

WERONIKA B. ŻUKOWSKA, BŁAŻEJ WÓJKIEWICZ, ANDRZEJ LEWANDOWSKI

Selekcja genomowa w hodowli drzew leśnych – podstawowe założenia, problemy i perspektywy

Genomic selection in forest tree breeding – basic principles, problems and future prospects

ABSTRACT

Żukowska W. B., Wójkiewicz B., Lewandowski A. 2020. Selekcja genomowa w hodowli drzew leśnych – podstawowe założenia, problemy i perspektywy. Sylwan 164 (5): 384-391. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2019100>.

All tree breeders cope with the same challenge of the very long time interval of a single breeding cycle. What is more, trees are long-lived, with desirable breeding traits expressing late during their life cycle. Increasing problems with climate change, globalization or economic growth have forced us to accelerate tree breeding and improve selection precision, both of which can be achieved by genomic selection (GS). The idea of GS was introduced nearly 20 years ago as an extension of marker-assisted selection (MAS) in order to advance breeding technologies using genetic markers. Unlike MAS, which exploits only a set of marker-trait associations, GS relies on a high number of genetic markers that are spread throughout the entire length of the genome. All markers effects are assessed simultaneously in order to build a precise model that allows prediction of genetic estimated breeding value of a particular individual using genetic data only. GS has already revolutionized dairy cattle breeding resulting in remarkable improvements across multiple traits and is becoming more and more common in crop production. We now know that genetic architecture of quantitative traits is complex, but recent advances in genomics have made it possible to deal with this problem in an unprecedented way. There are certain concerns regarding GS in forest tree species that include genotype-environment ($G \times E$) interaction and the usefulness of the predictive model built up by GS in the next generation of trees. Nevertheless, experimental results obtained so far have shown that the genetic gain per unit time as well as selection precision can be substantially increased. Here we present the basic principles of GS for forest tree species, giving examples of studies carried out so far and discussing problems and future possibilities that GS may soon open up for forest tree breeders.

KEY WORDS

breeding value, genetic gain, genetic markers, marker-assisted selection, quantitative trait locus, single nucleotide polymorphism

ADDRESSES

Weronika B. Żukowska – e-mail: wzukowska@man.poznan.pl

Błażej Wójkiewicz – e-mail: bwojkiew@man.poznan.pl

Andrzej Lewandowski – e-mail: alew@man.poznan.pl

Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk; ul. Parkowa 5, 62-035 Kórnik

Wstęp

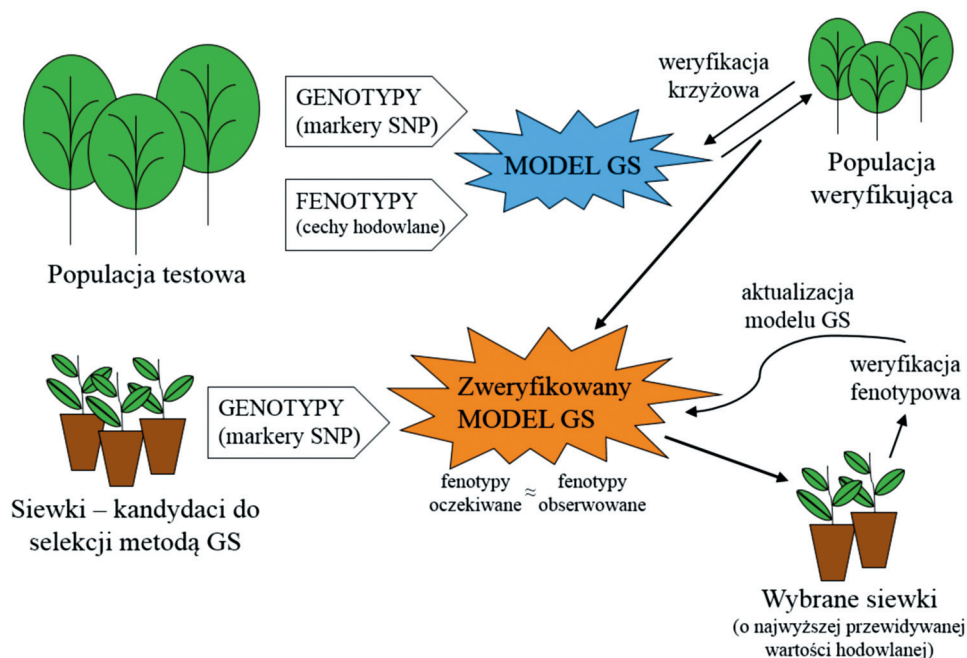
Lasy to niezwykle złożone ekosystemy, pełniące szereg funkcji: począwszy od roli gospodarczej, poprzez wiązanie dwutlenku węgla i regulację obiegu wody, ochronę przed klęskami żywiołowymi, erozją i zanieczyszczeniami przemysłowymi, skończywszy na funkcji społecznej. Drzewa są w lesie głównymi edyfikatorami, czyli organizmami kształtującymi najważniejsze właściwości środowiska w ekosystemach leśnych. Z tego powodu pełnią kluczową rolę w utrzymaniu równowagi biologicznej. W świetle obecnych zmian klimatu, globalizacji, wzrostu ekonomicznego czy też problemów związanych z ewolucją patogenów funkcja ta staje się coraz ważniejsza. Przyszła jakość, produktywność, jak i zdrowotność najważniejszych z ekonomicznego punktu widzenia gatunków drzew leśnych kształtowana jest obecnie w ramach podejmowanych działań hodowlanych. Cennym narzędziem, które może pomóc hodowcom sprostać nowym wyzwaniom, wydaje się być selekcja genomowa, której podstawowe założenia, problemy i perspektywy omówiono w niniejszym artykule.

Pojęcie i podstawowe założenia selekcji genomowej

Głównym celem hodowli drzew leśnych jest identyfikacja osobników o pożądanej wartości hodowlanej poprzez powtarzające się cykle selekcji, krzyżowania i testowania potomstwa. Zabiegi te mają prowadzić do otrzymania nasion ulepszonych pod względem genetycznym, przy maksymalizacji zysku genetycznego w jak najkrótszym czasie i jak najmniejszym koszcie [Namkoong i in. 1988]. Taki cykl trwa od kilku lat do kilku dekad, gdyż drzewa potrzebują co najmniej kilku lat, aby osiągnąć zdolność do reprodukcji. Co więcej, pożądane cechy wzrostowe i jakościowe, jak np. cechy drewna czy odporność na patogeny, często ujawniają się jeszcze później. Zapotrzebowanie na drewno wykorzystywane w przemyśle oraz jako drewno opałowe wciąż rośnie, a przy jednoczesnym ograniczeniu wykorzystania naturalnych lasów wymaga zwiększenia produkcji surowca drzewnego.

Dynamiczny rozwój genomiki, umożliwiający znalezienie tysięcy użytecznych markerów genetycznych, może istotnie wspomóc tradycyjne metody hodowli drzew leśnych poprzez znaczną redukcję czasu potrzebnego do identyfikacji osobników o pożądanej wartości hodowlanej. Selekcja genomowa (GS – genomic selection) wykorzystuje bardzo dużą liczbę markerów genetycznych gęsto pokrywających cały genom badanego gatunku w celu znalezienia powiązań między tymi markerami a poszczególnymi cechami fenotypowymi. Umożliwia rozpoznanie drzew o pożądanej wartości hodowlanej już w stadium siewki tylko na podstawie analizy ich genomu. Jest rozszerzeniem selekcji wspomaganą markerami (MAS – marker-assisted selection), jednak liczba wykorzystywanych markerów jest znacznie wyższa. Wnioskowanie prowadzone jest w oparciu o polimorfizmy pojedynczego nukleotydu (SNP – single nucleotide polymorphisms), czyli „cegiełek”, z których zbudowany jest DNA. Markery te obejmują cały genom w taki sposób, aby wszystkie loci cech ilościowych (geny kontrolujące m.in. pożądane cechy hodowlane; QTL – quantitative trait loci) były w nierównowadze sprzężeń (LD – linkage disequilibrium) przynajmniej z jednym z wykorzystanych markerów genetycznych [Goddard, Hayes 2007]. Oznacza to, że loci cech ilościowych są fizycznie powiązane z użytymi markerami SNP, co umożliwia identyfikację osobników o pożądanych cechach przy wykorzystaniu odpowiednio dużej liczby markerów genetycznych bez znajomości położenia danego QTL w genomie.

Oprócz zestawu markerów genetycznych GS wymaga tzw. populacji testowej (ryc.). Obejmuje ona co najmniej 1000-2000 osobników, które są genotypowane i fenotypowane pod kątem wszystkich pożądanych cech. Taką populację może stanowić populacja hodowlana pierwszej



Ryc.

Schemat przebiegu cyklu selekcji genomowej
Diagram of the course of the genomic selection cycle

generacji, czyli wyselekcjonowane potomstwo drzew matecznych z krzyżówek kontrolowanych lub z wolnego zapylenia. W oparciu o uzyskane wyniki buduje się model dla każdej cechy, który jest następnie sprawdzany w tzw. populacji weryfikującej (ryc.). Stanowią ją losowo wybrane osobniki, które nie weszły w skład populacji testowej [Grattapaglia 2014].

Problemy związane z selekcją genomową drzew leśnych

PODSTAWOWE CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA DOKŁADNOŚĆ TWORZONEGO MODELU. Grattapaglia [2017] wymienia trzy podstawowe czynniki wynikające z teorii genetyki populacyjnej i ilościowej, które mają wpływ na dokładność przewidywania cech fenotypowych przy wykorzystaniu selekcji genomowej: (1) efektywna wielkość populacji (N_e) i gęstość, z jaką markery genetyczne pokrywają genom, co przekłada się na poziom LD; (2) wielkość i skład populacji testowej; oraz (3) odziedziczalność badanej cechy i jej genetyczna architektura, czyli liczba loci i to, jak duży mają wpływ na analizowaną cechę.

Drzewa leśne cechują się niskim poziomem LD, co oznacza, że wymagana jest bardzo duża liczba markerów genetycznych gęsto pokrywających cały genom, aby model określony przy pomocy metod GS, przewidujący, które osobniki będą miały pożądaną wartość hodowlaną, miał wysoką skuteczność. Ważna jest także wartość N_e populacji testowej, która odpowiada liczebności idealnej populacji, w której wszystkie osobniki krzyżują się, a rozkład frekwencji alleli w efekcie działania dryfu genetycznego (zmian losowych) jest taki sam jak w analizowanej rzeczywistej populacji [Wright 1931]. Przy mniejszej wartości N_e wzrasta efekt dryfu genetycznego, a tym samym poziom LD. Aby zmaksymalizować zysk genetyczny, populacja testowa powinna mieć zatem niską wartość N_e , mieszczącą się w przedziale 10-60, do maksymalnie 100 [Grattapaglia

2014]. Należy jednak podkreślić, że fizyczna wielkość genomu nie stanowi tu ograniczenia, jak np. w przypadku gatunków szpilkowych, których genomy są bardzo duże (~20-23 miliardy par zasad, Gpz; dla porównania wielkość genomu człowieka wynosi ~3 Gpz). Wielkością decydującą jest długość fragmentu DNA podlegająca rekombinacji (zjawisko polegające na wymianie fragmentów DNA podczas powstawania gamet – plemników lub komórek jajowych), która w przypadku np. sosny taeda (*Pinus taeda* L.) i eukaliptusów (*Eucalyptus* spp.) jest porównywalna [Brondani i in. 2006; Echt i in. 2011], mimo dużo mniejszego genomu eukaliptusów w stosunku do sosen (~0,65 Gpz) [Grattapaglia 2017].

Wielkość populacji testowej (N) powinna wynosić około 1000 osobników, przy liczbie N=2000 spodziewany jest dalszy, 10-procentowy wzrost precyzji tworzonego modelu GS, głównie z powodu uwzględnienia większej liczby rzadkich, korzystnych alleli. Natomiast przy N>2000 nie obserwuje się dalszego wzrostu dokładności modelu, niezależnie od gęstości genotypowania i N_e populacji testowej [Grattapaglia, Resende 2011]. Precyzja tworzonego modelu GS rośnie również wraz ze stopniem pokrewieństwa między populacją testową a docelową [Heslot i in. 2015].

Problemem przy wysokiej liczebności populacji testowej mogą być koszty związane z pomiarem określonych cech fenotypowych. Z tego względu zaleca się wykorzystanie metod pośrednich, np. spektroskopii w bliskiej podczerwieni (NIRS – near-infrared reflectance spectroscopy) lub promieniowania rentgenowskiego, w celu oceny gęstości drewna [Baettig i in. 2017].

Kolejnym aspektem mającym wpływ na dokładność modelu GS jest sposób, w jaki dana cecha jest zakodowana w genomie. W przypadku drzew leśnych za większość cech jakościowych odpowiada co najmniej kilka QTL, są to więc cechy warunkowane poligenowo (przez wiele genów). Im więcej takich genów, tym trudniej zbudować odpowiednio dokładny model GS. Wymaga on bowiem większej liczby markerów genetycznych i populacji o niewielkiej wartości N_e . Z kolei odziedziczalność cechy ma względnie mały wpływ na precyzję modelu, przy założeniu odpowiednio dużej liczebności populacji testowej [Goddard 2009].

INTERAKCJA GENOTYP-ŚRODOWISKO (G×E) I WIEK OSOBNIKÓW. Problem interakcji między genotypem a środowiskiem jest typowy dla hodowli drzew leśnych. Kluczowy aspekt stanowi lokalizacja, a więc warunki środowiska, w jakich rośnie populacja testowa w porównaniu do populacji docelowej. El-Dien i in. [2015] wykazali jednak, że problem generowany przez interakcję G×E można zminimalizować poprzez zwiększenie liczebności populacji testowej.

Kolejna trudność związana jest z wiekiem osobników wchodzących w skład populacji testowej. W celu osiągnięcia maksymalnej skuteczności selekcja powinna być przeprowadzona w wieku, kiedy drzewa są zwykle ścinane, jednak aby przyspieszyć cykl hodowlany, selekcjonuje się je szybciej. O możliwości wcześniejszej selekcji decyduje korelacja między cechami w okresach juwenilnym i dojrzałym. Im jest ona słabsza, tym później należy przeprowadzić pomiary cech fenotypowych, tak aby zbudowane na ich podstawie modele GS miały wystarczająco wysoką wiarygodność. Badania wykazały, że cechy drewna są bardziej stabilne niż cechy wzrostowe, w kontekście zarówno wieku drzew, jak i zmienności warunków środowiskowych [White i in. 2007; Beaulieu i in. 2014b].

DOKŁADNOŚĆ MODELU W KOLEJNYCH GENERACJACH. Koncepcja GS zakłada wybranie populacji testowej i weryfikującej spośród osobników tego samego pokolenia. Dokładność modelu opiera się w tym przypadku przede wszystkim na pokrewieństwie analizowanych osobników, a w mniejszym stopniu na LD między markerami genetycznymi a QTL. Rodzi się więc uzasadniona obawa o wiarygodność tworzonego modelu dla kolejnych generacji. Rekombinacja może spowodować

zanik LD między markerami a QTL w następnych pokoleniach. Co więcej, selekcja kierunkowa może zmienić pierwotną architekturę genetyczną badanych cech fenotypowych [Grattapaglia 2017]. Jak pokazują nieliczne badania obejmujące kilka generacji, jak i symulacje komputerowe [Grattapaglia 2017], aktualizacja modelu pozwala na utrzymanie jego wiarygodności na wysokim poziomie także dla przyszłych pokoleń testowanych osobników, choć generuje koszty związane z fenotypowaniem kolejnych drzew. Podobna sytuacja dotyczy wykorzystania GS dla różnych populacji. Im mniej czasu upływa od ich rozdzielenia, tym bardziej będą one ze sobą spokrewnione, a poziom LD nie będzie się znacząco różnił [Grattapaglia 2014], co pozwala na efektywne wykorzystanie metod GS.

UTRZYMANIE ZMIENNOŚCI GENETYCZNEJ. Naturalne populacje drzew leśnych krzyżują się swobodnie i mają wysoką wartość N_e . Ograniczenie N_e budzi wątpliwości związane z obniżeniem zmienności genetycznej wraz z kolejnymi cyklami selekcji. W świetle zachodzących zmian klimatycznych może to prowadzić do zmniejszenia dostosowania takich populacji. Należy jednak pamiętać, że populacje hodowlane z założenia stanowią pewien wycinek populacji naturalnej, z której się wywodzą. Dotyczy to zatem także ich zmienności genetycznej, której zmniejszenie wynika wprost z założeń hodowli selekcyjnej. Wydaje się więc, że powinno się monitorować zmienność genetyczną populacji hodowlanych, skupiając się jednak na jej zachowaniu przede wszystkim w populacjach naturalnych. Pewnym rozwiązaniem umożliwiającym ograniczenie ryzyka związanego ze zmianami klimatu mogą być także krótkie cykle rotacji.

Stan obecny

Selekcja genomowa jest obecnie szeroko wykorzystywana w hodowli bydła i coraz częściej w przypadku roślin uprawnych. Gatunki drzewiaste należą do długo żyjących, rozmnażają się w sposób krzyżowy, a korelacja między cechami fenotypowymi u osobników młodych i dojrzałych jest bardzo niska. Mają przy tym duże genomy o niskim LD. Założenie i utrzymanie doświadczenia testującego potomstwo drzew leśnych jest kosztowne, wymaga odpowiedniej ilości czasu i powierzchni. Cechy fenotypowe mierzone są w wieku 3-15 lat, z założeniem, że będą one odzwierciedlać te same tendencje u osobników dorosłych, w wieku 20-50 lat [Isik 2014]. Kolejny problem to interakcja $G \times E$. Selekcja drzew w oparciu o ich genom jest zatem dużo trudniejsza niż w przypadku zwierząt hodowlanych i roślin uprawnych. Niemniej jednak na przestrzeni kilku ostatnich lat pojawiło się szereg badań potwierdzających, że GS u drzew ma potencjał, aby realnie wspomóc tradycyjne metody hodowli [Grattapaglia 2017; Grattapaglia i in. 2018]. W większości przypadków moc predykcyjna modeli była wysoka – korelacja między obserwowaną a oczekiwaną na podstawie modelu wartością hodowlaną sięgała nawet 70-80%. Otrzymane wyniki były porównywalne lub lepsze niż w przypadku metod bazujących na tradycyjnej selekcji fenotypowej.

Pierwsze badania przeprowadzono na eukaliptusach w doświadczeniach rodowych w Brazylii liczących 738 i 920 osobników (odpowiednio 11 i 51 elitarnych drzew matecznych) przy wykorzystaniu około 3500 markerów SNP. Badane cechy fenotypowe obejmowały wysokość, pierśnięć, względną gęstość drewna oraz ilość masy celulozowej. Moc predykcyjna modeli GS mieściła się w przedziale 55-88% [Resende i in. 2012a]. Z kolei wyniki doświadczenia nad sosną *Pinus taeda* L. testującego 800 osobników z doświadczenia rodowego (32 drzewa mateczne) powtórzonego w czterech lokalizacjach o odmiennych warunkach środowiskowych, przy wykorzystaniu niemal 5000 markerów SNP, wykazały, że moc predykcyjna modeli zależała od lokalizacji badanych populacji i wynosiła 26-34% dla wysokości oraz 31-37% dla pierśnicy [Resende i in. 2012b], co

wskazuje na istotny problem interakcji $G \times E$, potwierdzony również w doświadczeniach nad świerkiem białym (*Picea glauca* (Moench) Voss) [Beaulieu i in. 2014a, b]. Kolejne badania dotyczyły sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). Przetestowano 46 osobników rodzicielskich i 694 drzewa potomne reprezentujące 183 rody z doświadczenia założonego w 1971 roku w Grundtjärn w Szwecji [Calleja-Rodriguez i in. 2019]. Modele GS opracowano dla pięciu cech (wysokość, pierśnica, średnia gęstość drewna, współczynnik sprężystości i kąt nachylenia mikrowłókien) w oparciu o 8719 markerów SNP, chociaż do osiągnięcia takiej samej mocy predykcyjnej modeli wystarczyło jedynie około 4000 z nich. Moc predykcyjna modeli wahała się w granicach około 25-45%. Wykazano, że dzięki zastosowaniu metod GS cykl selekcji sosny zwyczajnej może zostać skrócony o 50%, co przy efektywności selekcji sięgającej 50-87% na rok w porównaniu do tradycyjnych metod selekcji fenotypowej zdecydowanie przemawia na korzyść metod GS.

Liczba doświadczeń wykorzystujących GS w hodowli drzew leśnych wciąż rośnie. Większość z nich dotyczy eukaliptusów, dla których dostępne są wysokoprzepustowe platformy do genotypowania, obejmujące tysiące markerów genetycznych genotypowanych z wysoką dokładnością i powtarzalnością. Mała dostępność takich platform dla innych gatunków jest czynnikiem limitującym wykorzystanie metod GS, jednak wraz z rozwojem genomiki i coraz większą liczbą zsekwencjonowanych gatunków drzew leśnych problem ten powinien się stopniowo zmniejszać.

Podsumowanie

Rozwój genomiki otwiera nowe możliwości przed hodowcami drzew leśnych. Dotychczasowe badania jednoznacznie wskazują na wysoki potencjał selekcji genomowej. Ze względu na wyzwania, jakie stoją przed hodowcami lasu, konieczne jest przyspieszenie konwencjonalnych metod hodowli. Co istotne, wykorzystanie metod GS pozwala nie tylko na zysk w postaci czasu, ale także na równoczesną selekcję pod kątem kilku cech u wielu tysięcy osobników, co w takiej skali jest praktycznie nieosiągalne przy pomocy klasycznych metod hodowli [Grattapaglia 2017].

Metody GS wymagają jeszcze szeregu udoskonaleń. Potrzebne są zarówno dokładniejsze zasoby genomowe, jak i narzędzia umożliwiające przetwarzanie tak dużej ilości danych. Populacje, które mogą zostać przetestowane, powinny składać się z odpowiedniej liczby osobników o znanym pochodzeniu. Cechy fenotypowe poszczególnych drzew muszą być precyzyjnie opisane. O ile podstawowe czynniki wpływające na skuteczność metod GS, jak poziom LD czy architektura genetyczna cech jakościowych, mogą zmienić się w przyszłości jedynie w niewielkim stopniu, o tyle inne problemy, jak dostęp wysokoprzepustowych platform do genotypowania, zostaną z biegiem czasu znacząco ograniczone, a nawet zupełnie wyeliminowane [Grattapaglia 2014]. Newralgiczne wydają się trudności związane z interakcją $G \times E$ i wykorzystaniem modelu GS w kolejnych generacjach. Ich zminimalizowanie wymaga szeregu kolejnych badań w różnych środowiskach i obejmujących więcej niż potomstwo pierwszego pokolenia, co pociąga za sobą kolejne niedogodności w postaci uciążliwego fenotypowania, które dodatkowo powinno być odpowiednio zsynchronizowane w czasie. Nie zmienia to jednak faktu, że GS jest realną szansą na znaczne przyspieszenie cyklu hodowlanego i zwiększenie skuteczności selekcji, a integracja tak dużej ilości danych genomowych i fenotypowych może w konsekwencji umożliwić hodowcom drzew lepsze zrozumienie skomplikowanych powiązań między genotypem a fenotypem [Grattapaglia i in. 2018].

Polska jest jednym z państw, w których skład gatunkowy lasów może ulec drastycznemu przeobrażeniu w wyniku postępujących zmian klimatycznych [Dyderski i in. 2018]. Jednocześnie dostępność licznych powierzchni doświadczalnych zakładanych przez dziesiątki lat na terenie Lasów Polskich stwarza realną możliwość przetestowania skuteczności selekcji genomowej

dla gatunków rodzimych dla Polski i ważnych z ekonomicznego punktu widzenia. Do tej pory nie prowadzono w Polsce żadnych badań z wykorzystaniem metod GS, mimo istnienia zarówno należytego zaplecza technicznego, jak i odpowiednich powierzchni hodowlanych. Do przeprowadzenia pierwszych testów skuteczności tej nowej metody selekcji drzew leśnych mogą posłużyć takie obiekty jak plantacyjne uprawy nasienne (PUN), a także znacznie młodsze, jednak o dokładnie zdefiniowanym pochodzeniu i scharakteryzowanej wartości hodowlanej, drzewa stanowiące uprawę testującą potomstwo drzew matecznych z plantacji nasiennych w ramach realizowanego od 2014 roku „Programu testowania potomstwa drzewostanów wyselekcjonowanych (WDN), drzew matecznych (DD), plantacji nasiennych (PN) i plantacyjnych upraw nasiennych (PUN)”, będącego częścią „Programu zachowania leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew leśnych na lata 2011-2035”. Na terenie Lasów Państwowych zarejestrowanych jest 100 obiektów nasiennych (stan na 2015 rok) sklasyfikowanych jako plantacyjne uprawy nasienne [Jastrzębowski, Kalisz 2015], natomiast w ramach programu testowania potomstwa założonych zostało 145 powierzchni (stan na 2014 rok) testujących potomstwo WDN i PN czterech głównych gatunków lasotwórczych: sosny zwyczajnej, świerka pospolitego, jodły zwyczajnej i buka zwyczajnego [Matras i in. 2014]. Wymienione wyżej obiekty mogą być traktowane jako opisana wcześniej populacja testowa, wymagana do budowy modelu przewidywania oraz jego weryfikacji. W pierwszym etapie konieczne jest przeprowadzenie badań wstępnych, optymalnie z wykorzystaniem obu kompleksów, a więc plantacyjnej uprawy nasiennej oraz młodszej uprawy testującej, założonych z nasion pochodzących z tej samej plantacji nasiennej oraz rosnących w tej samej lokalizacji geograficznej i na podobnym siedlisku. Celem tych badań byłoby sprecyzowanie wymaganej liczby markerów genetycznych do budowy wiarygodnego modelu przewidywania badanych cech u danego gatunku i stworzenie platformy do genotypowania na potrzeby prowadzenia GS w Polsce. Natomiast z uwagi na znaczenie gospodarcze, liczbę obiektów hodowlanych oraz dostępność markerów genetycznych (liczba zidentyfikowanych markerów SNP) gatunkiem, dla którego tego typu badania powinny być już prowadzone w Polsce, jest bez wątpienia sosna zwyczajna.

Selekcja genomowa może w niedalekiej przyszłości zrewolucjonizować hodowlę selekcyjną drzew leśnych, przynajmniej w przypadku gatunków, dla których istnieją bądź niedługo powstaną platformy do genotypowania markerów SNP. Hodowla z wykorzystaniem metod GS nie ma jednak zastąpić obecnie stosowanych tradycyjnych metod hodowli selekcyjnej drzew leśnych, ale być dodatkowym narzędziem, pozwalającym na trafne i szybsze podejmowanie decyzji hodowlanych, tak ważnych w kontekście obecnych zmian klimatycznych. Testy potomstwa drzew doborowych oraz ocena wartości hodowlanej selekcjonowanych drzew muszą być nieustannie prowadzone w celu aktualizacji danych i poprawy dokładności modelu GS stosowanego w hodowli. Ze względu na zapowiadane przekształcenia polskich lasów na skutek ocieplania się klimatu oraz możliwości, jakie daje selekcja genomowa, celowe byłoby zainteresowanie Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych tą tematyką i sfinansowanie badań nad selekcją genomową w Polsce. Umożliwiłoby to racjonalne wykorzystanie potencjału tkwiącego w założonych wcześniej powierzchniach doświadczalnych – w celu przyspieszenia prac selekcyjnych, które mogą okazać się kluczowe w wytypowaniu materiału lepiej przystosowanego do zachodzących zmian klimatu.

Literatura

- Baettig R., Cornejo J., Guajardo J. 2017. Evaluation of intra-ring wood density profiles using NIRS: comparison with the X-ray method. *Annals of Forest Science* 74: 13.
- Beaulieu J., Doerksen T., Clement S., Mackay J., Bousquet J. 2014a. Accuracy of genomic selection models in a large population of open-pollinated families in white spruce. *Heredity* 113 (4): 343-352.

- Beaulieu J., Doerksen T. K., MacKay J., Rainville A., Bousquet J. 2014b. Genomic selection accuracies within and between environments and small breeding groups in white spruce. *BMC Genomics* 15 (1): 1048.
- Brondani R. P., Williams E. R., Brondani C., Grattapaglia D. 2006. A microsatellite-based consensus linkage map for species of *Eucalyptus* and a novel set of 230 microsatellite markers for the genus. *BMC Plant Biology* 6: 20.
- Calleja-Rodríguez A., Pan J., Funda T., Chen Z., Baisou J., Isik F., Abrahamsson S., Wu H. X. 2019. Genomic prediction accuracies and abilities for growth and wood quality traits of Scots pine, using genotyping-by-sequencing (GBS) data. DOI: <https://doi.org/10.1101/607648>.
- Dyderski M. K., Paź S., Frelich L. E., Jagodziński A. M. 2018. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology* 24 (3): 1150-1163.
- Echt C. S., Saha S., Krutovsky K. V., Wimalanathan K., Erpelding J. E., Liang C., Nelson C. D. 2011. An annotated genetic map of loblolly pine based on microsatellite and cDNA markers. *BMC Genetics* 12: 17.
- El-Dien O. G., Ratcliffe B., Klapste J., Chen C., Porth I., El-Kassaby Y. A. 2015. Prediction accuracies for growth and wood attributes of interior spruce in space using genotyping-by-sequencing. *BMC Genomics* 16: 370.
- Goddard M. 2009. Genomic selection: prediction of accuracy and maximisation of long term response. *Genetica* 136 (2): 245-257.
- Goddard M. E., Hayes B. J. 2007. Genomic selection. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 124 (6): 323-330.
- Grattapaglia D. 2014. Breeding forest trees by genomic selection: current progress and the way forward. W: Tuberosa R., Graner A., Frison E. [red.]. *Advances in genomics of plant genetic resources*. Springer, New York. 652-682.
- Grattapaglia D. 2017. Status and perspectives of genomic selection in forest tree breeding. W: Varshney R. K., Roorikwal M., Sorrells M. E. [red.]. *Genomic Selection for Crop Improvement: New Molecular Breeding Strategies for Crop Improvement*. Springer International Publishing, Cham. 199-249.
- Grattapaglia D., Resende M. D. V. 2011. Genomic selection in forest tree breeding. *Tree Genetics & Genomes* 7 (2): 241-255.
- Grattapaglia D., Silva-Junior O. B., Resende R. T., Cappa E. P., Müller B. S. F., Tan B., Isik F., Ratcliffe B., El-Kassaby Y. A. 2018. Quantitative genetics and genomics converge to accelerate forest tree breeding. *Frontiers in Plant Science* 9: 1693.
- Heslot N., Jannink J. L., Sorrells M. E. 2015. Perspectives for genomic selection applications and research in plants. *Crop Science* 55 (1): 1-12.
- Isik F. 2014. Genomic selection in forest tree breeding: the concept and an outlook to the future. *New Forests* 45 (3): 379-401.
- Jastrzębowski S., Kalisz M. 2015. Leśnictwo plantacyjne. Jeszcze wybór czy już konieczność? *Las Polski* 7: 16-19.
- Matras J., Jastrzębowski S., Kalisz M., Mionskowski M., Przybylski P. 2014. Testowanie potomstwa drzew leśnych. *Notatnik Naukowy Instytutu Badawczego Leśnictwa* 3 (98).
- Namkoong G., Kang H. C., Brouard J. S. 1988. *Tree breeding: principles and strategies*. Springer Verlag, New York.
- Resende M. D. V., Resende M. F. R., Sansaloni C. P., Petrolí C. D., Missiaggia A. A., Aguiar A. M., Abad J. M., Takahashi E. K., Rosado A. M., Faria D. A., Pappas G. J., Kilian A., Grattapaglia D. 2012a. Genomic selection for growth and wood quality in *Eucalyptus*: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees. *New Phytologist* 194 (1): 116-128.
- Resende M. F. R., Munoz P., Acosta J. J., Peter G. F., Davis J. M., Grattapaglia D., Resende M. D. V., Kirst M. 2012b. Accelerating the domestication of trees using genomic selection: accuracy of prediction models across ages and environments. *New Phytologist* 193 (3): 617-624.
- White T. L., Adams W. T., Neale D. B. 2007. *Forest genetics*. CABI publishing, Cambridge, MA. 682.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159