

Jan KOWALCZYK¹ i Maksims FILIPOVICS²

WPLYW RÓŻNYCH WARIANTÓW SELEKCJI INDEKSOWEJ NA ZMIENNOŚĆ GENETYCZNĄ I ZYSK GENETYCZNY POPULACJI HODOWLANEJ SOSNY ZWYCZAJNEJ

THE IMPACT OF DIFFERENT SELECTION METHODS ON GENETIC DIVERSITY
AND GENETIC GAIN OF THE SCOTS PINE BREEDING POPULATION

Abstract. *Studies were carried out in experimental plot with open pollinated Scots pine families located in Rytel Forest District. The experiment was established in 2004 in single tree plot design. One-year old seedlings from 151 families were planted using spacing 1.5×1.5 m in total number of 12,446. All seedlings were labeled.*

In the field, height and last years height increment of the all trees were measured and stem straightness was scored. According to collected data, 4 index selections were calculated: phenotypic, individual tree, family and combined. Selections were done with several intensities from 1% to 30% on the basis of index values. Effective families number was calculated as parameters describing genetic diversity of breeding population.

Optimal value of selection intensity that balances gain and diversity ranged out from 8 up to 43 percent across all selection methods. The average gain amounted from the 35% to 4% depending on the method. Obtained results demonstrated that combined selection provided the biggest genetic gain. Family selection is limiting the genetic diversity in the breeding population, the most. Individual selection (mass) is assuring the biggest genetic diversity out of genotypic selection methods. Phenotypic selection in those conditions gave results similar to mass selection. If the aim to keep the genetic diversity is a priority, individual selection is being recommended. Combined selection is recommended if genetic gain is the priority.

Key words: *index selection, genetic diversity, genetic gain, Scots pine*

¹ Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Genetyki i Fizjologii Drzew Leśnych, Sękocin Stary, 05-090, Raszyn, e-mail: j.kowalczyk@ibles.waw.pl

² Łotewski Instytut Badawczy Leśnictwa, „SILAVA”, Ryga, Łotwa

WSTĘP

Hodowla selekcyjna drzew leśnych stawia sobie jako cel poprawę cech odpornościowych drzewostanu na choroby i szkodniki, zwiększenie produktywności i jakości surowca drzewnego. Osiągnięcie tych celów powoduje jednak zwykle zmniejszenie zakresu zmienności genetycznej, zwłaszcza wtedy, kiedy prowadzimy selekcję indywidualną, wybierając do rozmnażania rody lub pojedyncze osobniki.

W trakcie prac hodowlanych zachodzą zmiany w strukturze genetycznej populacji drzew leśnych. Niektóre z tych zmian wynikają z naturalnych procesów, inne są skutkiem działalności człowieka. Chałupka (2005) podsumowuje tę fundamentalną relację pomiędzy zmiennością genetyczną i zyskiem genetycznym w następujący sposób: „Każda selekcja, zarówno naturalna, jak i dokonywana przez hodowcę, zubaża zmienność wewnątrz populacyjną [...] Możliwość zaistnienia takiej sytuacji nie powinna jednak obezwładniać gospodarza lasu i paraliżować jego działań, ale powinna skłonić go do poznania i zrozumienia zachodzących procesów genetycznych. Taka wiedza, której zasób ciągle narasta dzięki badaniom naukowym, powinna stać się podstawowym instrumentem w podejmowaniu racjonalnych decyzji gospodarczych. Potrzebny jest bowiem racjonalny kompromis między zapotrzebowaniem na intensywną produkcję dobrego jakościowo drewna a postulatem zachowania zasobów genowych drzew leśnych na niezmienionym poziomie. Obecny stan wiedzy w zakresie genetyki drzew leśnych dostarcza już pewnych racjonalnych argumentów dla możliwości takiego kompromisu”. Potrzebę opracowania metody selekcji genetycznej w celu osiągnięcia jak największego zysku genetycznego przy możliwie jak najmniejszej redukcji zmienności genetycznej zauważają David i inni (2003) oraz Kowalczyk (2005).

Działania selekcyjne prowadzą także do ograniczenia wielkości populacji i jej zróżnicowania oraz do zmiany frekwencji genów. Niski poziom zmienności genetycznej populacji nie pozwala hodowcy na elastyczność w kierowaniu selekcją, jaka jest wymagana w przypadku zmian celów selekcji lub w obliczu zmian zachodzących w środowisku przyrodniczym. Wyzwaniem staje się więc utrzymanie jednocześnie szerokiego zakresu zmienności w populacji oraz dużej intensywności selekcji (Roberds, Bishir 1997).

Większy postęp hodowlany spodziewany jest tam, gdzie zachodzi intensywniejsza selekcja i tym samym następuje większa redukcja wielkości populacji hodowlanej, ograniczonej tylko do drzew najlepszych. Stopień redukcji zmienności genetycznej związany jest z przyjętym sposobem selekcji. Selekcja fenotypowa jest najstarszym i najprostszym sposobem wyboru najlepszych drzew. Jest to wybór, którego kryterium są jedynie wartości obserwowane lub mierzone na pojedynczym osobniku bądź grupie osobników, bez rozpoznania uzależnień genetycznych. Fenotypowa wartość osobnika (P), mierzona jako odchylenie od średniej populacji, jest sumą dwóch składowych: odchylenia średniej jego rodu od średniej całej populacji (P_f) oraz odchylenia jego wartości od średniej jego rodu

(P_w) – jest to odchylenie wewnątrzrodowe. Fenotypową wartość osobnika możemy wyrazić wzorem: $P = P_f + P_w$

Metoda selekcji zależy od wagi, jaką przykładamy do wspomnianych części składowych wartości fenotypowej. Jeżeli wyboru dokonujemy jedynie na podstawie wartości osobniczych (indywidualnych), to przykładamy jednakową wagę do obydwu składowych wartości P . Wtedy mamy do czynienia z selekcją indywidualną, masową lub inaczej osobniczą. Jeżeli selekcję przeprowadzimy w na podstawie wartości rodów (P_f), nie biorąc pod uwagę wartości odchylenia istniejącego wewnątrz rodów (P_w), wtedy jest to selekcja rodowa. Wreszcie możliwe jest także uwzględnienie obu składników (P_f i P_w), z przypisaniem im różnych wag tak dobranych, aby jak najlepiej wykorzystać informację z obu źródeł, wtedy jest to selekcja kombinowana.

Metody genetyki cech ilościowych pozwalają na rozpoznanie zmienności genetycznej podczas selekcji. Dysponując taką informacją, można porównać różne metody selekcji pod względem równoczesnego oddziaływania tych metod na spodziewany postęp hodowlany i na zróżnicowanie genetyczne populacji. Możliwa jest również analiza wartości cech ilościowych i wybór takiej ich kombinacji, które najlepiej spełniają potrzeby hodowcy.

Celem pracy jest zaproponowanie metody selekcji indywidualnej, zapewniającej możliwie wysoki zysk genetyczny przy możliwej do zaakceptowania stracie w zróżnicowaniu genetycznym.

MATERIAŁ I METODY

Opis doświadczenia

Badania prowadzono na powierzchni doświadczalnej sosny zwyczajnej z rodami z wolnego zapylenia. Charakterystyka powierzchni doświadczalnej przedstawiona jest w tabeli 1. W doświadczeniu testowane są rody z regionu pochodzenia 207, 305, 307, 501, 601. Numery regionów odpowiadają odpowiednio tradycyjnym określeniom proveniencji sosny z Supraśla, Tucholi, Gubina, Rychtała i Spały. Powierzchnia została założona w układzie poletek jednodrzewowych w więźbie 1,5×1,5 m (4444 szt./ha).

W 2006 roku, po zakończeniu przyrostu, pomierzono wysokość wszystkich drzew, przyrost wysokości w ostatnim roku oraz oceniono prostość strzał drzewek. Ocenę prostości strzał wykonano szacunkowo w skali od 1 (najgorsze drzewka) do 5 (najlepsze). Wyniki pomiarów i obserwacji poddano analizie wariancji według modelu opisanego wzorem 1. Do obliczenia komponentów wariancji zastosowano procedurę *varcomp* stosując metodę „*reml*” programu statystycznego *s-plus*¹. Na

¹ S-PLUS 2000 Guide to Statistics, Volume 1, Data Analysis Products Division, MathSoft, Seattle, WA.

podstawie obliczonych komponentów wariancji obliczono odziedziczalność rodową i indywidualną według wzorów 2 i 3.

$$\text{wartość cechy} = \mu + P_n + B_k + R_m + E_i \quad [1]$$

gdzie:

μ - średnia ogólna dla doświadczenia

P_n - wpływ pochodzenia n

B_k - wpływ bloku k

R_m - wpływ rodu m

E_i - wpływ drzewa i w rodzie m

$$h_R^2 = \sigma_R^2 / \left(\frac{\sigma_E^2}{n} + \sigma_R^2 \right) \quad \text{– odziedziczalność rodowa} \quad [2]$$

$$h_i^2 = \frac{4\sigma_R^2}{\sigma_R^2 + \sigma_E^2} \quad \text{– odziedziczalność indywidualna} \quad [3]$$

$n = (\sum s_i - \sum s_i^2 / \sum s_i) / (R - 1)$ – średnia liczba drzew w rodzie

s_i – liczba drzew w rodzie i

σ_E^2 – komponent wariancji dla błędu

σ_R^2 – komponent wariancji rodowej

$V_F = \sigma_E^2 + \sigma_R^2$ – wariancja fenotypowa.

Tabela 1. Charakterystyka powierzchni doświadczalnej

Table 1. Characteristic of experimental plot

Lokalizacja Location	Rytel
Szerokość geograficzna Latitude	N 53°43'
Długość geograficzna Longitude	E 17°44'
Leśnictwo Forest range	Młynki, oddział 121 a,d
Powierzchnia Area	3,19 ha (zredukowana 2,8 ha) (reduced 2,8 ha)
Liczba rodów No. of families	151
Liczba sadzonek No. of seedlings	12446
Data założenia Year of establishment	19-23. 04. 2004
Rodzaj materiału sadzeniowego Type of planting material	1/0 z zakrytym systemem sadzeniowym one-year-old seedlings with containerroots system

Symulacja różnych sposobów selekcji

Najlepsze drzewka wybrano stosując selekcję fenotypową, indywidualną, rodową i kombinowaną. Fenotypowo wybrano najwyższe i najbardziej proste drzewka, przykładając do obu tych cech jednakową wagę. Najlepsze rody wybrano na podstawie indeksowej wartości rodu. Obliczenia wykonano uwzględniając wysokość, przyrost wysokości w ostatnim roku i prostotę strzały, według wzoru z pracy Krupskiego i innych (1996).

Indeksowa wartość rodu:

$$W_R = h_{R1}^2 i_{R1} E_1 \dots h_{Rn}^2 i_{Rn} E_n \quad [4]$$

Gdzie:

h_{R1}^2 – odziedziczalność rodowa cechy nr 1

i_{R1} – selekcyjna wartość cechy 1 dla rodu, $i_R = (\bar{x}_R - \bar{X}) / \sqrt{V_R}$

\bar{x}_R – średnia wartość cechy x dla rodu

\bar{X} – średnia ogólna cechy x

V_R – wariancja rodowa cechy

E_1 – waga ekonomiczna cech nr 1 (dla wysokości przyjęto wartość 0,4, dla przyrostu wysokości i prostości strzały 0,3).

Stosując selekcję kombinowaną, obliczono indeksową wartość drzewa według wzoru:

$$W_D = W_r + W_{drzewa}$$

Gdzie:

$W_{drzewa} = h_{w1}^2 i_{s1} E_1 \dots h_{wn}^2 i_{sn} E_n$ – wartość genetyczna drzewa

$h_{w1}^2 = h_i^2 \frac{1-0,25}{1-t}$ – odziedziczalność wewnątrz rodowa (Falconer, Mackay 1996)

$t = 0,25 h_i^2$ – korelacja między drzewami w rodzie

i_{w1} – selekcyjna wartość cechy 1

Stosując selekcję indywidualną obliczono indeksową wartość drzewa według wzoru:

$$W_V = h_{i1}^2 i_1 E_1 \dots h_{in}^2 i_n E_n \quad [5]$$

gdzie:

h_{i1}^2 – odziedziczalność indywidualna cechy nr 1

i_1 – selekcyjna wartość cechy 1 dla drzewa, $i = (x - \bar{X}) / \sqrt{V}$

x – wartość cechy x

\bar{X} – średnia ogólna cechy x

V – wariancja cechy

Każdym sposobem wybrano 1, 3, 5, 7, 10, 12, 15, 17, 20, 22, 25, 27 i 30 procent ze wszystkich drzewek rosnących w doświadczeniu. Przy selekcji rodowej intensywność selekcji różni się nieco od założonych wartości. Różnice te wynikają

z tego, że przy selekcji rodowej wybiera się wszystkie drzewa w rodzie, aby zaś osiągnąć założoną intensywność, należałoby wybierać tylko część drzew w rodzie.

Dla tak wybranych drzewek za każdym razem obliczono zysk genetyczny jako iloczyn odpowiedniej odziedziczalności i różnicy selekcyjnej. Dla selekcji kombinowanej zysk genetyczny obliczono jako $\Delta G = h_R^2 i_r + h_w^2 i_w$. We wzorze użyto takich samych oznaczeń jak powyżej.

Efektywną liczbę rodów obliczono według Robertsona (1961):

$$N_e = n^2 / \sum n_j^2$$

n – liczba osobników w populacji,

n_j – liczba osobników w poszczególnych rodach.

Obliczono także utratę zmienności genetycznej, która wynosi, jak podaje Wei (1996), $LA = m - N_e$, oraz obliczono relatywną utratę zmienności genetycznej: $LR = (m - N_e) / m$. Gdzie m oznacza liczbę rodów w doświadczeniu.

Aby obliczyć intensywność selekcji, która pozwoli osiągnąć największy zysk genetyczny i jednocześnie możliwie największą zmienność genetyczną użyto procedury 'uniroot' w programie statystycznym „R” do obliczenia miejsc przecięcia się funkcji regresji, którymi opisano zysk i zmienność genetyczną w zależności od intensywności selekcji.

WYNIKI

Analiza wariancji wykazała istotność różnic pomiędzy średnimi wartościami dla rodów dla wszystkich analizowanych cech (tab. 2). Przeżywalność drzewek po dwóch latach wzrostu nie była zależna od genotypu, a różnice w przeżywalności pomiędzy rodami i pochodzeniami nie są duże. Przeżywalność natomiast istotnie różni się dla bloków o numerach 3 i 4 w porównaniu do pozostałej części doświadczenia.

Wysokość drzewek różni się istotnie dla wszystkich analizowanych czynników doświadczenia. Po 2 latach wzrostu do najwyższych należą drzewka z rodu 6P. Najniższe drzewka należą do rodu 25P. Zarówno najlepszy jak i najgorszy ród pochodzi z drzewostanu w Supraślu. Świadczy to o dużej zmienności wewnątrz tego pochodzenia. Najlepsze pochodzenie pod względem wysokości to również Supraśl, a najgorzej przyrasta sosna ze Spały. Nie ma różnic pod względem średniej wysokości pomiędzy drzewkami z Gubina i Tucholi, z Gubina i z Supraśla oraz pomiędzy Supraślem a Spałą. Najbardziej proste drzewka należą do rodu 6P, a najgorsze strzały mają drzewka w rodzie 18G.

Odziedziczalność rodowa prostoci strzały, przyrostu wysokości i wysokości wynosi odpowiednio 0,63, 0,75 i 0,82, natomiast odziedziczalności indywidualnej: 0,08, 0,14, 0,21. Duży błąd standardowy odziedziczalności rodowej w przypadku

Tabela 2. Wynik analizy wariancji
Table 2. Results of variance analysis

Cecha Trait	Suma kwadratów dla: Sum of Sq for:				Średni kwadrat dla: Mean Sq for:				F obliczone dla: F calculated for:		
	popodzeń populations	rodów families	bloków blocks	błędu error	popodzeń populations	rodów families	bloków blocks	błędu error	popodzeń populations	rodów families	bloków blocks
Wysokość Height	23878	181253	72765	3157278	5969.38	1241.459	8084.975	269.830	22.123	4.601	29.963
Przyrost wysokości Height increment	6268	44471	37782	1000315	1566.97	304.595	4197.969	85.967	18.228	3.543	48.832
Prostość strzały Stem straightness	15.33	151.44	14.86	4897.63	3.83	1.04	1.65	0.42	9.184	2.486	3.956
Przeżywalność Survival	463.62	8632.02	1882.83	71799.07	115.90	59.12	209.20	53.38	2.171	1.107	3.918

Liczba stopni swobody dla:

Deg of freedom for:

Bloków Blocks	9	3,32	$F(p=0,01)$	$F(p=0,05)$
Popodzeń Populations	4	2,41	2,37	1,88
Rodów Families	146	1,29	1,20	-
Błędu Residuals	11701	-	-	-

prostości strzały wynika ze znacznej zmienności tej cechy również wewnątrz rodów (tab. 3). Wysokie wartości odziedziczalności wskazują, że istnieje możliwość poprawy tych cech na drodze selekcji.

Tabela 3. Odziedziczalność analizowanych cech na powierzchni w Rytlu

Table 3. Heritability of studied traits in the experimental plot

Cecha Trait	Odziedziczalność indywidualna Single tree heritability	Błąd standardowy Standard error	Odziedziczalność rodowa Family heritability	Błąd standardowy Standard error
Wysokość Height	0,213	0,029	0,821	0,023
Przyrost Height increment	0,145	0,001	0,756	0,020
Prostość strzały Stem straightness	0,082	0,001	0,632	0,365

Wyniki różnych sposobów selekcji w odniesieniu do rozkładu zysku genetycznego i zmienności w badanej populacji hodowlanej na powierzchni w Rytlu przedstawiono w tabeli 4 i na rycinie 1. Zmienność genetyczna najsilniej jest zredukowana podczas selekcji rodowej i kombinowanej. Selekcja fenotypowa i indywidualna w mniejszym stopniu redukują zróżnicowanie genetyczne (ryc. 2). Wybierając tylko jeden procent najlepszych drzewek w selekcji rodowej tracimy 99% zmienności. W przypadku selekcji fenotypowej i indywidualnej tracimy około 50% zmienności przy tej intensywności wyboru. Inny jest również przebieg funkcji opisujących zmienność genetyczną w zależności od intensywności selekcji. Przy selekcji kombinowanej i rodowej są to linie proste, przy wyborze genotypowym i indywidualnym są to krzywe logarytmiczne.

Największy do osiągnięcia zysk genetyczny jest możliwy przy selekcji kombinowanej, dużo mniejsze wartości zysku osiąga się natomiast stosując selekcję rodową i indywidualną. Najmniejszy zysk jest spodziewany przy selekcji fenotypowej (ryc. 3). Średni zysk dla wysokości, przyrostu wysokości i prostości strzały obliczono uśredniając zyski procentowe dla każdej z wymienionych cech. Wartości zysku genetycznego już w jednostkach danej cechy są przedstawione w tabeli 4.

Obliczenie takiej intensywności selekcji, która równoważy zysk genetyczny i zmienność zostało wykonane dla każdej z metod selekcji (ryc. 1). Procent wybranych drzew w punkcie przecięcia funkcji zysku i zmienności genetycznej wynosi od 8 do 24, a zysk genetyczny po przeliczeniu ze skali relatywnej wynosi od 5 do 20 procent. Przy selekcji indywidualnej, przecięcie linii regresji dla zysku i zmienności genetycznej następuje przy intensywności selekcji równej 8,3%. Odpowiada to wartości 0,67 na osi rzędnych (zysku i zróżnicowania genetycznego w skali relatywnej). Po przeliczeniu na wartości rzeczywiste oznacza to, że ten

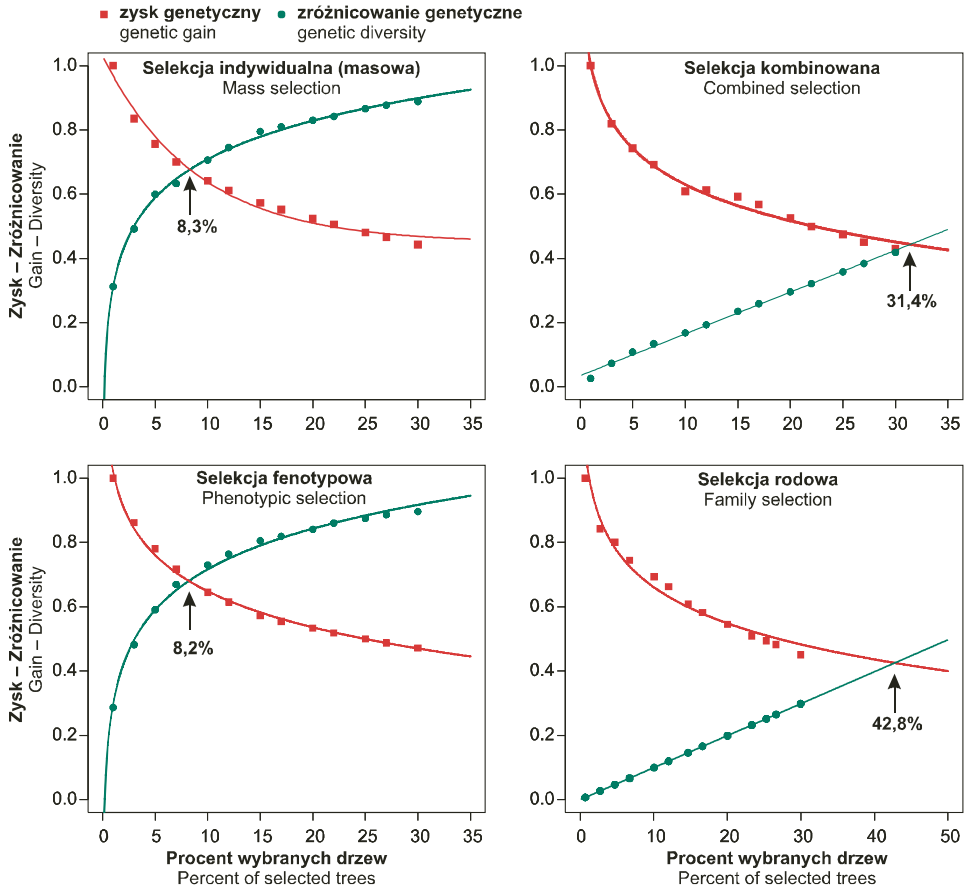
Tabela 4. Zysk genetyczny i zmienność genetyczna przy symulacji selekcji

Table 4. Genetic gain and diversity with simulation of selection

Intensywność selekcji Intensity [%]	Liczba drzew No. of trees	Liczba rodzin No. of families	Efektywna liczba rodzin Effective families number	Zysk genetyczny Genetic gain		Relatywna liczba rodzin Relative families number	Zysk genetyczny dla: Genetic gain for:		
				Średni Average [%]	Relatywny Relative		Wysokości Height [cm]	Przyrostu wys. Height increment [cm]	Prostości strzały Stem straightness [1-5]
selekcja indywidualna (masowa) in mass selection									
1	118	66	47,16	11,294	1,000	0,3123	8,074	3,111	0,110
3	354	110	74,28	9,431	0,835	0,4919	6,860	2,480	0,091
5	589	133	90,53	8,541	0,756	0,5995	6,200	2,263	0,078
7	825	143	95,57	7,909	0,700	0,6329	5,728	2,110	0,072
10	1179	149	106,58	7,245	0,642	0,7058	5,254	1,927	0,064
12	1415	151	112,52	6,909	0,612	0,7451	5,016	1,833	0,059
15	1769	151	120,04	6,473	0,573	0,7950	4,711	1,708	0,054
17	2005	151	122,23	6,233	0,552	0,8095	4,549	1,634	0,051
20	2359	151	125,38	5,908	0,523	0,8303	4,316	1,545	0,047
22	2593	151	127,10	5,716	0,506	0,8417	4,176	1,495	0,044
25	2949	151	130,75	5,433	0,481	0,8659	3,967	1,425	0,042
27	3185	151	132,46	5,258	0,466	0,8772	3,844	1,375	0,040
30	3540	151	134,09	5,006	0,443	0,8880	3,668	1,300	0,038
selekcja rodowa in family selection									
0,70	82	1	1,00	12,486	1,000	0,0066	8,151	4,106	0,229
2,71	320	4	4,00	10,518	0,842	0,0265	7,389	2,970	0,159
4,72	556	7	6,99	10,002	0,801	0,0463	6,976	2,904	0,123
6,72	792	10	9,99	9,297	0,745	0,0662	6,407	2,769	0,121
10,04	1184	15	14,99	8,663	0,694	0,0993	6,089	2,466	0,108
12,02	1417	18	17,99	8,272	0,663	0,1191	5,716	2,451	0,104
14,68	1731	22	21,99	7,609	0,609	0,1456	5,066	2,439	0,104
16,64	1961	25	24,98	7,272	0,582	0,1654	4,858	2,312	0,101
20,03	2361	30	29,98	6,806	0,545	0,1985	4,625	2,085	0,096
23,32	2749	35	34,98	6,359	0,509	0,2316	4,288	1,982	0,090
25,31	2984	38	37,97	6,172	0,494	0,2515	4,169	1,921	0,083
26,63	3139	40	39,97	6,019	0,482	0,2647	4,065	1,874	0,080
29,97	3533	45	44,96	5,622	0,450	0,2978	3,758	1,792	0,073

Tab. 4, c.d.
Table 4, continuation

selekcja kombinowana in combined selection									
Intensywność selekcji Intensity [%]	Liczba drzew No. of trees	Liczba rodów No. of families	Efektywna liczba rodów Effective families number	Zysk genetyczny Genetic gain		Relatywna liczba rodów Relative family number	Zysk genetyczny dla: Genetic gain for:		
				Średni Average [%]	Relatywny Relative		Wysokości Height [cm]	Przyrostu wys. Height increment [cm]	Prostości strzały Stem straightness [1-5]
1	118	17	3,99	35,388	1,000	0,0264	40,473	22,430	0,784
3	354	29	11,08	30,216	0,819	0,0734	33,903	17,578	0,710
5	589	41	16,40	27,607	0,743	0,1086	30,845	15,846	0,654
7	825	46	20,28	25,365	0,692	0,1343	28,598	14,862	0,592
10	1179	53	25,43	22,944	0,608	0,1684	25,220	12,978	0,551
12	1415	62	29,22	22,808	0,613	0,1935	25,382	13,113	0,541
15	1769	78	35,56	21,723	0,592	0,2355	24,590	12,599	0,509
17	2005	85	39,12	21,098	0,568	0,2591	23,761	11,920	0,503
20	2359	91	44,68	19,315	0,526	0,2959	22,197	10,849	0,458
22	2593	94	48,52	18,415	0,499	0,3213	21,189	10,181	0,440
25	2949	103	54,08	17,321	0,475	0,3581	20,234	9,622	0,410
27	3185	104	58,01	16,615	0,450	0,3841	19,139	9,138	0,398
30	3540	110	63,23	15,135	0,430	0,4187	18,130	8,891	0,344
selekcja fenotypowa in phenotypic selection									
1	118	67	43,28	9,762	1,000	0,2866	7,358	2,253	0,151
3	354	119	72,79	8,411	0,862	0,4821	6,348	1,945	0,118
5	589	137	89,12	7,618	0,780	0,5902	5,777	1,739	0,102
7	825	146	101,09	7,003	0,717	0,6694	5,311	1,598	0,094
10	1179	149	110,22	6,299	0,645	0,7300	4,779	1,434	0,087
12	1415	149	115,38	5,999	0,615	0,7641	4,544	1,374	0,082
15	1769	150	121,60	5,585	0,572	0,8053	4,241	1,268	0,076
17	2005	151	123,72	5,411	0,554	0,8194	4,124	1,217	0,070
20	2359	151	127,00	5,208	0,533	0,8411	3,975	1,170	0,063
22	2593	151	129,93	5,063	0,519	0,8605	3,865	1,139	0,059
25	2949	151	132,18	4,883	0,500	0,8754	3,731	1,098	0,054
27	3185	151	133,88	4,761	0,488	0,8866	3,637	1,073	0,051
30	3540	151	135,34	4,600	0,471	0,8963	3,512	1,041	0,046



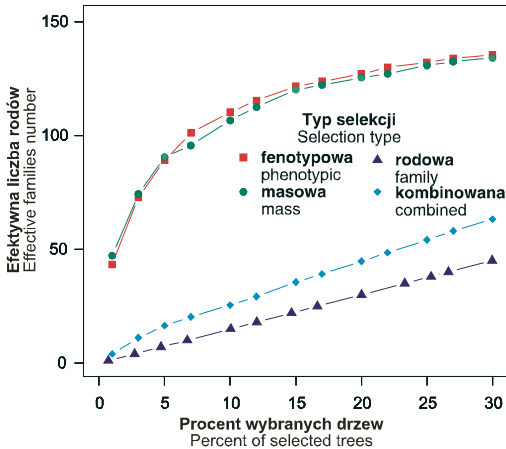
Ryc. 1. Krzywe regresji dla zysku i zróżnicowania przy różnych typach selekcji. Przecięcie linii następuje przy zróżnicowanej intensywności selekcji

Fig. 1. Regression lines calculated for genetic gain and diversity for different types of selection. Intersection point is at different selection intensity

sposób selekcji w punkcie równoważącym zysk genetyczny i zmienność, zapewnia około 7% zysku genetycznego przy zmienności genetycznej wyrażającej się liczbą 95 tzw. efektywnych rodów.

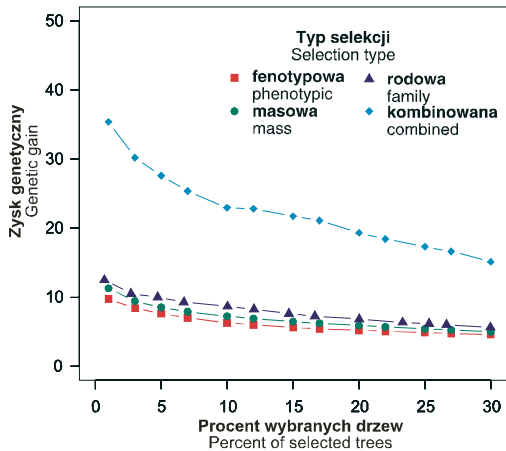
W przypadku selekcji fenotypowej krzywe regresji mają przebieg podobny. Przecięcie ich następuje przy intensywności selekcji równej 8,2% i wartości 0,68 relatywnego zróżnicowania i zysku genetycznego. Podobieństwo tych dwóch sposobów selekcji wynika ze stosunkowo dużych wartości odziedziczalności analizowanych cech oraz zgodności pomiędzy selekcją fenotypową i indywidualną. Oznacza to, że w tym przypadku wybrane fenotypowo osobniki są również dobre pod względem genetycznym.

Dla selekcji kombinowanej linie regresji przecinają przy intensywności selekcji 31,4% i 0,44 zmienności genetycznej wyrażonej w skali relatywnej. Ten



Ryc. 2. Zmienność genetyczna na powierzchni w Rytle przy symulacji różnych rodzajów selekcji

Fig. 2. Genetic diversity expressed as effective families number in different selection types



Ryc. 3. Średni procentowy zysk genetyczny na powierzchni w Rytle przy symulacji różnych rodzajów selekcji

Fig. 3. Average genetic gain in different selection types

sposób selekcji daje więc około dwa razy większy zysk genetyczny niż selekcja fenotypowa lub indywidualna.

Przy selekcji rodowej punkt przecięcia linii regresji dla zysku i zmienności genetycznej wyznacza punkt o współrzędnych równych 42,8% intensywności selekcji i wartości 0,43 relatywnego zróżnicowania i zysku genetycznego. Równoważąc zysk i zmienność genetyczną tym sposobem selekcji osiągniemy tylko średnio 5% zysku genetycznego.

DYSKUSJA

Zagadnienie optymalizacji zmienności i zysku genetycznego analizowali w swoich pracach Lindgren i Matheson (1986), Lindgren i inni (1989), Lindgren i Mullin (1998). Zaproponowali oni algorytm, który zwiększał udział najlepszych klonów na plantacjach. Jednocześnie włączali do grupy wyselekcjonowanych

drzewek małą grupę klonów o mniejszej wartości, aby podwyższyć zróżnicowanie genetyczne. Próbowano również analizować zysk genetyczny oraz współczynnik wsobności (F) w celu optymalizacji zysku i zróżnicowania (Quinton i Smith 1995). W innej pracy Lindgren i Mullin (1997) opracowali procedurę maksymalizującą wartość zysku genetycznego i zmienności genetycznej oraz zastosowali ją w symulacjach komputerowych. W koncepcji tej uwzględnia się średnią wartość hodowlaną populacji oraz średni współczynnik pokrewieństwa ważony przez czynnik „c”. Jednak praktyczne użycie tej metody i wyznaczenie właściwej wartości „c” jest wciąż dyskusyjne. Zależność pomiędzy wartościami zmienności i zysku genetycznego podejmują również w swych pracach inni autorzy (Wei, Lindgren 1994, Lindgren i inni 1996, Andersson i inni 1998). Interesujące porównanie efektów selekcji indeksowej (zysku genetycznego) oraz zmienności genetycznej na przykładzie plantacyjnej uprawy nasiennej *Pinus resinosa* Ait. przedstawili David i inni (2003). Wskazują oni na selekcję indywidualną, gdzie wybiera się najlepsze drzewa bez względu na przynależność do rodu, jako najefektywniejszą przy optymalizacji kombinacji wielkości zysku i zmienności genetycznej.

Nasza praca wykorzystuje metodykę podobną do tej, jaką zastosowano w wymienionej wyżej pracy (David i in. 2003), wykonana została jednak na większym materiale, którego zwykle nie ma na plantacjach nasiennych. Niniejsze opracowanie daje odpowiedź na to, w jaki sposób można zoptymalizować zysk i zmienność genetyczną, prowadząc plantacyjne uprawy nasienne oraz plantacje nasienne. Chociaż głównym celem plantacyjnych upraw nasiennych jest produkcja nasion ulepszonych genetycznie, to jak wykazał w swoich badaniach Kowalczyk (2005), nadają się one również do oceny właściwości hodowlanych rodów. Na plantacjach z wpływem czasu korony drzew zwierają się i aby zapewnić optymalne warunki do obradzania oraz podnieść jakość nasion wykonuje się na nich cięcia rozrzedzające. Poprzez sposób wykonania cięć można wpływać na poziom zróżnicowania genetycznego i zysk genetyczny. Przed planowaniem cięć, zgodnie z przyjętą w Polsce procedurą, zwykle wykonuje się ocenę wszystkich drzewek. Polega ona na pomiarach pierśnicy i wysokości oraz na szacunkowej ocenie wybranych cech jakościowych.

W cięciach prowadzonych schematycznie można stosować modyfikacje i usuwać najgorsze rody lub najgorsze drzewa w rodach. Wyniki naszej pracy wskazują na to, w jaki sposób prowadzić tego typu zabiegi i przy jakiej intensywności cięć można zoptymalizować zysk oraz zmienność genetyczną. Jak wynika z wykonanych badań, zależy to od wybranego typu selekcji. Selekcja rodowa najbardziej ogranicza zmienność genetyczną, chociaż zapewnia również znaczny zysk genetyczny. Najefektywniejszą metodą selekcji jest selekcja kombinowana. Daje ona duży zysk, gdyż identyfikuje zarówno najlepsze rody, jak i najlepsze drzewa w rodach, lecz jednocześnie powoduje duże ograniczenie zmienności genetycznej. Selekcja indywidualna (kiedy wybiera się najlepsze drzewa, bez względu na ich przynależność do rodu) zapewnia większą zmienność w porównaniu z wcześniej wymienionymi sposobami, dając jednak zysk genetyczny o

około 2% mniejszy niż selekcja rodowa i ponad 10% procent mniejszy niż selekcja kombinowana. Selekcja fenotypowa w Polsce nie jest obecnie stosowana na plantacjach nasiennych. Uważamy jednak, że w przypadku gatunków o mniejszym znaczeniu gospodarczym może być wykorzystana przy pierwszych cięciach rozrzedzających, co wyeliminuje konieczność pracochłonnych pomiarów. Zapewnia ona najmniejszy zysk genetyczny, a zmienność genetyczną zbliżoną do tej, jaką daje selekcja indywidualna. Na plantacjach założonych z niewielu rodów nie planuje się usuwania całych rodów, aby nie ograniczać zmienności, jednak i w tym wypadku wykonuje się cięcia rozrzedzające, przy planowaniu których należy ustalić ich intensywność oraz wybrać drzewka do usunięcia, co wpływa na zysk i zmienność genetyczną.

Miernikiem zmienności genetycznej dla celów gospodarczych na plantacjach nasiennych w Polsce jest liczba klonów. W opracowaniach naukowych zmienność genetyczna często jest charakteryzowana zaproponowaną przez Lindgrena i innych (1996) liczbą statusu. Jednak w przypadku, gdy populację hodowlaną tworzą rody z wolnego zapylenia, co do których przyjmuje się, że nie są ze sobą spokrewnione, liczba statusu zależna jest tylko od liczby rodów. Inaczej jest, gdy dostępne są informacje o pokrewieństwie pomiędzy rodami i znamy ich rodowód oraz znamy sposoby krzyżowania w przeszłości, wtedy liczba statusu lepiej oddaje stopień zróżnicowania genetycznego. W tej pracy zmienność genetyczną scharakteryzowano używając klasycznego współczynnika efektywnej liczny rodów. Jest to współczynnik łatwy do obliczenia i dobrze charakteryzujący zmienność analizowanego doświadczenia. Gdy jednak będą dostępne informacje o pokrewieństwie, warto wtedy wykorzystać liczbę statusu. Podejmowane są również próby określenia zmienności genetycznej populacji hodowlanej z użyciem markerów molekularnych. Jak dotychczas jednak, sposób ten, niestety, nie zawsze oddaje zmienność w odniesieniu do cech przyrostowych i jest bardzo kosztowny (Oliehoek i inni. 2006). Brak jest pełniejszej informacji o obecnym zróżnicowaniu genetycznym na plantacjach nasiennych w Polsce, a wyjątkiem jest praca Trojanekiewicz i Burczyk (2005). Wydaje się, że można łatwo wzbogacić dotychczas wykonywane oceny plantacyjnych upraw nasiennych i plantacji nasiennych o zaproponowane w naszym opracowaniu wskaźniki charakteryzujące zmienność genetyczną i zysk genetyczny.

WNIOSKI

Na podstawie przeprowadzonych badań można wyciągnąć następujące wnioski:

1. Selekcja kombinowana zapewnia największy zysk genetyczny, natomiast selekcja rodowa najbardziej ogranicza zróżnicowanie genetyczne w populacji hodowlanej.

2. Selekcja indywidualna (masowa), podczas której wybiera się najlepsze drzewa bez względu na ich przynależność do rodów, zapewnia największe zróżnicowanie genetyczne spośród metod selekcji genotypowych.

3. Selekcja fenotypowa polegająca na wyborze najlepszych drzewek tylko na podstawie cech fenotypowych, na powierzchniach o dużym zróżnicowaniu pozwala wskazać najlepsze genotypy, także bez rozpoznania uzależnień genetycznych pomiędzy nimi.

4. Uwzględniając zarówno zróżnicowanie genetyczne w populacji hodowlanej, jak i możliwy do osiągnięcia zysk genetyczny, optymalna wartość intensywności selekcji w poszczególnych metodach wyboru wynosi od 8 do 24 procent.

5. Dla celów gospodarczych, w przypadku kiedy priorytetem jest zachowanie zmienności genetycznej, rekomendowana jest selekcja indywidualna.

6. W przypadku, kiedy priorytetem jest osiągnięcie jak największego zysku genetycznego, należy stosować selekcję kombinowaną.

*Autorzy dziękują
Narodowemu Funduszowi Ochrony Środowiska i Gospodarki Wodnej
za sfinansowanie badań.*

Praca została złożona 24.05.2007 r. i przyjęta przez Komitet Redakcyjny 3.09.2007 r.

THE IMPACT OF DIFFERENT SELECTION METHODS ON GENETIC DIVERSITY AND GENETIC GAIN OF THE SCOTS PINE BREEDING POPULATION

Summary:

The main objective of the work was to suggest selection methods that can provide the most possible genetic gain with the lowest loss of genetic variability of breeding population.

The research was carried out in the experimental plot with open pollinated Scots pine families located in Rytel Forest District. Experiment was established in 2004 in single tree plot design. One-year old seedlings from 151 families in the total number of 12,446 were planted using spacing 1.5×1.5 m. All seedlings were labeled.

In the field, height and last years height increment of the all trees were measured and stem straightness was scored. According to collected data, 4 index selections were calculated: phenotypic, individual tree, family and combined. Selection was done with several intensities from 1% to 30% on the basis of index values. Effective families number was calculated as parameters describing genetic diversity of breeding population.

Optimal value of selection intensity that balances genetic gain and diversity ranged out from 8 up to 43 percent across all selection methods. The average gain amounted from the 35% to 4% depending on the method.

In mass selection mode, intersection of regressions lines for the genetic gain and the genetic diversity is at selection intensity of 8.3% (fig. 1). This way of selection is assuring the 7% of the genetic gain at genetic diversity of ca 95 effective families number. Phenotypic selection where the best trees according to only phenotype were chosen, gave results similar to mass selection, what arises from high diversification among families. Intersection of regressions lines in phenotypic selection mode is at selection intensity of 8.2% and at relative genetic diversity and gain of 0.68 (fig. 1). Similarity of these two ways of selection results from the high heritability value of analyzed traits and compliance of these two selection modes. It indicates that in this case, trees chosen on the basis of phenotypic features are also good in respect of genetic value. For combined selection mode intersection of regressions lines is at 31.4% of selection intensity and at 0.44 of genetic variability expressed in the relative scale (fig 2). This method of selection gives about two fold bigger genetic gain than phenotypic or individual selection. In family selection mode intersection of regressions lines is at 42.8% of selection intensity and at 0.42 of relative genetic diversity and gain (fig. 4). Only 5 % - on average - of genetic gain will be achieved with balancing the genetic gain and variability in this selection mode.

Obtained results demonstrated that combined selection provided the biggest genetic gain. Family selection limits the genetic diversity of the breeding population in the most cases. Individual selection (called also mass selection) is assuring the biggest genetic diversity. Phenotypic selection gave results similar to mass selection. For practical purposes, if the genetic diversity is a priority, individual selection is being recommended. Combined selection is recommended if genetic gain is a priority

LITERATURA

- Andersson E. W., Spanos K. A., Mullin T. J., Lindgren D. 1998. Phenotypic selection compared to restricted combined index selection for many generations. *Sil. Fen.*, 32. 2. 111-120.
- Chałupka W. 2005. Przeciwdziałanie redukcji różnorodności genetycznej w programach hodowli selekcyjnej. Ochrona leśnych zasobów genowych i hodowla selekcyjna drzew leśnych w Polsce – stan i perspektywy. Międzynarodowa Konferencja Naukowo-Techniczna. Malinówka. Wydawnictwo Świat. Warszawa, 55-61.
- David A., Pike C., Stine R. 2003. Comparison of selection methods for optimizing genetic gain and gene diversity in a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedling seed orchard. *Theor. Appl. Genet.*, 107, 5: 843-849.
- Falconer D. S., Mackay T. F. C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. *Longman*. Dordrecht, Boston, London.
- Kowalczyk J. 2005. Comparison of phenotypic and genetic selections in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) single tree plot half-sib progeny tests. *Dendrobiology*, 53: 45–56.
- Krupski P., Giertych M., Czech I., 1996. Interakcje genotypu ze środowiskiem świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) z Beskidu Śląskiego, Żywieckiego i Orawy. *Sylwan*, 9: 35-47.
- Lindgren D., Matheson A. C. 1986 An algorithm for increasing the genetic quality of seed from seed orchards by using the better clones in higher proportions. *Silvae Gen.*, 35:173–177.
- Lindgren D., Mullin T. J. 1997. Balancing gain and relatedness in selection. *Silvae Gen.*, 46, 2/3: 124-129.
- Lindgren D., Mullin T. J. 1998. Relatedness and status number in seed orchard crops. *Can. J. For. Res.* 28. 276-283.
- Lindgren. D., Gea. L., Jefferson., P. 1996. Loss of genetic diversity monitored by status number. *Silvae Gen.*, 45, 1: 52-59.

- Lindgren D, Libby W.S., Bondesson F.L. 1989. Deployment to plantations of numbers and proportions of clones with special emphasis on maximizing gain at a constant level of diversity. *Theor. Appl. Genet.*, 77: 825–831.
- Oliehoek P. A., Windig J. J., van Arendonk J. A. M., Bijma P. 2006. Estimating relatedness between individuals in general populations with a focus on their use in conservation programs. *Genetics*, 173: 483–496.
- Quinton M., Smith C. 1995. Comparison of evaluation-selection systems for maximizing genetic response at the same level of inbreeding. *J. Anim. Sci.*, 73: 2208–2212.
- Roberds J. H., Bishir J. W. 1997. Risk analyses in clonal forestry. *Can. J. For. Res.*, 27: 425–432.
- Robertson A. 1961. Inbreeding in artificial selection programs. *Genet. Res.*, 2: 189–194.
- Trojankiewicz, M, Burczyk, J. 2005. Efektywna liczba klonów na plantacjach nasiennych sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.), *Sylwan*, 11: 50–58.
- Wei. R. P. 1996. Loss of genetic diversity following selection from populations with a family structure. *Silvae Gen.*, 45, 2/3: 153–159.
- Wei R.P, Lindgren D. 1994 Gain and Effective Population Size Following Index Selection with Variable Weights. *For. Genet.*, 1, 3: 147–155.