

УДК 630*165.4:016

ГЕНОМНЫЙ ОТБОР В ЛЕСНОЙ СЕЛЕКЦИИ

А. Л. Федорков*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28*

E-mail: fedorkov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 17.08.2020 г.

Дан обзор современной зарубежной литературы по применению геномного отбора в лесной селекции. Кратко охарактеризована суть метода, использующего связь между проявлением фенотипических признаков и генетическими маркерами, в качестве которых используются однонуклеотидные замены SNP (*single nucleotide polymorphism*). Это позволяет дать геномную оценку плюсового дерева без длительного испытания по потомству в культурах, что значительно сокращает селекционный цикл. Кратко охарактеризованы селекционные программы с использованием геномного отбора для сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., сосны скрученной *P. contorta* Douglas ex Loudon, сосны приморской *P. pinaster* Aiton, сосны ладанной *P. taeda* L., ели европейской *Picea abies* (L.) Karst., ели белой *P. glauca* (Moench) Voss, ели черной *P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb., ели гибридной *P. glauca* (Moench) Voss. × *P. engelmannii* Parry ex Engelm., ели дугласии *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (Franco), эвкалипта *Eucalyptus* L'Her. и каштана *Castanea* Mill., реализуемые в Швеции, Канаде, Франции, США, Бразилии и Новой Зеландии. Показано, что геномный отбор применяется в основном для признаков роста (высоты и диаметра) и качества древесины (угол наклона микрофибрилл целлюлозы, упругость и плотность древесины и др.), а также на устойчивость к грибным болезням и насекомым-вредителям. Приведены данные об оптимальном числе ДНК-маркеров для получения надежных оценок геномного прогноза. Отмечено, что полученные оценки геномного прогноза для исследованных признаков были в целом довольно высокими. Вместе с данными о существенной экономической эффективности метода вследствие значительного сокращения селекционного цикла это свидетельствует о его перспективности в лесной селекции. Сдерживающим фактором для применения геномного отбора в нашей стране может быть недостаток испытательных культур, заложенных семьями полных sibсов. Решением проблемы может быть использование вегетативных потомств плюсовых деревьев, включенных в клонные архивы.

Ключевые слова: геномный прогноз, ДНК-маркеры, признаки качества древесины, ростовые признаки, селекционная ценность.

DOI: 10.15372/SJFS20200608

Началом работ по геномному отбору в селекции животных и растений принято считать публикацию работы Т. Н. Meuwissen с соавт. (2001) по применению этого метода в селекции крупного рогатого скота. В последнее десятилетие в зарубежной литературе опубликован ряд статей, посвященных применению геномного отбора в лесной селекции (Isik, 2014). В связи с отсутствием публикаций на эту тему в нашей стране целью работы стала подготовка краткого обзора зарубежной литературы по этому вопросу. Геномный отбор основан на связи между фенотипом и ДНК-маркерами, в качестве которых

используются однонуклеотидные замены SNP (*single nucleotide polymorphism*). При этом сканирование генома проводится с использованием чипов (матриц) с тысячами SNP (которые маркируют основные гены количественных признаков).

Информация по молекулярным маркерам позволяет дать геномную оценку селекционной ценности (*genomic estimated breeding value, GEBV*) плюсового дерева. При традиционной селекции селекционную ценность плюсового дерева (*breeding value, BV*) определяют в результате генетической оценки по потомству (семен-

ному или вегетативному) в течение длительного времени. Так, в соответствии с Приказом Минприроды РФ от 20.10.2015 № 438 (Приказ..., 2015), а это основной нормативный документ, регламентирующий проведение лесной селекции в нашей стране, предварительная генетическая оценка плюсовых деревьев в испытательных культурах производится по достижению семенными потомствами II класса возраста, а окончательная – в возрасте, соответствующем 1/2 возраста рубки. Геномный отбор позволяет исключить этот длительный этап из селекционного процесса.

Для геномного прогноза необходимы так называемая стандартная, референсная популяция или обучающая выборка (*reference population, training set*) деревьев, у которых проведена оценка фенотипических признаков, по которым ведется отбор. В лесной селекции это испытательные культуры полусибсов, полных сибсов и коллекции клонов (архивы клонов). У этих деревьев проводится секвенирование ДНК с использованием SNP-маркеров, чтобы разработать статистические прогнозные модели для определения GEBV. Надежность прогноза рассчитывают обычно на основе коэффициентов корреляции между геномной оценкой селекционной ценности (GEBV) и селекционной ценностью (BV), определенной по результатам генетической оценки по потомству в обучающей выборке (Calleja-Rodriguez et al., 2019). Кратко рассмотрим применение геномного отбора в селекционных программах лесных древесных пород.

В Швеции работы по геномному отбору проведены с двумя основными хвойными породами бореальной зоны: сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и елью европейской *Picea abies* (L.) Karst. У 694 деревьев сосны 40-летнего возраста, представляющих 183 семьи полных сибсов от контролируемого опыления, проведены секвенирование ДНК из образцов почек и хвои и геномный отбор по признакам роста (высота и диаметр) и качества древесины (угол наклона микрофибрилл целлюлозы, упругость и плотность древесины) (Calleja-Rodriguez et al., 2019). Подобное исследование выполнено в этой стране и для 1370 деревьев ели 28-летнего возраста из 128 семей полных сибсов, произрастающих на двух участках (Chen et al., 2018).

В Канаде селекционные программы с использованием геномного отбора реализуются для аборигенных древесных пород: сосны скрученной *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, ели

белой *Picea glauca* (Moench) Voss., ели черной *P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb., ели гибридной *P. glauca* (Moench) Voss. × *P. engelmannii* Parry ex Engelm., ели дугласии *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (Franco) и интродуцированной ели европейской. Для сосны скрученной в Британской Колумбии геномный отбор осуществлен в испытательных культурах, заложенных с 1984 по 2006 г. семьями полусибсов и полных сибсов; оценка фенотипических признаков (высота, угол наклона микрофибрилл целлюлозы и плотность древесины) сделана в возрасте 10 лет (Ukrainetz, Mansfield, 2020). Для ели белой надежность геномного прогноза определена с использованием 1748 деревьев (59 семей полных сибсов) в 17-летнем возрасте также для признаков роста и качества древесины (угол наклона микрофибрилл целлюлозы и плотность древесины) (Beaulieu et al., 2014). Для ели черной исследование проведено на 734 деревьях 25-летнего возраста (34 семьи полных сибсов), полученных от скрещиваний 27 родителей, произрастающих в двух пунктах с контрастными условиями. Модели геномного прогноза у этой древесной породы разработаны для ростовых (высота) и качественных признаков (угол наклона микрофибрилл целлюлозы и плотность древесины) (Lenz et al., 2017). Исследованы перспективы применения геномного отбора по высоте для гибридной ели с использованием 769 деревьев, относящихся к 25 полусибсовым семьям в 40-летнем возрасте (Ratcliffe et al., 2015). Выполнено исследование по геномному отбору на устойчивость ели европейской к местному виду насекомого – смолевки белой сосны *Pissodes strobi* W. D. Peck. Авторы этой работы обнаружили, что устойчивость к долгоносику положительно коррелировала с признаками роста (высотой и диаметром) и качества древесины (плотность и механическая упругость), что свидетельствует о перспективности отбора по комплексу признаков (Lenz et al., 2019). У дугласии геномный отбор сделан на быстроту роста (высота в 12- и 38-летнем возрасте) и плотность древесины в селекционной популяции из 1372 деревьев (37 семей полных сибсов) в Британской Колумбии (Thistlethwaite et al., 2020).

Во Франции в двух поколениях селекционной популяции (661 дерево) сосны приморской *Pinus pinaster* Aiton проведен геномный отбор на быстроту роста и качество (прямолинейность) ствола (Isik et al., 2016).

В США для проверки эффективности геномного отбора на быстроту роста (высота и

диаметр) использовали селекционную популяцию из примерно 800 деревьев сосны ладанной *Pinus taeda* L. в возрасте 6 лет, полученных путем клонирования материнских деревьев, являющихся полными сибсами от контролируемых скрещиваний 32 плюсовых деревьев (Resende et al., 2012). Для 165 деревьев сосны ладанной, полученных путем соматического эмбриогенеза полных сибсов в 5-летнем возрасте, проведен геномный отбор для признаков роста (объем ствола) и качества древесины (содержания целлюлозы и лигнина) (Zapata-Valenzuela et al., 2013). Геномный отбор использован также в селекции каштана американского (зубчатого) *Castanea dentate* (Marshall) Borkh. на устойчивость к грибной болезни типа шютте, которая почти полностью уничтожила этот вид на востоке Северной Америки (Westbrook et al., 2020). Авторы работы секвенировали ДНК гибридов каштана американского и каштана китайского *Castanea mollissima* Blume, устойчивого к болезни, полученных более 30 лет назад, а также родительских растений, установили полигенный характер устойчивости к этой болезни и наметили пути дальнейшей селекции.

В Бразилии выполнена работа по оценке надежности геномного отбора для селекционной популяции эвкалипта, включающей 90 родительских деревьев эвкалипта большого *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, 78 родительских деревьев эвкалипта Дальримпля *E. dalrympleana* Maiden и 949 их гибридов F₁ для ростовых (диаметра, высоты и объема ствола) и качественных признаков древесины (плотности древесины и выхода целлюлозы) (Tan et al., 2017).

В Новой Зеландии оценены перспективы геномного отбора на ростовые признаки (высота и диаметр), прямизну ствола и качество древесины (плотность, прочность и усушка) в селекционной популяции из 691 дерева (72 семьи полусибсов) эвкалипта блестящего *E. nitens* (H. Deane & Maiden) Maiden, представляющих потомство двух лесосеменных плантаций (Suontama et al., 2019).

Оценки надежности геномного прогноза ростовых признаков в целом были довольно высокими. У сосны обыкновенной они составили 0.73–0.81 для высоты и 0.72–0.84 для диаметра (Calleja-Rodriguez et al., 2019), у ели европейской – 0.81 для высоты (Chen et al., 2018), у сосны скрученной – 0.81–0.83 для высоты (Ukrainetz and Mansfield, 2020), у сосны ладанной – 0.63–0.74 для высоты и 0.67–0.75 для

диаметра (Resende et al., 2012) и у ели дугласии – 0.80–0.89 для высоты (Thistlethwaite et al., 2020). Несколько ниже эти оценки были у ели белой – 0.52–0.69 (Beaulieu et al., 2014), ели черной – 0.43–0.57 (Lenz et al., 2017), сосны приморской – 0.43–0.49 (Isik et al., 2016) и эвкалипта блестящего – 0.29–0.51 (Suontama et al., 2019).

Оценки надежности геномного прогноза для признаков качества древесины (0.68–0.73) сосны обыкновенной (Calleja-Rodriguez et al., 2019) были близки к значениям, полученным для ели белой – 0.71 (Beaulieu et al., 2014) и ели европейской – 0.70–0.76 (Chen et al., 2018). У ели дугласии оценки для плотности древесины составили 0.94–0.96 (Thistlethwaite et al., 2020) и у эвкалипта блестящего – 0.74–0.79 (Suontama et al., 2019). У сосны ладанной надежность прогноза составила от 0.61 до 0.83 для содержания целлюлозы и лигнина соответственно (Zapata-Valenzuela et al., 2013).

Обсуждается вопрос о числе маркеров для получения надежности прогноза, удовлетворяющей лесных селекционеров. Показано, что для сосны обыкновенной примерно одинаковые оценки надежности можно получить с использованием как 9 тыс., так и 3–4 тыс. маркеров (Calleja-Rodriguez et al., 2019). Такая же тенденция наблюдалась и у ели европейской (Chen et al., 2018), когда надежность прогноза достигала плато при числе маркеров 4–8 тыс. У ели черной заметного снижения надежности прогноза не обнаружено и при снижении числа маркеров от 5 до 1 тыс., однако при дальнейшем снижении числа маркеров до 500 надежность прогноза значительно падала (Lenz et al., 2017). Сообщается о снижении надежности прогноза, если число маркеров было ниже 5 тыс., при этом признаки с низкой наследуемостью были более чувствительны к снижению SNP-маркеров (Tan et al., 2017).

Исследование, выполненное с применением математического моделирования, показало, что при сокращении длительности селекционного цикла на 50 % эффективность отбора в расчете на 1 год удваивается, а когда селекционный цикл сокращается на 75 % – утраивается (Grattapaglia, Resende, 2011). Эти расчеты подтверждены для сосны ладанной, у которой сокращение селекционного цикла на 50 % дает повышение эффекта селекции за 1 год для диаметра на 53–92 % и высоты на 58–112 % по сравнению с традиционным отбором (Resende et al., 2012). В селекционной программе гибридной ели при сокращении селекционного цикла на 25 % повы-

шение эффекта селекции для высоты составило 106–139 % (Ratcliffe et al., 2015). У ели европейской эффективность отбора за 1 год для коэффициента упругости древесины увеличилась до 69–83 % при сокращении селекционного цикла на 50 % (Chen et al., 2018). У сосны обыкновенной для признаков роста и качества древесины при сокращении селекционного цикла на 50 % эффективность отбора за 1 год составила от 50 до 90 % (Calleja-Rodriguez et al., 2019).

В заключение отметим, что использование при геномном отборе семей полусибсов вместо полных сибсов приводит к значительному снижению точности геномного прогноза (Lenz et al., 2017; Chen et al., 2018), и это может быть сдерживающим фактором для применения этого метода в нашей стране, поскольку большая часть испытательных культур основных лесобразующих пород заложена семьями от свободного опыления. Решением проблемы может стать использование вегетативных потомств плюсовых деревьев, включенных в клоновые архивы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Приказ Минприроды РФ от 20 октября 2015 г. № 438 «Об утверждении Правил создания и выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов)». Зарег. в Минюсте РФ 12 февраля 2016 г. № 41078 [Prikaz Ministerstva prirodnykh resursov i ekologii RF ot 20 oktyabrya 2015 g. N. 438 «Ob utverzhdenii Pravil sozdaniya i vydeleniya obyektov lesnogo semenovodstva (lesosemennykh plantatsy, postoyannykh lesosemennykh uchastkov i podobnykh obyektov)». Zareg. v Minyuste RF 12 fevralya 2016 g. N. 41078 (Order of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation of October 20, 2015 N. 438 «On Approval of the Rules for the Creation and Allocation of Forest Seed Objects (Forest Seed Plantations, Permanent Forest Seed Plots and Similar Objects)». Reg. Min. Justice Rus. Fed. 12 February 2016 N. 41078) (in Russian)].
- Beaulieu J., Doerksen T. K., MacKay J., Rainville A., Bousquet J. Genomic selection accuracies within and between environments and small breeding groups in white spruce // *BMC Genomics*. 2014. N. 15. P. 1048.
- Calleja-Rodriguez A., Pan J., Funda T., Chen Z.-Q., Baisson J., Isik F., Abrahamsson S., Wu H. X. Genomic prediction accuracies and abilities for growth and wood quality traits of Scots pine, using genotyping-by-sequencing (GBS) data // *BioRxiv*. 2019.
- Chen Z.-Q., Baisson J., Pan B., Karlsson B., Andersson B., Westin J., Garcia-Gill M. R., Wu H. X. Accuracy of genomic selection for growth and wood quality traits in two control-pollinated progeny trials using exome capture as the genotyping platform in Norway spruce // *BMC Genomics*. 2018. N. 19. P. 1–16.
- Grattapaglia D., Resende M. D. Genomic selection in forest tree breeding // *Tree Genet. Genomes*. 2011. V. 7. Iss. 2. P. 241–255.
- Isik F. Genomic selection in forest tree breeding: the concept and an outlook to the future // *New Forests*. 2014. V. 45. N. 3. P. 379–401.
- Isik F., Bartholomé J., Farjat A., Chancerel E., Raffin A., Sanchez L., Plomion C., Bouffier L. Genomic selection in maritime pine // *Plant Sci*. 2016. V. 242. P. 108–119.
- Lenz P. R., Beaulieu J., Mansfield S. D., Clément S., Desponts M., Bousquet J. Factors affecting the accuracy of genomic selection for growth and wood quality traits in an advanced-breeding population of black spruce (*Picea mariana*) // *BMC Genomics*. 2017. N. 18. P. 1–17.
- Lenz P. R., Nadeau S., Mottet M.-J., Perron M., Isabel N., Beaulieu J., Bousquet J. Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in Norway spruce // *Evolut. Appl.* 2019. V. 13. Iss. 1. P. 76–94.
- Meuwissen T. H., Hayes B. J., Goddard M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps // *Genetics*. 2001. V. 157. N. 4. P. 1819–1829.
- Ratcliffe B., El-Dien O. G., Klápště J., Porth I., Chen C., Jaquish B., El-Kassaby Y. A. A comparison of genomic selection models across time in interior spruce (*Picea engelmannii* × *glauca*) using unordered SNP imputation methods // *Heredity*. 2015. V. 115. P. 547–555.
- Resende M. F., Munoz P., Acosta J. J., Peter G. F., Davis J. M., Grattapaglia D., Resende M. D., Kirst M. Accelerating the domestication of trees using genomic selection: accuracy of prediction models across ages and environments // *New Phytol.* 2012. V. 193. N. 3. P. 617–624.
- Suontama M., Klápště J., Telfer E., Graham N., Stovold T., Low C., McKinley R., Dungey H. Efficiency of genomic prediction across two *Eucalyptus nitens* seed orchards with different selection histories // *Heredity*. 2019. V. 122. P. 370–379.
- Tan B., Grattapaglia D., Martins G. S., Ferreira K. Z., Sundberg B., Ingvarsson P. K. Evaluating the accuracy of genomic prediction of growth and wood traits in two *Eucalyptus* species and their F1 hybrids // *BMC Plant Biol.* 2017. N. 17. P. 1–15.
- Thistlethwaite F. R., El-Dien O. G., Ratcliffe B., Klápště J., Porth I., Chen C., Stoehr M. U., Ingvarsson P. K., El-Kassaby Y. A. Linkage disequilibrium vs. pedigree: genomic selection prediction accuracy in conifer species // *PLoS ONE*. 2020. V. 15. N. 6. P. 1–14. e0232201.
- Ukrainetz N. K., Mansfield S. D. Assessing the sensitivities of genomic selection for growth and wood quality traits in lodgepole pine using Bayesian models // *Tree Genet. Genomes*. 2020. N. 16. Iss. 1. P. 14.
- Westbrook J. W., Zhang Q., Mandal M. K., Jenkins E. V., Barth L. E., Jenkins J. W., Grimwood J., Schmutz J., Holliday J. A. Optimizing genomic selection for blight resistance in American chestnut backcross populations: A trade-off with American chestnut ancestry implies resistance is polygenic // *Evolut. Appl.* 2020. N. 13. Iss. 1. P. 31–47.
- Zapata-Valenzuela J., Whetten R. W., Neale D., McKeand S., Isik F. Genomic estimated breeding values using genomic relationship matrices in a cloned population of loblolly pine // *G3: Genes, Genomes, Genetics*. 2013. V. 3. Iss. 5. P. 909–916.

GENOMIC SELECTION IN TREE BREEDING

A. L. Fedorkov

*Institute of Biology Komi Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Kommunisticheskaya str., 28, Komi Republic, Syktyvkar, 167982 Russian Federation*

E-mail: fedorkov@ib.komisc.ru

The literature review concerning genomic selection in forest tree breeding is given. Genomic selection is based on relationships between phenotypic traits and genetic markers (single nucleotide polymorphism, SNP). Using genomic selection it is possible to get genomic estimated breeding value of plus tree without long tree progeny testing in field and selection cycle is significantly shortened. Tree breeding programs with genomic selection for Scots pine *Pinus sylvestris* L., lodgepole pine *P. contorta* Douglas ex Loudon, maritime pine *P. pinaster* Aiton, loblolly pine *P. taeda* L., Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst., white spruce *P. glauca* (Moench) Voss, black spruce *P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb., hybrid spruce *P. glauca* (Moench) Voss. × *P. engelmannii* Parry ex Engelm., Douglas spruce *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (Franco), eucalypt *Eucalyptus* L'Her. and chestnut *Castanea* Mill. realized in Sweden, Canada, France, United States, Brazil and New Zealand are shortly described. It is shown that genomic selection is applied mainly for growth traits (height and diameter), quality traits of wood (microfibril angle, wood elasticity and density), as well resistance to fungal diseases and insects. The literature data about optimal number of DNA-markers on the accuracy of genomic prediction are presented. In general estimates of genomic prediction for traits studied were high enough. Taken together these estimates and high economic efficiency due to shortening of breeding cycle it is possible to conclude about prospects of genomic selection in forest tree breeding. The lack of progeny field tests established by full-sib families is limiting factor to apply genomic selection in our country, but clonal archives of plus trees can be used.

Keywords: *genomic prediction, DNA-markers, wood quality traits, growth traits, breeding value.*

How to cite: Fedorkov A. L. Genomic selection in tree breeding // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 6. P. 86–90 (in Russian with English abstract and references).