



Revisar

Selección Genómica en el Mejoramiento de Cereales

Charlotte D. Robertsen ^{1,2,*}, Rasmus L. Hjortshøj ¹ y Luc L. Janss ² ¹ Sejet Plant Breeding I/S, 8700 Horsens, Dinamarca; rlh@sejet.dk² Centro de Genética Cuantitativa y Genómica, Universidad de Aarhus, 8830 Tjele, Dinamarca; luc.janss@mbg.au.dk * Correspondencia: cdr@mbg.au.dk; Tel.: +45-23395768; Fax: +45-87154994

Recibido: 21 de diciembre de 2018; Aceptado: 14 de febrero de 2019; Publicado: 19 febrero 2019



Resumen: La selección genómica (GS) es un método en el mejoramiento de plantas para predecir el valor genético de líneas no probadas en base a datos de marcadores de todo el genoma. El método ha sido ampliamente explorado con datos simulados y también en programas reales de fitomejoramiento. Sin embargo, la estrategia y etapa óptimas para la implementación de GS en un programa de fitomejoramiento aún es incierta. Se ha demostrado que la precisión de GS se ve afectada por los datos utilizados en el modelo GS, incluido el tamaño de la población de entrenamiento, las relaciones entre individuos, la densidad de marcadores y el uso de información genealógica. GS se usa comúnmente para predecir el valor genético aditivo de una línea, mientras que la genética no aditiva a menudo se ignora. En esta revisión, brindamos un conocimiento previo sobre los modelos de predicción genómica utilizados para GS y una vista sobre consideraciones importantes relacionadas con los datos utilizados en estos modelos. Comparamos las estrategias dentro y fuera del ciclo de mejoramiento para la implementación de GS en el mejoramiento de cereales y las posibilidades de usar GS para seleccionar líneas no probadas como progenitores. Discutimos más a fondo la diferencia de estimar valores genéticos aditivos y no aditivos y su utilidad para seleccionar nuevos padres o nuevas variedades candidatas.

Palabras clave: cultivos; genética cuantitativa; valor de cría estimado; predicción genómica; fitomejoramiento; esquema de crianza; árbol genealógico; valor genético

1. Introducción

Los rasgos cuantitativos importantes desde el punto de vista agronómico a menudo están controlados por muchos genes de efecto pequeño, que han sido difíciles de aprovechar en la mejora práctica [1]. Los genes de efecto pequeño son difíciles de mapear y, si el mapeo es exitoso, a menudo están presentes múltiples loci de rasgos cuantitativos (QTL), que son difíciles de usar simultáneamente en el mejoramiento. Como consecuencia, la selección asistida por marcadores (MAS), cuando se define como el uso de genes mapeados en la reproducción, ha tenido un éxito limitado en la mejora de dichos rasgos [2]. Un rasgo cuantitativo de ejemplo clave es el rendimiento, que ha demostrado ser difícil de mejorar en casi todos los cultivos de plantas [3,4]. La edición de genes, como CRISPR (Repeticiones Palindrómicas Cortas Agrupadas Regularmente Interespaciadas), probablemente tampoco ofrecerá una solución, porque, como MAS, están condicionadas a identificar primero mutaciones o modificaciones con gran efecto. La selección genómica (o de todo el genoma) (GS) es un método que ha prometido superar las limitaciones de MAS para los rasgos cuantitativos. El objetivo de GS es determinar el potencial genético de un individuo en lugar de identificar el QTL específico. GS se desarrolló originalmente en la cría de ganado como un método para predecir los valores genéticos de los individuos en función de los marcadores que cubren todo el genoma utilizando datos simulados [5]. Los estudios iniciales sobre la aplicación de GS en un programa de cría de ganado lechero mostraron mejoras prometedoras en la precisión de la selección [6]. De manera prometedora, se ha indicado que GS supera a MAS utilizando la misma inversión económica, incluso con precisiones bajas [7,8]. Cabe señalar que antes de que se estableciera el GS, los fitomejoradores ya habían desarrollado ideas con ingredientes similares a los del GS de Meuwissen et al. [5]. En particular, Bernardo [9] desarrolló una versión MAS de múltiples marcadores con efectos de marcadores aleatorios, pero fue desarrollado

programa. Uno de los primeros estudios sobre las perspectivas de GS en fitomejoramiento fue realizado en maíz (*Zea mays* L.) por Bernardo et. al [8] utilizando datos simulados. También se han realizado predicciones en cereales como el trigo (*Triticum aestivum* L.) [11], la cebada (*Hordeum vulgare* L.) [12] y la avena (*Avena sativa* L.) [13]. El potencial de GS se ha explorado tanto en el mejoramiento híbrido [14,15] como en líneas consanguíneas o dobles haploides (DH) [16] y en la mayoría de los casos los autores concluyen que las precisiones de predicción son suficientes para hacer que GS sea más eficiente que PS.

Para capturar la varianza genética total, el efecto de cada marcador en el conjunto de marcadores completo está dentro del paradigma MAS utilizando solo marcadores que flanquean los QTL identificados, mientras que el avance principal estimado en GS independientemente del umbral de significación, suponiendo que los marcadores están vinculados en el GS de

Meuwissen et al. [5] fue para evitar la identificación de QTL. Los efectos del marcador se estiman usando individuos con ambos desequilibrio (LD) con los QTL. Los efectos de marcador estimados se combinan con el marcador y el desarrollo de información genotípica y fenotípica. Los efectos de marcador estimados se combinan con el marcador y el desarrollo de métodos estadísticos para predecir con precisión los efectos de marcador han llevado al avance información de un individuo para dar el valor genético estimado genómico (GEBV). El predictivo de GS. Las decisiones de selección basadas en los resultados de GS se han indicado para mejorar la precisión de la selección.

La capacidad del modelo se calcula en base a un sistema de validación cruzada (CV) utilizando un entrenamiento y una prueba y velocidad de mejora genética. GS ahora se usa en programas de cría de ganado lechero en todo población para optimizar el modelo. Los efectos de los marcadores se calculan en base a los genotipos y fenotipos del mundo y se incluyen en la comercialización de los toros [10]. Los fitomejoradores a menudo han confiado en de la formación-población. Posteriormente, se estiman los GEBV para la población de prueba en función de la selección fenotípica (PS) para elegir la mejor descendencia para continuar en el programa de mejoramiento. Uno de estos cálculos. A continuación, se calcula la capacidad predictiva del modelo como la correlación entre los primeros estudios sobre las perspectivas de GS en fitomejoramiento realizados en maíz (*Zea mays* L.) por GEBV y fenotipos de la población de prueba (Figura 1).

Bernardo et. al [8] utilizando datos simulados. También se han realizado predicciones en cereales como el trigo

Muchos artículos ahora han establecido que GS es un enfoque prometedor en diferentes especies de plantas (*Triticum aestivum* L.) [11], cebada (*Hordeum vulgare* L.) [12] y avena (*Avena sativa* L.) [13]. El potencial y varias revisiones han considerado los enfoques básicos de GS [2], y se ha explorado la comparación de las estadísticas de GS tanto en la reproducción híbrida [14,15] como en las líneas consanguíneas o doble haploide (DH) [16], métodos para GS [17]. Todavía hay una atención limitada sobre las formas en que GS puede encajar en el fitomejoramiento y, en la mayoría de los casos, los autores concluyen que las precisiones de predicción son suficientes para hacer que GS sea más eficiente. programas, cómo fluiría la información, la relevancia de las relaciones cercanas y distantes en GS que en PS.

implementación y dónde mejorar la precisión o la velocidad del programa. Actualmente es un momento oportuno Para capturar la varianza genética total, se estima el efecto de cada marcador en todo el conjunto de marcadores

momento para revisar con más detalle cómo se podría utilizar GS para mejorar los sistemas de fitomejoramiento. La mayoría en GS independientemente del umbral de significancia, asumiendo que los marcadores están en desequilibrio de ligamiento (LD) la investigación sobre GS en plantas ha ignorado la información de pedigrí, a diferencia de las aplicaciones de GS en animales, y con los QTL. Los efectos de los marcadores se estiman utilizando individuos con características tanto genotípicas como fenotípicas. parece útil discutir el uso del pedigrí en las plantas también.

información. Los efectos de marcador estimados se combinan con la información de marcador de un individuo para Esta revisión explorará las características de la configuración de GS en el mejoramiento de cereales, incluido el tamaño del entrenamiento y el valor de mejoramiento genómico estimado (GEBV). La capacidad predictiva del modelo se calcula población, la relación entre los individuos en el entrenamiento y los datos de prueba, y el marcador basado en un sistema de validación cruzada (CV) que utiliza una población de entrenamiento y de prueba para optimizar la densidad. El documento también incluye una comparación de estrategias de implementación para GS en un modelo de mejoramiento. Los efectos de los marcadores se calculan en función de los genotipos y fenotipos de la población de entrenamiento. programa, haciendo predicciones dentro y a través de los ciclos de reproducción, así como el potencial para seleccionar padres puramente basados en GEBV. Usamos mejoramiento de cereales, como trigo y cebada, basados en líneas DH, luego se calcula la capacidad del modelo como la correlación entre GEBV y los fenotipos del como nuestro ejemplo principal para describir GS en el mejoramiento de plantas, pero la mayor parte de nuestra discusión será igualmente prueba de población (Figura 1).

aplicarse a la cría de otras especies endogámicas y autofertilizantes.

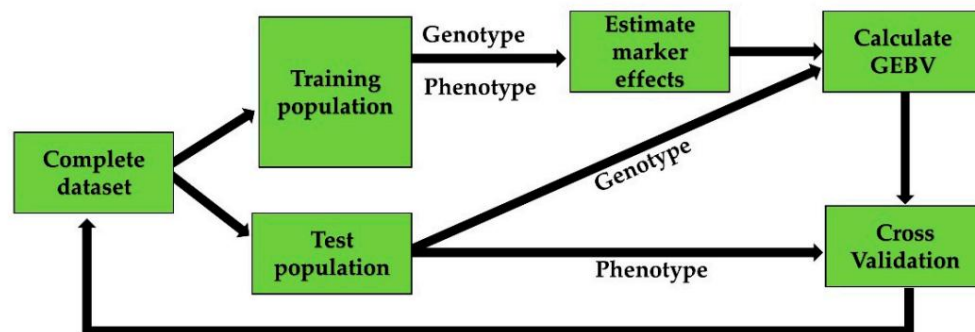


Figura 1. Descripción general de la selección genómica con validación cruzada usando una población de entrenamiento para estimar

Figura 1. Descripción general de la selección genómica con validación cruzada usando una población de entrenamiento para estimar

efectos de marcador para obtener un valor genético estimado genómico (GEBV) de las líneas en la prueba.

Muchos artículos ahora han establecido que GS es un enfoque prometedor en diferentes especies de plantas, y

varias revisiones han considerado los enfoques básicos de GS [2] y la comparación de métodos estadísticos

para GS [17]. Todavía hay una atención limitada sobre las formas en que GS puede encajar en los programas de fitomejoramiento,

cómo fluiría la información, la relevancia de las relaciones cercanas y distantes en la implementación de GS,

y dónde mejorar la precisión o la velocidad del programa. Actualmente es un momento oportuno para revisar en

más detalles sobre cómo se podría utilizar GS para mejorar los sistemas de fitomejoramiento. La mayoría de las investigaciones sobre GS en plantas

ha ignorado la información de pedigrí, a diferencia de las aplicaciones GS de animales, y parece útil discutir la

uso de pedigrí en plantas también.

Esta revisión explorará las características de la configuración de GS en el mejoramiento de cereales, incluido el tamaño del entrenamiento.

población, la relación entre los individuos en el entrenamiento y los datos de prueba, y la densidad de marcadores.

El documento también incluye una comparación de estrategias de implementación para GS en un programa de mejoramiento,

hacer predicciones dentro y a través de los ciclos de reproducción, así como el potencial para seleccionar padres puramente

basado en GEBV. Usamos mejoramiento de cereales, como trigo y cebada basados en líneas DH, como nuestro principal

ejemplo para describir GS en el mejoramiento de plantas, pero la mayor parte de nuestra discusión se aplicará igualmente al mejoramiento de otras especies endogámicas y autofertilizantes.

2. La configuración de la selección genómica

Esta sección describe con más detalle la configuración de GS como se muestra en la Figura 1 y los factores que afectan la precisión de las predicciones genómicas.

2.1. Tamaño de los datos de entrenamiento

Varios estudios han demostrado que la precisión de las predicciones está influenciada por el tamaño de la población de entrenamiento. Es muy importante que los mejoradores determinen el número de líneas que se van a genotipar y fenotipar para establecer un conjunto de datos de entrenamiento adecuado, porque la configuración de los primeros datos de entrenamiento suele ser una gran inversión. En un estudio de cebada de primavera, Nielsen et al. [18] observaron una precisión reducida de GS como resultado de la reducción del conjunto de datos de entrenamiento y, además, las precisiones parecían menos estables con rondas CV que mostraban una mayor variación en la precisión para un conjunto de datos de entrenamiento pequeño. Cericola et al. [19] encontró un aumento en la precisión de la predicción con el aumento del tamaño de la población de entrenamiento, alcanzando una meseta en ~ 700 líneas que consisten en líneas de trigo de hermanos completos, medios hermanos y menos relacionadas de 3 ciclos de reproducción consecutivos. Sin embargo, se encontró que el tamaño óptimo del conjunto de entrenamiento era mayor en un estudio realizado por Norman et al. [20] utilizando tamaños de conjuntos de entrenamiento que varían de 250 a 8300 líneas con diferentes relaciones. Meuwissen [21] también observó un aumento en la precisión de la predicción como resultado del aumento del tamaño de la población de entrenamiento utilizando individuos con parentesco lejano.

2.2. Relación entre los individuos de entrenamiento y de prueba

Se ha demostrado que la precisión de los modelos GS se ve afectada por la relación de los individuos entre la población de entrenamiento y la de prueba [22]. Isidro et al. [23] encontró las mayores precisiones de predicción cuando los datos de entrenamiento representaban a toda la población y tenían una fuerte relación con los datos de prueba. La relación entre individuos también ha sido un tema de interés en MAS. Gowda et al. encontró que la relación entre individuos afecta gravemente la estimación de QTL utilizando MAS en trigo híbrido [24]. Lorenz et al. [25], y Nielsen et al. [18] encontraron una disminución en la precisión de la predicción cuando se usaban individuos menos relacionados en una estrategia CV de dejar a la familia fuera.

2.3. Estrategias de validación cruzada

Para obtener una evaluación inicial de la precisión de la predicción genómica, la mayoría de los estudios ejecutan un CV dentro de los datos de entrenamiento recopilados, tal como lo introdujeron Meuwissen et al. para los estudios de GS. [5]. CV hace predicciones para individuos, excluyendo sus propios fenotipos del modelo de predicción. Las dos estrategias principales de CV son dejar uno fuera (LOO) y k-fold CV, donde k-fold CV se puede subdividir aún más usando pliegues aleatorios o pliegues estratificados. En LOO, se omite una línea y se predice en función de la población restante, que se repite para cada línea como lo realizan Nielsen et al. [18]. En un CV aleatorio k-fold, la población se divide en un número (k) de grupos aleatorios y un grupo se omite y se predice en función de los restantes. En un CV estratificado de k-fold, la agrupación puede basarse, por ejemplo, en familias, ciclos de reproducción, ubicaciones, entornos, etc., y nuevamente se omite un grupo y se predice en función de los restantes. Cericola et al. llevaron a cabo estrategias aleatorias y estratificadas de k-fold CV, donde la versión estratificada se basaba en ciclos de reproducción. [19].

Cada uno de los enfoques CV será relevante para un uso particular en el mejoramiento. En LOO y CV aleatorio k-fold, la(s) línea(s) predicha(s) típicamente tienen individuos estrechamente relacionados en los datos de entrenamiento, así como muchas muestras del mismo año, ubicación y entorno que las que quedaron fuera, y están disponibles en el conjunto de entrenamiento. Esta situación es relevante para probar predicciones para líneas que no han sido fenotipadas para algún rasgo, con base en fenotipos de material estrechamente relacionado en el mismo ciclo de mejoramiento. Puede, por ejemplo, aplicarse a rasgos de calidad que solo se miden en un subconjunto para proporcionar predicciones para las líneas sin las mediciones de rasgos de calidad. En un CV estratificado k-fold, se pueden probar situaciones, como

reenviar la predicción de una generación anterior como entrenamiento a una generación más nueva como prueba, o predicciones entre ubicaciones o entornos. Los resultados del CV estratificado k-fold pueden ser relevantes para probar GS estrategias que acorten el ciclo de reproducción o que reduzcan las pruebas en lugares y entornos.

El efecto de las relaciones en la precisión de la predicción también se puede ver en CV, donde LOO y el CV de k-pliegue aleatorio a menudo muestran una precisión de predicción más alta que el CV de k-pliegue estratificado [26]. Los diferentes niveles de relaciones entre los datos de entrenamiento y de prueba es un factor importante para explicar estas diferencias, porque LOO y el CV aleatorio de k veces tienden a tener relaciones más altas entre los individuos de entrenamiento y de prueba que las estrategias estratificadas de CV de k veces. Además, la interacción genotipo por ambiente (GxE) puede contribuir a una precisión de predicción más pobre cuando la estratificación es a través de años o ambientes.

2.4. Densidad de marcador

Varios estudios han investigado la posibilidad de usar un conjunto de marcadores reducido para GS sin afectar notablemente la precisión de la predicción. El uso de un conjunto de marcadores más pequeño reduciría los costos de genotipificación para cada línea en la población de entrenamiento, lo que haría factible genotipificar más individuos por el mismo costo. Meuwissen [21] descubrió que la precisión de las predicciones aumenta con el aumento de la densidad de marcadores. Se puede argumentar que al menos un marcador debería estar en LD con cada QTL para capturar toda la variación genética en una población. Este es especialmente el caso de líneas no relacionadas, ya que LD entre marcadores puede variar entre la población de entrenamiento y la de prueba. Usando líneas de cebada genéticamente relacionadas, Nielsen et al. [18] observaron una disminución notable en la precisión de la predicción cuando se usaban menos de 1000 marcadores; sin embargo, esto dependía del rasgo. Cericola et al. [19] también concluyó que el uso de 1000 marcadores seleccionados al azar y espaciados fue suficiente para alcanzar la máxima precisión de predicción en líneas de mejoramiento de trigo. Se ha observado que una alta densidad de marcadores es más crítica cuando se predicen parientes más lejanos [20].

2.5. Predicción de valores genéticos estimados genómicos (GEBV)

La estimación de los valores genéticos por Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) en un modelo mixto utilizando una matriz de relación basada en pedigrí ya se introdujo en la cría de animales para la selección basada en fenotipos y pedigrí [27]. Este BLUP basado en pedigrí sirve como base de uno de los enfoques prácticos más populares para estimar GEBV mediante el uso de "BLUP genómico" (GBLUP).

En GBLUP, la matriz de pedigrí se reemplaza por una matriz G que representa la relación genómica entre individuos, como lo describen VanRaden et al. [28]. GBLUP es un modelo mixto, que en su forma más básica se puede escribir como:

$$Y = X\beta + Z\gamma + \epsilon \quad (1)$$

donde y es un vector de fenotipos, γ es un vector de efectos fijos, γ es un vector de valores genéticos genéticos, X y Z son matrices de diseño y ϵ es un vector de efectos residuales. En el modelo mixto (1), los valores genéticos genómicos tienen la distribución Normal multivariante $\gamma \sim N(0, G\gamma)$. GBLUP puede proporcionar directamente GEBV para un individuo simplemente agregándolo en la matriz G.

Los métodos kernel, de manera similar a GBLUP, aplican matrices de similitud (o distancia) y son más versátiles que GBLUP en el sentido de que también capturan efectos no aditivos (consulte el Cuadro 1 para obtener más detalles).

La predicción genómica también puede basarse en modelos que estiman los efectos de los marcadores para todos los marcadores del genoma simultáneamente. Un modelo básico para este enfoque se puede describir como en (1), pero donde Z contiene genotipos y γ son los efectos del marcador. La regresión en marcadores de todo el genoma a menudo enfrentará el problema de que la cantidad de marcadores es mucho mayor que la cantidad de observaciones, lo que provoca una falta de grados de libertad al estimar los efectos de los marcadores simultáneamente con el método de mínimos cuadrados. El problema también se conoce como "p grande - n pequeño" y a menudo se resuelve en GS mediante el uso de un modelo mixto que trata los efectos de los marcadores de forma aleatoria para obtener BLUP de los efectos de los marcadores [5], o mediante uno de los muchos modelos de regresión bayesianos, conocidos como el "Alfabeto bayesiano" (revisado en [29] y descrito con más detalle en el Recuadro 1). La diferencia entre el BLUP de los efectos de marcador y los modelos de regresión bayesiano radica en la suposición sobre la distribución de los efectos de marcador. BLUP asume que los efectos de marcador

siguen una distribución Normal con una varianza igual para todos los loci. En los métodos bayesianos, las distribuciones previas de colas pesadas o las distribuciones mixtas se utilizan como la distribución de efectos de creación (consulte el Cuadro 1 para obtener más detalles), lo que permite que algunos marcadores contribuyan más a la varianza genómica que otros. Los métodos bayesianos a menudo se basan en el uso de Markov-Chain Monte Carlo (MCMC) para estimar los parámetros del modelo.

Los modelos para la predicción genómica se han comparado ampliamente. Meuwissen et al. [5] originalmente comparó cuatro métodos estadísticos diferentes para GS, estimación por mínimos cuadrados (LS), BLUP y dos métodos de estimación bayesianos, BayesA y BayesB. En su estudio, BLUP superó notablemente a LS con una correlación entre los valores reproductivos estimados y reales de 0,732 y 0,318, respectivamente. Se observaron aumentos adicionales en las precisiones en comparación con GBLUP para BayesA (~9 %) y BayesB (~16 %). Se pueden encontrar comparaciones más extensas de modelos de predicción en Heslot et al. [30], Maltecca et al. [31], y De Los Campos et al. [17], concluyendo típicamente que cuando se predicen parientes cercanos y se considera un rasgo afectado por muchos genes de efecto pequeño, las diferencias entre los métodos son pequeñas, y los métodos como (G)BLUP y la regresión de crestas son efectivos y robustos; cuando los rasgos tienen un QTL más grande o cuando se considera la predicción de parientes lejanos, se pueden obtener mejoras en la precisión de la predicción a partir de métodos bayesianos y de aprendizaje automático, donde en particular BayesB y BayesC(pi) son populares. En el fitomejoramiento, los métodos kernel también son populares, en particular para predecir efectos no aditivos y para manejar modelos complejos de múltiples características y entornos múltiples [32,33]. Además, el popular "aprendizaje profundo" o las redes de creencias profundas se han aplicado y comparado recientemente, pero su desempeño fue peor que los métodos de predicción genómica existentes [34]. Para situaciones en las que los métodos bayesianos o de aprendizaje automático resultan útiles para mejorar la precisión de la predicción, pero el tiempo computacional para estos métodos prohíbe el uso rápido de rutinas, Su et al. [35] introdujo un GBLUP ponderado (WGBLUP) utilizando pesos SNP basados en los resultados de un modelo bayesiano.

Recuadro 1. Modelos estadísticos para la predicción genómica.

Modelos mixtos que estiman los efectos de los marcadores como "regresiones aleatorias" por BLUP [5].

Bayesian Lasso [36] y modelos de regresión bayesiana del "alfabeto bayesiano" [29], como BayesA y BayesB [5], BayesC, BayesCpi [37] y BayesR [38]. Todos estos son modelos de regresión múltiple, como el modelo mixto, pero con enfoques de reducción bayesianos aplicados para tratar los efectos de marcador. Bayesian Lasso y BayesA aplican una contracción no diferencial mediante la aplicación de una distribución de cola larga a los efectos de marcador, siendo LaPlace y Student-t, respectivamente. Se ha reconocido que la contracción en Bayesian Lasso y BayesA sigue siendo bastante uniforme [39], al igual que el modelo mixto, lo que ha dado lugar a variaciones al aplicar distribuciones de cola larga más extremas, como la gamma exponencial normal [40], la distribución exponencial de potencia (Power Lasso, [41]), y las modificaciones propuestas por Fang et al. [39]. Los métodos BayesB, BayesC(pi) y BayesR aplican una mezcla de distribuciones como distribución previa de efectos de marcador, uno de los cuales puede ser un pico en cero, y donde BayesB y BayesC(pi) usan dos distribuciones, y BayesR usa cuatro. Otros modelos bayesianos que aplican distribuciones mixtas entran en esta misma categoría, como SSVS [42] y los métodos basados en la selección de variables bayesianas de George y McCulloch [43] aplicados en Kapell et al. [44] y Gao et al. [41], este último también usa una distribución de cuatro mezclas como en BayesR.

Métodos estadísticos y de aprendizaje automático para datos de alta dimensión, como máquinas de vectores de soporte [45], regresión de cresta [46,47] y árboles de regresión aditivos bayesianos [48].

Métodos que no estiman los efectos de los marcadores sino que colapsan los datos de los marcadores en matrices de relación, similitud o distancia, como el modelo mixto GBLUP [28] y los métodos kernel [49,50]. En estos métodos, los métodos kernel pueden verse como modificaciones y extensiones de GBLUP al considerar implícitamente múltiples y diferentes medidas de relación que solo las relaciones aditivas consideradas en GBLUP. Se ha demostrado que los métodos kernel también capturan relaciones epistáticas y otras relaciones no aditivas [51]. También es posible extender GBLUP de manera similar, es decir, al incluir una segunda matriz de relaciones, que es el producto de Hadamard de G, se obtiene un modelo mixto que también captura interacciones epistáticas (bidireccionales) [51,52].

Los métodos no paramétricos [53] y PLS [54] también se han considerado para la predicción genómica.

3. Estrategias para la Implementación de la Selección Genómica

3.1. Esquema Básico de Mejoramiento en Cereales

Primero describiremos un ejemplo de un esquema de mejoramiento estándar de cebada usando DH dobles, que se muestra en la Figura 2. En este esquema de mejoramiento estándar, se cruzan dos padres para formar una progenie F1, y

a partir del cultivo de polen de la F1 se puede desarrollar un gran conjunto de progenie DH totalmente consanguínea. Cada DH lo hará tienen un mosaico único de los genomas parentales, y la principal tarea del criador es clasificar entre los

Progenie DH para identificar las que tienen la mejor combinación de alelos parentales. Sin embargo, la agronomía las características, como el rendimiento, no se pueden determinar en las plantas DH individuales, y la semilla de cada DH se multiplica para permitir ensayos de rendimiento de siembra para cada genotipo DH. Después del primer paso de multiplicación, hay suficiente semilla para sembrar una pequeña parcela denominada Ensayo Preliminar de Rendimiento (PYT); después del segundo paso de multiplicación, hay suficiente semilla para unas 3 repeticiones en 2 lugares llamados Ensayos de Rendimiento Avanzado (AYT). Ya que la cebada es un cultivo de autopolinización, la semilla de los ensayos de rendimiento cosechados se puede utilizar para realizar ensayos en múltiples ubicaciones llamadas Elite Yield Trial (EYT) en el siguiente ciclo de cultivo. En cada paso de la multiplicación, los criadores seleccionarán y reducirán el número de líneas DH retenidas, debido al espacio y los recursos limitados para las pruebas de campo no permitirá que toda la progenie DH progrese a la etapa final de EYT. La forma óptima de implementar GS en programas de fitomejoramiento no es sencillo y requiere múltiples estrategias diferentes POR PARES se han discutido en la literatura [55,56].

8 de 17



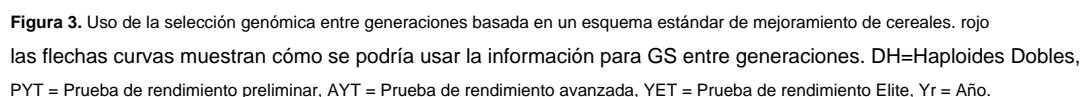
Figura 2. Esquema de mejoramiento estándar que muestra un cruce usando líneas dobles haploides, por ejemplo, cebada.

Figura 2. Esquema de mejoramiento estándar que muestra un cruce usando líneas dobles haploides, por ejemplo, cebada. Los triángulos indican los pasos en los que se selecciona y reduce el material mediante la selección genómica. P1 = Padre 1, P2 = Padre 2, F1 = F1, DH = doble haploide, PYT = prueba de rendimiento preliminar, AYT = ensayo de rendimiento avanzado, EYT-1 = Elite Yield Trial, EYT-2 = Elite Yield Trial. Fotos de ensayos de campo en la estación de cría.

3.2. Selección genómica del ciclo cruzado

GS se introdujo por primera vez con la predicción entre generaciones en animales, donde los efectos de los marcadores son calculado sobre la base de una generación y utilizado para la selección de individuos con un desconocido fenotipo en la próxima generación [5]. El equivalente de esta estrategia en fitomejoramiento sería para predecir a través de los ciclos de reproducción. La mejora de las ganancias genéticas en la cría de animales ha sido principalmente debido a la selección de rasgos en los que los fenotipos no se pueden medir directamente, como los rasgos limitados por sexo o rasgos relacionados con la calidad de la carne [57]. La analogía en el fitomejoramiento sería mejorar la selección en el etapas tempranas del programa de mejoramiento para rasgos que son difíciles de medir con una cantidad baja de semillas,

POR PARES sería un retraso de 5 años al usar datos EYT concluidos para hacer predicciones sobre DH, y al usar concluyeron los datos de EYT en pasos de selección posteriores, el retraso sería de más de 4 años.



4. La información de pedigrí

Los cruces deben basarse en descendientes de años anteriores que se reutilizan como progenitores. A menudo, las variedades liberada por otros criadores ingresa al programa de mejoramiento para suministrar nuevo material genético, que podría ser el uso de pedigrí en modelos de selección ha sido ampliamente adoptado en la cría de animales como un desafío importante para mantener el material genético simplemente relacionado en la cría de animales como un factor en los programas de selección genética [65]. La selección basada únicamente en el pedigrí no ha permitido el uso de marcadores moleculares en el programa de mejoramiento y el pedigrí de 8 años para mejorar el fitomejoramiento genéticamente usando datos de un programa de mejoramiento, considerando la importancia de una comprensión integral de las ganancias de la selección fenotípica y adicionalmente para mejorar la selección en plantas no está disponible. Unos pocos estudios en fitomejoramiento han investigado la superposición

efecto de la selección de pedigrí en comparación con la selección usando marcadores. En teoría, el uso de marcadores puede dar la relación genética esperada teniendo en cuenta el cruce mendeliano, a diferencia de la relación genética esperada a partir de una matriz de relaciones derivada del pedigrí. Juliana et al. [66] encontraron similar Otra forma de implementar GS es dentro de las generaciones de un ciclo de reproducción, como se muestra en precisiones para dos modelos GS utilizando pedigrí y marcadores, respectivamente. Sin embargo, Cericola et al. [19] Figura 2. Aquí, las líneas del mismo ciclo de mejoramiento se utilizan como población de entrenamiento para GS, para encontrar precisiones de predicción ligeramente más altas al usar marcadores en comparación con el pedigrí. Algunos ganan instancia para predecir líneas hermanas con tetraploids faltantes. Este tipo de predicción de líneas hermanas puede ser en la precisión de la predicción se han visto cuando la información genealógica y genómica se usa colectivamente para GS en comparación con GS usando solo marcadores [67,68]. Se han introducido métodos de un solo paso en la cría de cerdos, que combinan información de pedigrí y genotipo en una sola matriz, lo que hace posible incluir líneas sin genotipado con un pedigrí conocido en el modelo GS [69]. Se han encontrado precisiones similares para la selección con pedigrí, marcador y modelos de un solo paso para la predicción en trigo [70].

optimizado al reducir deliberadamente el fenotipado, o al omitir ambientes, o para medir rasgos costosos (de calidad) en solo una parte de la progenie y predecir el resto. Además, GEBV combinado con fenotipos mejorará la precisión de la selección de línea para continuar en el programa de mejoramiento y, con la generación subsiguiente, nueva información fenotípica estará disponible para los individuos que hacen que los GEBV sean más precisos, lo que ayudará aún más en el proceso de selección. Las predicciones dentro de una generación a menudo tendrán una alta relación entre las líneas, ya que se prueban varias líneas de cada familia. La precisión de la selección aumenta con GS dentro de la generación, especialmente para los primeros años donde cada línea tiene un número limitado de repeticiones fenotípicas y la información se puede tomar prestada de hermanos completos y medios hermanos.

3.4. Selección genómica usando padres no probados para mejoramiento

Una forma drástica de usar GS es omitir por completo las pruebas fenotípicas, al menos para una parte del programa de reproducción, y seleccionar nuevos padres basándose únicamente en GEBV. Llamamos a esto el uso de “padres no probados”, porque las líneas no habrán sido probadas en el campo cuando comiencen a usarse como padres. Si los ciclos de reproducción son largos debido a las extensas pruebas fenotípicas, el uso de progenitores no probados a menudo puede acortar significativamente el ciclo de reproducción y lograr un progreso genético más rápido por año. El uso de progenitores no evaluados fue sugerido por Schaeffer et al. [62] para la selección de toros en la cría de ganado lechero y ahora ha sido ampliamente adoptado y revolucionado la cría de ganado lechero. Muchos programas de fitomejoramiento utilizan extensas pruebas fenotípicas y el uso de progenitores no probados podría revolucionar de manera similar los programas de fitomejoramiento. Longin et al. [63] encontraron una mayor ganancia genética al seleccionar los padres basándose completamente en GEBV, sin embargo, este fue solo el caso de los rasgos altamente hereditarios. En nuestro esquema de ejemplo de mejoramiento de cereales, este tipo de mejoramiento de ciclo rápido podría implementarse en la etapa DH, seleccionando DH con buen GEBV directamente como nuevos padres. Combinado con técnicas reproductivas especiales para reducir el tiempo de generación [64], esto podría reducir cada ciclo reproductivo a menos de 2 años.

La reproducción con progenitores no probados dependería completamente de GS utilizando datos de años anteriores, como se muestra en la Figura 3, y como tal, sería aún más sensible a las preocupaciones sobre niveles suficientes de relaciones entre los años posteriores. Sin embargo, los ciclos de reproducción rápidos pueden compensar una precisión de predicción más pobre, como también es el caso en la cría de ganado lechero [62].

4. Información de pedigrí

El uso de pedigrí en modelos de selección ha sido ampliamente adoptado en la cría de animales como un factor importante en los programas de selección genética [65]. La selección basada únicamente en el pedigrí no ha ganado el mismo interés en el fitomejoramiento, que rápidamente movió el enfoque de la selección fenotípica a la GS usando marcadores. Por lo tanto, no se dispone de una comprensión integral de las ganancias de la selección fenotípica a la selección de pedigrí en las plantas. Unos pocos estudios en fitomejoramiento han investigado el efecto de la selección de pedigrí en comparación con la selección usando marcadores. En teoría, el uso de marcadores puede dar la relación genética realizada teniendo en cuenta el muestreo mendeliano, a diferencia de la relación genética esperada de una matriz de relación derivada del pedigrí. Juliana et al. [66] encontraron precisiones similares para dos modelos GS utilizando pedigrí y marcadores, respectivamente. Sin embargo, Cericola et al. [19] encontraron precisiones de predicción ligeramente más altas al usar marcadores en comparación con el pedigrí. Se han observado algunas mejoras en la precisión de la predicción cuando la información genealógica y genómica se usa colectivamente para GS en comparación con GS que usa solo marcadores [67,68]. Se han introducido métodos de un solo paso en la cría de cerdos, que combinan información de pedigrí y genotipo en una sola matriz, lo que hace posible incluir líneas sin genotipado con un pedigrí conocido en el modelo GS [69]. Se han encontrado precisiones similares para la selección con pedigrí, marcador y modelos de un solo paso para la predicción en trigo [70].

Sin embargo, el uso de pedigrí da la posibilidad de hacer predicciones sobre líneas no genotipadas con un pedigrí conocido. El uso adicional de métodos de pedigrí y de un solo paso será una mejora directa en el ciclo GS dentro de la crianza; sin embargo, para el ciclo de cruzamiento GS, a menudo se observa que no se dispone de genealogías completas en el fitomejoramiento y el uso de la información genealógica será más problemático.

5. Uso de efectos genéticos aditivos y no aditivos

En especies donde el mismo genotipo puede ser replicado por clonación, o por autofecundación de un individuo consanguíneo, es relevante distinguir el valor genético aditivo y el valor genético total (TGV), donde este último también incluye todos los efectos no aditivos (ver Recuadro 2). La mayoría de los GS se enfocan en predecir el valor genético aditivo, y este valor es relevante para determinar el valor de un individuo “como padre”. Sin embargo, el valor de una variedad en el mercado está determinado por su TGV. Idealmente, un programa de mejoramiento, por lo tanto, debería enfocarse en obtener tanto valores genéticos aditivos precisos, como también TGV precisos de los individuos en sus ensayos de mejoramiento. Los individuos con buen valor genético aditivo son candidatos para convertirse en nuevos padres dentro del programa de mejoramiento, mientras que los individuos con buen TGV son candidatos para la comercialización.

La obtención de valores genéticos (de mejoramiento) aditivos es relativamente sencilla. Los métodos estándar descritos para la estimación del valor genético (genómico), como BLUP usando pedigrí o BLUP usando relaciones genómicas (GBLUP), producen estimaciones de valores genéticos aditivos. Estos métodos combinan de manera flexible toda la información de los parientes en valores genéticos individuales, ya sea que el individuo tenga datos propios o no, y si los parientes son padres, descendencia, hermanos u otros parientes.

Obtener el TGV es menos sencillo. No se modela ni se predice en un modelo BLUP o GBLUP estándar y debe basarse en datos propios del individuo o en modelos de predicción especializados que también capturan efectos no aditivos [49,71,72]. Cuando se usan datos propios para estimar el TGV, las estimaciones del TGV están disponibles tan pronto como los individuos comienzan a acumular datos de la parcela, con múltiples réplicas de la generación 4 del esquema de reproducción 1. Para las líneas DH seleccionadas sin pruebas de campo, el TGV no estaría disponible de esta manera.

Será muy interesante si la información genómica puede proporcionar estimaciones precisas de TGV, ya que esto podría predecir material de reproducción en etapa temprana con un buen valor de mercado. Dicho material de mejoramiento puede entonces encaminarse hacia el desarrollo del mercado. Hay modelos disponibles que estiman las interacciones epistáticas mediante el uso del producto Hadamard ($G \times G$) de la matriz de relaciones genómicas [52], o mediante el uso de métodos kernel, como Reproducing Kernel Hilbert Space (RKHS) [49]. El uso del producto Hadamard de G se basa en suposiciones de que todas las interacciones contribuyen por igual al TGV, y $G \times G$ implica capturar solo interacciones por pares, ignorando todas las interacciones de orden superior, mientras que los métodos kernel, como RKHS, son más flexibles y versátiles. Pérez-Rodríguez et al. [73] comparó la precisión de la predicción de diferentes modelos lineales y no lineales, incluidos los modelos RKHS, GBLUP y bayesiano, utilizando un esquema de validación cruzada aleatoria en trigo. Su estudio [73] encontró una mayor precisión de predicción de modelos no lineales, como RKHS, que podría atribuirse a una mejor captura de genes de orden superior por interacciones de genes. Por lo tanto, el uso de tales enfoques para predecir el TGV es prometedor.

Recuadro 2. Valores de mejora y valores genéticos en el fitomejoramiento.

<p>Valor genético aditivo (AGV), valor genético o capacidad combinada general (GCA): el valor genético basado solo en los efectos aditivos o (promedio) de los efectos de sustitución de alelos en los loci. En la práctica, el AGV se puede recuperar como la media de un gran grupo de progenie de apareamientos con muchos padres diferentes, y esta es también la definición básica de "valor genético" (en genética animal) o Habilidad combinada general (en genética vegetal). El AGV es también el valor genético estimado utilizando métodos BLUP con pedigrí o datos genómicos (GBLUP).</p> <p>Valor genético total (TGV): el valor genético basado en los efectos aditivos en los loci y todas las interacciones dentro y entre los loci (para endogamia, solo las interacciones entre loci, epistasia, son relevantes). En la práctica, puede recuperarse como el rendimiento medio de un genotipo en un gran número de parcelas, replicando el mismo genotipo mediante la clonación o la autofecundación de un individuo consanguíneo. En especies donde las variedades se comercializan por clonación o multiplicación de semillas por autofecundación, el TGV es el valor de la variedad en el mercado.</p> <p>Capacidad de combinación especial (SCA): la progenie media de una combinación particular de dos padres, desviada del AGV medio de los padres. SCA se puede expresar como el TGV promedio de la progenie de dos padres, y esto puede diferir del AGV medio de los dos padres debido a los efectos de interacción. Para un padre, SCA afecta a un gran conjunto de otros padres con un promedio de cero, porque el rendimiento medio de la progenie promediado sobre apareamientos con muchos otros padres es el AGV de ese padre.</p>

6. Discusión

Hemos revisado los principales factores que determinan la precisión de la predicción en la selección genómica (GS), con un enfoque en los resultados de los estudios de fitomejoramiento. En general, la mayoría de los estudios encuentran buenas precisiones de predicción, lo que indica que GS es un enfoque útil en el fitomejoramiento. Varias publicaciones indican que la predicción a través de los ciclos (de reproducción) es más difícil en las plantas que en los animales [19]. Esto se puede atribuir a dos factores principales: (1) la relación del material de mejoramiento a lo largo de los ciclos de mejoramiento puede ser generalmente menor en las plantas que en los animales, porque cada año los fitomejoradores usan nuevos progenitores con antecedentes desconocidos de los competidores, mientras que los criadores de animales trabajan en grupos cerrados. poblaciones; (2) la interacción genotipo-por-ambiente (GxE) es más fuerte en las plantas que en los animales y hará que sea más difícil predecir consistentemente el desempeño del próximo año. Múltiples estudios han informado mayores precisiones de predicción de los modelos GxE en comparación con los modelos que no incluyen el término de interacción [74,75]. El término de interacción también se ha explorado en conjuntos de datos desequilibrados, lo que proporciona mayores precisiones de predicción de líneas que se han probado en algunos entornos y no en otros [76]. Sukumaran et al. [77] también encontró precisiones de predicción más altas al usar un modelo GxE para predecir líneas a través de entornos. López-Cruz et al. [78] informaron las mayores precisiones de predicción con modelos GxE cuando los entornos se correlacionaron positivamente. La superioridad de los modelos GxE ha demostrado ser especialmente pronunciada para características complejas como el rendimiento en comparación con características menos complejas, como el peso de mil granos [79]. Por lo tanto, es posible que un mayor desarrollo de GS en el mejoramiento de plantas deba centrarse más en cómo incorporar padres desconocidos en un programa de mejoramiento y encontrar e implementar una predicción de GS eficiente que tenga en cuenta GxE.

También hemos descrito tres formas principales en que GS podría usarse en programas de fitomejoramiento: el GS dentro del ciclo de mejoramiento, el GS a lo largo del ciclo de mejoramiento y el caso extremo de usar progenitores (fenotípicamente) no probados, basados únicamente en su GEBV. La GS a lo largo del ciclo de mejoramiento permite una selección directa de rasgos que no son medibles en las primeras generaciones. Sin embargo, los estudios de GS en plantas han probado principalmente el GS dentro del ciclo de reproducción evaluando la precisión de la predicción con un método k-fold o LOO CV. Por lo tanto, la mayoría de los resultados no son adecuados para indicar la viabilidad de GS a lo largo del ciclo de reproducción, o GS utilizando padres no probados. Solo unos pocos estudios han investigado GS utilizando un sistema CV que es más adecuado para determinar el rendimiento de predicción a lo largo de los ciclos de reproducción. Canción et al. [16] observó una notable disminución en la precisión de la predicción al predecir el rendimiento entre ciclos en comparación con dentro del ciclo. El estudio [16] se realizó en líneas de trigo DH a partir de un cruce biparental que proporcionó a los individuos un alto grado de parentesco. Michel et al. [61] encontró un fuerte sesgo al alza al predecir dentro de los ciclos de reproducción en comparación con las predicciones entre ciclos de reproducción. La comparación de las estrategias CV LOO, dejar fuera a la familia (LFO) y dejar fuera al subconjunto (ciclo) (LSO) ha mostrado diferencias en las habilidades predictivas, con la capacidad predictiva más alta obtenida con LOO y la capacidad predictiva más baja omitir una familia completa o un subconjunto (ciclo de reproducción) de la población de entrenamiento crearía una relación más baja entre la población de entrenamiento y la de prueba. Los resultados de predicción más deficientes para la predicción entre ciclos o lances pueden dificultar el aprovechamiento de la GS en la GS de ciclos cruzados.

Actualmente, la GS dentro del ciclo reproductivo parece ser un enfoque factible. En la generación GS dentro del ciclo reproductivo, una relación cercana entre los individuos generalmente dará buenas o altas precisiones de predicción. El principal beneficio de usar GS dentro del ciclo de mejoramiento debe provenir de una selección más precisa de individuos para continuar en el programa de mejoramiento, de modo que se retengan mejores líneas, y el programa de mejoramiento puede usar una capacidad de prueba de campo más pequeña en comparación con la selección fenotípica. Sin embargo, la GS dentro del ciclo de reproducción no acortará el ciclo de reproducción, lo que limitará el impacto potencial del uso de la GS en comparación con la GS del ciclo de reproducción cruzada. La etapa de mejoramiento para el genotipado y el uso de BV para la selección es esencial para la aplicación de GS. El uso de GS en generaciones anteriores, antes de PYT, ha demostrado dar mejores resultados a largo plazo en un estudio de simulación [56]. El tamaño de la población de entrenamiento y la densidad de marcadores deben considerarse de acuerdo con el sistema GS utilizado, ya que el óptimo tiende a verse afectado por la relación entre el conjunto de entrenamiento y el de prueba.

El uso de progenitores no probados, que tienen un valor de mejoramiento genómico pero no fenotipos, es el sistema GS con la mayor ventaja potencial, principalmente al reducir la cantidad de años desde el cruce.

a la comercialización Sin embargo, predecir generaciones futuras y mantener altas precisiones parece un desafío. Los modelos bayesianos han demostrado ser superiores a BLUP, cuando la población de entrenamiento está separada de la población de prueba por un número de generaciones [80]. Meuwissen [21] también obtuvo estimaciones del efecto SNP más precisas a lo largo de generaciones con una relación decreciente al usar modelos bayesianos en comparación con GBLUP. Dado que los estudios de fitomejoramiento todavía indican capacidades predictivas deficientes a lo largo de los ciclos de mejoramiento, se necesita más investigación para evaluar los modelos bayesianos y su desempeño para predecir material distante relacionado.

Se ha comparado la precisión de predicción de diferentes modelos GS [30]. Hoy en día, la mayoría de los programas de fitomejoramiento parecen estar utilizando el modelo GBLUP. Una gran ventaja de GBLUP es que la evaluación de rutina de los valores genéticos se puede realizar sin iteraciones (utilizando componentes de varianza fija), lo que lo hace menos intensivo desde el punto de vista computacional que los modelos bayesianos. A menudo se argumenta que GBLUP es el más adecuado para los rasgos controlados por muchos genes debido a la suposición de efectos de marcador distribuidos normalmente. Incluso los rasgos cuantitativos a menudo están influenciados por una fracción menor de marcadores, lo que no está de acuerdo con el modelo GBLUP. Se han informado precisiones similares para los modelos BLUP y Bayesiano para la predicción de parientes cercanos. Sin embargo, los modelos bayesianos han demostrado ser superiores a GBLUP en el caso de poblaciones de prueba y entrenamiento distantes relacionadas [81]. Se han observado precisiones de predicción más bajas para los modelos BLUP en comparación con los modelos bayesianos en la predicción entre poblaciones [82]. Algunos estudios de mejoramiento de plantas también han incluido información genealógica y compararon el uso de información genealógica, genómica o genealógica y genómica para la predicción. Estos pocos estudios indican que el pedigrí solo puede predecir bastante bien, a veces con solo una pequeña o ninguna ventaja al agregar información genómica. Dado que la información genealógica es muy barata en comparación con la información genómica, los fitomejoradores también deberían considerar más a menudo la información genealógica y evaluar cuidadosamente si, dónde y cómo es útil la información genómica adicional. Además, en comparación con los modelos GS utilizados en la cría de animales, la cría de plantas también puede beneficiarse de la ampliación de los modelos GS con efectos no aditivos.

7. Conclusiones

La selección genómica (GS) que utiliza marcadores que cubren todo el genoma para predecir los valores genéticos estimados genómicamente de los individuos es una herramienta poderosa para los fitomejoradores. Sin embargo, la implementación óptima de GS es un debate en curso. Se pueden utilizar altas precisiones de selección a partir de predicciones dentro del ciclo de reproducción en el programa de reproducción, mientras que las selecciones entre ciclos de reproducción pueden sufrir una baja relación entre la población de entrenamiento y la de prueba, lo que hace que la predicción sea menos precisa. Se necesitan más estudios sobre la predicción de individuos con parentesco lejano. También se pueden esperar precisiones más bajas para GS combinado con el uso de padres no probados debido a la falta de precisión de predicción antes de múltiples ciclos de reproducción. La solución óptima para la aplicación de GS en programas de fitomejoramiento podría basarse en una combinación de diferentes estrategias. GS podría beneficiarse de la inclusión de información genealógica para mayores precisiones de predicción y la obtención de valores genéticos de líneas no genotipadas. El tamaño de la población de entrenamiento y el conjunto de marcadores se ven afectados por el rasgo y la relación de los individuos y, por lo tanto, deben considerarse de forma independiente antes de implementar GS en un programa de mejoramiento. GS generalmente se usa para predecir el valor genético aditivo de los individuos y para ignorar la variación genética no aditiva, que indica cómo se desempeña una línea como padre. Los próximos estudios están investigando la estimación de TGV, que es más adecuado para la comercialización de una variedad. Concluimos que la GS dentro de la generación es actualmente una opción prometedora y factible, donde las inversiones en genotipado podrían recuperarse tomando mejores decisiones de selección y reduciendo el fenotipado y reduciendo los candidatos que se mantienen en el programa de mejoramiento. La GS de ciclos cruzados, y en particular el uso de progenitores no evaluados, debe investigarse con más detalle, porque la precisión de las predicciones en tales sistemas puede ser baja. También concluimos que los fitomejoradores podrían beneficiarse más del uso de datos genealógicos y datos combinados genealógicos-genómicos que en la actualidad.

Contribuciones de los autores: conceptualización por CDR y LLJ, redacción, edición y recopilación de literatura para el borrador del manuscrito por CDR con contribuciones de LLJ (métodos) y RLH (programas de mejoramiento), edición de revisión por CDR y LLJ, supervisión por LLJ, adquisición de fondos por LLJ y RLH, administración de proyectos por RLH

Financiación: este proyecto ha sido financiado por el Fondo de Innovación de Dinamarca en 2017 (<https://innovationsfonden.dk/>), (subvención n° 7038-00074B). Para CDR y RLH, el proyecto también fue financiado por Sejet Plant Breeding I/S, 8700 Horsens, Dinamarca, y para LLJ por el Centro de Selección Genómica en Animales y Plantas (GenSAP), financiado por el Consejo Danés de Investigación Estratégica (<http://www.fivu.dk/en/dsf/>) bajo el número de subvención 12-132452.

Agradecimientos: Los autores desean agradecer a Sejet Breeding I/S, 8700 Horsens, Dinamarca, por contribuir con fotos de ensayos de reproducción.

Conflictos de interés: Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

Referencias

1. Lande, R.; Thompson, R. Eficiencia de la selección asistida por marcadores en la mejora de rasgos cuantitativos. *Genética* **1990**, *124*, 743–756. [\[PubMed\]](#)
2. Heffner, EL; Sorrells, ME; Jannink, JL Selección genómica para el mejoramiento de cultivos. *Ciencia de cultivos* **2009**, *49*, 1–12. [\[Referencia cruzada\]](#)
3. Laidig, F.; Piepho, HP; Rentel, D.; Drobek, T.; Meyer, U.; Huesken, A. Progreso del mejoramiento, variación ambiental y correlación del rendimiento del trigo de invierno y rasgos de calidad en ensayos de variedades oficiales alemanes y en finca durante 1983–2014. *teor. aplicación Gineta*. **2017**, *130*, 223–245. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
4. Sharma, RC; Crossa, J.; Velú, G.; Huerta-Espino, J.; Vargas, M.; Payne, TS; Singh, RP Ganancias genéticas para el rendimiento de grano en trigo harinero de primavera del CIMMYT en entornos internacionales. *Ciencia de cultivos* **2012**, *52*, 1522–1533. [\[Referencia cruzada\]](#)
5. Meuwissen, EL; Hayes, BJ; Goddard, ME Predicción del valor genético total utilizando densos de todo el genoma mapas de marcadores *Genética* **2001**, *157*, 1819–1829. [\[PubMed\]](#)
6. Su, G.; Guldbrandtsen, B.; Gregersen, VR; Lund, MS Investigación preliminar sobre la confiabilidad de los valores genéticos estimados genómicos en la población Holstein danesa. *J. Ciencias de la leche*. **2010**, *93*, 1175–1183. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
7. Heffner, EL; Lorenz, AJ; Jannink, JL; Sorrells, ME Mejoramiento de plantas con selección genómica: Ganancia por unidad de tiempo y costo. *Ciencia de cultivos* **2010**, *50*, 1681–1690. [\[Referencia cruzada\]](#)
8. Bernardo, R.; Yu, JM Perspectivas para la selección de todo el genoma para rasgos cuantitativos en el maíz. *Ciencia de cultivos* **2007**, *47*, 1082–1090. [\[Referencia cruzada\]](#)
9. Bernardo, R. Un modelo para la selección asistida por marcadores entre cruces simples con múltiples marcadores genéticos. *teor. aplicación Gineta*. **1998**, *97*, 473–478. [\[Referencia cruzada\]](#)
10. Hayes, BJ; Bowman, PJ; Chamberlain, AJ; Goddard, ME Revisión invitada: Selección genómica en productos lácteos Ganadería: Avances y desafíos. *J. Ciencias de la leche*. **2009**, *92*, 433–443. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
11. Crossa, J.; Pérez, P.; Hickey, J.; Burgueño, J.; Ornella, L.; Cerón-Rojas, J.; Zhang, X.; Dreisigacker, S.; Babú, R.; Li, Y.; et al. Predicción genómica en los programas de mejoramiento de maíz y trigo del CIMMYT. *Herencia* **2014**, *112*, 48–60. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
12. Lorenz, AJ; Smith, KP; Jannink, JL Potencial y optimización de la selección genómica para la cabeza de fusarium resistencia al tizón en cebada de seis hileras. *Ciencia de cultivos* **2012**, *52*, 1609–1621. [\[Referencia cruzada\]](#)
13. Asoro, FG; Newell, MA; Beavis, WD; Scott, parlamentario; Tinker, NA; Jannink, JL Métodos de selección genómicos, asistidos por marcadores y pedigree-BLUP para la concentración de betaglucano en avena élite. *Ciencia de cultivos* **2013**, *53*, 1894–1906. [\[Referencia cruzada\]](#)
14. Lariepe, A.; Moreau, L.; Laborde, J.; Bauland, C.; Mezrouk, S.; Decousset, L.; Mary-Huard, T.; Fivet, JB; Gallais, A.; Dubreuil, P.; et al. Habilidades combinatorias generales y específicas en un panel de híbridos cruzados de prueba de maíz (*Zea mays* L.): Importancia relativa de la estructura de la población y la divergencia genética entre los progenitores. *teor. aplicación Gineta*. **2017**, *130*, 403–417. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
15. Riedelsheimer, C.; Czedik-Eysenberg, A.; Grieder, C.; Lisec, J.; Technow, F.; Sulpice, R.; Altman, T.; Stitt, M.; Willmitzer, L.; Melchinger, AE Predicción genómica y metabólica de rasgos heteróticos complejos en maíz híbrido. *Nat. Gineta*. **2012**, *44*, 217–220. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
16. Canción, JY; Carver, BF; Poderes, C.; Yan, LL; Klapste, J.; El-Kassaby, YA; Chen, C. Aplicación práctica de la selección genómica en un programa de mejoramiento de trigo de invierno doble haploide. *mol. Criar*. **2017**, *37*, 117. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
17. De los Campos, G.; Chupetón, JM; Pong-Wong, R.; Daetwyler, HD; Calus, MPL Regresión del genoma completo y métodos de predicción aplicados al mejoramiento de plantas y animales. *Genética* **2013**, *193*, 327–345. [\[Referencia cruzada\]](#)

18. Nielsen, Nueva Hampshire; Jahoor, A.; Jensen, D.; Orabi, J.; Cericola, F.; Edriss, V.; Jensen, J. Predicción genómica de los rasgos de calidad de la semilla utilizando líneas avanzadas de mejoramiento de cebada. *PLoS ONE* **2016**, *11*, e0164494. [\[Referencia cruzada\]](#)
19. Cericola, F.; Jahoor, A.; Orabi, J.; Anderson, JR; Janss, LL; Jensen, J. Optimización del tamaño de la población de entrenamiento y la estrategia de genotipado para la predicción genómica utilizando los resultados del estudio de asociación y la información del pedigrí. Un caso de estudio en líneas avanzadas de mejoramiento de trigo. *PLoS ONE* **2017**, *12*, e0169606. [\[Referencia cruzada\]](#)
20. Norman, A.; Taylor, J.; Edwards, J.; Kuchel, H. Optimización de la selección genómica en trigo: efecto de la densidad de marcadores , el tamaño de la población y la estructura de la población en la precisión de la predicción. *G3-Genes Genomas Genet.* **2018**, *8*, 2889–2899. [\[Referencia cruzada\]](#)
21. Meuwissen, LA Precisión de los valores genéticos de individuos 'no relacionados' predichos por SNP densos genotipado Gineta. *sel. Evol.* **2009**, *41*, 35. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
22. Habier, D.; Tetens, J.; Seefried, Francia; Lichtner, P.; Thaller, G. El impacto de la información de la relación genética en los valores de reproducción genómicos en el ganado Holstein alemán. *Gineta. sel. Evol.* **2010**, *42*, 5. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
23. Isidro, J.; Jannink, JL; Akdemir, D.; Polonia, J.; Heslot, N.; Sorrells, ME Optimización del conjunto de entrenamiento bajo la estructura de la población en la selección genómica. *teor. aplicación Gineta.* **2015**, *128*, 145–158. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
24. Gowda, M.; Zhao, Y.; Wuerschum, T.; Longín, CFH; Miedaner, T.; Ebmeyer, E.; Schachschneider, R.; Kazman, E.; Schacht, J.; Martinant, JP; et al. La relación afecta severamente la precisión de la selección asistida por marcadores para la resistencia a enfermedades en trigo híbrido. *Herencia* **2014**, *112*, 552–561. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
25. Lorenz, AJ; Smith, KP Agregar individuos genéticamente distantes a las poblaciones de entrenamiento reduce la genómica Precisión de predicción en cebada. *Ciencia de cultivos* **2015**, *55*, 2657–2667. [\[Referencia cruzada\]](#)
26. Kristensen, PD; Jahoor, A.; Anderson, JR; Cericola, F.; Orabi, J.; Janss, LL; Jensen, J. Estudios de asociación de todo el genoma y comparación de modelos y estrategias de validación cruzada para la predicción genómica de rasgos de calidad en líneas avanzadas de mejoramiento de trigo de invierno. *Parte delantera. ciencia de las plantas* **2018**, *9*, 69. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
27. Henderson, CR Mejor estimación y predicción lineal no sesgada bajo un modelo de selección. *Biometría* **1975**, *31*, 423–447. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
28. VanRaden, PM Métodos eficientes para calcular predicciones genómicas. *J. Ciencias de la leche.* **2008**, *91*, 4414–4423. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
29. Gianola, D. Priors en la regresión del genoma completo: regresa el alfabeto bayesiano. *Genética* **2013**, *194*, 573–596. [\[Referencia cruzada\]](#)
30. Heslot, N.; Yang, HP; Sorrells, ME; Jannink, JL Selección genómica en fitomejoramiento: una comparación de modelos. *Ciencia de cultivos* **2012**, *52*, 146–160. [\[Referencia cruzada\]](#)
31. Malteca, C.; Parker, KL; Cassady, JP Aplicación de múltiples métodos de contracción a las predicciones genómicas. *J. Anim. ciencia* **2012**, *90*, 1777–1787. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
32. Sousa, MBE; Cuevas, J.; Couto, EGD; Pérez-Rodríguez, P.; Jarquín, D.; Fritsche-Neto, R.; Burgueño, J.; Crossa, J. Predicción genómica habilitada en maíz utilizando modelos de núcleo con interacción genotipo x ambiente. *G3-Genes Genomas Genet.* **2017**, *7*, 1995–2014. [\[Referencia cruzada\]](#)
33. Cuevas, J.; Granato, I.; Fritsche-Neto, R.; Montesinos-López, OA; Burgueño, J.; Bandeira, MBE; Crossa, J. Modelos de kernel de predicción habilitados para genómica con intersecciones aleatorias para ensayos en múltiples entornos. *G3-Genes Genomas Genet.* **2018**, *8*, 1347–1365. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
34. Bellot, P.; de los Campos, G.; Perez-Enciso, M. ¿Puede el aprendizaje profundo mejorar la predicción genómica de complejos? ¿rasgos humanos? *Genética* **2018**, *210*, 809–819. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
35. Su, G.; Christensen, DE; Janss, L.; Lund, MS Comparación de predicciones genómicas utilizando matrices de relaciones genómicas construidas con diferentes factores de ponderación para tener en cuenta las variaciones específicas de locus. *J. Ciencias de la leche.* **2014**, *97*, 6547–6559. [\[Referencia cruzada\]](#)
36. Parque, T.; Casella, G. El LASSO bayesiano. *Mermelada. Estadística Asoc.* **2008**, *103*, 681–686. [\[Referencia cruzada\]](#)
37. Habier, D.; Fernando, RL; Kizilkaya, K.; Garrick, DJ Extensión del alfabeto bayesiano para la selección genómica. *BMC Bioinforme.* **2011**, *12*, 186. [\[Referencia cruzada\]](#)
38. Erbe, M.; Hayes, BJ; Matukumalli, LK; Gosvami, S.; Bowman, PJ; Reich, CM; albañil, licenciatura; Goddard, Estados Unidos Mejora de la precisión de las predicciones genómicas dentro y entre razas de ganado lechero con paneles imputados de polimorfismo de un solo nucleótido de alta densidad. *J. Ciencias de la leche.* **2012**, *95*, 4114–4129. [\[Referencia cruzada\]](#)
39. Colmillo, M.; Jiang, D.; Li, DD; Yang, RQ; Fu, WX; Pu, LJ; Gao, HJ; Wang, GH; Yu, LY Mejores antecedentes LASSO para el mapeo de loci de rasgos cuantitativos de contracción. *teor. aplicación Gineta.* **2012**, *124*, 1315–1324. [\[Referencia cruzada\]](#)
40. Hoggart, CJ; Whittaker, JC; De Iorio, M.; Balding, DJ Análisis simultáneo de todos los SNP en todo el genoma y estudios de asociación de resecuenciación. *PLoS Genet.* **2008**, *4*, e1000130. [\[Referencia cruzada\]](#)

41. Gao, H.; Su, G.; Janss, L.; Zhang, Y.; Lund, MS Comparación de modelos sobre predicciones genómicas usando marcadores de alta densidad para diferentes grupos de toros en la población Nordic Holstein. *J. Ciencias de la leche*. **2013**, *96*, 4678–4687. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
42. Verbyla, KL; Hayes, BJ; Bowman, PJ; Goddard, ME Precisión de la selección genómica utilizando la selección de variables de búsqueda estocástica en ganado lechero australiano Holstein Friesian. *Gineta. Res.* **2009**, *91*, 307–311. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
43. George, EI; McCulloch, RE Selección de variables mediante muestreo de Gibbs. *Mermelada. Estadística Asoc.* **1993**, *88*, 881–889. [\[Referencia cruzada\]](#)
44. Kapell, D.; Sorensen, D.; Su, GS; Janss, LLC; Ashworth, CJ; Roehe, R. Eficiencia de la selección genómica utilizando modelos bayesianos de marcadores múltiples para rasgos seleccionados para reflejar una amplia gama de heredabilidades y frecuencias de loci de rasgos cuantitativos detectados en ratones. *BMC Genet.* **2012**, *13*, 42. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
45. Abraham, G.; Tye-Din, JA; Bhalala, OG; Kowalczyk, A.; Zóbel, J.; Inouye, M. Predicción genómica precisa y robusta de la enfermedad celíaca mediante el aprendizaje estadístico. *PLoS Genet.* **2014**, *10*, e1004137. [\[Referencia cruzada\]](#)
46. Piepho, regresión de HP Ridge y extensiones para la selección de todo el genoma en maíz. *Ciencia de cultivos* **2009**, *49*, 1165–1176. [\[Referencia cruzada\]](#)
47. Endelman, JB Ridge regresión y otros núcleos para la selección genómica con el paquete R rrBLUP. *genoma vegetal* **2011**, *4*, 250–255. [\[Referencia cruzada\]](#)
48. Waldmann, P. Predicción de todo el genoma utilizando árboles de regresión aditivos bayesianos. *Gineta. sel. Evol.* **2016**, *48*, 42. [\[Referencia cruzada\]](#)
49. Gianola, D.; van Kaam, J. Reproducción de métodos de regresión de espacios de Hilbert kernel para genómica asistida predicción de rasgos cuantitativos. *Genética* **2008**, *178*, 2289–2303. [\[Referencia cruzada\]](#)
50. Morota, G.; Koyama, M.; Rosa, GJM; Weigel, KA; Gianola, D. Predicción de rasgos complejos utilizando un kernel de difusión en marcadores genéticos con una aplicación a datos de trigo y ganado lechero. *Gineta. sel. Evol.* **2013**, *45*, 17. [\[Referencia cruzada\]](#)
51. Jiang, Y.; Reif, JC Modelado epistasis en la selección genómica. *Genética* **2015**, *201*, 759–768. [\[Referencia cruzada\]](#)
52. Martini, JWR; Wimmer, V.; Erbe, M.; Simianer, H. Epistasis y covarianza: cómo la interacción génica se traduce en una relación genómica. *teor. aplicación Gineta.* **2016**, *129*, 963–976. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
53. Howard, R.; Carriquiry, Alabama; Beavis, WD Métodos estadísticos paramétricos y no paramétricos para la selección genómica de rasgos con arquitecturas genéticas aditivas y epistáticas. *G3-Genes Genomas Genet.* **2014**, *4*, 1027–1046. [\[Referencia cruzada\]](#)
54. Du, C.; Wei, JL; Wang, SB; Jia, ZY Selección genómica mediante regresión de componentes principales. *herencia* **2018**, *121*, 12–23. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
55. Bassi, FM; Bentley, AR; Charmet, G.; Ortíz, R.; Crossa, J. Esquemas de mejoramiento para la implementación de selección genómica en trigo (*Triticum* spp.). *ciencia de las plantas* **2016**, *242*, 23–36. [\[Referencia cruzada\]](#)
56. Gaynor, RC; Gorjanc, G.; Bentley, AR; Ober, ES; Howell, P.; Jackson, R.; Mackay, IJ; Hickey, JM
Una estrategia de dos partes para usar la selección genómica para desarrollar líneas puras. *Ciencia de cultivos* **2017**, *57*, 2372–2386. [\[Referencia cruzada\]](#)
57. Meuwissen, T.; Hayes, B.; Goddard, M. Mejora acelerada del ganado con selección genómica. *año Rev. Anim. Biosci.* **2013**, *1*, 221–237. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
58. Schmidt, M.; Kollers, S.; Maasberg-Prelle, A.; Grosser, J.; Schinkel, B.; Tomerio, A.; Graner, A.; Korzun, V.
Predicción de características de calidad de malteado en cebada basada en datos de marcadores de todo el genoma para evaluar el potencial de la selección genómica. *teor. aplicación Gineta.* **2016**, *129*, 203–213. [\[Referencia cruzada\]](#)
59. Michel, S.; Kummer, C.; Gallee, M.; Hellinger, J.; Ametz, C.; Akgol, B.; Epure, D.; Gungor, H.; Loschenberger, F.; Buerstmayr, H. Mejora de la calidad de panificación del trigo harinero mediante selección genómica en las primeras generaciones. *teor. aplicación Gineta.* **2018**, *131*, 477–493. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
60. Michel, S.; Ametz, C.; Gungor, H.; Akgol, B.; Epure, D.; Grausgruber, H.; Loschenberger, F.; Buerstmayr, H.
Selección genómica asistida para mejorar el mejoramiento de líneas: fusión de la selección genómica y fenotípica en programas de mejoramiento de trigo de invierno con ensayos preliminares de rendimiento. *teor. aplicación Gineta.* **2017**, *130*, 363–376. [\[Referencia cruzada\]](#)
61. Michel, S.; Ametz, C.; Gungor, H.; Epure, D.; Grausgruber, H.; Loschenberger, F.; Buerstmayr, H. Selección genómica a través de múltiples ciclos de mejoramiento en el mejoramiento aplicado de trigo harinero. *teor. aplicación Gineta.* **2016**, *129*, 1179–1189. [\[Referencia cruzada\]](#)
62. Schaeffer, LR Estrategia para aplicar la selección del genoma completo en ganado lechero. *J. Anim. Criar. Gineta.* **2006**, *123*, 218–223. [\[Referencia cruzada\]](#)

63. Longin, CFH; Mi, XF; Wurschum, T. Selección genómica en trigo: asignación óptima de recursos de prueba y comparación de estrategias de mejoramiento para el mejoramiento de líneas e híbridos. *teor. aplicación Gineta*. **2015**, *128*, 1297–1306. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
64. Watson, A.; Ghosh, S.; Williams, MJ; Cuddy, WS; Simmonds, J.; Rey, MD; Hatta, MAM; Hinchliffe, A.; Corcel, A.; Reynolds, D.; et al. El mejoramiento rápido es una herramienta poderosa para acelerar la investigación y el mejoramiento de cultivos. *Nat. Plantas* **2018**, *4*, 23–29. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
65. Weigel, KA; VanRaden, PM; normando, alta definición; Grosu, H. Una revisión de 100 años: Métodos e impacto de la selección genética en el ganado lechero: desde comparaciones entre madre e hija hasta algoritmos de aprendizaje profundo. *J. Ciencias de la leche*. **2017**, *100*, 10234–10250. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
66. Juliana, P.; Singh, RP; Singh, PK; Crossa, J.; Huerta-Espino, J.; Lan, CX; Bhavani, S.; Rutkoski, JE; Polonia, JA; Bergström, GC; et al. Predicción genómica y basada en el pedigrí para la resistencia a la roya lineal, del tallo y de la hoja en el trigo. *teor. aplicación Gineta*. **2017**, *130*, 1415–1430. [\[Referencia cruzada\]](#)
67. Burgueño, J.; de los Campos, G.; Weigel, K.; Crossa, J. Predicción genómica de los valores genéticos al modelar la interacción genotipo x ambiente usando pedigrí y marcadores moleculares densos. *Ciencia de cultivos* **2012**, *52*, 707–719. [\[Referencia cruzada\]](#)
68. Legarra, A.; Aguilar, I.; Misztal, I. una matriz de relaciones que incluye pedigrí completo e información genómica. *J. Ciencias de la leche*. **2009**, *92*, 4656–4663. [\[Referencia cruzada\]](#)
69. Christensen, DE; Lund, MS Predicción genómica cuando algunos animales no están genotipados. *Gineta. sel. Evol.* **2010**, *42*, 2. [\[Referencia cruzada\]](#)
70. Pérez-Rodríguez, P.; Crossa, J.; Rutkoski, J.; Polonia, J.; Singh, R.; Legarra, A.; Autrique, E.; de los Campos, G.; Burgueño, J.; Dreisigacker, S. Modelos de interacción genotipo x entorno genómico y pedigrí de un solo paso para predecir líneas de trigo en entornos internacionales. *Genoma vegetal* **2017**, *10*. [\[Referencia cruzada\]](#)
71. Bouvet, JM; Makouanzi, G.; Cros, D.; Vigneron, P. Modelado de efectos aditivos y no aditivos en una población híbrida mediante el genotipado de todo el genoma: implicaciones de la precisión de la predicción. *Herencia* **2016**, *116*, 146–157. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
72. El-Dien, OG; Ratcliffe, B.; Klapste, J.; Porth, I.; Chen, C.; El-Kassaby, YA Implementación de la matriz de relación genómica realizada para pruebas de la familia de abetos blancos de polinización abierta para desenredar los efectos genéticos aditivos de los no aditivos. *G3-Genes Genomas Genet.* **2016**, *6*, 743–753. [\[Referencia cruzada\]](#)
73. Pérez-Rodríguez, P.; Gianola, D.; González-Camacho, JM; Crossa, J.; Manés, Y.; Dreisigacker, S.
Comparación entre modelos de regresión lineal y no paramétricos para la predicción del genoma en trigo. *G3-Genes Genomas Genet.* **2012**, *2*, 1595–1605. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
74. Jarquín, D.; Crossa, J.; Lacaze, X.; Du Cheyron, P.; Daucourt, J.; Lorgeou, J.; Piraux, F.; Guerrero, L.; Pérez, P.; Calús, M.; et al. Un modelo de norma de reacción para la selección genómica utilizando datos genómicos y ambientales de alta dimensión. *teor. aplicación Gineta*. **2014**, *127*, 595–607. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
75. Cuevas, J.; Crossa, J.; Montesinos-López, OA; Burgueño, J.; Pérez-Rodríguez, P.; de los Campos, G. Predicción genómica bayesiana con modelos kernel de interacción genotipo x ambiente. *G3-Genes Genomas Genet.* **2017**, *7*, 41–53. [\[Referencia cruzada\]](#)
76. Jarquín, D.; da Silva, CL; Gaynor, RC; Polonia, J.; Fritz, A.; Howard, R.; Battenfield, S.; Crossa, J. Aumento de la precisión de la predicción habilitada por la genómica mediante el modelado de las interacciones genotipo x medio ambiente en el trigo de Kansas. *Genoma vegetal* **2017**, *10*. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
77. Sukumaran, S.; Jarquín, D.; Crossa, J.; Reynolds, M. Las precisiones de predicción habilitadas por Genomic aumentaron en modelado de la interacción genotipo x ambiente en trigo duro. *Genoma vegetal* **2018**, *11*. [\[Referencia cruzada\]](#)
78. López-Cruz, M.; Crossa, J.; Bonnett, D.; Dreisigacker, S.; Polonia, J.; Jannink, JL; Singh, RP; Autrique, E.; de los Campos, G. Mayor precisión de predicción en ensayos de mejoramiento de trigo usando un modelo de selección genómica de interacción marcador x ambiente. *G3-Genes Genomas Genet.* **2015**, *5*, 569–582. [\[Referencia cruzada\]](#)
79. Sukumaran, S.; Crossa, J.; Jarquín, D.; Reynolds, M. Modelos de predicción basados en pedigrí con interacción genotipo x ambiente en ensayos multiambientes de trigo del CIMMYT. *Ciencia de cultivos* **2017**, *57*, 1865–1880. [\[Referencia cruzada\]](#)
80. Zhong, SQ; Dekkers, JCM; Fernando, RL; Jannink, JL Factores que afectan la precisión de la selección genómica en poblaciones derivadas de múltiples líneas consanguíneas: un estudio de caso de cebada. *Genética* **2009**, *182*, 355–364. [\[Referencia cruzada\]](#)

81. Wu, X.; Lund, MS; Sol, D.; Zhang, Q.; Su, G. Impacto de las relaciones entre los animales de prueba y de entrenamiento y entre los animales de entrenamiento sobre la confiabilidad de la predicción genómica. *J. Anim. Criar. Gineta.* **2015**, *132*, 366–375. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
82. Thavamanikumar, S.; Dolferus, R.; Thumma, BR Comparación de modelos de selección genómica para predecir el tiempo de floración y el número de granos de espiga en dos poblaciones de doble haploide de trigo hexaploide. *G3-Genes Genomas Genet.* **2015**, *5*, 1991–1998. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)



© 2019 por los autores. Licenciario MDPI, Basilea, Suiza. Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de Creative Commons Attribution (CC BY) licencia (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).