembangan model statistik dan AI yang canggih. Kolaborasi global dalam berbagi data dan sumber daya, coupled dengan investasi besar dalam infrastruktur digital dan pengembangan kapasitas SDM, merupakan prasyarat mutlak untuk mewujudkannya. Pemuliaan kelapa sawit dengan dukungan penuh siap bertransformasi menjadi sistem yang lebih cerdas, efisien, dan berkelanjutan, yang pada akhirnya akan menjawab tantangan ketahanan pangan dan energi di abad ke-21.

DAFTAR PUSTAKA

- Alemu, A., Åstrand, J., Montesinos-López, O. A., Isidro y Sánchez, J., Fernández-González, J., Tadesse, W., ... Chawade, A. (2024). Genomic selection in plant breeding: Key factors shaping two decades of progress. *Molecular Plant*, 17(4), 552–578. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2024.03.007>
- Araus, J. L., & Kefauver, S. C. (2018). Breeding to adapt agriculture to climate change: affordable phenotyping solutions. *Current Opinion in Plant Biology*, 45(Part B), 237–247. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.05.003>
- Azmi, A. N. N., Bejo, S. K., Jahari, M., Muharam, F. M., Yule, I., & Husin, N. A. (2020). Early detection of *Ganoderma boninense* in oil palm seedlings using support vector machines. *Remote Sensing*, 12(23), 3920. <https://doi.org/10.3390/rs12233920>
- Bai, B., Wang, L., Lee, M., Zhang, Y., Rahmadsyah, Alfiko, Y., ... Yue, G. H. (2017). Genome-wide

- identification of markers for selecting higher oil content in oil palm. *BMC Plant Biology*, 17(1), 93. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1045-z>
- Bai, B., Wang, L., Zhang, Y. J., Lee, M., Rahmadsyah, Alfiko, Y., . . . Yue, G. H. (2018). Developing genome-wide SNPs and constructing an ultrahigh-density linkage map in oil palm. *Scientific Reports*, 8(1), 691. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18613-2>
- Barcelos, E., de Almeida Rios, S., Cunha, R. N. V., Lopes, R., Motoike, S. Y., Babiychuk, E., . . . Kushnir, S. (2015). Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Frontiers in Plant Science*, *6*(190). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00190>
- Bayona-Rodríguez, C., & Romero, H. M. (2024). Drought resilience in oil palm cultivars: A multidimensional analysis of diagnostic variables. *Plants*, 13(12), 1598. <https://doi.org/10.3390/plants13121598>
- Bernardo, R. (2008). Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. *Crop Science*, 48(5), 1649-1664. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.03.0131>
- Bernardo, R. (2020). *Breeding for quantitative traits in plants 3rd Edition*. Woodbury, Minnesota: Stemma Press.
- Bongomin, O., Lamo, J., Guina, J. M., Okello, C., Ocen, G. G., Obura, M., . . . Ojok, S. (2024). UAV image acquisition and processing for high-throughput phenotyping in agricultural research and breeding programs. *The Plant Phenome Journal*, *7*(1), e20096. <https://doi.org/10.1002/ppj2.20096>
- Bush, W.S. and Moore, J.H. 2012. Chapter 11: Genome-wide association studies. *PLoS Comput Biol*. 8(12):e1002822. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002822>
- Chiarawipa, R., Kanjana, T., & Sdoodee, S. (2020). Assessing impact of weather variability and changing climate on oil-palm yield in major growing regions of southern Thailand. *Journal of Agrometeorology*, *22*(3), 274–284. <https://doi.org/10.54386/jam.v22i3.189>
- Collard, B. C. Y., & Mackill, D. J. (2007). Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 557-572. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2170>
- Collard, B. C. Y., et al. (2005). An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, 142(1-2), 169-196. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-1681-5>
- Cooper, M., Messina, C. D., Podlich, D., Totir, L. R., Baumgarten, A., Hausmann, N. J., . . . Graham, G. (2014). Predicting the future of plant breeding: Complementing empirical evaluation with genetic prediction. *Crop and Pasture Science*, 65(4), 311–336. <https://doi.org/10.1071/CP14007>
- Corley, R. H. V., & Tinker, P. B. (2016). *The oil palm*. Hoboken: Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781118953297>
- Cros, D., Denis, M., Bouvet, J.-M., & Sánchez, L. (2015). Long-term genomic selection for heterosis without dominance in multiplicative traits: Case study of bunch production in oil palm. *BMC Genomics*, 16, 651. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1866-9>
- Cros, D., Rouan, L., Navratil, D., Tchounke, B., Leroy, N., Le Squin, S., . . . Beurier, G. (2025). *Optimizing artificial neural network methodologies for enhanced genomic predictions: A case study with oil palm* (Elaeis guineensis) data [Preprint]. HAL. hal-04870545
- Cros, D., Tchounke, B., & Nkague-Nkamba, L. (2018). Training genomic selection models across several breeding cycles increases genetic gain in oil palm in silico study. *Molecular Breeding*, 38(8), 89. <https://doi.org/10.1007/s11032-018-0850-x>
- Crossa, J., Martini, J. W. R., Vitale, P., Pérez-Rodríguez, P., Costa-Neto, G., Fritsche-Neto, R., . . . Montesinos-López, A. (2025). Expanding genomic prediction in plant breeding: harnessing big data, machine learning, and advanced software. *Trends in Plant Science*, 30(7), 756–774. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2025.04.001>

- Crossa, J., Pérez-Rodríguez, P., Cuevas, J., Montesinos-López, O., Jarquín, D., de Los Campos, G., ... Varshney, R. K. (2017). Genomic selection in plant breeding: Methods, models, and perspectives. *Trends in Plant Science*, 22(11), 961–975. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.08.011>
- Gan, S. T., Wong, W. C., Wong, C. K., Soh, A. C., Kilian, A., Low, E.-T. L., ... Mayes, S. (2018). High density SNP and DArT-based genetic linkage maps of two closely related oil palm populations. *Journal of Applied Genetics*, 59(1), 23–34. <https://doi.org/10.1007/s13353-017-0420-7>
- Garzón-Martínez, G. A., Osorio-Guarín, J. A., Moreno, L. P., Bastidas, S., Barrero, L. S., Lopez-Cruz, M., & Enciso-Rodríguez, F. E. (2022). Genomic selection for morphological and yield-related traits using genome-wide SNPs in oil palm. *Molecular Breeding*, 42(11), 71. <https://doi.org/10.1007/s11032-022-01341-5>
- Heffner, E. L., Sorrells, M. E., & Jannink, J.-L. (2009). Genomic selection for crop improvement. *Crop Science*, 49(1), 1–12. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.08.0512>
- Hospital, F. (2009). Challenges for effective marker-assisted selection in plants. *Genetica*, 136(2), 303–310. <https://doi.org/10.1007/s10709-008-9307-1>
- Husin, N. A., Khairunniza-Bejo, S., Abdullah, A. F., Kassim, M. S. M., Ahmad, D., & Azmi, A. N. N. (2020). Application of ground-based LiDAR for analysing oil palm canopy properties on the occurrence of basal stem rot (BSR) disease. *Scientific Reports*, 10(1), 6464. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62275-6>
- Khoo, Y. W., & Chong, K. P. (2023). *Ganoderma boninense*: General characteristics of pathogenicity and methods of control. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1156869>
- Kwong, Q. B., Ong, A. L., Teh, C. K., Chew, F. T., Tammi, M., Mayes, S., ... Appleton, D. R. (2017). Genomic selection in commercial perennial crops: Applicability and improvement in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Scientific Reports*, 7(1), 2872. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02602-6>
- Kwong, Q. B., Teh, C. K., Ong, A. L., Heng, H. Y., Lee, H. L., Mohamed, M., ... Appleton, D. R. (2016). Development and validation of a high-density SNP genotyping array for African oil palm. *Molecular Plant*, 9(8), 1132–1141. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.04.010>
- Kwong, Q. B., Wong, Y. C., Lee, P. L., Sahaini, M. S., Kon, Y. T., Kulaveerasingam, H., & Appleton, D. R. (2021). Automated stomata detection in oil palm with convolutional neural network. *Scientific Reports*, 11(1), 15210. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-94705-4>
- Martin, J. J. J., Song, Y., Hou, M., Zhou, L., Liu, X., Li, X., ... Li, R. (2024). Multi-omics approaches in oil palm research: A comprehensive review of metabolomics, proteomics, and transcriptomics based on low-temperature stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(14), 7695. <https://doi.org/10.3390/ijms25147695>
- Meuwissen, T. H., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), 1819–1829. <https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>
- Montesinos-López, A., Montesinos-López, O. A., Ramos-Pulido, S., Mosqueda-González, B. A., Guerrero-Arroyo, E. A., Crossa, J., & Ortiz, R. (2025). Artificial intelligence meets genomic selection: Comparing deep learning and GBLUP across diverse plant datasets. *Frontiers in Genetics*, 16, 1568705. <https://doi.org/10.3389/fgene.2025.1568705>
- Montesinos-López, O. A., Montesinos-López, A., Pérez-Rodríguez, P., Barrón-López, J. A., Martini, J. W. R., Fajardo-Flores, S. B., ... Crossa, J. (2021). A review of deep learning applications for genomic selection. *BMC Genomics*, 22(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07319-x>
- Myles, S., Peiffer, J., Brown, P. J., Ersoz, E. S., Zhang, Z., Costich, D. E., & Buckler, E. S. (2009). Association mapping: Critical considerations shift from genotyping to experimental design. *The Plant Cell*, 21(8), 2194–2202. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068437>

- Ng, J., Liao, I. Y., Jelani, M. F., Chen, Z. Y., Wong, C. K., & Wong, W. C. (2024). Multiview-based method for high-throughput quality classification of germinated oil palm seeds. *Computers and Electronics in Agriculture*, 218, 108684. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2024.108684>
- Nyouma, A., Bell, J. M., Jacob, F., Riou, V., Manez, A., Pomiès, V., . . . Cros, D. (2020). Genomic predictions improve clonal selection in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) hybrids. *Plant Science*, 299, 110547. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110547>
- Osorio-Guarín, J. A., Garzón-Martínez, G. A., Delgadillo-Duran, P., Bastidas, S., Moreno, L. P., Enciso-Rodríguez, F. E., . . . Barrero, L. S. (2019). Genome-wide association study (GWAS) for morphological and yield-related traits in an oil palm hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) population. *BMC Plant Biology*, 19(1), 533. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2153-8>
- Patnala, R., Clements, J., & Batra, J. (2013). Candidate gene association studies: A comprehensive guide to useful in silico tools. *BMC Genetics*, 14(39). <https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-39>
- Pootakham, W., Jomchai, N., Ruang-areerate, P., Shearman, J. R., Sonthirod, C., Sangrakru, D., . . . Tangphatsornruang, S. (2015). Genome-wide SNP discovery and identification of QTL associated with agronomic traits in oil palm using genotyping-by-sequencing (GBS). *Genomics*, 105(5–6), 288–295. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2015.02.002>
- Prasiwinigrum, E., & Lubis, A. (2024). Classification of palm oil maturity using CNN (convolution neural network) modelling RestNet 50. Decode: *Jurnal Pendidikan Teknologi Informasi*, 4(3), 983–999. <http://dx.doi.org/10.51454/decode.v4i3.822>
- Resende, R. T., Piepho, H.-P., Rosa, G. J. M., Silva-Junior, O. B., Silva, F. F. E., de Resende, M. D. V., & Grattapaglia, D. (2021). Enviromics in breeding: Applications and perspectives on envirotypic-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(1), 95–112. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03684-z>
- Sandhu, K. S., Burke, A. B., Merrick, L. F., Pumphrey, M. O., & Carter, A. H. (2024). Comparing performances of different statistical models and multiple threshold methods in a nested association mapping population of wheat. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1460353. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1460353>
- Seyum, E. G., Bille, N. H., Abteu, W. G., Munyengwa, N., Bell, J. M., & Cros, D. (2022). Genomic selection in tropical perennial crops and plantation trees: a review. *Molecular Breeding*, 42(10), 58. <https://doi.org/10.1007/s11032-022-01326-4>
- Shakoor, N., Lee, S., & Mockler, T. C. (2017). High throughput phenotyping to accelerate crop breeding and monitoring of diseases in the field. *Current Opinion in Plant Biology*, 38, 184–192. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.05.006>
- Singh, R., Ong-Abdullah, M., Low, E.-T. L., Manaf, M. A. 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), 335–339. <https://doi.org/10.1038/nature12309>
- Teh, C.-K., Ong, A.-L., Kwong, Q.-B., Apparow, S., Chew, F.-T., Mayes, S., . . . Kulaveerasingam, H. (2016). Genome-wide association study identifies three key loci for high mesocarp oil content in perennial crop oil palm. *Scientific Reports*, 6(1), 19075. <https://doi.org/10.1038/srep19075>
- Teh, C.-K., Sudirman, N. A., Rodzik, F. F. M., Ong, A.-L., Kwong, Q.-B., & Appleton, D. R. (2020). Genetic dissecting complex traits via conventional QTL analysis and association mapping. In M. Ithnin & A. Kushairi (Eds.), *The oil palm genome* (pp. 131–140). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22549-0_9
- Varshney, R. K., Bohra, A., Yu, J., Graner, A., Zhang, Q., & Sorrells, M. E. (2021). Designing future crops: Genomics-assisted breeding comes of age. *Trends in Plant Science*, 26(6), 631–649. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.03.010>

- Wong, C. K., & Bernardo, R. (2008). Genomewide selection in oil palm: Increasing selection gain per unit time and cost with small populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(6), 815–824. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0715-5>
- Xu, Y., & Crouch, J. H. (2008). Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Science*, 48(2), 391-407.
- Zhou, Ya., Zhang, Z., Bao, Z., Li, H., Lyu, Y., Zan, Y., Wu, Y., Cheng, L., Fang, Y., Wu, K., Zhang, J. 2022. Graph pangenome captures missing heritability and empowers tomato breeding. *Nature*. 606(7914):527-34