


DOI 10.18699/vjgb-24-51

Использование метода BLUP для оценки селекционной ценности образцов мягкой яровой пшеницы по содержанию микро- и макроэлементов в зерне

Н.А. Потапова ^{1, 2, 3#} , А.С. Злобин ^{1#}, И.Н. Леонова ⁴, Е.А. Салина ¹, Я.А. Цепилов ¹ ¹ Курчатовский геномный центр ИЦИГ СО РАН, Новосибирск, Россия² Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук, Москва, Россия³ Федеральный научно-клинический центр физико-химической медицины им. академика Ю.М. Лопухина

Федерального медико-биологического агентства, Москва, Россия

⁴ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия nadezhdalpotapova@gmail.com; tsepilov@bionet.nsc.ru

Аннотация. Геномная селекция – это технология, позволяющая определять генетическую ценность сортов сельскохозяйственных растений и пород животных, опираясь на информацию о генотипах и фенотипах. Измеренная селекционная ценность по отношению к целевому признаку дает возможность грамотно планировать этапы селекции и выбирать подходящие для скрещивания родительские формы. В настоящей работе использован метод BLUP для оценки селекционной ценности 149 российских сортов и интрогрессивных линий (4 измерения для каждого сорта или линии, 596 фенотипических точек) яровой пшеницы по содержанию семи химических элементов в зерне – К, Са, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu. Качество оценки селекционной ценности было определено с помощью кросс-валидации методом случайного разделения выборки на пять частей, одна из которых выступала в качестве тестовой популяции. Средние значения коэффициента корреляции Пирсона для предсказания концентрации микроэлементов составили: К – 0.67, Са – 0.61, Mg – 0.4, Mn – 0.5, Fe – 0.38, Zn – 0.46, Cu – 0.48. Для 28 из 35 исследуемых моделей значение p -value было ниже номинального значимого порога (p -value < 0.05). Для 11 моделей p -value было значимо после коррекции на множественное тестирование (p -value < 0.001). Четыре из пяти моделей для Са и К, и две из пяти для Mn имели p -value ниже порога, поправленного на множественное тестирование. Для 30 сортов, показавших лучшие значения сортовой ценности, средняя селекционная ценность для Са, К и Mn была выше на 296.43, 785.11 и 4.87 мг/кг соответственно, чем средняя селекционная ценность популяции. Полученные результаты демонстрируют возможность применения моделей геномной селекции на ограниченных по размеру выборках образцов. Модели для К, Са и Mn, показавшие наилучший результат, пригодны для оценки селекционной ценности российских сортов пшеницы для данных признаков.


Ключевые слова: геномная селекция; BLUP; пшеница; микроэлементы; макроэлементы.

Для цитирования: Потапова Н.А., Злобин А.С., Леонова И.Н., Салина Е.А., Цепилов Я.А. Использование метода BLUP для оценки селекционной ценности образцов мягкой яровой пшеницы по содержанию микро- и макроэлементов в зерне. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(4):456-462. DOI 10.18699/vjgb-24-51

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 23-16-00041, <https://rscf.ru/project/23-16-00041/>).

Благодарности. Растительный материал выращен в ЦКП репродукции растений ИЦИГ СО РАН при финансовой поддержке бюджетного проекта FWNR-2022-0017.

The BLUP method in evaluation of breeding values of Russian spring wheat lines using micro- and macroelements in seeds

Н.А. Potapova ^{1, 2, 3#} , А.С. Zlobin ^{1#}, И.Н. Leonova ⁴, Е.А. Salina ¹, Я.А. Tsepilov ¹ ¹ Kurchatov Genomic Center of ICG of SB RAS, Novosibirsk, Russia² Institute for Information Transmission Problems of the Russian Academy of Sciences (Kharkevich Institute), Moscow, Russia³ Lopukhin Federal Research and Clinical Center of Physical-Chemical Medicine of Federal Medical-Biological Agency, Moscow, Russia⁴ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia nadezhdalpotapova@gmail.com; tsepilov@bionet.nsc.ru

Abstract. Genomic selection is a technology that allows for the determination of the genetic value of varieties of agricultural plants and animal breeds, based on information about genotypes and phenotypes. The measured breeding value (BV) for varieties and breeds in relation to the target trait allows breeding stages to be thoroughly planned and the parent forms suitable for crossing to be chosen. In this work, the BLUP method was used to assess the breeding va-

lue of 149 Russian varieties and introgression lines (4 measurements for each variety or line, 596 phenotypic points) of spring wheat according to the content of seven chemical elements in the grain – K, Ca, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu. The quality of the evaluation of breeding values was assessed using cross-validation, when the sample was randomly divided into five parts, one of which was chosen as a test population. The following average values of the Pearson correlation were obtained for predicting the concentration of trace elements: K – 0.67, Ca – 0.61, Mg – 0.4, Mn – 0.5, Fe – 0.38, Zn – 0.46, Cu – 0.48. Out of the 35 models studied, the p -value was below the nominal significant threshold (p -value < 0.05) for 28 models. For 11 models, the p -value was significant after correction for multiple testing (p -value < 0.001). For Ca and K, four out of five models and for Mn two out of five models had a p -value below the threshold adjusted for multiple testing. For 30 varieties that showed the best varietal values for Ca, K and Mn, the average breeding value was 296.43, 785.11 and 4.87 mg/kg higher, respectively, than the average breeding value of the population. The results obtained show the relevance of the application of genomic selection models even in such limited-size samples. The models for K, Ca and Mn are suitable for assessing the breeding value of Russian wheat varieties based on these characteristics.

Key words: genomic selection; BLUP; wheat; microelements; macroelements.

For citation: Potapova N.A., Zlobin A.S., Leonova I.N., Salina E.A., Tsepilov Y.A. The BLUP method in evaluation of breeding values of Russian spring wheat lines using micro- and macroelements in seeds. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(4):456-462. DOI 10.18699/vjgb-24-51

Введение

С незапамятных времен для выведения новых сортов сельскохозяйственных растений и пород животных применяются методы классической селекции, основанные на гибридизации образцов, обладающих хозяйственно ценными признаками с последующим отбором по фенотипу. С развитием технологий секвенирования генома, методов разработки молекулярных маркеров стало возможным использовать различия в структуре генотипов, находить ассоциации маркер–признак и применять полученную информацию для выявления связи между генотипическими полиморфизмами и фенотипическими вариациями. Из новых подходов, которые активно разрабатываются, для растений можно выделить маркер-ориентированную селекцию (MAS, marker-assisted selection) и геномную селекцию (GS, genomic selection) (Charmet, Storlie, 2012; Bhat et al., 2016; Bartholomé et al., 2022; Miller et al., 2023). Эти же методы используются и для животных (Кузнецов, 1999; Melucci et al., 2009; Суслина и др., 2019; Столповский и др., 2020; Жуманов и др., 2021; Johnsson, 2023).

Несмотря на то что MAS достаточно эффективна для поиска и интродукции генов с высоким вкладом в фенотипическое проявление признака, основной недостаток метода – низкая точность прогнозирования признаков с количественным наследованием. В качестве альтернативы MAS и преодоления ограничений этого метода была предложена геномная селекция, одно из главных преимуществ которой – использование прогностических моделей для оценки селекционной ценности.

Среди основных подходов для геномной селекции можно выделить группу методов BLUP (best linear unbiased prediction – лучший линейный несмещенный прогноз) (Charmet, Storlie, 2012; Hoffstetter et al., 2016; Lozada, Carter, 2020; Plavšín et al., 2022), группу байесовских методов (Juliana et al., 2022) и группу методов, в которых используется машинное обучение (Wang et al., 2018). Также применяются и методы индексов (Lopez-Cruz et al., 2020). Методы геномной селекции в области сельского хозяйства позволяют изменить и повысить аккуратность подхода к выведению новых сортов растений и пород животных.

Значительные выгоды от применения GS показаны в животноводстве из-за высокой стоимости воспроизводства потомства. Внедрение GS для производства сельско-

хозяйственных культур началось существенно позднее, однако к настоящему времени подходы и потенциал GS были исследованы у основных сельскохозяйственных культур, таких как пшеница, кукуруза, ячмень и соя.

Пшеница играет важную роль в продовольственной безопасности во всем мире. Помимо питательных компонентов, в зернах пшеницы содержатся такие элементы, как кальций, цинк, магний и другие. Дефицит элементов, также известный как «скрытый голод», возникает в результате потребления пищи с низкой концентрацией элементов и витаминов (Liu et al., 2019) и может приводить к различным заболеваниям и даже смерти. По этой причине возможность грамотно подходить к селекции сортов пшеницы и увеличивать концентрацию необходимых элементов в зерне является важным способом борьбы с дефицитом необходимых для здоровья питательных элементов во всем мире.

Методы геномной селекции применяются для различных популяций и сортов пшеницы относительно разнообразных признаков: от содержания элементов в зерне и урожайности до устойчивости к заболеваниям (Hoffstetter et al., 2016). Наиболее активно используются метод BLUP и его различные модификации: rrBLUP, gBLUP, egBLUP, wBLUP и другие (Zhao et al., 2014; Martini et al., 2017; Berkner et al., 2022; Rabieyan et al., 2022). Этот метод зарекомендовал себя за несколько десятилетий использования в селекции растений и животных. Также используются байесовский метод и его модификации: BRR (Bayesian Ridge regression, байесовская гребневая регрессия), BL (Bayesian Lasso, байесовское лассо), BA (Bayes A), BB (Bayes B), BC (Bayes C). Относительно недавно стали применяться методы машинного обучения и глубокого обучения в геномной селекции пшеницы (Sandhu et al., 2021a, b; Sirsat et al., 2022). Проведенные сравнения результатов между методами показали, что в целом они пересекаются, и общепринятые методы группы BLUP ничем не уступают байесовским методам и методам машинного обучения (Tsai et al., 2020; Berkner et al., 2022; Juliana et al., 2022).

Ранее нами с использованием панели сортов и интрогрессивных линий мягкой пшеницы было проведено ассоциативное картирование генетических факторов, определяющих содержание семи химических элементов в зер-

не пшеницы (Potapova et al., 2023). Исследование выявило значимо ассоциированные маркеры и показало возможный потенциал применения BLUP для данных признаков.

Целью настоящей работы было исследование селекционной ценности образцов этой панели по содержанию химических элементов и получение несмещенных оценок эффектов генетических полиморфизмов для определения селекционной ценности других российских сортов. По содержанию в организме человека элементы делятся на макроэлементы (содержание составляет сотые доли процента и более), микроэлементы (содержание от сотых до тысячных долей процента) и ультрамикроэлементы (миллионные доли процента и менее). Из семи анализируемых элементов к макроэлементам относятся кальций, калий и магний, к микроэлементам – железо, марганец, медь и цинк.

Материалы и методы

В исследовании была использована панель из 157 российских сортов и интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы. Список растительного материала, информация о происхождении образцов и условия фенотипирования доступны в работах (Leonova et al., 2020; Potapova et al., 2023).

Генотипирование образцов маркерами SNP проводили с помощью платформы Illumina Infinium 15 K (TraitGenetics Section, Германия; www.sgs-institut-fresenius.de). После выравнивания маркеров на референсный геном пшеницы для определения их расположения (хромосома и позиция), проверки контроля качества и последующей фильтрации данных (качество генотипирования ОНП < 5 %, частота минорного аллеля < 1 %, качество генотипирования образцов < 5 %) осталось 149 линий пшеницы и 11 405 однонуклеотидных полиморфизмов (ОНП). Подробная информация об анализе генотипов доступна в работе (Potapova et al., 2023).

Содержание микро- и макроэлементов (Zn, Mg, Mn, Ca, Cu, Fe и K) определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии с пламенным распылением на приборе Contra 800 D (Analytik Jena, Германия), как описано в работе (Potapova et al., 2023). Статистическую обработку результатов выполняли с помощью программного комплекса Statistica v.10.0.

Содержание химических элементов оценивали с использованием семенного материала коллекции, культу-

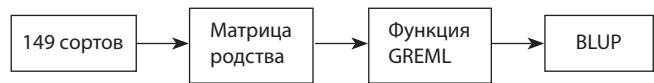


Рис. 1. Схема анализа.

вируемой в полевых условиях 2018–2019 гг., при этом выполняли четыре измерения, по два на каждый год. Наследуемость была рассчитана по формуле: $V(G)/V(P)$ в программе plink (v.1.90b6.26) (Purcell et al., 2007).

Для каждого из данных фенотипов (содержание элемента в зерне) были получены средние значения среди четырех точек измерения. Эти значения были использованы в дальнейшем анализе.

BLUP и кросс-валидация. Для каждого химического элемента осуществляли анализ, основная схема которого представлена на рис. 1.

Для 149 сортов была оценена генетическая матрица родства для ОНП с качеством генотипирования выше 98 % с помощью программного обеспечения GCTA (версия 1.94) (Yang et al., 2011). Затем были получены значения селекционной ценности для каждого из образцов с использованием параметра --reml-pred-rand из GCTA. Данная функция измеряет дисперсию признака, объясненную всеми анализируемыми ОНП. Для расчета значения СЦ (селекционная ценность) для каждого из ОНП по отдельности была использована функция --blup-snp из GCTA.

Для проверки обоснованности полученных результатов была задействована модель с применением метода k-блочной кросс-валидации (k-fold cross-validation) (рис. 2).

Выборка из 149 образцов была разделена на пять подвыборок случайным образом. Каждая из подвыборок единожды выступала в качестве тестовой популяции, в то время как остальные четыре подвыборки были в качестве тренировочной популяции. Таким образом, для каждого из химических элементов было использовано пять моделей по получению коэффициентов ОНП для оценки селекционной ценности по содержанию элемента в пшенице. В каждом случае в тренировочной выборке было 119 сортов, а в тестовой – 30 сортов.

Оценка селекционной ценности была проведена с помощью программного обеспечения GCTA, как описано выше. Далее были получены коэффициенты однонуклеотидных полиморфизмов для оценки селекционной ценно-

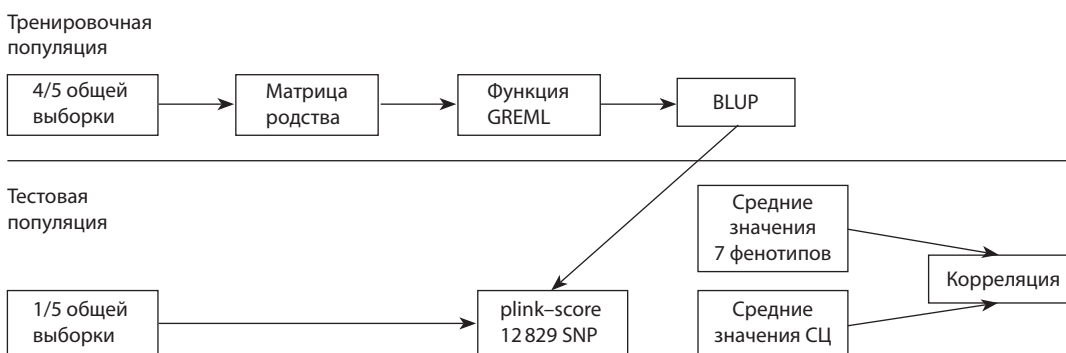


Рис. 2. Схема анализа с применением метода k-блочной кросс-валидации.

сти по содержанию элементов в пшенице с применением метода BLUP, имплементированного в программное обеспечение GCTA.

Для полученных коэффициентов была оценена селекционная ценность для всех образцов из тестовой популяции с помощью программного обеспечения plink (версия 1.90b6.26) (Purcell et al., 2007). Полученные значения были использованы для оценки качества предсказания путем подсчета коэффициентов корреляции между оцененной селекционной ценностью и реальными данными фенотипов. Также были оценены доверительные интервалы для полученных значений коэффициентов корреляции с помощью z-преобразования распределения Фишера.

Для визуализации полученных результатов были построены диаграммы рассеяния с использованием языка программирования R (версия 2022.07.0, сборка 548). Регрессионная прямая была построена с помощью формулы $СЦ \sim \text{фенотип}$, где СЦ – оцененная селекционная ценность, фенотип – реальные значения фенотипов.

Результаты

В табл. 1 и 2 приведены значения средних показателей содержания каждого из элементов и наследуемость признаков в 2018 и 2019 гг. соответственно. График корреляций между средними значениями фенотипа представлен на рис. 3.

Данные об оценках селекционной ценности и средних значениях содержания семи элементов для каждого сорта представлены в Приложении 1¹.

Данные об оцененных коэффициентах корреляции и доверительных интервалах, а также *p*-value между оцененной селекционной ценностью и реальными данными фенотипов для всех семи изученных элементов приведены в Приложении 2.

Были получены средние значения коэффициентов корреляции Пирсона для предсказания концентрации микроэлементов с реальными фенотипами: К – 0.67, Са – 0.61, Mg – 0.4, Mn – 0.5, Fe – 0.38, Zn – 0.46, Cu – 0.48. Максимальный коэффициент корреляции был равен 0.75 (*p*-value = 1.85e-07) и получен для модели 4 у калия, минимальный, 0.22, – для модели 5 у железа (*p*-value = 0.24).

Сделано допущение, что предсказание селекционной ценности для элемента является значимым, если хотя бы для одной из пяти моделей *p*-value ниже порога с поправкой на множественное тестирование (*p*-value < 0.001), а для остальных четырех моделей *p*-value ниже номинального уровня значимости (*p*-value < 0.05). Таким образом, мы получили значимые оценки селекционной ценности для кальция, калия и марганца.

Абсолютные значения коэффициента корреляции для других четырех микро- и макроэлементов (Fe, Mg, Zn, Cu) и моделей входили в оцененные доверительные интервалы каждой из моделей для каждого из изученных элементов, а также достоверно отличались от нуля для 28 из 35 оцененных моделей. Для железа в трех из пяти моделей (модели под номерами 1, 4, 5) значения *p*-value были выше номинального уровня значимости 0.05. Также незначимы по уровню *p*-value значения коэффициента корреляции

Таблица 1. Значения средних показателей фенотипов отдельно по годам (2018 и 2019) и среднее между годами (в скобках указана стандартная ошибка)

Элемент	Среднее содержание элемента, мг/кг		
	2018 г.	2019 г.	2018 и 2019 гг.
Ca	772.67 (18.03)	666.68 (17.53)	719.67 (12.74)
Cu	3.58 (0.06)	4.41 (0.05)	3.99 (0.04)
Fe	43.17 (0.47)	46.61 (0.45)	44.89 (0.33)
K	4025.70 (37.10)	4186.73 (48.39)	4106.21 (30.63)
Mg	1588.54 (11.44)	1329.75 (11.59)	1459.14 (9.64)
Mn	37.83 (0.31)	39.05 (0.46)	38.44 (0.28)
Zn	35.89 (0.40)	46.27 (0.64)	41.08 (0.43)

Таблица 2. Наследуемость признаков по годам (в долях от единицы, где ноль – отсутствие генетического вклада в признак, единица – полностью генетически обусловленный признак) и для среднего между годами (в скобках указана стандартная ошибка)

Элемент	Наследуемость содержания элемента		
	2018 г.	2019 г.	2018 и 2019 гг.
Ca	0.66 (0.05)	0.53 (0.06)	0.70 (0.04)
Cu	0.79 (0.04)	0.82 (0.03)	0.81 (0.03)
Fe	0.89 (0.02)	0.75 (0.04)	0.84 (0.03)
K	0.72 (0.05)	0.83 (0.03)	0.89 (0.02)
Mg	0.73 (0.05)	0.55(0.06)	0.72 (0.04)
Mn	0.85 (0.03)	0.76 (0.04)	0.83 (0.03)
Zn	0.82 (0.03)	0.67(0.05)	0.73 (0.04)

были получены для модели 3 у меди, модели 2 у магния, модели 4 у марганца и модели 1 у цинка. Полученные диаграммы рассеяния представлены в Приложениях 3–9.

Для 30 сортов с наивысшим значением оцененной селекционной ценности был оценен ответ на отбор (сравнение со средними значениями СЦ по популяции) (табл. 3). Сравнение было проведено для 30 сортов с наивысшими значениями содержания микро- и макроэлементов. Ответ на отбор для фенотипов был скорректирован на наследуемость. Только для кальция ответ на отбор, полученный с учетом СЦ, превосходил ответ на отбор, полученный для фенотипов, с учетом наследуемости (см. табл. 3). Ответ на отбор был оценен как $(P_{\text{top}} - P_{\text{mean}}) \cdot h^2$, где P_{top} – среднее значение фенотипа для 30 сортов с наивысшим значением оцененной СЦ; P_{mean} – среднее значение фенотипа в исследуемой популяции; h^2 – показатель наследуемости данного фенотипа.

Полученные оценки селекционной ценности российских сортов пшеницы в виде коэффициентов для ОНП

¹ Приложения 1–10 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2024-28/appx17.pdf>

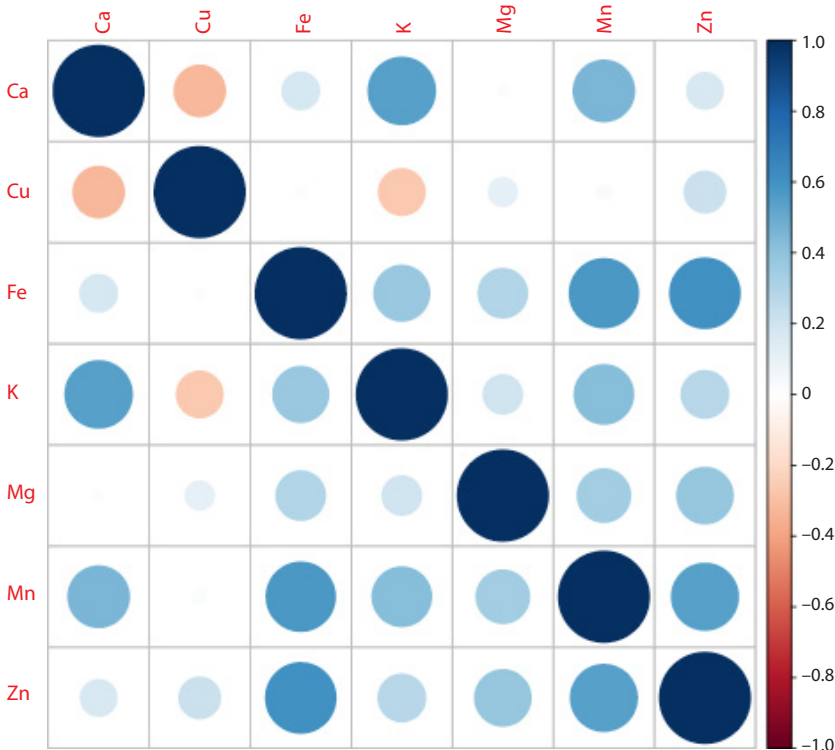


Рис. 3. График корреляций между фенотипами для 149 сортов. Для каждого сорта значение фенотипа было вычислено как среднее между четырьмя точками.

Таблица 3. Ожидаемый ответ на отбор при использовании в качестве родительской популяции 30 сортов с наивысшей оцененной СЦ и 30 сортов с наивысшим содержанием микро- и макроэлементов

Элемент	Ответ на отбор	
	для СЦ	для фенотипов (с учетом наследуемости)
Ca	296.43	262.24
Cu	0.60	0.90
Fe	4.99	7.25
K	785.11	873.41
Mg	88.57	131.66
Mn	4.87	5.95
Zn	6.79	7.54

были зарегистрированы в едином реестре российских программ для электронных вычислительных машин и баз данных и доступны по запросу к правообладателю (Институт цитологии и генетики СО РАН) (Приложение 10).

Обсуждение

В данной работе проведено исследование несмещенных оценок эффектов генетических полиморфизмов и их использования для оценки геномного потенциала российских образцов яровой мягкой пшеницы по содержанию семи микро- и макроэлементов – К, Са, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu. Для анализа был выбран лучший несмещенный линейный прогноз (BLUP), для проверки качества модели применили подход с разделением выборки на несколько частей (k-fold cross-validation). Выбор модели и метода был

обусловлен широким распространением и применением данных подходов в геномной селекции растений и животных (Piepho et al., 2008; Molenaar et al., 2018; Tajalifar, Rasooli, 2022).

Выборка была разделена на пять подвыборок случайным образом. Чтобы определить качество полученных коэффициентов ОНП для оценки селекционной ценности, была использована корреляция. Минимальное значение коэффициента корреляции было равно 0.22 для модели 5 для содержания железа (p -value = 0.24). В то же время значение p -value модели 5 для всех элементов только в одном случае из семи было выше номинального значения 0.05 для железа. Более того, из 35 полученных значений p -value для коэффициентов корреляции оцененной селекционной ценности и реальных фенотипов только 7 были равны или выше номинального уровня значимости 0.05. Это говорит об устойчивой оценке СЦ между различными частями выборки.

Следует отметить, что для кальция, калия и магния хотя бы для одной из пяти моделей коэффициент корреляции был значим с использованием порога с учетом поправки на множественное тестирование (p -value < 0.001), а остальные модели были значимы с использованием номинального уровня значимости (p -value < 0.05). Исходя из этого, мы установили, что оценки селекционной ценности для этих трех элементов значимы. Отсутствие значимости по заданному критерию для остальных четырех элементов может наблюдаться из-за множества факторов, таких как малый размер выборки, неоднородность выбранной популяции по оцененной СЦ и т. д. Были оценены доверительные интервалы для каждого полученного значения коэффициента корреляции. Для каждого из семи изученных элементов все полученные значения коэффициента корреляции для всех моделей входили в оцененные доверительные интервалы.

Одним из преимуществ использования геномной селекции, в частности с помощью BLUP, является возможность оценки ожидаемого прироста признака в следующем поколении (ответ на отбор). Нами были оценены селекционные дифференциалы и ответ на отбор для 30 сортов с наивысшим значением СЦ и 30 сортов с наивысшим значением содержания микро- и макроэлементов в пшенице. Логично, что при отборе по СЦ

ожидаемый ответ на отбор сопоставим с ожидаемым ответом на отбор по фенотипам (с учетом того, что ответ на отбор по фенотипам взвешен на наследуемость признака согласно уравнению селекционера), а в случае кальция превышает его. Полученные высокие значения селекционного дифференциала для отбора по фенотипам могут быть связаны с высокой наследуемостью и неоднородностью распределения фенотипов в исследуемой популяции.

Ранее нами был проведен полногеномный поиск ассоциаций для семи микро- и макроэлементов у сортов и интрогрессивных линий мягкой пшеницы (Potarova et al., 2023), который выявил четыре значимых локуса. Один из них был ассоциирован с содержанием калия и кальция, два – с содержанием железа и марганца и один – со всеми изученными элементами. Полученные в нашей работе результаты демонстрируют, что, действительно, с использованием данных образцов пшеницы можно получить оцененные значения селекционной ценности для предсказания содержания кальция и калия (для кальция и калия все полученные значения p -value были меньше номинально значимого порога 0.05). Однако для трех моделей из пяти для железа и одной модели из пяти для марганца значения p -value превышали номинально значимый порог. Это может быть связано как с ограниченным размером выборки, так и со многими другими факторами, например со сложной генетической структурой признака (в частности, полигенность или плейотропия), недостатком данных для предсказания (число сортов или ОНП) и др. На сегодняшний день научные публикации, в которых проводился бы анализ селекционной ценности сортов на содержание изученных нами элементов, отсутствуют, поэтому проведение сравнительного анализа не представляется возможным.

Главным ограничением настоящей работы является относительно малый размер выборки. На данный момент не существует достоверных оценок, какой минимальный размер выборки необходим для создания моделей геномной селекции. В рамках этой статьи мы эмпирически показали, что имеет смысл проводить подобные работы в случае наличия даже таких небольших выборок (149 сортов с четырьмя измерениями для каждого, всего 596 фенотипических точек). Ожидается, что при увеличении размера выборки качество моделей будет только увеличиваться. Второе ограничение нашей работы – это использование данных генотипирования микрочипов для построения моделей. Если тестовые данные генотипирования получены с помощью другого чипа или технологии, использованная нами модель будет, скорее всего, неприменима из-за низкого перекрытия по полиморфизмам. Использование методов генетической импутации может потенциально решить эту проблему и увеличить покрытие генотипирования (Nyine et al., 2019; Song et al., 2019; Munyengwa et al., 2021; Bonnett et al., 2022; Kriaridou et al., 2023). Апробация этих методов на пшенице является задачей будущих работ в данном направлении.

Заключение

Таким образом, для российских сортов пшеницы полученные оценки селекционной ценности относительно содержания в зерне семи химических элементов: К, Са, Mg,

Mn, Fe, Zn, Cu. Результаты могут представлять интерес прежде всего для селекционеров при проведении работ по отбору и селекции сортов с повышенным содержанием микро- и макроэлементов в зерне. С помощью полученных значений оцененной селекционной ценности становится возможным ранжировать и отбирать лучшие образцы из исследуемых популяций. Эта работа может быть методологически полезна при создании моделей для проведения геномной селекции других сельскохозяйственных растений. Оценки можно использовать на практике при разработке схем селекции и непосредственно селекции новых сортов.

Список литературы / References

- Жуманов К.Ж., Карымсаков Т.Н., Кинеев М.А., Баймуханов А.Д. Разработка и оптимизация уравнений смешанной модели BLUP для оценки племенной ценности быков-производителей голштинской черно-пестрой породы Республики Казахстан. *Аграр. наука*. 2021;2:33-36. DOI 10.32634/0869-8155-2021-345-2-33-36 [Zhumanov K.Z., Karymsakov T.N., Kineev M.A., Baimukanov A.D. Development and optimization of the equations of the mixed BLUP model for the evaluation of the breed value of bulls-producers of the golstin black-mottled breed of the Republic of Kazakhstan. *Agraraya Nauka = Agrarian Science*. 2021;2:33-36. DOI 10.32634/0869-8155-2021-345-2-33-36 (in Russian)]
- Кузнецов В.М. Наилучший линейный несмещенный прогноз племенной ценности петухов по качеству потомства. *Вестн. Рос. акад. с.-х. наук*. 1999;2:61-63 [Kuznetsov V.M. The best linear unbiased forecast of the breeding value of roosters by the quality of offspring. *Vestnik Rossiiskoy Akademii Sel'skokhozyaystvennykh Nauk = Vestnik of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 1999;2:61-63 (in Russian)]
- Столповский Ю.А., Пискунов А.К., Свищева Г.Р. Геномная селекция. I. Последние тенденции и возможные пути развития. *Генетика*. 2020;56(9):1006-1017. DOI 10.31857/S0016675820090143 [Stolpovskiy Yu.A., Piskunov A.K., Svisheva G.R. Genomic selection. I. Latest trends and possible ways of development. *Russ. J. Genet.* 2020;56(9):1044-1054. DOI 10.1134/S1022795420090148]
- Суслина Е.Н., Новиков А.А., Павлова С.В., Башмакова Н.В., Федин Г.И., Алексеева С.И. Оценка племенной ценности свиней с использованием метода BLUP. *Изв. Тимирязев. с.-х. академии*. 2019;6:150-161. DOI 10.34677/0021-342x-2019-6-150-161 [Suslina Ye.N., Novikov A.A., Pavlova S.V., Bashmakova N.V., Fedin G.I., Alekseyeva S.I. Evaluation of breeding qualities of hog producers using the BLUP method. *Izvestiya Timiryazevskoy Sel'skokhozyaystvennoy Akademii = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2019;6:150-161. DOI 10.34677/0021-342x-2019-6-150-161 (in Russian)]
- Bartholomé J., Prakash P.T., Cobb J.N. Genomic prediction: progress and perspectives for rice improvement. In: Ahmadi N., Bartholomé J. (Eds.). *Genomic Prediction of Complex Traits. Methods in Molecular Biology*. V. 2467. New York: Humana, 2022;569-617. DOI 10.1007/978-1-0716-2205-6_21
- Berkner M.O., Schulthess A.W., Zhao Y., Jiang Y., Oppermann M., Reif J.C. Choosing the right tool: Leveraging of plant genetic resources in wheat (*Triticum aestivum* L.) benefits from selection of a suitable genomic prediction model. *Theor. Appl. Genet.* 2022; 135(12):4391-4407. DOI 10.1007/s00122-022-04227-4
- Bhat J.A., Ali S., Salgotra R.K., Mir Z.A., Dutta S., Jadon V., Tyagi A., Mushtaq M., Jain N., Singh P.K., Singh G.P., Prabhu K.V. Genomic selection in the era of next generation sequencing for complex traits in plant breeding. *Front. Genet.* 2016;7:221. DOI 10.3389/fgene.2016.00221
- Bonnett D., Li Y., Crossa J., Dreisigacker S., Basnet B., Pérez-Rodríguez P., Alvarado G., Jannink J.L., Poland J., Sorrells M. Response to early generation genomic selection for yield in wheat. *Front. Plant Sci.* 2022;12:718611. DOI 10.3389/fpls.2021.718611

- Charmet G., Storlie E. Implementation of genome-wide selection in wheat. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2012;2(4):298-303. DOI 10.1134/S207905971204003X
- Hoffstetter A., Cabrera A., Huang M., Sneller C. Optimizing training population data and validation of genomic selection for economic traits in soft winter wheat. *G3 (Bethesda)*. 2016;6(9):2919-2928. DOI 10.1534/g3.116.032532
- Johnsson M. Genomics in animal breeding from the perspectives of matrices and molecules. *Hereditas*. 2023;160(1):20. DOI 10.1186/s41065-023-00285-w
- Juliana P., He X., Marza F., Islam R., Anwar B., Poland J., Shrestha S., Singh G.P., Chawade A., Joshi A.K., Singh R.P., Singh P.K. Genomic selection for wheat blast in a diversity panel, breeding panel and full-sibs panel. *Front. Plant Sci.* 2022;12:745379. DOI 10.3389/fpls.2021.745379
- Kriaridou C., Tsairidou S., Frasin C., Gorjanc G., Looseley M.E., Johnston I.A., Houston R.D., Robledo D. Evaluation of low-density SNP panels and imputation for cost-effective genomic selection in four aquaculture species. *Front. Genet.* 2023;14:1194266. DOI 10.3389/fgene.2023.1194266
- Leonova I.N., Skolotneva E.S., Orlova E.A., Orlovskaya O.A., Salina E.A. Detection of genomic regions associated with resistance to stem rust in Russian spring wheat varieties and breeding germplasm. *Int. J. Mol. Sci.* 2020;21(13):4706. DOI 10.3390/ijms21134706
- Liu J., Wu B., Singh R.P., Velu G. QTL mapping for micronutrients concentration and yield component traits in a hexaploid wheat mapping population. *J. Cereal Sci.* 2019;88:57-64. DOI 10.1016/j.jcs.2019.05.008
- Lopez-Cruz M., Olson E., Rovere G., Crossa J., Dreisigacker S., Mondal S., Singh R., Campos G.L. Regularized selection indices for breeding value prediction using hyper-spectral image data. *Sci. Rep.* 2020;10(1):8195. DOI 10.1038/s41598-020-65011-2
- Lozada D.N., Carter A.H. Genomic selection in winter wheat breeding using a recommender approach. *Genes*. 2020;11(7):779. DOI 10.3390/genes11070779
- Martini J.W.R., Gao N., Cardoso D.F., Wimmer V., Erbe M., Cantet R.J., Simianer H. Genomic prediction with epistasis models: on the marker-coding-dependent performance of the extended GBLUP and properties of the categorical epistasis model (CE). *BMC Bioinformatics*. 2017;18(1):3. DOI 10.1186/s12859-016-1439-1
- Melucci L.M., Birchmeier A.N., Cappa E.P., Cantet R.J. Bayesian analysis of selection for greater weaning weight while maintaining birth weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 2009;87(10):3089-3096. DOI 10.2527/jas.2009-1801
- Miller M.J., Song Q., Fallen B., Li Z. Genomic prediction of optimal cross combinations to accelerate genetic improvement of soybean (*Glycine max*). *Front. Plant Sci.* 2023;14:1171135. DOI 10.3389/fpls.2023.1171135
- Molenaar H., Boehm R., Piepho H.-P. Phenotypic selection in ornamental breeding: It's better to have the BLUPs than to have the BLUEs. *Front. Plant Sci.* 2018;9:1511. DOI 10.3389/fpls.2018.01511
- Munyengwa N., Le Guen V., Bille H.N., Souza L.M., Clément-Demange A., Mourmet P., Masson A., Soumahoro M., Kouassi D., Cros D. Optimizing imputation of marker data from genotyping-by-sequencing (GBS) for genomic selection in non-model species: Rubber tree (*Hevea brasiliensis*) as a case study. *Genomics*. 2021;113(2):655-668. DOI 10.1016/j.ygeno.2021.01.012
- Nyine M., Wang S., Kiani K., Jordan K., Liu S., Byrne P., Haley S., Baenziger S., Chao S., Bowden R., Akhunov E. Genotype imputation in winter wheat using first-generation haplotype map SNPs improves genome-wide association mapping and genomic prediction of traits. *G3 (Bethesda)*. 2019;9(1):125-133. DOI 10.1534/g3.118.200664
- Piepho H.P., Möhring J., Melchinger A.E., Büchse A. BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. *Euphytica*. 2008;161:209-228. DOI 10.1007/s10681-007-9449-8
- Plavšin I., Gunjača J., Galić V., Novoselović D. Evaluation of genomic selection methods for wheat quality traits in biparental populations indicates inclination towards parsimonious solutions. *Agronomy*. 2022;12(5):1126. DOI 10.3390/agronomy12051126
- Potapova N.A., Timoshchuk A.N., Tiys E.S., Vinichenko N.A., Leonova I.N., Salina E.A., Tsepilov Y.A. Multivariate genome-wide association study of concentrations of seven elements in seeds reveals four new loci in Russian wheat lines. *Plants*. 2023;12(17):3019. DOI 10.3390/plants12173019
- Purcell S., Neale B., Todd-Brown K., Thomas L., Ferreira M.A., Bender D., Maller J., Sklar P., de Bakker P.I., Daly M.J., Sham P.C. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am. J. Hum. Genet.* 2007;81(3):559-575. DOI 10.1086/519795
- Rabieyan E., Bihamta M.R., Moghaddam M.E., Mohammadi V., Alipour H. Genome-wide association mapping and genomic prediction of agronomical traits and breeding values in Iranian wheat under rain-fed and well-watered conditions. *BMC Genomics*. 2022;23(1):831. DOI 10.1186/s12864-022-08968-w
- Sandhu K.S., Lozada D.N., Zhang Z., Pumphrey M.O., Carter A.H. Deep learning for predicting complex traits in spring wheat breeding program. *Front. Plant Sci.* 2021a;11:613325. DOI 10.3389/fpls.2020.613325
- Sandhu K., Patil S.S., Pumphrey M., Carter A. Multitrait machine- and deep-learning models for genomic selection using spectral information in a wheat breeding program. *Plant Genome*. 2021b;14(3):e20119. DOI 10.1002/tpg2.20119
- Sirsat M.S., Oblessuc P.R., Ramiro R.S. Genomic prediction of wheat grain yield using machine learning. *Agriculture*. 2022;12(9):1406. DOI 10.3390/agriculture12091406
- Song H., Ye S., Jiang Y., Zhang Z., Zhang Q., Ding X. Using imputation-based whole-genome sequencing data to improve the accuracy of genomic prediction for combined populations in pigs. *Genet. Sel. Evol.* 2019;51(1):58. DOI 10.1186/s12711-019-0500-8
- Tajalifar M., Rasooli M. Importance of BLUP method in plant breeding. *J. Plant Sci. Phytopathol.* 2022;6(2):40-42. DOI 10.29328/journal.jpssp.1001072
- Tsai H.Y., Janss L.L., Andersen J.R., Orabi J., Jensen J.D., Jahoor A., Jensen J. Genomic prediction and GWAS of yield, quality and disease-related traits in spring barley and winter wheat. *Sci. Rep.* 2020;10(1):3347. DOI 10.1038/s41598-020-60203-2
- Wang X., Xu Y., Hu Z., Xu C. Genomic selection methods for crop improvement: Current status and prospects. *Crop J.* 2018;6(4):330-340. DOI 10.1016/j.cj.2018.03.001
- Yang J., Lee S.H., Goddard M.E., Visscher P.M. GCTA: a tool for genome-wide complex trait analysis. *Am. J. Hum. Genet.* 2011;88(1):76-82. DOI 10.1016/j.ajhg.2010.11.011
- Zhao Y., Mette M.F., Gowda M., Longin C.F., Reif J.C. Bridging the gap between marker-assisted and genomic selection of heading time and plant height in hybrid wheat. *Hereditas*. 2014;112(6):638-645. DOI 10.1038/hdy.2014.1

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 29.11.2023. После доработки 06.03.2024. Принята к публикации 12.03.2024.