

Reproducción: Plantas, Moderno

JB Holland, Universidad Estatal de Carolina del Norte, Raleigh, NC, EE. UU.

Publicado por Elsevier Inc.

Glosario

Epistasia La dependencia de los efectos de un gen en el estado de un gen diferente en el mismo organismo.

Selección genómica El uso de una gran cantidad de marcadores genéticos en todo el genoma para predecir los valores genéticos de plantas que aún no han sido cultivadas ni probadas.

Germoplasma El material que representa la diversidad genética disponible para un programa de mejoramiento, a menudo almacenado como semillas o esquejes de plantas vegetativas o mantenido en viveros vivos.

Desequilibrio de ligamiento Alelos en diferentes genes que ocurren en individuos con mayor o menor frecuencia que

esperados por casualidad están en desequilibrio de ligamiento; más precisamente, esto se denomina 'desequilibrio de fase gamética' porque no requiere un enlace físico en un cromosoma común.

Selección asistida por marcadores Selección de marcadores de ácido desoxirribonucleico previamente identificados como vinculados o dentro de alelos deseados en genes que controlan rasgos importantes.

Loci de rasgos cuantitativos (QTL) Una región cromosómica asociada con la variación de un rasgo cuantitativo.

Desarrollo histórico de los métodos de fitomejoramiento

La diversidad de los sistemas de apareamiento en las plantas

Los sistemas de apareamiento en las plantas son muy diversos, mucho más que en los animales vertebrados. Algunas especies de plantas tienen un comportamiento de apareamiento exclusivo o principalmente cruzado ("alógamo") forzado o promovido por los cromosomas sexuales (como los animales domésticos), mecanismos de autoincompatibilidad o separación espacial/temporal del desarrollo de flores masculinas y femeninas.

Por lo general, estas especies tienen características morfológicas y de desarrollo que representan adaptaciones a la dispersión del polen por insectos y viento. Principalmente, las especies cruzadas tienden a tener estructuras de población similares a muchas especies animales, caracterizadas por niveles más altos de diversidad genética dentro de las poblaciones, niveles más altos de heterocigosidad dentro de los individuos y más carga genética (alelos recesivos que reducen la aptitud cuando son homocigotos). Muchas especies de árboles y forrajes perennes tienen sistemas de apareamiento y estructuras de población cruzadas (Richards, 1997), al igual que la mayoría de los cultivos frutales (Janik, 2006). Muchos cultivos de hortalizas anuales y algunos cereales como el maíz también son predominantemente cruzados (Allard, 1960).

Por el contrario, muchas otras especies de cultivos importantes son principalmente especies anuales autofecundadas ("autógamas"). Muchas especies autofecundadas tienen características morfológicas/de desarrollo que promueven la autopolinización (como mantener las flores cerradas hasta después de la liberación del polen) y, a menudo, carecen de las características florales "llamativas" de las especies polinizadas por insectos/animales. Las especies autofertilizadas tienden a tener niveles significativamente más bajos de variación genética dentro de las poblaciones, menor heterocigosidad dentro de los individuos y, en general, sufren poca depresión endogámica, presumiblemente porque gran parte de su carga genética fue purgada durante la evolución del sistema de apareamiento por autofertilización. La mayoría de los cultivos de gramíneas de cereales (como el trigo y el arroz) y los cultivos anuales de leguminosas de semilla (como la soja, el frijol común, el guisante y el maní), y una serie de otros cultivos importantes (incluidos el tomate, el tabaco, el algodón, la lechuga y la pimienta) son predominantemente autopolinizados (Allard, 1960).

Otro grupo más de plantas se reproduce por medios asexuales y sexuales (en proporciones variables). Los cultivos importantes en esta categoría incluyen la papa, la batata, la caña de azúcar y muchas gramíneas perennes (Ortiz et al., 2006; Wu et al., 2006).

Muchos cultivares ornamentales son híbridos interespecíficos estériles y necesariamente se propagan asexualmente. La propagación asexual puede ocurrir de forma natural mediante la propagación de estructuras de tallo, como los rizomas, o mediante semillas producidas asexualmente ('agamospermia' o 'apomixis'). La apomixis ocurre cuando se forman semillas viables en ausencia de reproducción sexual (Richards, 1997). Más allá de los mecanismos naturales para la reproducción asexual, los humanos han ideado métodos para propagar partes vegetativas de plantas (por esquejes de tallos o tubérculos, injertos o incluso cultivo de tejidos). El injerto tiene raíces profundas (por así decirlo) en la agricultura y era conocido por los antiguos (Janik, 2006). Los cítricos son un ejemplo interesante que demuestra la flexibilidad reproductiva que puede poseer incluso un solo grupo de plantas. Los árboles de cítricos se autopolinizan de forma natural, pero también pueden cruzarse fácilmente, por lo general formando semillas a partir de la reproducción sexual. Sin embargo, algunos tipos de Citrus también producirán semillas asexualmente, que representan copias clonales de la planta materna. Algunas formas de Citrus producirán embriones tanto sexuales como asexuales dentro de la misma semilla (Richards, 1997). Más allá de esta variabilidad natural en el modo reproductivo de los cítricos, los fitomejoradores han ideado métodos de propagación asexual desde la propagación clonal de un genotipo mediante el injerto de esquejes vegetativos hasta la producción artificial de nuevos híbridos mediante fusiones celulares (Gmitter et al., 2009).

Estas divisiones de sistemas de apareamiento y tipos de cultivares no siguen relaciones filogenéticas; todos los tipos pueden ocurrir (ya menudo lo hacen) dentro de una familia taxonómica (Richards, 1997). Por ejemplo, la familia de las gramíneas, Poacea, contiene grupos de fecundación cruzada, autofecundación y reproducción asexual (Richards, 1997). Además, la mayoría de las especies de gramíneas perennes se pueden propagar vegetativamente y algunas gramíneas también se reproducen de forma apomítica. Para los fitomejoradores, el comportamiento reproductivo de una especie es casi siempre el determinante crítico del método de mejoramiento que se empleará más comúnmente para mejorar los cultivos (Allard, 1960). Así, los mejoradores de soja (miembro de la

familia de las eudicotiledóneas) y el trigo sembrado en primavera (familia de las monocotiledóneas). utilizan métodos de cultivo mucho más similares que los que utilizarán el trigo y mejoradores de maíz (ambos monocotiledóneas). Tal vez más dramáticamente, métodos de mejoramiento utilizados para algunas especies de árboles forestales (principalmente cruzados, y con una atención sustancial prestada a las medidas de las plantas individuales y sus conocidas relaciones de pedigrí con otros árboles) son fundamentalmente más como métodos de cría de animales que los métodos de cría de trigo.

Además, de la misma manera que los sistemas reproductivos de las plantas determinan en gran medida la estructura genética de las poblaciones naturales, el sistema reproductivo también es el más importante. factor en la determinación de la estructura genética predominante de cultivos. El sistema de apareamiento tiene dos impactos importantes en el cultivo. escribe. **Primero, el sistema de apareamiento tiene un efecto crítico en la relación entre heterocigosidad y vigor en la especie.** (Allard, 1960; Richards, 1997). **Principalmente especies cruzadas dependen de la heterocigosidad (tener dos copias distintas de un gen) para proteger a la planta de los efectos de mutaciones recesivas nocivas. Por lo tanto, la mayoría de las especies cruzadas exhiben un vigor y una aptitud notablemente reducidos cuando se entrecruzan (depresión por consanguinidad), y mayor vigor cuando se cruzan con plantas no relacionadas del mismo especie (vigor híbrido). Por el contrario, las especies que se autofecundan tienen adaptado a una constitución genética caracterizada por una alta homocigosidad, con mutaciones desfavorables y letales consistentemente expuestas fenotípicamente.** La autofecundación parece han evolucionado a partir de la fertilización cruzada en muchos linajes de plantas cuando los efectos perjudiciales de la consanguinidad fueron superados por las ventajas de no tener que depender de una planta separada para polen, ya que podría ser importante en la colonización de hábitats geográficamente aislados, por ejemplo (Stebbins, 1974). El segundo gran impacto del sistema de apareamiento en los tipos de cultivos es su efecto sobre la eficiencia económica de la propagación de cultivos y diseminación. Por ejemplo, incluso predominantemente autofecundado especies pueden exhibir cierto vigor híbrido, por lo que los cultivos F1 podrían ser una estructura genética óptima en términos de vigor. Sin embargo, estos

las especies también tienden a tener estructuras florales y polinización comportamiento que maximiza la autofecundación y dificulta la fecundación cruzada. Por ejemplo, mientras que el cruce natural del maíz tiene flores masculinas y femeninas separadas que facilitan emasculación fácil para la producción de semillas híbridas, la emasculación manual de especies que se autofecundan requiere mucho tiempo y requiere experiencia significativa para desempeñarse bien sin dañar los órganos femeninos. En algunas especies, esto ha sido superado hasta cierto punto por la esterilidad masculina genética o química sistemas, pero incluso entonces, estas especies tienden a arrojar relativamente poco polen, por lo que puede ser necesaria la polinización manual y una mayor proporción de plantas progenitoras masculinas y femeninas para producir semillas, aumentando los costos de producción de semillas (Li y Yuan, 2010; Wilson, 1984).

En resumen, los métodos de fitomejoramiento y los tipos de cultivos pueden caracterizarse aproximadamente de acuerdo con el sistema reproductivo predominante de la especie. El resultado de esto es que el La estructura genética de los cultivos se puede clasificar según el nivel de heterocigosidad (diversidad genética dentro de la planta) y heterogeneidad (diversidad genética entre plantas; Figura 1). La Figura 1 es una simplificación excesiva, pero captura el patrón grande de la estructura genética de la población en diferentes tipos de cultivos. Muchos variedades autóctonas más antiguas (mantenidas en la finca por los agricultores durante largos períodos de tiempo) contienen una diversidad genética sustancial. En En el caso de las especies cruzadas, esta diversidad es el resultado natural de la recombinación genética que ocurre con cada generación de producción de semillas. En el caso de las especies que se autofecundan, la diversidad es resultado de una mezcla de semillas de distintas líneas puras resultantes de la endogamia recurrente acentuada por cruzamientos ocasionales a generar nueva variabilidad (Allard, 1999). Gran parte del impulso de el fitomejoramiento moderno ha sido hacia la uniformidad dentro cultivos, lograda aislando líneas puras en el especies autofecundadas, o mediante la creación de especies uniformes pero altamente cultivos F1 heterocigotos en algunas especies de polinización cruzada. Como ya mencionado, algunas especies predominantemente endogámicas son

Nivel de variación genética entre plantas dentro de la misma variedad	Nivel de variación genética (heterocigosidad) entre pares de cromosomas homólogos dentro de la misma planta	
	Altamente homocigoto	Altamente heterocigoto
Uniforme	<div>Cultivos de línea pura</div> <div>Moderno arroz, trigo, soja; tomate mas viejo</div>	<div>Cultivos híbridos F1</div> <div>Maíz moderno, tomate, algo de arroz, muchas verduras modernas</div> <div>Cultivos propagados clonalmente</div> <div>Frutales, papa, ornamentales</div>
	<div>Variedades de población de razas locales de especies consanguíneas</div> <div>Arroz, trigo, variedades locales de semillas de leguminosas</div>	<div>Cultivos sintéticos</div> <div>Cultivos forrajeros, poblaciones forestales mejoradas</div> <div>Landraces de especies exogámicas</div> <div>Maíz, algunas variedades de hortalizas</div> <div>Poblaciones naturales</div> <div>Especies de bosques y pastizales no mejorados</div>

Figura 1 Clasificación de los tipos de cultivos según la diversidad genética entre las plantas dentro de un cultivar y la heterocigosidad dentro de una planta.

representado por los cultivares F1 modernos a pesar de las dificultades en la producción de semillas, como una forma de capturar el vigor híbrido (que puede ser limitado) y, quizás más importante, para combinar más fácilmente los atributos favorables de diferentes líneas parentales (p. ej., al combinar la resistencia a enfermedades con características de calidad de la fruta).

Al igual que con los métodos de mejoramiento, los tipos de cultivares están determinados en gran medida por el sistema de apareamiento y no por la agrupación taxonómica de las especies, razón por la cual la [Figura 1](#) no sigue un patrón filogenético. La estructura genética predominante en la mayoría de los cultivares de pastos de cereal como el trigo es una variedad de línea pura altamente homocigota y altamente homogénea, mientras que los cultivares de maíz (un pasto de cereal cruzado) son a menudo híbridos F1 altamente heterocigotos.

El concepto de heredabilidad

Los antiguos domesticadores y criadores de plantas consiguieron enormes ganancias a partir de la selección sin comprender los mecanismos biológicos subyacentes a la herencia. Sin embargo, la clave de este éxito fue comprender que los hijos tienden a parecerse más a sus padres que a individuos no emparentados. Por lo tanto, seguramente fue intuitivo para los antiguos fitomejoradores usar semillas de plantas más deseables para sembrar la próxima generación. Mucho menos intuitiva fue la intuición de Darwin de que la selección natural, si se repite durante muchas generaciones, podría resultar en la aparición de nuevas especies (Darwin, 1859). Darwin desarrolló su teoría del origen de las especies por selección natural con una comprensión totalmente incorrecta de los mecanismos de herencia (Darwin, 1859). Sin embargo, entendió correctamente que la mayoría de los rasgos relacionados con la aptitud son hasta cierto punto heredables de padres a hijos. Así, en ausencia de una comprensión de la genética, el concepto de herencia por sí solo es suficiente para una selección efectiva y para una comprensión básica de la evolución de las especies.

La síntesis de los conceptos darwinianos de evolución por selección natural con la genética de Mendel enriqueció enormemente nuestra comprensión tanto de la evolución como de la genética. Los desarrollos recientes en biología del genoma han tenido un impacto similar en estas áreas de la ciencia. El fitomejoramiento moderno es un campo de la ciencia aplicado naturalmente integrador, en el que los mejoradores aprovechan la comprensión de la herencia, la expresión de rasgos y la dinámica de la población para diseñar medios más eficientes y efectivos de mejoramiento de cultivos. De manera similar, los fitomejoradores aplican herramientas y tecnologías (desde la genómica, la informática, la estadística, la ingeniería agrícola, etc.) en la medida en que su aplicación ayude a mejorar las respuestas de selección con una inversión fija de tiempo y recursos. Por lo tanto, mientras que una simple comprensión de la herencia permitió cambios dramáticos en los cultivos durante miles de años, los fitomejoradores modernos esperan que una mejor comprensión de los detalles específicos de la herencia de rasgos importantes y la aplicación de herramientas que permitan una discriminación más precisa entre la utilidad potencial de diferentes plantas acelerarán en gran medida la tasa de ganancia de la selección. De hecho, la historia reciente sugiere que los fitomejoradores han logrado ganancias más dramáticas en los últimos 100 años en algunos cultivos que las que ocurrieron anteriormente en escalas de tiempo mucho más largas. Los cambios en el potencial de rendimiento, la tolerancia al estrés y la estructura genética de la población de maíz representan una buena

ejemplo de este fenómeno (Duvick et al., 2004; van Heerwaarden et al., 2012).

Johannsen, quien estudió la herencia del tamaño y el peso del frijol (Allard, 1960; Johannsen, 1903, 1911), dio un gran paso hacia el fitomejoramiento moderno y demostró que las poblaciones de frijol eran una mezcla de distintas líneas puras, y que la selección entre esas líneas resultarían en cambios hereditarios. Es importante señalar que, aunque también hubo variación entre las plantas dentro de una línea pura, la selección dentro de las líneas no tuvo efecto en los valores medios de la progenie. Se dio cuenta de que esto se debía a que hay dos componentes de variación 'fenotípica' observable: (1) variación 'genotípica' debido a diferencias en la composición genética, y (2) variación debido a factores ambientales. Dentro de una línea pura, casi no hay variación genotípica; por tanto, la variación observada se debe casi en su totalidad a diferentes reacciones de un genotipo común a condiciones ambientales variables. Las diferencias entre las líneas puras se deben tanto a las diferencias genotípicas como a las ambientales, por lo que alguna proporción de esas diferencias contribuirá a una respuesta a la selección en la progenie. Esta distinción entre causas de variación genéticas y no genéticas fue fundamental para proporcionar una base científica sólida para la selección. Dejó en claro que las diferentes estructuras de población tenían diferentes niveles de variación genética y que la selección tendría más efecto en las estructuras de población con más variación genética. Además, al distinguir la importante contribución de los efectos ambientales a los fenotipos observables, las ideas de Johannsen llevaron a los mejoradores a considerar más cuidadosamente cómo reducir la contribución de las diferencias ambientales entre las plantas bajo selección, de modo que las selecciones estuvieran determinadas más por la variación del genotipo que por factores ambientales no hereditarios, variación.

Después de los primeros experimentos críticos que demostraron que los rasgos que varían continuamente pueden surgir como resultado de la acción combinada de múltiples genes y el medio ambiente (East, 1910, 1916), Fisher (1918) formuló un modelo genético estadístico que dividió el efecto general de los genotipos en el efectos 'aditivos' (promedio) de sus genes componentes, interacciones de dominancia entre las dos copias (alelos) del mismo gen en un individuo e interacción epistática entre alelos en diferentes genes. Este modelo condujo a una formulación de la variación genotípica en una población como la suma de la variación debida a los efectos aditivos, de dominancia y epistáticos de los genes componentes.

La importancia de distinguir conceptualmente los diferentes componentes de la variación genotípica heredable fue enfatizada por Lush (1945), quien acuñó el término "heredabilidad" para referirse a la proporción de variación fenotípica total observada para algún rasgo en una población que es heredable. Usando los términos del modelo de Fisher, Lush demostró que solo la variación genética aditiva contribuye a la variación genética hereditaria (Lush, 1940). La razón de esto es que en los organismos cruzados diploides, cada padre aporta uno de los dos alelos en cada gen en una descendencia. Por lo tanto, la interacción de dominancia entre los dos alelos portados por un padre en un locus no se transmite a su descendencia; los efectos de dominancia contribuyen a la variación entre los individuos, pero no a la similitud entre padres e hijos. Entonces, si la varianza genotípica total (σ^2_G) de una población se compone de variación aditiva (σ^2_A) y dominancia (σ^2_D) (y por simplicidad ignorando los efectos epistáticos)

($\bar{y}_2 = \bar{y}_A + \bar{y}_D$), entonces la varianza fenotípica total se compone de estos componentes más la varianza ambiental:

$$\bar{y}_2 = \bar{y}_A + \bar{y}_D + \bar{y}_E$$

La proporción de esa variación fenotípica total que es heredable es la heredabilidad (h^2):

$$h^2 = \frac{\bar{y}_A}{\bar{y}_2} = \frac{\bar{y}_A}{\bar{y}_A + \bar{y}_D + \bar{y}_E}$$

Lush (1940) se refirió a esto como la definición estrecha de heredabilidad; ahora se conoce comúnmente como 'heredabilidad en sentido estricto' (Falconer y Mackay, 1996) para distinguirla de una definición más amplia de heredabilidad ('heredabilidad en sentido amplio'):

$$h^2 = \frac{\bar{y}_2}{\bar{y}_2} = \frac{\bar{y}_A + \bar{y}_D}{\bar{y}_A + \bar{y}_D + \bar{y}_E}$$

(Falconer y Mackay, 1996).

Estas dos medidas tienen interpretaciones claras y distintas.

La heredabilidad en sentido amplio es la proporción de la variación fenotípica total que se debe a las diferencias genotípicas y se refiere a la distinción hecha por Johanssen entre variación genotípica y fenotípica. La heredabilidad en sentido estricto tiene un significado muy importante para los mejoradores porque indica cuán efectiva será la selección; en poblaciones cruzadas, la respuesta a la selección (R) se puede predecir como $R = \frac{1}{2} Sh^2$, donde S es el diferencial de selección (la diferencia entre el promedio de los individuos seleccionados y la población total). La respuesta a la selección se refiere a la diferencia entre los valores del fenotipo de la progenie derivados de los padres seleccionados en comparación con lo que se esperaría que fuera la media de la población si no hubiera ocurrido la selección (y todos los padres o una muestra aleatoria de padres hubieran contribuido por igual a la siguiente generación).

La definición de heredabilidad en sentido estricto de Lush se considera el estándar de oro en genética cuantitativa debido a su relación directa con la respuesta a la selección (Falconer y Mackay, 1996). Nótese, sin embargo, que Lush (un criador de animales) concibió la selección actuando sobre valores de animales diploides individuales sin posibilidad de autofecundación. Esta es precisamente la situación que consideran los criadores de animales y los genetistas cuantitativos humanos, de modo que las desviaciones de esta definición se consideran indeseables y un abuso del término.

heredabilidad Desafortunadamente, para los fitomejoradores, la diversidad reproductiva de plantas discutida previamente causa inmediatamente problemas con la definición de heredabilidad (Nyquist, 1991).

Además, la poliploidía polisómica de algunos cultivos importantes (p. ej., patata, alfalfa, fresa, muchos forrajes y pastos para césped) también crea estragos en la definición de heredabilidad. Finalmente, la unidad de medida en muchos programas de fitomejoramiento es el valor de producción total o promedio de una línea o familia cultivada en poblaciones densas, de modo que la medición de valores individuales es difícil o sin sentido; el resultado es que el estimador apropiado de la heredabilidad en estas situaciones no es la verdadera heredabilidad en sentido estricto, sino una medida de la heredabilidad de los valores familiares medios o totales (Falconer y Mackay, 1996; Nyquist, 1991).

Ampliación de la heredabilidad a la poliploidía y el apareamiento complejo Sistemas de Plantas

Para demostrar la naturaleza más complicada de la heredabilidad en las plantas que puede surgir incluso en el caso de cruzamiento lejano regular similar a la situación de cría de animales, considere primero un caso relativamente simple de un tetraploide tetrasómico como la papa. Cada planta lleva cuatro copias homólogas de cada tipo de cromosoma (en lugar de dos copias como en los diploides). Esto significa que el valor genotípico de una planta de papa es la suma de los efectos de cuatro alelos en el locus, más todas sus posibles interacciones. Cada par de alelos puede tener una interacción de dominancia similar al caso de los diploides, sin embargo, también existe la posibilidad de interacciones de orden superior entre los alelos en un solo locus: las interacciones de tres y cuatro vías de los alelos. Sería una simplificación útil ignorar las interacciones de orden superior; desafortunadamente, evidencia sustancial indica que las interacciones alélicas de orden superior tienen un fuerte efecto sobre el rendimiento y el vigor en autotetraploides como la papa (Mendoza y Haynes, 1974) y la alfalfa (Groose et al., 1989). Incluso si uno pudiera ignorar todas las interacciones alélicas de orden superior en un cultivo como la papa, considere que en la reproducción sexual regular, cada padre tetraploide aporta dos alelos por locus a cada descendiente. Por lo tanto, un efecto de dominancia debido a la interacción de dos alelos puede transmitirse de padres a hijos, lo que implica que cierta proporción de la variación genética de dominancia debe admitirse como parte de la definición de heredabilidad en este sistema (Holland, 2001; Levings y Dudley, 1963).

La situación se vuelve más complicada cuando introducimos los sistemas reproductivos más complejos de las plantas (Nyquist, 1991). Considere más a fondo la situación de mejoramiento de la papa descrita anteriormente. Una planta de patata puede cruzarse sexualmente para generar una progenie exogámica, que puede someterse a una selección basada en el fenotipo, un concepto similar a un esquema de cría de animales. Sin embargo, la utilidad de un toro de ganado seleccionado en un programa de reproducción lechera radica en su capacidad de aparearse con madres para generar hijas que puedan usarse en la producción lechera. Por lo tanto, su valor genético realmente está determinado por sus efectos genéticos aditivos, porque todas sus hijas portan solo uno de sus alelos. Por el contrario, si un mejorador de papa identifica una planta particularmente superior, esa planta puede propagarse vegetativamente mediante esquejes de tubérculos, y los agricultores pueden usar esos pedazos de tubérculos en la producción. Por tanto, la respuesta a la selección en este caso implica todo el genotipo de la planta que se propaga clonalmente, incluidos todos sus efectos aditivos y de dominancia. Entonces, la respuesta a esta selección es una función de la heredabilidad en sentido amplio, no la heredabilidad en sentido estricto en este caso.

En el otro extremo, un método de mejoramiento típico en las especies que se autofecundan es hacer un cruce entre dos padres varietales y luego cruzar la progenie de ese apareamiento hasta una homocigosidad casi completa. En un programa de mejoramiento genético, la selección puede aplicarse en cada generación de este proceso. Obsérvese que la proporción de heterocigosidad disminuye a la mitad con cada generación, de modo que las interacciones de dominancia se vuelven progresivamente menos importantes y una mayor parte de la variación aditiva se reparte entre linajes endogámicos que dentro, hasta que se llega a la situación de variación genotípica repartida completamente entre (y no entre linajes). dentro) líneas puras encontradas por Johanssen. Modelado de la contribución de la variación aditiva a

la variación genotípica entre y dentro de las líneas en cada generación es simplemente una función del nivel de consanguinidad. Sin embargo, modelar los componentes no aditivos de la herencia que contribuyen a la variación entre y dentro de las líneas bajo generaciones intermedias es bastante complicado (Cockerham, 1983) y medir esos componentes es extremadamente difícil (Edwards y Lamkey, 2002). En tal caso, la medida adecuada de heredabilidad depende de qué

generaciones se consideran las 'unidades de selección' y cuáles son consideradas las 'unidades de respuesta'. En el caso más simple, una muestra de líneas endogámicas completamente homocigotas de un cruce puede ser evaluados, y sólo las mejores líneas seleccionadas. Si esas mejores líneas luego se propagan como cultivares y se consideran el final producto de ese ciclo de reproducción, entonces la heredabilidad en esta situación es una función de la variación genotípica total entre líneas completamente homocigóticas (que incluye el doble de varianza aditiva como en la población exogámica, sin dominancia varianza, pero posiblemente otros componentes genéticos de orden superior de varianza). Por lo tanto, es completamente apropiado en esta situación usar un estimador de heredabilidad que no coincida con el de Lush heredabilidad en sentido estricto. En situaciones donde las líneas seleccionadas se entrecruzan para formar una nueva población reproductora, que a su vez puede ser consanguíneo, el estimador de heredabilidad apropiado depende también de la generación de las líneas seleccionadas como la generación de las líneas de progenie. Por esta razón, plante los criadores harían bien en etiquetar claramente sus estimaciones de heredabilidad en términos de las 'unidades de selección' y las 'unidades de respuesta' a la que se aplican (Holland et al., 2003).

Mejora de la ganancia de la selección

Para la heredabilidad de un rasgo dado, existe la posibilidad de mejorar la ganancia de la selección aumentando el diferencial de selección (S en la ecuación anterior). Esto se puede lograr ya sea seleccionando menos individuos, más extremos de la población o haciendo crecer una muestra de población más grande para un número fijo de personas seleccionadas. Sin embargo, existe una compensación entre tener que aumentar los recursos para evaluar muestras de población frente a los efectos perjudiciales de la consanguinidad y la reducción de las ganancias a largo plazo de la selección que puede ocurrir cuando el número de individuos seleccionados es demasiado pequeño. Más Los programas de mejoramiento de plantas maduras tienen más o menos un cantidad de recursos de evaluación y también algún número objetivo de individuos seleccionados en cada etapa, tal que la proporción de individuos seleccionados no puede variarse ampliamente sin dificultad. Una excepción a esto son algunos programas de mejoramiento comercial bien capitalizados para algunos cultivos importantes, como programas comerciales de mejoramiento de maíz, que han aumentado sustancialmente en escala en los últimos años (Crosbie et al., 2006) como un medios para aumentar las ganancias anuales de la selección de una manera muy competitivo mercado de venta de semillas.

Debido a que los cambios dramáticos en el diferencial de selección son a menudo tan costoso como para ser inviable, los fitomejoradores se han centrado intensamente en el aumento de la heredabilidad de rasgos importantes como un medios alternativos para mejorar la ganancia de la selección. Sigue de la definición de heredabilidad que cuanto mayor sea la proporción de variación genética aditiva a la variación fenotípica total, mayor será la respuesta esperada de la selección. los la variación genética aditiva es una función inherente de un

población y generación de endogamia. Por lo tanto, los El mejorador tiene dos formas generales de aumentar la heredabilidad de un rasgo. Una es concentrar la cría en poblaciones que tienen más variación genética. La otra es reducir tanto como posible las contribuciones no genéticas a la variación fenotípica. Las poblaciones con mayor variación genética generalmente tienen mayor respuesta a la selección, por lo que una estrategia obvia es crear poblaciones con mayor variación genética. Hay dos impedimentos para esto. En primer lugar, la dificultad para identificar aquellos cruces de mejoramiento que producen poblaciones con mayor valor genético varianza antes de que sean evaluados, como métodos para predecir variación de la progenie basada en el rasgo parental o diferencias genéticas tienen una confiabilidad limitada (Hung et al., 2012b). En segundo lugar, los criadores por lo general se enfrentan a un compromiso entre la variación genética de un población y su valor medio, porque en la cría de élite materiales, la mayor parte de la variación se produce en la dirección de un rendimiento reducido. Los criterios para seleccionar entre poblaciones incluyen la estadística de utilidad que incorpora tanto la población media y su varianza (Melchinger, 1987; Schnell, 1983) y el valor medio de las mejores familias de una población en algún percentil consistente (Goodman, 1965), pero, nuevamente confiable los valores de estas estadísticas están disponibles solo después de que se hayan evaluado las poblaciones. Cuando la cría de élite local falta suficiente variación favorable, pueden ser necesarios cruces entre fuentes locales y exóticas de germoplasma (quizás incluyendo parientes silvestres) para incorporar el genes deseados en un programa de mejoramiento. Retrocruzamiento recurrente materiales locales o puede ser necesaria una planificación a más largo plazo para tales estrategias para tener éxito.

La reducción de las contribuciones ambientales a la variación fenotípica es una vía para mejorar la ganancia de la selección que los criadores a menudo pueden implementar sin mayor dificultad.

Para los propósitos de esta discusión, es bueno distinguir variación debido a diferencias macroambientales (tales como la diferencia de desempeño promedio de una población entre diferentes lugares o a lo largo de los años) de la variación debido a variación microambiental que ocurre dentro de un determinado Combinación de año y ubicación. Además, al criar las poblaciones se evalúan a través de macroambientes, el posibilidad de interacción genotipo por ambiente (diferencias en el desempeño relativo de las variedades entre ambientes) debe ser considerado (Figura 2). Una estrategia común de reproducción es para evaluar un conjunto de familias a través de múltiples entornos y seleccionar en función de su rendimiento medio. cada familia es probado en todos los entornos de tal manera que todos los medios familiares son promediado sobre todos los efectos del macroambiente, eliminando el efectos macroambientales de la variación fenotípica de significa familia. (Incluso si faltan algunos datos de algunos entornos, aún se pueden estimar valores medios que toman en cuenta tener en cuenta los efectos del macroambiente para que la comparación de genotipos no se vea influida por los efectos del macroambiente). La heredabilidad de las diferencias de medias familiares entre entornos es

$$h^2 = \frac{\sigma^2_{\text{f}}}{\sigma^2_{\text{f}} + \sigma^2_{\text{e}}}$$

donde la varianza genética entre familias, σ^2_{f} es alguna función de la varianza aditiva que depende del tipo de familias

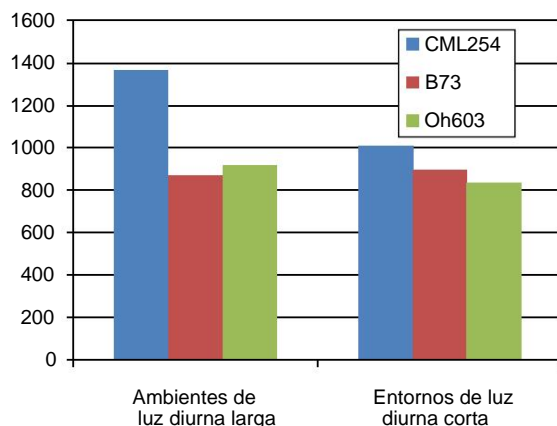


Figura 2 Ejemplo de interacción genotipo-ambiente: tiempo térmico hasta la floración de tres líneas endogámicas de maíz cultivadas en ambientes de luz diurna larga o corta. La clasificación relativa del tiempo de floración para las tres líneas cambia entre estos dos grupos de ambientes. En este caso particular, las diferencias genéticas en la sensibilidad al fotoperíodo entre líneas determina sus reacciones a diferentes fotoperíodos.

y su nivel de consanguinidad, σ^2_{GE} es el genotipo por ambiente es la $\frac{1}{2}$ varianza de interacción, $\frac{1}{2}$ varianza microambiental promedio dentro del ambiente, e es el número de ambientes utilizados para la evaluación y r es el número de repeticiones por familia por ambiente. Esta ecuación muestra que la capacidad hereditaria y, en consecuencia, la ganancia esperada de la selección, a menudo se puede aumentar aumentando el número de entornos de prueba e. Si el criador incluye entornos demasiado

distinto, sin embargo, el componente de variación genotipo-por-ambiente puede aumentar y abrumar al componente de variación genética, causando que la heredabilidad disminuya. En tales situaciones, vale la pena identificar subconjuntos de ambientes más homogéneos y dividir el programa de reproducción para seleccionar familias que sean superiores dentro de las regiones, en lugar de continuar buscando familias que sean superiores en toda la gama de macroambientes (Ceccarelli, 1989). ; Simmonds, 1991).

Otro componente de la ecuación de heredabilidad sobre el que el mejorador puede ejercer cierto control es el

variación microambiental del entorno (también conocida como variación del error experimental). Como se ve en la ecuación anterior, la contribución de este componente al denominador de la heredabilidad se puede reducir aumentando el número de entornos de prueba o el número de repeticiones en cada entorno. Existe una compensación casi directa de recursos entre aumentar el número de repeticiones evaluadas y el número de genotipos únicos que se pueden probar. Afortunadamente, los mejoradores pueden aprovechar los diseños experimentales y los métodos de análisis estadístico que pueden ayudar a reducir la variación del error experimental sin requerir recursos de prueba adicionales. El mayor desafío para controlar el error experimental en los ensayos de mejoramiento es la gran cantidad de genotipos que se evaluarán. Con muchos genotipos para evaluar, el tamaño físico total del campo requerido para sembrarlos a menudo se vuelve tan grande que los microambientes de las parcelas pueden volverse bastante diferentes en el campo de prueba. Por lo general, la calidad del suelo puede variar tanto en el campo que comparar el rendimiento de una variedad cultivada en un lado del campo con una variedad cultivada en el otro lado

el otro lado mide más la diferencia en la calidad del suelo que el potencial de rendimiento genético. El buen manejo del cultivo es fundamental para minimizar tales efectos, pero los diseños experimentales que rompen todo el campo requerido para una sola replicación completa de las entradas en los subbloques también pueden ayudar significativamente. Los diseños de celosía, alfa, aumentado, p-rep y fila-columna son especialmente útiles (Cullis et al., 2006; Patterson y Williams, 1976; Williams et al., 2011; Wolfinger et al., 1997). Además del diseño experimental mejorado, los métodos más nuevos que intentan modelar los efectos espaciales sobre los errores experimentales pueden contribuir significativamente a mejorar la respuesta a la selección (Brownie et al., 1993; Gilmour et al., 1997; Qiao et al., 2004; Smith et al., 2005).

Más allá de cambiar el diferencial de selección y la heredabilidad, el mejorador tiene una vía adicional a través de la cual puede mejorar la respuesta a la selección: reducir el tiempo requerido para realizar un ciclo de selección. Los cultivos anuales pueden evaluarse solo para una generación por año en su entorno de producción objetivo. Los criadores pueden utilizar invernaderos o viveros fuera de temporada (en lugares tropicales/subtropicales o en el hemisferio norte/sur opuesto donde las estaciones están compensadas) para obtener generaciones adicionales por año. Desafortunadamente, los invernaderos y los viveros fuera de temporada no son útiles para evaluar el potencial de rendimiento en los entornos de producción objetivo. La selección dirigida a algunos rasgos con un control genético simple (como los principales genes de resistencia a enfermedades) puede ser eficaz, pero en su mayor parte, los invernaderos y los viveros fuera de temporada son más útiles para hacer avanzar las generaciones de mejoramiento (como la autofecundación, el retrocruzamiento o la creación de nuevos híbridos). combinaciones para mejoramiento o prueba) sin selección. Esto por sí solo es útil, pero no aumenta directamente el número de ciclos de selección por año. Sin embargo, acelerar el retrocruzamiento puede permitir a los mejoradores introducir más rápidamente nuevos genes o transgenes de resistencia a enfermedades en antecedentes genéticos de élite, especialmente si pueden seleccionar fácilmente la presencia del gen deseado mediante pruebas de ácido desoxirribonucleico (ADN) o fenotipos simples. Lewis y Kernodle (2009) demostraron un método elegante para reducir drásticamente el tiempo de floración en el tabaco mediante la transformación con un promotor del tiempo de floración y el uso de estos tipos de floración rápida como objetivos para retrocruzar un gen deseado de. Después de la última generación de retrocruzamiento, el mejorador puede seleccionar contra el transgén de tiempo de floración y para que el gen objetivo recupere el gen deseado en el antecedente genético del progenitor élite con su fenotipo de floración normal. Los fitomejoradores han buscado otras formas de utilizar estas generaciones adicionales cultivadas fuera de sus entornos de producción objetivo, y más adelante en este artículo, un enfoque reciente que utiliza solo la información del marcador de ADN para realizar la selección en estos entornos. sera discutido.

Otra forma de reducir el tiempo requerido para llevar a cabo un ciclo de selección es el uso de haploides dobles en especies donde se crean líneas puras como parte del programa de mejoramiento (Forster y Thomas, 2005). Los haploides dobles requieren técnicas especiales, como cultivo de antera/polen, cruzamiento amplio, rescate de embriones y stocks de inductores. El esfuerzo requerido para obtener un número suficiente de progenie haploide doble en algunos casos ha limitado la utilidad de los haploides dobles. En el maíz, sin embargo, el mejoramiento doble haploide ha pasado de ser un enfoque poco utilizado a un método generalizado en el maíz comercial.

programas de mejora en la última década. Esto fue el resultado del desarrollo de stocks genéticos que combinan una frecuencia relativamente alta de inducción de haploides como polinizador con un marcador de color simple que permite una rápida discriminación visual entre progenie diploide, haploide y cruzada para hacer que la recuperación de haploides de nuevos cruces sea relativamente simple, y eficiente (Rober et al., 2005). Los métodos patentados para duplicar eficientemente el número de cromosomas de un gran número de plantas haploides probablemente también hayan hecho una contribución importante a este método de mejoramiento.

Nuevas Técnicas Estadísticas de Selección

Las estadísticas han sido durante mucho tiempo una herramienta importante para el fitomejoramiento; las mejoras en el diseño experimental han aumentado la eficiencia de la selección, como se señaló en la sección Mejora de la ganancia de la selección. Cuando los experimentos están bien diseñados y ejecutados, los análisis estadísticos relativamente simples a menudo pueden eliminar gran parte de la influencia de macro y micro elementos extrínsecos, efectos ambientales a partir de los valores medios de los genotipos. Sin embargo, para manejar efectos de campo espacial no aleatorios, es posible que se necesiten modelos más complejos. Dichos modelos relajaron los supuestos del análisis de varianza de mínimos cuadrados ordinarios estándar, como el supuesto de que los efectos de error se distribuyen de manera uniforme e independiente entre las parcelas de prueba. En cambio, se podría probar un modelo que, por ejemplo, modele los efectos del error en un par de parcelas con una correlación que es mayor para las parcelas adyacentes y disminuye en magnitud a medida que las parcelas consideradas están más distantes físicamente. Sin embargo, para realizar un análisis de este tipo se requiere un cambio del análisis estándar de técnicas de varianza a modelos lineales mixtos. El análisis de modelos lineales mixtos es más intensivo desde el punto de vista computacional y requiere software especializado; el poder de cómputo y el software necesarios no estuvieron ampliamente disponibles para los fitomejoradores hasta hace aproximadamente 20 años.

El enfoque de modelos lineales mixtos ha ampliado considerablemente la gama de modelos que pueden probarse para experimentos de fitomejoramiento. Un ejemplo es el modelado de efectos de error residual correlacionados espacialmente, como se acaba de mencionar. También se pueden aplicar modelos más complejos a conjuntos de datos de prueba de múltiples entornos, como permitir que cada entorno tenga una cantidad única de varianza de error experimental, que es un modelo más realista que la restricción de un error común.

varianza asumida por el análisis tradicional de varianza. Un cambio importante en el concepto de varianza de la interacción genotipo-ambiente ha sido fomentado por la capacidad de modelar de manera flexible diferentes formas de tales interacciones usando modelos mixtos. Un ejemplo que parece particularmente atractivo es un modelo que permite que cada ambiente exprese una cantidad diferente de variación genotípica y permite que cada par de ambientes tenga una correlación única entre los valores fenotípicos. Esto permite que el mejorador identifique fácilmente qué pares de ambientes producen respuestas fenotípicas similares a partir de un conjunto común de genotipos, y qué pares de ambientes producen respuestas fenotípicas no relacionadas o tal vez incluso negativamente correlacionadas. Esto ayuda a los mejoradores a seleccionar conjuntos óptimos de ambientes de prueba que capturarán la mayor cantidad posible de ambientes en la región de producción objetivo, y puede ayudar a determinar si el programa de mejoramiento debe dividirse para

seleccione para diferentes subconjuntos de genotipos adaptados a subconjuntos ambientales específicos.

Sin embargo, ajustar modelos mixtos más complejos no es simplemente un ejercicio académico para capturar mejor los efectos no genéticos en los experimentos. El modelo mixto tiene una base filosófica diferente para los efectos que se consideran aleatorios (lo que significa que son muestras extraídas al azar de una población más grande de efectos) versus fijos (lo que significa que los efectos estudiados son los de interés directo y no se supone que extraerse de alguna población de referencia más grande). El efecto práctico de tratar los genotipos como aleatorios en el modelo mixto es que su valor genético se predice con el mejor predictor lineal no sesgado (BLUP) en lugar de estimarse con el mejor estimador lineal no sesgado (BLUE), como un valor medio (Robinson, 1991). Los BLUP y los BLUE pueden clasificar los genotipos de manera diferente, porque los BLUP incorporan un factor de reducción que los acerca más a la media de la población general que sus respectivos BLUE. La cantidad de reducción depende de la heredabilidad del rasgo (los rasgos de mayor heredabilidad tienen menos reducción) y la cantidad de información disponible para un genotipo en particular. Por ejemplo, si a un genotipo le faltan datos de la mayoría de los ambientes en un ensayo multiambiente, pero tiene un fenotipo atípico basado en una pequeña cantidad de datos disponibles, su BLUP se reducirá hacia la media con más fuerza que los genotipos con más datos. Esta es una especie de penalización para aquellos genotipos a los que les faltan más datos, y conduciría a que sea menos probable que sean seleccionados sobre la base de BLUP, incluso si su valor AZUL medio los hubiera clasificado muy alto. El análisis de modelo mixto explica las diferencias entre entornos en términos de diferentes varianzas de error, cantidad de varianza genética, correlación con otros entornos, etc., de modo que el efecto de los datos faltantes en la reducción depende del entorno del que faltan los datos. Es importante destacar que, para fines prácticos de reproducción, los BLUP tienen una mayor precisión que los valores medios, por lo que se espera que la selección en BLUP dé como resultado una mejor respuesta a la selección (Piepho et al., 2008).

Mejores predicciones lineales imparciales que incorporan pedigrí Información

Otra mejora clave que los modelos mixtos y BLUP han comenzado a brindar a los programas de fitomejoramiento es su capacidad para incorporar información sobre las relaciones entre líneas y plantas individuales en el grupo de fitomejoramiento. Esta metodología fue iniciada por Henderson (1974) y ampliamente adoptada en el mejoramiento animal antes de que los fitomejoradores comenzaran a reconocer su utilidad y aplicabilidad a los problemas del fitomejoramiento (Ber Nardo, 1996; Panter y Allen, 1995). Los fitomejoradores reconocieron durante mucho tiempo que las líneas estrechamente relacionadas tienen respuestas fenotípicas similares, pero la metodología BLUP de Henderson permitió la incorporación precisa de estimaciones cuantitativas de similitud genética basadas en la cantidad de pedigrí compartido entre cada par de líneas o individuos en las predicciones del valor genético (Lynch y Walsh, 1998). La importancia de este método es aprovechar la información fenotípica observada en cada línea para mejorar las predicciones de otras líneas con las que están relacionadas (Piepho et al., 2008). Extendiendo esta idea aún más, Bernardo (1996) mostró que los fitomejoradores podrían mejorar

la eficiencia de sus programas probando inicialmente un diverso subconjunto de líneas, luego predecir el valor genético de todos esos líneas, más el valor de las líneas no probadas utilizando las relaciones de pedigrí conocidas entre las líneas probadas y no probadas y el método BLUP. Las líneas con los valores predichos más altos (ya sea que se analicen directamente o no) podrían entonces identificarse para su posterior análisis. evaluación, concentrando así los recursos de prueba en líneas con las mejores posibilidades de ser superior. Este concepto ha evolucionado más recientemente en la selección genómica (ver la sección Uso Marcadores genéticos en programas de selección), donde el concepto de la predicción del valor de cría se ha refinado aún más a través de la aplicación de información de marcadores genéticos.

Nuevas fuentes de germoplasma

Una premisa básica del fitomejoramiento es que la respuesta a la selección se produce por el aumento de las frecuencias alélicas favorables, y disminución simultánea de frecuencias alélicas desfavorables en acervos genéticos de cría. A la larga, el fitomejoramiento que es eficaz debería reducir la variabilidad genética en las poblaciones reproductoras. Esto plantea un problema para los criadores: el progreso de la selección depende de la variación genética en las poblaciones reproductoras, pero tal progreso tiende a reducir finalmente tal variación.

La mayoría de los cultivos sufrieron importantes cuellos de botella genéticos durante el proceso de domesticación ([Tanksley y McCouch, 1997](#)). La domesticación tiende a imponer una fuerte selección para el tipo de domesticación: para los cultivos de cereales, por ejemplo, la característica de no desgrane simplifica enormemente la cosecha y fue fuertemente seleccionado para muchas especies ([Harlan, 1992](#)). La domesticación también impuso una selección significativa de rasgos como la pérdida de latencia de semillas y tamaño de semillas en cultivos de semillas, reducción de espinas y aristas, y sabor y tamaño de frutos en cultivos frutales ([Allard, 1999](#)). En cultivos alopoliploides como el trigo y la avena, ocurrieron múltiples cuellos de botella: las hibridaciones interespecíficas y la subsiguiente duplicación cromosómica ocurrió naturalmente, pero estos son eventos muy raros que involucran a una población muy pequeña tamaños, y luego fueron seguidos por la población típica cuello de botella durante la domesticación ([Sears, 1969](#)). Esto explica el nivel bastante bajo de variación genética en el trigo en comparación con otros cultivos ([Cox y Wood, 1999](#)). Actuando contra este cuello de botella de la domesticación, el flujo de genes subsiguiente entre especies silvestres y domesticadas simpátricas ([van Heerwaarden et al., 2011](#)) y selección humana para fenotipos muy diversos (como las formas de plantas dramáticamente diferentes de repollo señalado por [Darwin \(1859\)](#) y para la adaptación a entornos muy diferentes ([Allard, 1999](#); [Ruiz et al., 2008](#); [Wallace y marrón, 1988](#)). Mutación, recombinación genética, apareamiento sistema, y el tamaño de la población también fueron factores importantes en dando forma a los diversos niveles de variación genética entre cultivos.

Los bancos de semillas y los depósitos de germoplasma representan un importante recurso genético que contiene alelos que han sido eliminados de los modernos grupos de mejoramiento de élite, pero que pueden tener cierto valor para la agricultura moderna ([Tanksley y McCouch, 1997](#)). Los principales desafíos del uso de materiales de bancos de germoplasma son un falta de información relevante sobre las características que pueden ser de uso para un programa de mejoramiento particular y la vinculación de alelos favorables a muchos alelos generalmente desfavorables en las cercanías genes en los antecedentes genéticos no adaptados de la mayoría de los recursos de germoplasma. [Harlan y de Wet \(1971\)](#) propusieron una

clasificación de las plantas cultivadas desde el punto de vista de su utilidad práctica para los programas de fitomejoramiento. En su sistema, los taxones se organizan en primarios, secundarios y terciarios. acervos genéticos. El acervo genético primario consiste en todos los taxones que son totalmente interfértil con las especies cultivadas; el gen secundario el grupo incluye taxones que se pueden cruzar con las especies cultivadas pero producen híbridos con baja fertilidad o cromosoma pobre emparejamiento; el acervo genético terciario incluye aquellos taxones cuyos híbridos con las especies cultivadas son letales o completamente estériles, por lo que técnicas especializadas como el rescate de embriones y se requiere la duplicación de cromosomas para obtener cualquier fertilidad en la progenie ([Harlan y de Wet, 1971](#)). Esta clasificación hace hincapié en que la mayoría de los cruces de cría deben restringirse a el acervo genético primario para tener la mayor probabilidad de éxito de recuperando un cultivar mejorado. Sin embargo, incluso dentro de la acervo genético primario de la mayoría de los cultivos, hay grandes diferencias en adaptación, productividad, aceptabilidad para producción comercial y carga genética. Por lo tanto, los criadores generalmente intentarán incorporar diversidad de materiales ya mejorados que son distintos de su acervo genético de élite, pero carecen de problemas de adaptación o aceptabilidad. Donde tales materiales no portan los alelos favorables deseados, los criadores deben acceder germoplasma menos adaptado y espera necesitar generaciones adicionales para romper los enlaces genéticos desfavorables y puede necesitar usar técnicas de retrocruzamiento para reducir la contribución general del donante de la diversidad. A pesar de estas dificultades, hay amplia evidencia de que las fuentes 'exóticas' de germoplasma dentro del El acervo genético primario se puede usar de manera efectiva para mejorar el gen de élite. Incluso para rasgos altamente poligénicos como el rendimiento ([Goodman, 2004](#); [Simmonds, 1993](#); [Tanksley y McCouch, 1997](#)).

Para especies como el trigo, que sufrió severos cuellos de botella durante su evolución, el acervo genético primario puede no llevar la variación genética necesaria para rasgos específicos. Se ha hecho un esfuerzo sustancial en la transferencia de resistencias a enfermedades y plagas de los acervos genéticos secundarios y terciarios en trigo, lo que resultó en el desarrollo de numerosas técnicas especializadas para recuperar la progenie de cruces amplios, inducir la recombinación y recuperar tipos cultivados estables que llevan genes diana deseados ([Friebe et al., 1996](#); [Jiang et al., 1993](#)). Estos enfoques, en particular el uso del acervo genético terciario, requieren un compromiso a más largo plazo para proceder con éxito desde cruces iniciales con un cultivar agrónomicamente aceptable que exprese el rasgo de interés.

En general, el uso de acervos genéticos secundarios y terciarios es restringida a la introgresión de uno o unos pocos genes de un padre donante particular. El objetivo de los programas de introgresión es recuperar una variedad que porta los genes diana de el padre donante sino como poco material genético de ese donante como sea posible. Esto generalmente se logra a través de retrocruzamientos repetidos con el padre cultivado élite recurrente, pero si el La estructura cromosómica del donante es demasiado diferente de la progenitor cultivado, los segmentos cromosómicos alrededor del objetivo Es posible que el gen no se aparee bien y que se suprima la recombinación. Sin una recombinación adecuada, incluso muchas generaciones de el retrocruzamiento puede dar como resultado el mantenimiento de grandes segmentos cromosómicos que portan muchos genes que, además de los gen objetivo, es probable que sean indeseables ([Young y Tanksley, 1989](#)).

Programas de introgresión destinados a introducir genes de el acervo genético secundario y terciario es más probable que sea

exitoso en especies poliploides. Abundan los ejemplos exitosos de este trabajo para diversos poliploides como el trigo, la papa y la caña de azúcar (Jansky y Peloquin, 2006; Jiang et al., 1993; Simmonds, 1993), pero no se conocen, por ejemplo, en el maíz diploide (a pesar de algunos esfuerzos) (Harlan y de Wet, 1977). Esto es el resultado de la mayor capacidad de los genomas poliploides para "amortiguar" los efectos nocivos de las grandes introducciones cromosómicas y los desequilibrios que se producen durante tales esquemas de reproducción.

El uso de tecnologías transgénicas (transformación de genes) también se puede considerar como parte del conjunto de herramientas para introducir genes del acervo genético terciario. La transformación genética ha ampliado el acervo genético terciario (al menos para algunos cultivos) para incluir todas las especies vivas, por lo que, por ejemplo, el gen que codifica una proteína tóxica para los insectos lepidópteros podría transferirse de la bacteria *Bacillus thuringiensis* a las plantas de cultivo (Koziet et al., 1993; Perlak et al., 1990). La transformación genética también se considera a veces la herramienta definitiva para la introducción.

gression, ya que solo el gen objetivo deseado se introduce en el cultivo cultivado, eliminando conceptualmente el arrastre de enlace acompañante de los segmentos cromosómicos circundantes del donante. Desafortunadamente, en la mayoría de los cultivos, la transformación se lleva a cabo de manera más eficiente con variedades inferiores más antiguas (porque se regeneran mejor a partir del cultivo de tejidos), lo que requiere retrocruzar el transgén de la variedad anterior a la élite.

Uso de marcadores genéticos en programas de selección

La revolución de la genómica ha proporcionado numerosas tecnologías que facilitan el análisis rápido de la variación de secuencias en los cultivos.

Los cultivos como el maíz, el trigo, el arroz y la soja tienen amplios recursos genómicos que permiten el desarrollo relativamente rápido de marcadores de ADN que pueden usarse para rastrear la herencia de

posiciones cromosómicas específicas. Las tecnologías modernas de secuenciación también han contribuido al desarrollo de marcadores en muchas otras especies de plantas, pero la capacidad de crear conjuntos de marcadores que se pueden implementar fácilmente en los programas de mejoramiento a menudo requiere una comprensión más profunda de la estructura y la variación del genoma que la que existe para algunas especies.

La capacidad de analizar rápidamente la variación alélica en los marcadores de ADN puede ser de gran utilidad para los programas de fitomejoramiento. Esta tecnología es de mayor aplicabilidad inmediata para la selección de variantes genéticas deseadas que tienen efectos considerables en un rasgo importante, han sido mapeadas con precisión y precisión (con la identificación del gen causal y la variante de secuencia más útil), y para las cuales los ensayos de marcadores de ADN son más baratos, más fáciles o más rápidos que la identificación fenotípica de progenies que portan el gen deseado (Collard y Mackill, 2008; Holland, 2004; Tester y Langridge, 2010; Young, 1999).

Algunos ejemplos en los que esta condición es verdadera y para los cuales la selección asistida por marcadores se ha convertido en rutina para al menos algunos programas de mejoramiento incluyen:

- Resistencia al nematodo del quiste de la soja, un rasgo difícil de fenotipar con precisión, pero para el cual algunos genes tienen efectos importantes (Cahill y Schmidt, 2004; Young, 1999);
- Resistencias a enfermedades y tolerancia a la inmersión en arroz, abarcando un rango de dificultad para fenotipado pero para

qué genes individuales con grandes efectos se han identificado directamente o mediante un vínculo estrecho con marcadores (Collard y Mackill, 2008; Francia et al., 2005; Ismail et al., 2013);
- Numerosas resistencias a enfermedades y características de calidad de la fruta simplemente heredadas que son objeto de marcadores en los programas comerciales de mejoramiento de tomates (Foolad y Panthee, 2012);
- Genes de resistencia a enfermedades, autoincompatibilidad, calidad de frutos en varios cultivos frutales del género *Prunus* (Dirlwanger et al., 2004);

- Muchos (450) simplemente heredaron las características de resistencia a enfermedades y calidad del grano que son el objetivo de los programas públicos de mejoramiento de trigo (Dubcovsky, 2004; Eagles et al., 2001; Gupta et al., 2010; Miedaner y Korzun, 2012).

La experiencia con la selección asistida por marcadores en el mejoramiento de trigo es particularmente instructiva, ya que se ha realizado casi en su totalidad en el sector público en varios países.

Australia fue pionera en la aplicación práctica de la selección asistida por marcadores a gran escala mediante la creación de instalaciones centralizadas de genotipado para apoyar los programas de mejoramiento aplicados (Eagles et al., 2001). El gobierno federal de EE. UU. hizo lo mismo al establecer cuatro instalaciones regionales de genotipado de granos pequeños para realizar análisis de marcadores para los mejoradores del sector público y privado y al financiar un proyecto multiestatal coordinado para hacer que la selección genotípica esté ampliamente disponible para los programas de mejoramiento aplicado (Dubcovsky, 2004). Al eliminar la carga del desarrollo de marcadores y la genotipificación de cada programa de mejoramiento individual (que normalmente no tiene suficientes recursos para realizar análisis de marcadores en proporciones sustanciales de su material de mejoramiento), las instalaciones centralizadas han permitido la integración de la selección asistida por marcadores en desarrollo de cultivares en granos pequeños. El proyecto de mejoramiento asistido por marcador de granos pequeños de EE. UU. ayudó en el lanzamiento de al menos 90 cultivares.

El ejemplo del trigo también destaca la tendencia observada en los ejemplos de selección asistida por marcadores en otras especies: los marcadores específicos han sido más útiles para la selección cuando identifican alelos de efecto relativamente grande. Los principales genes de resistencia a enfermedades son el ejemplo más común de esto: la presencia de un alelo de resistencia a enfermedades en particular puede determinar completamente si una planta es resistente a una raza particular de patógeno. Además de que el gen objetivo tenga un efecto importante, los marcadores son más útiles cuando son 'diagnósticos' de un efecto fenotípico en la mayoría de los cruces de mejoramiento que se espera que segreguen para el fenotipo (Collard y Mackill, 2008; Holland, 2004). Aunque hay casos especiales en los que las relaciones de vinculación entre los marcadores vinculados y las variantes causales tienden a mantenerse

En los programas de mejoramiento, generalmente se requiere un análisis genético de alta resolución para identificar la variación de secuencia casual que subyace a los fenotipos deseados para obtener un marcador de diagnóstico (Holland, 2004).

Los marcadores han demostrado ser particularmente útiles para los programas de retrocruzamiento, en los que se puede usar un panel de marcadores para seleccionar simultáneamente el alelo deseado del padre donante, contra alelos donantes vinculados (para reducir la resistencia del enlace) y contra alelos donantes en otros cromosomas (para reducir el número de generaciones requeridas para recuperar la mayor parte del genoma original recurrente) (Chen et al., 2000; Collard and Mackill, 2008; Frisch et al., 1998; Randhawa et al., 2009).

La implementación de marcadores para la selección de manera más general en esquemas de mejoramiento típicos que involucran la generación de muchas nuevas familias de mejoramiento a partir de cruces entre numerosas líneas parentales puede ser más difícil, ya que requiere que los marcadores de diagnóstico sean ampliamente útiles y eficientes. A menudo se requiere cierto esfuerzo para determinar (en base a los pedigrís y el conocimiento previo de qué líneas fundadoras portan alelos específicos de interés) qué conjuntos de marcadores se pueden aplicar de manera fructífera para la selección en poblaciones de mejoramiento específicas.

La selección de marcadores puede ser más útil si se puede aplicar a plantas individuales (o semillas) en generaciones tempranas antes de que se haya realizado un esfuerzo sustancial en el fenotipado (Collard y Mackill, 2008). En lugar de intentar identificar una planta o plantas homocigóticas para todos los alelos marcadores deseados en las primeras generaciones (lo que requeriría tamaños de población astronómicos si el número de genes diana excede unos pocos), las estrategias de enriquecimiento de genes que seleccionan plantas que portan al menos un el alelo deseado en tantos genes como sea posible puede ser mucho más eficiente y práctico para la implementación en programas aplicados (Bonnnett et al., 2005; Wang et al., 2007). El concepto clave es usar marcadores para identificar un subconjunto de la población de mejoramiento que tiene la mayor posibilidad de portar los alelos deseados para un número de rasgos simplemente heredados, de modo que el fenotipado de campo más costoso para otros rasgos complejos de importancia agronómica pueda concentrarse en los linajes, que es más probable que resulten en un cultivar que posea la mayoría de las características deseadas. Por lo tanto, los marcadores no reemplazan las evaluaciones fenotípicas, sino que ayudan a enfocar los recursos de fenotipado en líneas que están enriquecidas con alelos favorables que afectan un subconjunto de rasgos.

En contraste con la situación en la que la expresión de rasgos está controlada en gran medida por uno o unos pocos genes y para la cual la selección asistida por marcadores puede ser muy eficiente, los rasgos con un control genético complejo han sido menos susceptibles a la selección asistida por marcadores.

Volviendo de nuevo al ejemplo del mejoramiento del trigo, un rasgo importante tanto para el rendimiento como para la calidad del grano es la resistencia a la enfermedad del tizón de la espiga por *Fusarium*. A diferencia de otras resistencias a enfermedades del trigo que están controladas en gran medida por un pequeño número de genes con grandes efectos, como la roya de la hoja y la roya del tallo, la resistencia al tizón de la espiga por *Fusarium* está bajo un control más poligénico. Numerosos genes con efectos menores contribuyen a la herencia de este rasgo y los entornos ejercen una influencia sustancial influencia en la expresión de esta enfermedad. Por lo tanto, ha sido difícil identificar con precisión las ubicaciones del genoma y los efectos de los genes subyacentes. En cambio, se han identificado regiones del genoma que contienen loci de rasgos cuantitativos (QTL) para la resistencia al tizón de la cabeza por *Fusarium*, pero estas regiones generalmente están vagamente definidas y pueden contener cientos de genes (Buerstmayr et al., 2009). Peor aún, los QTL identificados en cualquier estudio de mapeo de ligamiento a menudo tienen poca correlación con los identificados en un cruce diferente (Buerstmayr et al., 2009).

Por lo tanto, en este momento, los mejoradores tienen marcadores de diagnóstico confiables para solo un QTL de resistencia al tizón de la cabeza por *Fusarium*, que confiere solo una parte de la resistencia en algunos cruces y no tiene efecto en otros cruces (Buerstmayr et al., 2009). La situación es similar para muchas otras características complejas del trigo, como el rendimiento de grano y la resistencia al estrés abiótico (Francia et al., 2005). No hay evidencia ni razón para creer que un marcador en particular pueda ser diagnóstico de cualquier rasgo altamente poligénico en ninguna especie (Bernardo, 2008; Collard y Mackill, 2008; Holland, 2004). Las dificultades estadísticas limitan la capacidad de

refinar con precisión la posición de QTL o estimar sus efectos incluso en una familia de reproducción (Beavis, 1998; Schön et al., 2004), y la realidad biológica subyacente es que diferentes conjuntos de genes se segregan en diferentes familias de reproducción, lo que reduce el poder predictivo de marcadores QTL para la selección de rasgos complejos (Holland, 2007).

El análisis genético simultáneo de múltiples familias reproductoras que representan el rango de diversidad genética de un grupo reproductor puede identificar con mayor precisión genes específicos que controlan rasgos complejos y, al mismo tiempo, proporcionar una mejor comprensión de la distribución de efectos alélicos entre poblaciones reproductoras importantes (Holland, 2004). , 2007). El análisis de asociación y el análisis de vinculación de poblaciones múltiples conjuntas representan enfoques complementarios para el análisis genético integral de rasgos complejos.

El análisis de asociación intenta identificar variantes alélicas asociadas con la variación de rasgos en una muestra diversa de materiales de mejoramiento. Si el desequilibrio de ligamiento decae rápidamente con la distancia de secuencia física en la muestra, el análisis de asociación puede proporcionar una identificación precisa de la posición genómica de la variación de secuencia que afecta un rasgo, facilitando posiblemente la identificación de un gen causal y su variación de secuencia causal (Ersoz et al., 2007; Flint-García et al., 2005). Además de una resolución potencialmente más alta que el mapeo de ligamiento, los estudios de asociación tienen los beneficios de ser directamente aplicables a los grupos de reproducción existentes sin requerir el desarrollo de familias de mapeo especializadas y el muestreo de una mayor diversidad de alelos (Brescighello y Sorrells, 2006; Ersoz et al., 2007). ; Myles et al., 2009). Una serie de desafíos experimentales y estadísticos afectan la viabilidad del análisis de asociación, incluida la elección de entornos utilizados para medir fenotipos de germoplasma diverso muestreado de una amplia gama de zonas de adaptación, la precisión de las mediciones fenotípicas, la frecuencia del alelo causal y la capacidad de medir la variación genética del rasgo después de tener en cuenta la estructura de la población (Brescighello y Sorrells, 2006; Larsson et al., 2013; Morrell et al., 2012; Myles et al., 2009; Yan et al., 2011; Zhu et al., 2008). Si la regulación genética de un rasgo ya se comprende bien a partir del conocimiento de la bioquímica o de los sistemas modelo, un número relativamente pequeño de genes puede considerarse genes candidatos para probar su asociación con el rasgo, lo que aumenta la posibilidad de identificar un gen causal (Harjes et al., 2008; Wilson et al., 2004; Yan et al., 2010).

Sin embargo, para muchos rasgos importantes, uno tiene poca o ninguna comprensión de los genes o las vías bioquímicas que podrían estar involucradas en su expresión. En tales casos, se pueden intentar estudios de asociación de todo el genoma, mediante los cuales se prueba la asociación de un gran número de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP), con la esperanza de que algunas variantes causales estén en desequilibrio de ligamiento con al menos un SNP cada una (Huang et al., 2010, 2012; Morris et al., 2013; Olukolu et al., 2013; Wisser et al., 2011). Los estudios de asociación de todo el genoma también tienen la ventaja de que prueban la variación en las regiones no codificantes del genoma, que resultan estar sobrerrepresentadas en el conjunto de SNP asociados con la variación de rasgos en algunos casos (Li et al., 2012).

El análisis conjunto de vinculación de poblaciones múltiples combina información de varias poblaciones cruzadas biparentales relacionadas para mejorar el poder y la resolución de la identificación de QTL y también para caracterizar la distribución de los efectos de los alelos en diferentes líneas fundadoras que representan una parte de la diversidad de un

piscina de cría (Blanc et al., 2006; Coles et al., 2010; Holland, 2007). Los estudios más grandes de este tipo en maíz han revelado una complejidad sustancial para la mayoría de los rasgos cuantitativos, caracterizados por numerosos genes de efectos relativamente pequeños en los que los efectos alélicos se dispersan entre las líneas fundadoras (Brown et al., 2011; Buckler et al., 2009), demostrando la inutilidad de predecir los efectos de QTL en poblaciones para rasgos altamente poligénicos.

El análisis conjunto de vínculos de poblaciones múltiples se puede integrar con el estudio de asociación de todo el genoma para combinar las ventajas de una estructura de población bien definida y la imputación precisa y económica de la variación de secuencia densa de los padres a la cartografía de las progenies desde el análisis de vínculos hasta la resolución más alta proporcionada por el análisis de asociación. (Hung et al., 2012a; Kump et al., 2011; Tian et al., 2011). Estos enfoques han permitido la identificación de SNP y otras variantes de secuencia asociadas con rasgos complejos a gran aumento, pero nuevamente revelan la complejidad sustancial de los rasgos cuantitativos al menos en el cruce de maíz, porque la mayoría de los SNP están asociados con solo una fracción muy pequeña de la variación característica observada. Por lo tanto, incluso la identificación de variantes de secuencia específicas asociadas con la variación de rasgos y su distribución en el grupo de reproducción no es suficiente para permitir una selección rentable asistida por marcadores, porque se deben analizar muchos marcadores y se espera que la respuesta a la selección en cualquier marcador sea demasiado pequeña para garantizar su selección. Sin embargo, incluso para los rasgos complejos, suele haber una distribución de los tamaños de los efectos de las variantes, y tal vez algunas variantes puedan tener efectos de magnitud suficiente para justificar su orientación para la selección de marcadores (Hung et al., 2012a). Además, el análisis de asociación aún podría aplicarse de manera fructífera a rasgos que son difíciles de fenotipar pero para los cuales es importante un número relativamente pequeño de genes (Harjes et al., 2008).

En la última década se ha desarrollado rápidamente un enfoque completamente diferente del uso de marcadores de ADN para mejorar la selección de rasgos poligénicos denominado selección genómica como una forma de abordar las deficiencias de la selección asistida por marcadores basada en QTL. Una vez más, el trabajo fundamental en esta área de mejoramiento basado en la genética cuantitativa fue realizado por criadores de animales (Hayes et al., 2009; Meuwissen et al., 2001). Los fitomejoradores se dieron cuenta de la utilidad potencial de la selección genómica y propusieron esquemas modificados que podrían integrarse en el maíz actual (Bernardo y Yu, 2007), granos pequeños (Heffner et al., 2009; Lorenz et al., 2011) y árboles forestales. (Grattapaglia y Resende, 2011) esquemas de mejoramiento.

Como ya se mencionó, los efectos de QTL para rasgos poligénicos son difíciles de estimar con precisión, y esto limita la capacidad de predicción de los modelos estadísticos de QTL incluso dentro de una sola familia de mapeo (Melchinger et al., 1998; Schön et al., 2004), y por lo tanto la respuesta potencial a la selección asistida por marcadores de QTL (Moreau et al., 1998). Los modelos QTL se crean probando cada región del genoma para asociarla con el rasgo y seleccionando solo aquellas regiones etiquetadas con marcadores que parecen tener efectos estadísticamente significativos en el rasgo. Aunque la exclusión de los marcadores que no tienen una gran significación estadística del modelo de predicción parece sensata, resulta que limita el poder predictivo de los modelos (Moreau et al., 1998).

La premisa básica de la selección genómica es que todos los marcadores deben incluirse en el modelo de predicción (Bernardo y Yu, 2007; Meuwissen et al., 2001; Xu, 2003), incluso cuando hay

más marcadores que individuos en la población de prueba! Las técnicas de regresión estándar no se pueden usar para tales modelos 'sobreajustados', por lo que se deben usar técnicas estadísticas alternativas, como el análisis bayesiano, la regresión de crestas o modelos mixtos con varianzas de marcador restringidas (Bernardo y Yu, 2007; Meuwissen et al., 2001; Xu, 2003). Los detalles de estos análisis son complejos, pero el objetivo clave de la selección genómica es predecir el valor genético de las líneas en el estudio, así como líneas con información de genotipo pero sin información de fenotipo usando el modelo de predicción (Lorenz et al., 2011). A diferencia del mapeo de QTL, los modelos de predicción no intentan estimar con precisión los efectos de cada región del genoma, sino que sacrifican la precisión de los efectos de los marcadores individuales al sobreajustar los marcadores, pero aumentan la precisión de la predicción del valor de cría en función del valor neto de los marcadores. De esta forma, la cantidad óptima de información sobre los efectos poligénicos se extrae del conjunto de líneas con información tanto genotípica como fenotípica (el conjunto de datos de entrenamiento), proporcionando mejores predicciones para líneas con solo datos genotípicos (Heffner et al., 2009), que podría representar líneas de hermanos no probadas o progenie generada a partir de cruces entre líneas en el conjunto de datos de entrenamiento. Sin embargo, no se espera que los modelos de selección genómica proporcionen estimaciones precisas de los efectos de regiones específicas del genoma en los rasgos.

La propuesta original de Bernardo y Yu (2007) para implementar la selección genómica estaba en el contexto de un programa de mejoramiento comercial de maíz, en el cual la selección genómica recurrente podría llevarse a cabo durante varios ciclos en semillas o plántulas en viveros fuera de temporada. Se podrían crear modelos de selección genómica separados para cada familia cruzada biparental, lo que maximiza la consistencia de las relaciones de enlace entre marcadores y genes causales durante varios ciclos de selección. Incluso cuando las predicciones de marcadores genómicos de fenotipos son menos precisas que las evaluaciones fenotípicas directas, la selección genómica puede producir mayores ganancias por unidad de tiempo al permitir ciclos adicionales de selección en semillas individuales o plantas en viveros fuera de temporada (Heffner et al., 2011a, 2010; Lorenzana y Bernardo, 2009; Massman et al., 2013).

Un uso alternativo de la selección genómica es el desarrollo de modelos de predicción que abarquen líneas derivadas de muchas combinaciones parentales diferentes en lugar de un solo cruce (Crossa et al., 2010; Heffner et al., 2010; Zhong et al., 2009). Los estudios de simulación y validación cruzada sugieren que esto podría funcionar (Crossa et al., 2010; Heffner et al., 2011b; Riedelsheimer et al., 2012), pero existen dificultades para combinar información entre conjuntos de germoplasma muy diversos (Lorenz et al., 2012; Zhong et al., 2009). Windhausen et al. (2012) demostraron que los modelos de predicción genómica creados mediante la combinación de diversos grupos de mejoramiento de maíz tenían una buena precisión para la predicción del germoplasma en esos mismos grupos, pero la precisión de la predicción se redujo a aproximadamente cero cuando los modelos se aplicaron a poblaciones biparentales recién creadas. Sencillamente, el conjunto de datos de entrenamiento utilizado para crear el modelo de selección genómica debe tener una estrecha relación genética con la población reproductora a la que se deriva. Exactamente qué tan cercana debe ser esta relación es todavía un tema de investigación. La disponibilidad de tales modelos de predicción a gran escala probablemente sea más útil para los programas de mejoramiento comercial con buenos recursos, donde la capacidad de generar y genotipar nuevas líneas de progenie supera la capacidad de realizar evaluaciones fenotípicas de alta calidad del rendimiento y otras características complejas. De esta manera, el potencial de reproducción de

se podrían predecir líneas que nunca se han plantado en un campo, y las líneas con valores predichos superiores podrían recuperarse del almacenamiento para futuras evaluaciones fenotípicas. Este enfoque enfatiza el gasto de preciosos recursos de pruebas fenotípicas para materiales que tienen la mejor oportunidad de ser cultivares o padres de cultivares.

La selección asistida por marcadores y la selección genómica son componentes importantes de los programas modernos de mejoramiento en muchos cultivos. El equilibrio entre el uso de recursos en marcadores de ADN para seleccionar alelos genéticos específicos, la selección genómica para seleccionar el "antecedente poligénico" y las evaluaciones fenotípicas probablemente cambiará a medida que la investigación indique la mejor aplicación de cada método de evaluación. Es probable que el equilibrio óptimo varíe entre cultivos e incluso entre diferentes programas en el mismo cultivo, ya que dependerá de la disponibilidad relativa y el costo de los recursos genómicos en comparación con las pruebas de campo.

En la medida en que las disecciones genéticas de rasgos importantes logren identificar los genes causales y las variantes de secuencia (mediante análisis de asociación, mapeo de enlaces de alta resolución u otros medios), esos alelos pueden ser objeto de selección y de incorporación en distintos grupos de germoplasma. Esta forma de 'selección directa de alelos' (Sorrells y Wilson, 1997) debería ser más eficaz para predecir el valor de los alelos en germoplasma diverso que los modelos de selección genómica, que dependen en gran medida del contexto genético en el que se definen.

Estos diferentes métodos de selección podrían combinarse identificando un subconjunto de los genes más importantes y dirigiéndolos a la selección directa de alelos, prediciendo el valor genético de alguna porción de la variación poligénica de fondo restante con un modelo de selección genómica y confiando en extensas evaluaciones fenotípicas. de un subconjunto seleccionado de líneas para tomar decisiones finales sobre lanzamientos de cultivares. Tenga en cuenta que las evaluaciones fenotípicas de alta calidad son la base de estos tres aspectos del mejoramiento moderno.

Ver también: Polinización de Cultivos. Bancos de germoplasma: pasado, presente y futuro optimista. Genómica: Mejoramiento Genético Vegetal. Revolución verde: pasado, presente y futuro. Metodologías Transgénicas – Plantas

Referencias

Allard, RW, 1960. Principios de fitomejoramiento. Nueva York: Wiley.

Allard, RW, 1999. Principios de fitomejoramiento, segunda ed. Nueva York: John Wiley e Hijos.

Beavis, WD, 1998. Análisis QTL: potencia, precisión y exactitud. En: Paterson, A. H. (Ed.), Disección molecular de rasgos complejos. Boca Ratón, Florida: CRC Press, págs. 145–162.

Bernardo, R., 1996. Mejor predicción lineal imparcial de cruce simple de maíz rendimiento. Ciencia de cultivos 36, 50–56.

Bernardo, R., 2008. Marcadores moleculares y selección de caracteres complejos en plantas: Aprendiendo de los últimos 20 años. Ciencia de cultivos 48, 1649–1664.

Bernardo, R., Yu, J., 2007. Perspectivas para la selección del genoma completo para rasgos cuantitativos en el maíz. Ciencia de cultivos 47, 1082–1090.

Blanc, G., Charcosset, A., Mangin, B., Gallais, A., Moreau, L., 2006. Poblaciones conectadas para detectar loci de rasgos cuantitativos y pruebas de epistasia: una aplicación en el maíz. Genética teórica y aplicada 113, 206–224.

Bonnett, DG, Rebetzke, GJ, Spielmeier, W., 2005. Estrategias para una implementación de marcadores moleculares en el mejoramiento de trigo. Cría molecular 15, 75–85.

Breseghello, F., Sorrells, ME, 2006. Análisis de asociación como estrategia para la mejora de rasgos cuantitativos en plantas. Ciencia de cultivos 46, 1323–1330.

Brown, PJ, Upadaya, N., Mahone, G., et al., 2011. Distintas arquitecturas genéticas para rasgos de inflorescencia masculina y femenina del maíz. PLoS Genetics 7, e1002383.

Brownie, C., Bowman, DT, Burton, JW, 1993. Estimación de la variación espacial en análisis de datos de ensayos de rendimiento: una comparación de métodos. Revista de agronomía 85, 1244–1253.

Buckler, ES, Holland, JB, McMullen, MM, et al., 2009. La arquitectura genética del tiempo de floración del maíz. Ciencia 325, 714–718.

Buerstmayr, H., Ban, T., Anderson, JA, 2009. Mapeo de QTL y selección asistida por marcadores para la resistencia al tizón de la cabeza por fusarium en el trigo: una revisión. Fitomejoramiento 128, 1–26.

Cahill, DJ, Schmidt, DH, 2004. Uso de la selección asistida por marcadores en un programa de mejoramiento para el desarrollo de productos. En Fischer, T., Turner, N., Angus, J., et al., (Eds.), New Directions for a Diverse Planet: Proceedings of 4th International Crop Science Congress. Gosford, Nueva Gales del Sur, Australia: The Regional Institute Ltd.

Ceccarelli, S., 1989. Adaptación amplia: ¿Qué tan ancha? Euphytica 40, 197–205.

Chen, S., Lin, XH, Xu, CG, Zhang, Q., 2000. Mejora de la resistencia al tizón bacteriano de 'Minghui 63', una línea restauradora de élite de arroz híbrido, mediante selección asistida por marcadores moleculares. Ciencia de cultivos 40, 239–244.

Cria de cítricos 105-134.

Cockerham, CC, 1983. Covarianzas de parientes de autofecundación. Ciencia de cultivos 23, 1177–1180.

Coles, ND, McMullen, MD, Balint-Kurti, PJ, Pratt, RC, Holland, JB, 2010. Control genético de la sensibilidad al fotoperíodo en maíz revelado por análisis conjunto de poblaciones múltiples. Genética 184, 799–812.

Collard, BCY, Mackill, DJ, 2008. Selección asistida por marcadores: un enfoque para fitomejoramiento de precisión en el siglo XXI. Transacciones filosóficas de la Royal Society B: Ciencias biológicas 363, 557–572.

Cox, TS, Wood, D., 1999. La naturaleza y el papel de la biodiversidad de cultivos. En: Wood, D., Lenne, JM (Eds.), Agrobiodiversity: Characterization, Utilization, and Management. Wallingford, Reino Unido: CAB Publishing, págs. 35–37.

Crosbie, TM, Eatington, SR, Johnson, GR, et al., 2006. Fitomejoramiento: pasado, presente y futuro. En: Lamkey, KR, Lee, M. (Eds.), Fitomejoramiento: Simposio Internacional Arnel R. Hallauer. Ames, IA: Blackwell. págs. 3-50.

Crossa, J., de los Campos, G., Perez, P., et al., 2010. Predicción de valores genéticos de caracteres cuantitativos en fitomejoramiento usando pedigrí y marcadores moleculares. Genética 186, 713–724.

Cullis, BR, Smith, AB, Coombes, NE, 2006. Sobre el diseño de ensayos de variedades de generación temprana con datos correlacionados. Revista de Estadísticas Ambientales y Biológicas Agrícolas 11, 381–393.

Darwin, C., 1859. Sobre el origen de las especies. Londres: John Murray.

Dirlwanger, E., Graziano, E., Joobeur, T., et al., 2004. Mapeo comparativo y selección asistida por marcadores en cultivos frutales de rosáceas. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de EE. UU. 101, 9891–9896.

Dubcovsky, J., 2004. Selección asistida por marcadores en programas públicos de mejoramiento: La experiencia del trigo. Ciencia de cultivos 44, 1895–1898.

Duvick, DN, Smith, JSC, Cooper, M., 2004. Cambios en el rendimiento, parentesco y diversidad genética de híbridos de maíz exitosos, 1930-2000. En: Smith, CW, Betran, FJ, Runge, ECA (Eds.), Maíz: origen, historia, tecnología y producción. Nueva York: Wiley, págs. 65–97.

Eagles, HA, Bariana, HS, Ogonnaya, FC, et al., 2001. Implementación de marcadores en el mejoramiento de trigo australiano. Revista australiana de investigación agrícola 52, 1349–1356.

East, EM, 1910. Una interpretación mendeliana de la variación aparentemente continua. Naturalista estadounidense 44, 65–82.

East, EM, 1916. Estudios sobre herencia de tamaño en Nicotiana. Genética 1, 161–176.

Edwards, JE, Lamkey, KR, 2002. Genética cuantitativa de la consanguinidad en un poblador de maíz. Ciencia de cultivos 42, 1094–1104.

Ersöz, ES, Yu, J., Buckler, ES, 2007. Aplicaciones de desequilibrio de ligamiento y mapeo de asociación en plantas de cultivo. En: Varshney, RK, Tuberosa, R. (Eds.), Mejoramiento de cultivos asistido por genómica, vol. 1. Nueva York: Springer, págs. 97–119.

Falconer, DS, Mackay, TFC, 1996. Introducción a la genética cuantitativa, cuarta ed. Essex, Reino Unido: Longman Technical.

Fisher, RA, 1918. La correlación entre parientes sobre la suposición de la herencia mendeliana. Transacciones de la Royal Society, Edimburgo 52, 399–433.

Flint-García, SA, Thulliet, AC, Yu, J., et al., 2005. Población de asociación de maíz: una plataforma de alta resolución para la disección de locus de rasgos cuantitativos. Revista de plantas 44, 1054–1064.

Foolad, MR, Panthee, DR, 2012. Selección asistida por marcadores en el mejoramiento del tomate. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31, 93–123.

Forster, BP, Thomas, WT, 2005. Haploides duplicados en genética y fitomejoramiento. *Plant Breeding Reviews* 25, 57–88.

Francia, E., Tacconi, G., Crosatti, C., et al., 2005. Selección asistida por marcadores en plantas de cultivo. Cultivo de células, tejidos y órganos vegetales 82, 317–342.

Friebe, B., Jiang, J., Raupp, W., McIntosh, R., Gill, B., 1996. Caracterización de translocaciones de trigo-alienígenas que confieren resistencia a enfermedades y plagas: Estado actual . *Euphytica* 91, 59–87.

Frisch, M., Bohn, M., Melchinger, AE, 1998. Comparación de estrategias de selección para retrocruzamiento asistido por marcador de un gen. *Ciencia de cultivos* 39, 1295–1301.

Gilmour, AR, Cullis, BR, Verbyla, AP, 1997. Contabilidad de naturales y variación extraña en el análisis de los experimentos de campo. *Revista de estadísticas agrícolas, biológicas y ambientales* 2, 269–293.

Gmitter, FG, Soneji, JR, Rao, MN, 2009. Mejoramiento de cítricos. En: Gratzel, TM (Ed.), *Mejoramiento de cultivos arbóreos en plantaciones: especies templadas*. Springer: Nueva York, NY, págs. 105–134.

Goodman, MM, 1965. Estimaciones de la variación genética en poblaciones de maíz adaptadas y exóticas. *Ciencia de cultivos* 5, 87–90.

Goodman, MM, 2004. Desarrollo de líneas endogámicas templadas utilizando germoplasma de maíz tropical: Justificación, resultados, conclusiones. *Maydica* 49, 209–219.

Grattapaglia, D., Resende, MD, 2011. Selección genómica en el mejoramiento de árboles forestales. *Tree Genetics and Genomes* 7, 241–255.

Groose, RW, Talbert, LE, Kojis, WP, Bingham, ET, 1989. Heterosis progresiva en la alfalfa autotetraploide: estudios que utilizan dos tipos de endogamia. *Ciencia de cultivos* 29, 1173–1177.

Gupta, P., Langridge, P., Mir, R., 2010. Mejoramiento de trigo asistido por marcadores: estado actual y posibilidades futuras. *Cría molecular* 26, 145–161.

Harjes, CE, Rocheford, TR, Bai, L., et al., 2008. Variación genética natural en el licopeno epsilon ciclasa aprovechada para la biofortificación del maíz. *Ciencia* 319, 330–333.

Harlan, JR, 1992. *Crops and Man*, segunda ed. Madison, WI: Sociedad Estadounidense de Agronomía.

Harlan, JR, de Wet, JMJ, 1971. Hacia una clasificación racional de los cultivos plantas Taxón 20, 509–517.

Harlan, JR, de Wet, JMJ, 1977. Vías de transferencia genética de *Tripsacum* a *Zea mays*. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de los EE. UU.* 74, 3494–3497.

Hayes, B., Bowman, P., Chamberlain, A., Goddard, M., 2009. Revisión invitada: Selección genómica en ganado lechero: Avances y desafíos. *Revista de Ciencias Lácteas* 92, 433. van Heerwaarden, J., Doebley, J., Briggs, WH, et al., 2011. Señales genéticas de origen, propagación e introgresión en una gran muestra de variedades locales de maíz.

Actas de la Academia Nacional de Ciencias de los EE. UU. 108, 1088–1092. van Heerwaarden, J., Hufford, MB, Ross-Ibarra, J., 2012. Genómica histórica del maíz norteamericano. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de los EE. UU.* 109, 12420–12425.

Heffner, EL, Jannink, J.-L., Iwata, H., Souza, E., Sorrells, ME, 2011a. **Precisión de selección** genómica para rasgos de calidad de grano en poblaciones biparentales de trigo. **Ciencia de cultivos** 51, 2597–2606.

Heffner, EL, Jannink, J.-L., Sorrells, ME, 2011b. Precisión de selección genómica usando modelos de predicción multifamiliares en un programa de mejoramiento de trigo. *Genoma vegetal* 4, 65–75.

Heffner, EL, Lorenz, AJ, Jannink, JL, Sorrells, ME, 2010. Fitomejoramiento con selección genómica: ganancia por unidad de tiempo y costo. *Ciencia de cultivos* 50, 1681–1690.

Heffner, EL, Sorrells, ME, Jannink, JL, 2009. Selección genómica para cultivo mejora. *Ciencia de cultivos* 49, 1–12.

Henderson, CR, 1974. Flexibilidad general de las técnicas del modelo lineal para toros evaluación. *Revista de Ciencias Lácteas* 57, 963–972.

Holland, JB, 2001. Epistasia y fitomejoramiento. *Reseñas de fitomejoramiento* 21, 27–92.

Holland, JB, 2004. Implementación de marcadores moleculares para rasgos cuantitativos en programas de mejoramiento: desafíos y oportunidades. En Fischer, T., Turner, N., Angus, J., et al. (Eds.), *Nuevas direcciones para un planeta diverso: Actas del 4º Congreso Internacional de Ciencias de los Cultivos*. Gosford, Nueva Gales del Sur, Australia: The Regional Institute Ltd.

Holland, JB, 2007. Arquitectura genética de rasgos complejos en plantas. *Opinión actual en Biología vegetal* 10, 156–161.

Holland, JB, Nyquist, WE, Cervantes-Martinez, CT, 2003. Estimación y interpretación de la heredabilidad para el fitomejoramiento: una actualización. *Plant Breeding Reviews* 22, 9–111.

Huang, X., Wei, X., Sang, T., et al., 2010. Estudios de asociación de todo el genoma de 14 rasgos agronómicos en variedades locales de arroz. *Genética de la naturaleza* 42, 961–967.

Huang, X., Zhao, Y., Wei, X., et al., 2012. Estudio de asociación de todo el genoma de tiempo de floración y características de rendimiento de grano en una colección mundial de germoplasma de arroz. *Genética de la naturaleza* 44, 32–39.

Hung, H.-Y., Shannon, LM, Tian, F., et al., 2012a. ZmCCT y la base genética de la adaptación de la duración del día que subyace a la propagación del maíz después de la domesticación. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de EE. UU.* 109, E1913–E1921.

Hung, HY, Browne, C., Guill, K., et al., 2012b. La relación entre la divergencia genética o fenotípica de los padres y la variación de la progenie en la población de mapeo de asociaciones anidadas de maíz. *Herencia* 108, 490–499.

Ismail, AM, Singh, EE. UU., Singh, S., Dar, MH, Mackill, DJ, 2013. El Contribución de variedades de arroz tolerantes a la inmersión (sub1) a la seguridad alimentaria en áreas de tierras bajas de secano propensas a inundaciones en Asia. *Investigación de cultivos de campo* 152, 83–93.

Janik, J., 2006. Orígenes del cultivo de frutas y mejoramiento de frutas. En: Lamkey, KR, Lee, M. (Eds.), *Fitotecnia: El Arnel. Simposio Internacional R. Hallauer*. Ames, IA: Blackwell. págs. 269-282.

Jansky, SH, Ploquin, SJ, 2006. Ventajas de las especies de *Solanum* diploides silvestres sobre los parientes diploides cultivados en programas de mejoramiento de papa. *Recursos genéticos y evolución de cultivos* 53, 669–674.

Jiang, J., Friebe, B., Gill, BS, 1993. Avances recientes en la transferencia de genes extraños en el trigo. *Euphytica* 73, 199–212.

Johannsen, W., 1903. *Ueber erblichkeit in populationen und in reinen leinen*. Jena: Gustav Fischer.

Johannsen, W., 1911. La concepción genotípica de la herencia. *naturalista estadounidense* 45, 129–159.

Koziel, MG, Beland, GL, Bowman, C., et al., 1993. Rendimiento de campo de élite plantas de maíz transgénicas que expresan una proteína insecticida derivada de *Bacillus thuringiensis*. *Biotecnología* 11, 194–200.

Kump, KL, Bradbury, PJ, Buckler, ES, et al., 2011. Estudio de asociación de todo el genoma de la resistencia cuantitativa al tizón de la hoja del sur en la población de mapeo de asociación anidada de maíz. *Genética de la naturaleza* 43, 163–169.

Larsson, SJ, Lipka, AE, Buckler, ES, 2013. Lecciones de dwarf8 sobre el fortalezas y debilidades del mapeo de asociaciones estructuradas. *PLoS Genetics* 9, e1003246.

Levings, CS, Dudley, JW, 1963. Evaluación de ciertos diseños de apareamiento para estimación de la varianza genética en alfalfa autotetraploide. *Ciencia de cultivos* 3, 532–535.

Lewis, RS, Kernodle, SP, 2009. Un método para acelerar la conversión de rasgos en el mejoramiento de plantas. *Genética teórica y aplicada* 118, 1499–1508.

Li, J., Yuan, L., 2010. Arroz híbrido: genética, mejoramiento y revisiones de mejoramiento de plantas de producción de semillas. Oxford, Reino Unido: John Wiley & Sons, Inc. 15-158.

Li, X., Zhu, C., Yeh, C.-T., et al., 2012. Contribuciones génicas y no génicas a la variación natural de los rasgos cuantitativos en el maíz. *Investigación del genoma* 22, 2436–2444.

Lorenz, AJ, Chao, SM, Asoro, FG, et al., 2011. Selección genómica en fitomejoramiento: conocimientos y perspectivas. *Avances en Agronomía* 110, 77–123.

Lorenz, AJ, Smith, KP, Jannink, J.-L., 2012. Potencial y optimización de selección genómica para la resistencia al tizón de la espiga por fusarium en cebada de seis hileras. **Ciencia de cultivos** 52, 1609–1621.

Lorenzana, RE, Bernardo, R., 2009. Precisión de las predicciones de valores genotípicos para selección basada en marcadores en poblaciones de plantas biparentales. **Genética** teórica y aplicada 120, 151–161.

Lush, JL, 1940. Correlaciones o regresiones intra-sire de la descendencia en la presa como un método para estimar la heredabilidad de las características. *Revista de ciencia animal* 33, 293–301.

Lush, JL, 1945. *Planes de cría de animales*, tercera ed. Ames, IA: Prensa colegiada.

Lynch, M., Walsh, B., 1998. *Genética y análisis de rasgos cuantitativos*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.

Massman, JM, Jung, H.-JG, Bernardo, R., 2013. Selección de todo el genoma versus selección recurrente asistida por marcadores para mejorar el rendimiento de grano y las características de calidad del rastrojo para el etanol celulósico en el maíz. *Ciencia de cultivos* 53, 58–66.

Melchinger, AE, 1987. Expectativa de medias y varianzas de cruces de prueba producidos a partir de F2 y retrocruzar individuos y sus progenies autofecundadas. *Herencia* 59, 105–115.

Melchinger, AE, Utz, HF, Schön, CC, 1998. Locus de rasgos cuantitativos (QTL) el mapeo utilizando diferentes evaluadores y muestras de población independientes en maíz revela un bajo poder de detección de QTL y un gran sesgo en las estimaciones de los efectos de QTL. *Genética* 149, 383–403.

Mendoza, H., Haynes, F., 1974. Bases genéticas de la heterosis para el rendimiento en la papa autotetraploide. *Genética teórica y aplicada* 45, 21–25.

Meuwissen, THE, Hayes, BJ, Goddard, ME, 2001. Predicción del valor genético total utilizando mapas de marcadores densos de todo el genoma. *Genética* 157, 1819–1829.

Miedaner, T., Korzun, V., 2012. Selección asistida por marcadores para resistencia a enfermedades en el mejoramiento de trigo y cebada. *Fitopatología* 102, 560–566.

Moreau, L., Charcosset, A., Hospital, F., Gallais, A., 1998. Eficiencia de selección asistida por marcadores en poblaciones de tamaño finito. *Genética* 148, 1353–1365.

Morrell, PL, Buckler, ES, Ross-Ibarra, J., 2012. Genómica de cultivos: avances y aplicaciones. *Nature Review Genetics* 13, 85–96.

Morris, GP, Ramu, P., Deshpande, SP, et al., 2013. Población genómica y estudios de asociación del genoma completo de rasgos agroclimáticos en sorgo. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de los EE. UU.* 110, 453–458.

Myles, S., Peiffer, J., Brown, PJ, et al., 2009. Mapeo de asociaciones: las consideraciones críticas cambian del genotipado al diseño experimental. *Célula vegetal* 21, 2194–2202.

Nyquist, WE, 1991. Estimación de la heredabilidad y predicción de la respuesta de selección en poblaciones de plantas. *Critical Reviews in Plant Science* 10, 235–322.

Olukolu, BA, Negeri, A., Dhawan, R., et al., 2013. Un conjunto conectado de genes asociados con la muerte celular programada implicados en el control de la respuesta hipersensible en el maíz. *Genética* 193, 609–620.

Ortiz, R., Dochez, C., Asiedu, R., Moonan, F., 2006. Reproducción vegetativa cultivos propagados. En: Lamkey, KR, Lee, M. (Eds.), *Fitomejoramiento: El Simposio Internacional Arnel Hallauer*. Ames, IA: Blackwell, págs. 251–268.

Panther, DM, Allen, FL, 1995. Uso de las mejores predicciones lineales imparciales para mejorar el mejoramiento genético para el rendimiento de la soja: I. Elección de los progenitores. *Ciencia de cultivos* 35, 397–405.

Patterson, HD, Williams, ER, 1976. Una nueva clase de diseños de bloques incompletos resolubles . *Biometrika* 63, 83–92.

Perlak, FJ, Deaton, RW, Armstrong, TA, et al., 1990. Plantas de algodón resistentes a insectos. *Biotechnología* 8, 939–943.

Piepho, H.-P., Mohring, J., Melchinger, AE, Buchse, A., 2008. BLUP para selección fenotípica en fitomejoramiento y pruebas de variedades. *Euphytica* 161, 209–228.

Qiao, CG, Basford, KE, DeLacy, IH, Cooper, M., 2004. Ventaja de los modelos de ensayo único para la respuesta a la selección en ensayos multiambientales de mejoramiento de trigo. *Genética teórica y aplicada* 108, 1256–1264.

Randhawa, HS, Mutti, JS, Kidwell, K., et al., 2009. Rápido y dirigido **introgresión de genes en cultivares populares de trigo usando** selección de fondo asistida por marcadores . *PLoS One* 4, e5752.

Richards, AJ, 1997. *Plant Breeding Systems*, segunda ed. Reino Unido: Chapman & Hall.

Riedelsheimer, C., Czedik-Eysenberg, A., Grieder, C., et al., 2012. Genómica y predicción metabólica de rasgos heteróticos complejos en maíz híbrido. *Genética de la naturaleza* 44, 217–220.

Rober, F., Gordillo, G., Geiger, H., 2005. Inducción in vivo de haploides en maíz **Rendimiento de nuevos inductores y significado de líneas haploides dobles en la reproducción híbrida.** *Maydica* 50, 275.

Robinson, GK, 1991. Ese BLUP es algo bueno: la estimación de los efectos aleatorios. *Ciencia estadística* 6, 15–51.

Ruiz Corral, JA, Puga, ND, Sánchez Gonzalez, JDJ, et al., 2008. Climatic adaptación y descriptores ecológicos de 42 razas mexicanas de maíz. *Ciencia de cultivos* 48, 1502–1512.

Schnell, FW, 1983. Probleme der elternwahl-ein überblick. *Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtleiter en Gumpenstein* 1–11.

Schön, CC, Utz, HF, Groh, S., et al., 2004. Mapeo cuantitativo de locus de rasgos basado en el remuestreo en un vasto experimento cruzado de prueba de maíz y su relevancia para la genética cuantitativa para rasgos complejos. *Genética* 167, 485–498.

Sears, ER, 1969. Citogenética del trigo. *Revisión anual de genética* 3, 451–468.

Simmonds, NW, 1991. Selección para adaptación local en un programa de fitomejoramiento . *Genética teórica y aplicada* 82, 363–367.

Simmonds, NW, 1993. Introgresión e incorporación. *Estrategias para el uso de recursos genéticos de cultivos. Revisiones biológicas* 68, 539–562.

Smith, AB, Cullis, BR, Thompson, R., 2005. El análisis de cultivar cultivar ensayos de mejoramiento y evaluación: una descripción general de los enfoques de modelos mixtos actuales. *Revista de Ciencias Agrícolas* 143, 1–14.

Sorrells, ME, Wilson, WA, 1997. Clasificación directa y selección de alelos superiores para el mejoramiento de cultivos. *Ciencia de cultivos* 37, 691–697.

Stebbins, GL, 1974. *Plantas con flores: evolución por encima del nivel de especie.* Cambridge, MA: Belknap Press.

Tanksley, SD, McCouch, SR, 1997. Bancos de semillas y mapas moleculares: Desbloqueo del potencial genético de la naturaleza. *Ciencia* 277, 1063–1066.

Tester, M., Langridge, P., 2010. Tecnologías de mejoramiento para aumentar la producción de cultivos en un mundo cambiante. *Ciencia* 327, 818–822.

Tian, F., Bradbury, PJ, Brown, PJ, et al., 2011. Estudio de asociación de todo el genoma de la arquitectura de la hoja en la población de mapeo de asociación anidada de maíz. **Genética de la naturaleza** 43, 159–162.

Wallace, HA, Brown, WL, 1988. El maíz y sus primeros padres. Ames, IA: Prensa de la Universidad Estatal de Iowa Rev.

Wang, J., Chapman, SC, Bonnett, DG, Rebetzke, GJ, Crouch, J., 2007. **Aplicación de la teoría de la genética de poblaciones y modelos de simulación para piramidar eficientemente múltiples genes a través de la selección asistida por marcadores.** *Ciencia de cultivos* 47, 582–588.

Williams, E., Piepho, H.-P., Whitaker, D., 2011. Diseños p-rep aumentados. *Revista biométrica* 53, 19–27.

Wilson, JA, 1984. Mejoramiento híbrido de trigo y desarrollo de semillas comerciales **Revisiones de fitomejoramiento.** Hoboken, NJ, EE. UU.: John Wiley & Sons, Inc. 303-319.

Wilson, LM, Whitt, SR, Ibañez, AM, et al., 2004. Disección de grano de maíz **composición y producción de almidón por asociación de genes candidatos.** *Célula vegetal* 16, 2719–2733.

Windhausen, VS, Atlin, GN, Hickey, JM, et al., 2012. Eficacia de la predicción genómica del rendimiento de híbridos de maíz en diferentes poblaciones y entornos de mejoramiento. *G3: Genes: Genomas: Genética* 2, 1427–1436.

Wisser, RJ, Kolkman, JM, Patzoldt, ME, et al., 2011. Análisis multivariado de la resistencia a enfermedades del maíz sugiere una base genética pleiotrópica e implica un gen GST. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de los EE. UU.* 108, 7339–7344.

Wollinger, RD, Federer, WT, Corderobrana, O., 1997. Recuperación de información en diseños aumentados, utilizando SAS PROC GLM y PROC MIXED. **Revista de agronomía** 89, 856–859.

Wu, K-K., Ming, R., Moore, PH, Paterson, AH, 2006. Genómica de la caña de azúcar y **cria.** En: Lamkey, KR, Lee, M. (Eds.), *Fitomejoramiento: El Simposio Internacional Arnel R. Hallauer*. EE. UU.: Blackwell Publishing, págs. 283–292.

Xu, S., 2003. Estimación de los efectos poligénicos utilizando marcadores del genoma completo. *Genética* 163, 789–801.

Yan, J., Warburton, M., Crouch, J., 2011. Mapeo de asociaciones para mejorar el mejoramiento genético del maíz (Zea mays L.). *Ciencia de cultivos* 51, 433–449.

Yan, JB, Kandianis, CB, Harjes, CE, et al., 2010. La variación genética rara en Zea mays crtrb1 aumenta el betacaroteno en el grano de maíz. *Genética de la naturaleza* 42, 322–327.

Young, ND, 1999. Una visión cautelosamente optimista para el mejoramiento asistido por marcadores. *Cria molecular* 5, 505–510.

Young, ND, Tanksley, SD, 1989. Análisis RFLP del tamaño de cromosomas **segmentos retenidos alrededor del locus Tm-2 del tomate durante el retrocruzamiento.** *Genética teórica y aplicada* 77, 353–359.

Zhong, S., Dekkers, JCM, Fernando, RL, Jannink, J.-L., 2009. Factores que afectan la precisión de la selección genómica en poblaciones derivadas de múltiples líneas endogámicas: un estudio de caso de cebada. *Genética* 182, 355–364.

Zhu, C., Gore, M., Buckler, ES, Yu, J., 2008. Situación y perspectivas de la asociación **Mapeo en plantas.** *El genoma vegetal* 1, 5–20.

Sitios web relevantes

<http://www.cgiar.org/>

Grupo Consultivo sobre Investigación Agrícola Internacional, que organiza la investigación realizada en centros de investigación internacionales sin fines de lucro. <http://www.ars-grin.gov/>

Colecciones de germoplasma del USDA, incluidas bases de datos de búsqueda de colecciones de semillas. <http://maswheat.ucdavis.edu>

Proyecto colaborativo MASwheat sobre selección asistida por marcadores en trigo, que incluye información técnica sobre protocolos de laboratorio y materiales educativos y de divulgación para el público en general. http://www.extension.org/plant_breeding_genomics

Materiales del curso en línea y breves tutoriales sobre temas específicos de extension Foundation, una red de servicios de extensión agrícola de universidades estadounidenses con concesión de tierras.

<http://www.plantbreeding.org/napb/>

Asociación Nacional de Fitomejoradores de EE. UU., incluye el boletín de fitomejoramiento.