



DOI 10.21178/2079-6080.2019.4.57
УДК 606

Современные геномные технологии в фундаментальных и прикладных исследованиях видов рода *Populus* L.

© М.В. Лебедева, В.В. Таранов

Current genomic technologies in the basic and applied research of *Populus* species

M.V. Lebedeva, V.V. Taranov (All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology)

Populus species have a great economic importance and are cultivated worldwide due to fast growth, resistance to adverse environment and amenability to vegetative propagation. In addition, poplars are a model species in the studies of woody plant genetic and physiology.

By this moment genomes of some species and hybrids – *P. trichocarpa*, *P. euphratica*, *P. nigra*, *P. alba*, *P. tremula*, *P. tremula* × *P. alba* – are sequenced with different whole-genome sequencing technologies, and the genomic structures were compared. The availability of the genome sequence data significantly facilitated the usage of high-throughput genotyping methods, for example RADseq, which allow you to identify the large number of polymorphisms, generally single-nucleotide substitutions, and to develop high-density linkage maps. Using high-density linkage maps, the effective search of loci associated with valuable features – growth speed, biomass, phenology traits and others using the QTL (Quantitative Trait Loci) and GWAS (Genome-Wide Association Study) analyses.

Identification of genes that determine valuable features opens the way to the guided modification of poplar genome using the modern genome-editing technologies. CRISPR/Cas9 technology was used to edit genomes of few poplar species and showed high effectiveness in targeted inactivation of genes.

In this review, current genomic technologies used for poplar investigation are described. The considered approaches promote the production of new basic knowledge and the breeding of poplar, which is crucial for wood species.

Key words: *Populus*, WGS, QTL, GWAS, CRISPR, genome editing

Современные геномные технологии в фундаментальных и прикладных исследованиях видов рода *Populus* L.

М.В. Лебедева, В.В. Таранов

Виды рода *Populus* имеют важное хозяйственное значение и широко используются в плантационном лесовыращивании по всему миру благодаря быстрому росту, устойчивости к неблагоприятным условиям и способности к эффективному вегетативному размножению. Кроме того, тополя являются модельным объектом для изучения генетики и физиологии древесных растений.

К настоящему времени с применением различных технологий полногеномного секвенирования определены нуклеотидные последовательности геномов нескольких видов и гибридов – *P. trichocarpa*, *P. euphratica*, *P. nigra*, *P. alba*, *P. tremula*, *P. tremula* × *P. alba*, что позволило проводить сравнительное изучение структуры геномов тополей разных видов. Наличие полной последовательности генома существенно облегчило применение методов высокопроизводительного генотипирования, например, RADseq, которые позволяют выявить большое количество полиморфизмов, обычно однонуклеотидных замен, и строить генетические карты высокой плотности. С использованием генетических карт высокой плотности возможен эффективный поиск локусов, связанных с хозяйственно ценными признаками – скоростью роста, запасом биомассы, фенологическими признаками с применением QTL (Quantitative Trait Loci) и GWAS (Genome-Wide Association Study) анализов.

Выявление генов, влияющих на хозяйственно ценные признаки, открывает перспективы для направленной модификации генома тополей с использованием современных технологий геномного редактирования. Технология CRISPR/Cas9 была применена для редактирования геномов нескольких видов тополей и продемонстрировала высокую эффективность для направленной инактивации целевых генов.

Рассмотренные подходы способствуют как получению новых фундаментальных знаний, так и ускорению селекции тополей, что для древесной породы является очень актуальным.

Ключевые слова: *Populus*, WGS, QTL, GWAS, CRISPR, genome editing

Лебедева Марина Валерьевна – науч. сотр. лаборатории стрессоустойчивости растений

E-mail: marilistik@mail.ru

Таранов Василий Васильевич – канд. биол. наук, заведующий лабораторией стрессоустойчивости растений

E-mail: v.taranov1@gmail.com

ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии

127550 г. Москва, ул. Тимирязевская, 42

Телефон: +7 (499) 976-65-44

Тополя (*Populus* L.) – листопадные деревья, широко распространённые в северном полушарии. По разным оценкам [6, 9, 54] род *Populus* L. включает в себя от 22 до 40 видов, разделённых на 5 или 6 секций.

Благодаря быстрому росту, возможности вегетативного размножения и относительной неприхотливости тополя являются наиболее популярной мелколиственной породой в плантационном лесовыращивании в разных странах [19]. В 1947 году была создана International Poplar Commission [18] для координации изучения и сохранения генетических ресурсов этой древесной породы 35 странами-участниками. Плантации тополя имеют важное экономическое значение как источники древесины, которая используется в целлюлозно-бумажной и лесоперерабатывающей промышленности. Древесина является сырьём для изготовления бумаги, спичек, фанеры, мебели [19]. Кроме того, тополя – перспективная культура для получения этанола и биотоплива [3].

Необходимость оптимизации селекции тополей, получения плантаций с коротким сроком оборота (short-rotation plantations) стимулировала как изучение доступных генетических ресурсов, так и поиск ключевых локусов, участвующих в формировании хозяйственно важных признаков.

В биологии растений наиболее распространёнными модельными объектами являются арабидопсис (*Arabidopsis thaliana*), кукуруза (*Zea mays*), рис (*Oryza sativa*) – в силу своей сельскохозяйственной значимости и/или удобства работы и хорошей изученности. Однако эти травянистые однолетние растения не подходят для изучения многих важных и интересных особенностей развития древесных пород, например, образования вторичной ксилемы и древесины, адаптации к сезонным изменениям погоды, многолетнего развития от ювенильной до сенильной стадий и многих других [7, 20].

Около 15 лет назад тополя стали рассматриваться в качестве модельного объекта из-

учения специфических аспектов биологии древесных растений [46] благодаря таким качествам, как быстрый рост, относительно компактный (около 550 Mbp) диплоидный геном, возможность рутинной генетической трансформации, эффективное вегетативное размножение и большое количество семян при половом размножении [20, 52, 53]. Кроме того, из-за двудомности и распространения ветром пыльцы и семян на большие расстояния тополя генетически очень разнообразны и, соответственно, обладают большими природными генетическими ресурсами [44].

Подходы к изучению генетических ресурсов рода *Populus*

Геном *P. trichocarpa* (секция *Tacamachaca*), генотип ‘Nisqually-1’, стал третьим растительным и первым геномом древесного растения, который был полностью секвенирован [48], что создало базу для разнообразных геномных исследований и окончательно утвердило тополь в качестве модельного объекта биологии растений [53]. Секвенирование позволило более точно оценить размер ядерного генома – около 485 Mbp – и идентифицировать 45555 белок-кодирующих генов. Доля повторяющихся элементов в геноме составляет 48,07 %. Результаты анализа структуры свидетельствуют о недавней дупликации, произошедшей ~65 Муа и затронувшей 92 % генома. Сравнение последовательностей генов-ортологов тополя и близкородственной ивы показало, что дупликация произошла до расхождения этих родов.

В 2013 году был опубликован геном *P. euphratica* [28] – тополя из секции *Turanga*, который произрастает в засушливых районах и способен переносить сильное засоление. Всего было предсказано 34279 белок-кодирующих генов, а размер генома оценен в 496 Mbp. Коллинеарность хромосом *P. euphratica* и *P. trichocarpa* варьировала от 61,72 % до 90,74 %. Сочетание секвенированного генома и нескольких транскриптомов позволило выявить семейства генов, с высо-

кой долей вероятности вовлечённых в устойчивость к солевому стрессу.

Секвенирование с большим покрытием 4 образцов *P. nigra* и 2 образцов *P. deltoides*, а также ресеквенирование генома Nisqually-1 *P. trichocarpa* [35] дало материал для более детального исследования структуры отдельных геномов и изучения пан-генома тополей. Как и геномы ранее отсеквенированных видов, они имеют значительное сходство с референсным геномом *P. trichocarpa* – около 82 %. Пан-геном, присущий всем образцам, составлял 80,7 % (401 Mbp). Оставшаяся часть (19,3 %) состоит в основном из повторяющихся последовательностей и мобильных элементов. Однако было найдено 3230 генов, число копий которых отличалось в зависимости от вида, и которые также вносили вклад в специфичную часть.

Естественный гибрид между *P. tremula* × *P. alba*, известный как тополь сереющий, *P. × canescence*, является основой нескольких гетерозисных полиплоидных сортов-клонов, таких как, например, тополь Хопёрский и тополь Приярский [2]. Другой известный клон *P. × canescence* – INRA 717–1B4, который широко используется как основа для создания трансгенных растений и объект геномных и физиологических исследований и стал первым тополем секции *Populus* с отсеквенированным геномом [29]. При сборке генома в качестве референса использовался геном *P. trichocarpa*, несмотря на то, что он относится к другой, довольно далёкой секции. Ожидается, что наименее схожей оказалась 19-я хромосома, включающая регион, отвечающий за детерминацию пола, которая отличается у разных видов тополей [21].

Сравнительный анализ геномов *P. tremula* и *P. tremuloides* [23] с *P. trichocarpa* выявил 1127 генов, характерных только для осин, линия которых отделилась ~15 Муа. Видоспецифичными оказались 136, 146 и 536 генов соответственно. Большинство из них оказалось короткими и не белок-кодирующими. Кроме того, было идентифицировано 2246 генов, по-

тенциально лежащих в основе разницы между двумя секциями. Среди них были гены, вовлечённые в формирование клеточной стенки, ответ на биотические и абиотические стрессы, регуляцию клеточного цикла и развития растения, транспорт липидов, транскрипционные факторы. Функции многих выявленных белков неизвестны.

Если все вышеперечисленные работы по полногеномному секвенированию проводились в основном с использованием разных NGS-платформ, то геном *P. alba* [26] секвенировался с помощью SMRT (single-molecule real-time) технологии платформы PacBio. В этом же, 2019-м, году была опубликована работа по секвенированию генома *P. alba* var. *pyramidalis* [27], выполненному с помощью технологий Illumina.

Несмотря на относительно небольшой геном тополей и развитие технологий, полногеномное секвенирование остаётся достаточно дорогим и трудоёмким. Однако для решения другой важной задачи – поиска генетических локусов, влияющих на хозяйственно ценные признаки, – чаще всего требуются масштабные геном-ассоциированные исследования. В настоящее время существуют подходы высокопроизводительного генотипирования, позволяющего получить много данных для большого количества образцов.

RADseq (Restriction site-associated DNA sequencing) в широком смысле называют семейство подходов высокопроизводительного генотипирования большого количества образцов, основанных на разрезании геномной ДНК эндонуклеазами рестрикции и лигировании баркодов и адаптеров для NGS-секвенирования. Такие подходы позволяют получить много информации о генетическом разнообразии, выявляя десятки тысяч SNP по всему геному. Секвенирование и сборка всего генома не требуется, что существенно снижает стоимость исследований [37]. Исходные варианты RADseq [30] используют одну эндонуклеазу рестрикции и механическое разделение фрагментов для отбора фрагментов нуж-

ной длины. Большинство последующих модификаций предполагает отбор спектра фрагментов разной длины и последующее уменьшение “порции” генома одного образца для увеличения покрытия каждого локуса и большего числа образцов в одном эксперименте [37]. Помимо обычного RADseq можно выделить ddRADseq [38], при котором применяются две эндонуклеазы рестрикции, и GBS [11]. Эти методы различаются использованием одной или двух эндонуклеаз рестрикции, способом лигирования адаптеров, моментом мультиплексирования библиотеки и некоторыми другими особенностями применяемых способов уменьшения сложности генома.

В последнее время с развитием технологий секвенирования стал доступен принципиально новый уровень исследования генетического разнообразия, не требующий полногеномного секвенирования. Например, Faivre-Ramprant с соавторами [12] фрагментарно отсеквенировали 51 образец *P. nigra*, выявив почти 2 миллиона SNP, из которых были отобраны 10000 полиморфизмов для создания системы генотипирования, которую апробировали на 888 образцах *P. nigra*. Подобный “genome skimming” меньшего масштаба был проведён для ряда видов тополей [50] с целью сравнения геномов по повторяющимся участкам ДНК.

Геном-ассоциированные исследования рода *Populus*

Наиболее часто данные, полученные в результате высокопроизводительного генотипирования, применяются для построения генетических карт (linkage mapping). Генетические карты могут применяться для характеристики генома, улучшения уже существующих сборок, исследования неравновесного сцепления (linkage disequilibrium, LD) в природных популяциях, для решения задач количественной генетики [37].

Данные RADseq были использованы для характеристики геномов гибридов *P. alba* × *P. tremula* при изучении генетического ланд-

шафта (genomic landscape) зоны их гибридизации [5, 24, 45], влияния рекомбинаций на метаболизм гибридных тополей [4].

Для гибридных популяций полных сибсов *P. tremula* [57] и *P. deltoides* × *P. simonii* [32, 47] были построены генетические карты высокой плотности и проведён QTL-анализ [47, 57].

Одной из главных задач практически всех селекционных программ тополей является получение плантаций с коротким оборотом рубки. Поэтому было выполнено много исследований по поиску локусов, влияющих на хозяйственно ценные признаки, в основном – скорость роста, устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам, структура древесины. Один из возможных подходов для решения этой задачи – QTL-анализ, Quantitative Trait Loci [22]. Этот метод позволяет выявить генетический контроль комплексных многофакторных признаков, для которых выявление конкретных генов-кандидатов выглядит довольно маловероятно [15].

Для разных вариантов гибридов *P. deltoides* × *P. trichocarpa* были картированы QTL, определяющие высоту и диаметр, а также количество силлептических ветвей и в некоторых случаях – запас биомассы и размеры листовой пластины [31, 33, 34, 41, 42, 47]. Была опубликована довольно необычная работа [56], в которой QTL картировались для таких признаков, как скорость роста и количество корней популяции гибридов от скрещивания *P. deltoides* × *P. canadensis*. Для гибридов *P. tomentosa* × *P. bolleana* [55] и (*P. alba* × *P. glandulosa*) × *P. tomentosa* [8] также картировались QTL для высоты, диаметра и количества силлептических ветвей у гибридов.

В большинстве работ выявленные QTL объясняли от 10 до 30 % изменчивости признаков, что считается несколько преувеличенным из-за высокой гетерозиготности деревьев и дизайна экспериментов [15, 22].

Для картирования QTL необходима генотипированная картирующая популяция и генетическая карта, на которой маркеры распо-

лагаются на группах сцепления с достаточной плотностью. Чем больше маркеров на каждой хромосоме и особей в популяции, тем точнее картируется локус [39]. Большинство упомянутых выше исследований было проведено с использованием генетических карт на основании микросателлитных маркеров [31, 42], AFLP [14] или комбинации этих маркеров [33, 36]. Однако есть несколько работ, где для построения генетической карты использовались методы высокопроизводительного генотипирования [47, 57].

Другой возможный подход для поиска локусов, влияющих на хозяйственно ценные признаки, – GWAS (genome-wide association study) – основан на поиске статистической связи между геномными полиморфизмами и проявлением фенотипических признаков [59]. GWAS, в отличие от картирования QTL, не требует создания картирующей популяции и позволяет использовать природные популяции неродственных организмов вида. С другой стороны, для проведения достоверного GWAS необходимы большие выборки исследуемых особей и тысячи маркеров [51].

Так, для *P. trichocarpa* была создана база данных по генетическим полиморфизмам у 882 деревьев и проведён GWAS по более чем 28 миллионам SNP [49]. Разрабатываются новые варианты GWAS [25], позволяющие уменьшить необходимое количество образцов в анализе.

Редактирование генома тополей с помощью технологии CRISPR/Cas9

Новым перспективным подходом в области генетики растений является геномное редактирование. Методы геномного редактирования позволяют с высокой эффективностью осуществлять направленную модификацию генов в эукариотических организмах с целью применения на них подходов обратной генетики. К настоящему времени разработано несколько систем геномного редактирования, из которых наиболее простой и универсальной является технология CRISPR/Cas9 [1].

Эта технология позволяет вносить двуцепочечные разрывы в последовательность геномной ДНК, комплементарную так называемой наводящей РНК (sgRNA – от single guide RNA). Двуцепочечный разрыв осуществляется нуклеазой Cas9, образующей комплекс с sgRNA, которая наводит нуклеазу на определенный сайт в геномной ДНК благодаря комплементарности с этим сайтом. Репарация образующегося двуцепочечного разрыва в клетках растений в большинстве случаев осуществляется посредством механизма NHEJ (non-homologous end joining, негомологичное соединение концов), вследствие чего в месте разрыва ДНК могут происходить случайные вставки или выпадения одного или нескольких нуклеотидов – так называемые индел-мутации. В том случае, если индел-мутация происходит в кодирующей области гена, она приводит к сбою рамки считывания и выключению гена. Вследствие этого технология CRISPR/Cas9 на растениях в большинстве случаев применялась для направленного выключения генов. Наиболее распространенным подходом для доставки нуклеазы Cas9 и наводящей РНК sgRNA в клетку является постоянная трансформация растений генами, кодирующими Cas9 и sgRNA. Экспрессия этих генов в клетках трансгенных растений приводит к накоплению Cas9 и sgRNA, формированию комплексов Cas9 + sgRNA и редактированию генома [1].

Первая работа по редактированию генома тополя с помощью технологии CRISPR/Cas9 была опубликована в 2015 году [58]. Объектом редактирования был гибрид *P. tremula* × *P. alba*, который легко подвергается трансформации и регенерирует в культуре тканей [17]. В качестве мишеней для редактирования были выбраны ген *4CL1*, вовлеченный в биосинтез лигнина, и ген *4CL2*, вовлеченный в биосинтез флавоноидов [16]. Были созданы генетические векторы для агробактериальной трансформации тополя, содержащие в области Т-ДНК ген *Cas9* под контролем конститутивного промотора 2×35S и NOS-терминатора, активных в различных

двудольных растениях, и ген *sgRNA* под контролем промотора U6.6 из *Medicago truncatula*, обеспечивающего экспрессию малых РНК, а также ген *nptII*, экспрессия которого придает устойчивость к канамицину. При этом было создано два варианта вектора, первый кодировал *sgRNA* к гену *4CL1*, второй – *sgRNA* к гену *4CL2*. Было создано по 30 трансгенных растений для каждого из вариантов конструкций. В 9 трансгенных растениях с первым вариантом вектора и в 13 – со вторым вариантом вектора целевые участки генов *4CL1* и *4CL2*, соответственно, были амплифицированы и секвенированы по Сэнгеру для определения их нуклеотидной последовательности. Было установлено, что все секвенированные варианты трансгенных растений содержат индел-мутации в обоих аллелях целевых генов. Таким образом, было достигнуто направленное стабильное выключение целевых генов. В случае *4CL1* это ожидаемо привело к изменению цвета древесины, в то время как нокаут *4CL2* вызвал многократное снижение накопления конденсированных таннидов в корнях. Любопытно, что высокомолекулярный гену *4CL1* ген *4CL5*, сходство нуклеотидной последовательности между которыми достигает 89 %, не подвергался редактированию, что говорит о высокой специфичности системы CRISPR/Cas9 [58].

Одним из важнейших свойств технологии CRISPR/Cas9 является ее пригодность для так называемого мультиплексного редактирования, то есть внесения направленных модификаций сразу в несколько целевых сайтов [1]. Для этого достаточно коэкспрессии нуклеазы *Cas9* с несколькими вариантами направляющих РНК *sgRNA*. В 2015 году было опубликовано еще одно исследование, в котором технология CRISPR/Cas9 применялась для мультиплексного редактирования генома тополя сразу по 4 целевым сайтам [13]. Мишенью для всех четырех вариантов *sgRNA* являлся ген фитоендесатуразы *PtoPDS*. Этот ген вовлечен в биосинтез хлорофилла, благодаря чему растения с инактивацией этого гена не

синтезируют хлорофилл и имеют белую окраску, что позволяет быстро выявить растение с отредактированным геномом [40, 43]. Был создан генетический вектор для агробактериальной трансформации, который помимо гена *Cas9* и гена устойчивости к антибиотику гигромицину содержит 4 кассеты экспрессии *sgRNA*. Растения *Populus tomentosa*, регенерированные на селективной среде с гигромицином, в большинстве случаев имели белую окраску побегов, что согласуется с инактивацией гена *PtoPDS*. Анализ нуклеотидной последовательности гена *PtoPDS* показал наличие индел-мутаций в сайтах, комплементарных последовательностям *sgRNA*. Помимо индел-мутаций, были также зафиксированы более крупные делеции участков ДНК, фланкированных сайтами взаимодействия для двух различных *sgRNA* [13].

Первые две работы продемонстрировали высокую эффективность применения технологии CRISPR/Cas9 на растениях рода *Populus*. Эффективность направленного выключения генов достигала 100 % [58], то есть во всех трансгенных побегах, регенерировавших на селективной среде, целевые аллели были отредактированы. Модификации генома, вызываемые системой CRISPR/Cas9, в диплоидных растениях могут находиться в нескольких состояниях – гомозиготном (оба аллеля целевого гена модифицированы одинаковым образом), гетерозиготном (один модифицированный аллель и один аллель «дикого типа»), биаллельном (оба аллеля модифицированы, однако различным образом) и химерном (разные клетки одного растения содержат различным образом модифицированные аллели целевых генов, а также аллели «дикого типа»). При этом наиболее желательны мутации в гомозиготном и биаллельном состоянии, поскольку только в этих случаях целевые гены инактивируются полностью. Эффективность создания растений тополя с гомозиготными и биаллельными мутациями была очень высока – более 90 %, то есть большинство растений с отредактированным гено-

мом содержали или гомозиготные, или биаллельные целевые мутации [13, 58]. Подобный результат был получен и в более позднем исследовании, опубликованном в 2017 году [10]. В этой работе мишенями для геномного редактирования в гибридном тополе *P. tremula* × *P. alba* являлись гены, имеющие ключевое значение для формирования генеративных органов – *PLFY*, *PAG1* и *PAG2*. Два последних гена были высокогомологичны, что позволило использовать для их редактирования одинаковые *sgRNA*. В работе было создано 6 вариантов генетических векторов для агробактериальной трансформации, каждый из которых содержал ген *Cas9* под контролем промотора 35S, а также гены *sgRNA*. Были подобраны 2 *sgRNA* к гену *PLFY* и две к генам *PAG1/PAG2*. Четыре вектора кодировали единственную *sgRNA*, два вектора – обе *sgRNA* к определенному гену. Всего было создано 684 трансгенных растения, из них 442 (то есть 65 %) содержали целевые мутации в гомозиготном или биаллельном состоянии [10].

Таким образом, технология геномного редактирования CRISPR/Cas9 показала себя как эффективный метод обратной генетики, позволяющий получать растения с инактивированными генами и исследовать их фенотип без проведения скрещиваний, занимающих на древесных объектах длительное время.

Заключение

Селекция тополей, как и других древесных пород, осложнена длительным жизненным циклом и поздним достижением репродуктивной стадии, трудоёмким скрещиванием, большим геномом с высоким уровнем гетерозиготности. Однако подходы маркер-вспомогательной селекции в сочетании с современными геномными технологиями позволяют существенно ускорить селекцию даже такого непростого объекта.

Работа поддержана грантом Президента РФ № МК-5735.2018.11.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Злобин, Н.Е. Сделать сложное проще: современный инструментарий для редактирования генома растений / Н.Е. Злобин, В.В. Терновой, Н.А. Гребенкина, В.В. Таранов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, № 1. – С. 104–111.
2. Сиволапов, А.И. Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение / А.И. Сиволапов. – Воронеж: ВГУ, 2005. – 157 с.
3. Allwright, M. Molecular Breeding for Improved Second Generation Bioenergy Crops / M. Allwright, G. Taylor // Trends in Plant Science. – 2016. – V. 21. – P. 43–54.
4. Caseys, C. Effects of interspecific recombination on functional traits in trees revealed by metabolomics and genotyping-by-resequencing / C. Casey, G. Glauser, K. Stölting, C. Christe, et al. // Plant Ecology & Diversity. – 2012. – V. 5. – P. 457–471.
5. Christe, C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F1 fertility and recurrent gene flow / C. Christe, K. Stölting, L. Bresadola, B. Fussi, et al. // Molecular Ecology. – 2016. – V. 25. – P. 2482–2498.
6. Dickmann, D. Poplar Culture in North America / D. Dickmann, J. Isebrands, J. Eckenwalder, J. Richardson. – Ottawa: NRC-Research Press. – 2002. – 397 p.
7. Douglas, C. *Populus* as a model tree / C. Douglas // Comparative and Evolutionary Genomics of Angiosperm Trees, Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. – Springer. – 2016. – P. 291–311.
8. Du, Q. Genetic architecture of growth traits in *Populus* revealed by integrated quantitative trait locus (QTL) analysis and association studies / Q. Du, C. Gong, Q. Wang, D. Zhou et al. // New Phytologist. – 2016. – V. 209. – P. 1067–1082.

9. Eckenwalder, J. Systematics and evolution of *Populus* / J. Eckenwalder // *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. – Ottawa: NRC-Research Press. – 1996. – P. 7–32.
10. Elorriaga, E. Variation in mutation spectra among CRISPR/Cas9 mutagenized poplars / E. Elorriaga, A. Klocko, C. Ma, S. Strauss // *Frontiers in plant science*. – 2018. – V. 9. – P. 594.
11. Elshire, R. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species / R. Elshire, J. Glaubitz, Q. Sun, J. Poland et al. // *PLoS One*. – 2011. – V. 6. – e19379.
12. Faivre-Rampant, P. New resources for genetic studies in *Populus nigra*: genome-wide SNP discovery and development of a 12k / P. Faivre-rampant, G. Zaina, V. Jorge, S. Giacomello et al. // *Molecular Ecology Resources*. – 2016. – V. 16. – P. 1023–1036.
13. Fan, D. Efficient CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis in *Populus* in the first generation / D. Fan, T. Liu, C. Li., B. Jiao, et al. // *Scientific reports*. – 2015. – V. 5. – P. 12217.
14. Fang, L. High-density genetic map of *Populus deltoides* constructed by using specific length amplified fragment sequencing / L. Fang, H. Liu, S. Wei, K. Keefover-Ring et al. // *Tree Genetics & Genomes*. – 2018. – V. 14. – P. 79.
15. Grattapaglia, D. Genomic of growth traits in forest trees / D. Grattapaglia, C. Plomion, M. Kirst, R. Sederoff // *Current opinion in plant biology*. – 2009. – V. 12. – P. 148–156.
16. Harding, S. Differential substrate inhibition couples kinetically distinct 4-coumarate: coenzyme A ligases with spatially distinct metabolic roles in quaking aspen / S. Harding, J. Leshkevich, V. Chiang, J. Tsai // *Plant Physiology*. – 2002. – V. 128. – № 2. – P. 428–438.
17. Hu, W. Compartmentalized expression of two structurally and functionally distinct 4-coumarate: CoA ligase genes in aspen (*Populus tremuloides*) / W. Hu, A. Kawaoka, C. Tsai, J. Lung, et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1998. – V. 95. – № 9. – P. 5407–5412.
18. [IPC] International Poplar Commission. Synthesis of national reports on activities related to poplar and willow areas, production, consumption and the functioning of the National Poplar Commissions / Secretariat Note, 20th Session, // Budapest. – 2–4 October 1996. – International Poplar Commission. – 10 pp.
19. Isebrands, J. *Poplars and Willows: Trees for Society and the Environment* / edited by J. Isebrands, J. Richardson // Oxford: CABI. – 2014. – 634 p.
20. Jansson S., Douglas C. *Populus: A Model System for Plant Biology* / S. Jansson, C. Douglas *Annual Review of Plant Biology*. – 2007. – V. 58. – P. 435–458.
21. Kersten, B. Genomics of sex determination in dioecious trees and woody plants / B. Kersten, B. Pakull, M. Fladung // *Trees*. – 2017. – V. 31. – P. 1113–1125.
22. Kirst, M. Genetic mapping in forest trees: markers, linkage analysis and genomics / M. Kirst, A. Myburg, R. Sederoff // *Genet Eng*. – 2004. – V. 26. – P. 105–141.
23. Lin, Y. Functional and evolutionary genomic inferences in *Populus* through genome and population sequencing of American and European aspen / Y. Lin, J. Wang, N. Delhomme, B. Schiffthaler et al. // *PNAS*. – 2018. – V. 115. – № 46. – P. E10970-E10978.
24. Lindtke, D. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species / D. Lindtke, Z. Gompert, C. Lexer, C. Buerkle // *Molecular Ecology*. – 2014. – V. 23. – P. 4316–4330.
25. Liu, J. Two-stage identification of SNP effects on dynamic poplar growth / J. Liu, M. Ye, S. Zhu, L. Jiang, et al. // *The Plant Journal*. – 2018. – V. 93. – P. 286–296.
26. Liu, Y-J. De novo assembly of white poplar genome and genetic diversity of white poplar population in Irtys River basin in China / Y-J. Liu, X-R. Wang, Q-Y. Zeng // *Science China Life Sciences*. – 2019. – V. 62. – № 5. – P. 609–618.

27. Ma, J. Genome sequence and genetic transformation of a widely distributed and cultivated poplar / J. Ma, D. Wan, B. Duan, X. Bai, et al. // *Plant Biotechnology Journal*. – 2019. – V. 17. – P. 451–460.
28. Ma, T. Genomic insights into salt adaptation in a desert poplar / T. Ma, J. Wang, G. Zhou, Z. Yue, et al. // *Nature communications*. – 2013. – V. 4. – № 2797.
29. Mader, M. Whole-genome draft assembly of *Populus tremula* × *P. alba* clone INRA 717–1B4 / M. Mader, M. Paslier, R. Bounon, A. Berard et al. // *Silvae Genetica*. – 2016. – V. 65. – P. 74–79.
30. Miller, M. Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers / M. Miller, J. Dunham, A. Amores, W. Cresko, E. Johnson // *Genome Res*. – 2007. – V. 17. – P. 240–248.
31. Monclus, R. Integrating genome annotation and QTL position to identify candidate genes for productivity, architecture and water-use efficiency in *Populus* spp. / R. Monclus, J. Lepl, C. Bastien, P. Bert et al. // *BMC Plant Biology*. – 2012. – V. 12. – № 173.
32. Mousavi, M. De novo SNP discovery and genetic linkage mapping in poplar using restriction site associated DNA and whole-genome sequencing technologies / M. Mousavi, F. Lui, S. Tao, J. Wu, H. Li, J. Shi // *BMC Genomics*. – 2016. – V. 17. – № 1. – P. 656.
33. Muchero, W. Genome Anchored QTLs for Biomass Productivity in Hybrid *Populus* Grown under Contrasting Environments / W. Muchero, M. Sewell, P. Ranjan, L. Gunter et al. // *PLOS ONE*. – 2013. – V. 8. – e54468.
34. Novaes, E. Quantitative genetic analysis of biomass and wood chemistry of *Populus* under different nitrogen levels / E. Novaes, L. Osorio, D. Drost, B. Miles et al. // *New Phytologist*. – 2009. – V. 182. – P. 878–890.
35. Pinosio, S. Characterization of the poplar pan-genome by genome-wide identification of structural variation / S. Pinosio, S. Giacomello, P. Faivre-Rampant, G. Taylor, et al. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2016. – V. 33. – № 10. – P. 2706–2719.
36. Pakull, B. Genetic linkage mapping in aspen (*Populus tremula* L. and *Populus tremuloides* Michx.) / B. Pakull, K. Groppe, M. Meyer, T. Markussen, M. Fladung // *Tree Genetics and Genomes*. – 2009. – V. 5. – P. 505–515.
37. Parchman, T. RADseq approaches and applications for forest tree genetics / T. Parchman, J. Jahner, K. Uckele, L. Galland, A. Eckert // *Tree Genetics and Genomes*. – 2018. – P. 14–39.
38. Peterson, B. Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species / B. Peterson, J. Weber, E. Kay, H. Fisher, H. Hoekstra // *PLoS One*. – 2012. – V. 7. – e37135.
39. Price, A. Believe it or not, QTLs are accurate! / A. Price // *Trends in Plant Science*. – 2006. – V. 11. – P. 213–216.
40. Qin, G. Disruption of phytoene desaturase gene results in albino and dwarf phenotypes in Arabidopsis by impairing chlorophyll, carotenoid, and gibberellin biosynthesis / G. Qin, H. Gu, L. Ma, Y. Peng, et al. // *Cell research*. – 2007. – V. 17. – № 5. – P. 471.
41. Rae, A. Elucidating genomic regions determining enhanced leaf growth and delayed senescence in elevated CO₂ / A. Rae, R. Ferris, M. Tallis, G. Taylor // *Plant Cell Environ*. – 2006. – V. 29. – P. 1730–1741.
42. Rae, A. QTL for yield in bioenergy *Populus*: identifying G×E interactions from growth at three contrasting sites / A. Rae, M. Pinel, C. Bastien, M. Sabatti et al. // *Tree Genetics and Genomes*. – 2008. – V. 4. – P. 97–112.
43. Shan, Q. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system / Q. Shan, Y. Wang, J. Li, Y. Zhang, et al. // *Nature biotechnology*. – 2013. – V. 31. – № 8. – P. 686.

44. Stettler, R. Evolution, genetics, and genetic manipulation / R. Stettler, H. Bradshaw, P. Heilman, T. Hinckley // *Biology of Populus and Its Implications for Management and Conservation*. – Ottawa: NRC Research Press. – 1996. – P. 1–6.
45. Stölting, K. Genomic scan for single nucleotide polymorphisms reveals patterns of divergence and gene flow between ecologically divergent species / K. Stölting, R. Nipper, D. Lindtke, C. Caseys, et al. // *Molecular Ecology*. – 2013. – V. 22. – P. 842–855.
46. Taylor, G. *Populus: arabidopsis* for forestry. Do we need a model tree? / G. Taylor // *Annals of Botany*. – 2002. – V. 90. – № 4. – P. 681–689.
47. Tong, C. Construction of high-density linkage maps of *Populus deltoids* × *P. simonii* using restriction-site associated DNA sequencing / C. Tong, H. Li, Y. Wang, X. Li, J. Ou et al. // *PLoS One*. – 2016. – V. 11. – № 3. – e0150692.
48. Tuskan, G. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) / G. Tuskan, S. Difazio, S. Jansson, J. Bohlmann et al. // *Science*. – 2006. – V. 313. – P. 1596–1604.
49. Tuskan, G. *Populus trichocarpa* Genome-Wide Association Study (GWAS) Population SNP Dataset Released. / G. Tuskan, W. Muchero, J-G. Chen, D. Jacobson et al. // United States: N. p., 2016. Web. doi:10.13139/OLCF/1411410.
50. Usai, G. Comparative genome-wide analysis of repetitive DNA in the genus *Populus* L. / G. Usai, F. Mascagni, L. Natali, T. Giordani, A. Cavallini // *Tree genetics & genomes*. – 2017. – V. 13. – P. 96.
51. Visscher, P. Statistical Power to Detect Genetic (Co)Variance of Complex Traits Using SNP Data in Unrelated Samples / P. Visscher, G. Hemani, A. Vinkhuyzen, G. Chen, et al. // *PLoS Genet*. – 2014. – doi:10.1371/journal.pgen.1004269
52. Wulschleger, S. Genomics and forest biology: *Populus* emerges as the perennial favorite / S. Wulschleger, S. Jansson, G. Taylor // *Plant Cell*. – 2002. – V. 14. – P. 2651–2655.
53. Wulschleger, S. Revisiting the sequencing of the first tree genome: *Populus trichocarpa* / S. Wulschleger, D. Weston, S. Di Fazio, G. Tuskan // *Tree Physiology*. – 2012. – № 33. – P. 357–64.
54. Ye, X. Transgenic *Populus* trees for forest products, bioenergy, and functional genomics / X. Ye, V. Busov, N. Zhao, R. Meilan et al. // *Critical Reviews in Plant Sciences*. – 2011. – V. 30. – P. 415–434.
55. Zhang, D. QTL analysis of growth and wood chemical content traits in an interspecific backcross family of white poplar (*Populus tomentosa* × *P. bolleana*) × *P. tomentosa* / D. Zhang, Z. Zhang, K. Yang // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2006. – V. 36. – P. 2015–2023.
56. Zhang, B. Detection of quantitative trait loci influencing growth trajectories of adventitious roots in *Populus* using functional mapping / B. Zhang, C. Tong, T. Yin, X. Zhang // *Tree Genetics & Genomes*. – 2009. – V. 5. – P. 539–552.
57. Zhigunov, A. Development of F1 hybrid population and the high-density linkage map for European aspen (*Populus tremula* L.) using RADseq technology / A. Zhigunov, P. Ulianich, M. Lebedeva, P. Chang, et al. // *BMC Plant Biol*. – 2017. – V. 17. – № 180.
58. Zhou, X. Exploiting SNPs for biallelic CRISPR mutations in the outcrossing woody perennial *Populus* reveals 4-coumarate: CoA ligase specificity and redundancy / X. Zhou, T. Jacobs, L. Xue, S. Harding, et al. // *New Phytologist*. – 2015. – V. 208. – № 2. – P. 298–301.
59. Zhu, C. Status and Prospects of Association Mapping in Plants / C. Zhu, M. Gore, E. Buckler, J. Yu // *Plant Genome Journal*. – 2008. – V. 1. – № 5. – doi: 10.3835/plantgenome2008.02.0089

REFERENCES

1. Zlobin N.E., Ternovoj V.V., Grebenkina N.A., Taranov V.V. Sdelat' slozhnoe proshhe: sovremennyy instrumentarij dlya redaktirovaniya genoma rastenij. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selektsii*, 2017, V. 21, № 1, pp. 104–111. (In Russian)
2. Sivolapov A.I. Topol' sereyushhij: genetika, selektsiya, razmnozhenie. Voronezh, VGU, 2005, 157 p. (In Russian)
3. Allwright M., Taylor G. Molecular Breeding for Improved Second Generation Bioenergy Crops. *Trends in Plant Science*, 2016, v. 21, pp. 43–54.
4. Caseys C., Glauser G., Stölting K.N., Christe C., Albrechtsen B.R., Lexer C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F1 fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*, 2016, v. 25, pp. 2482–2498.
5. Christe C., Stölting K., Bresadola L., Fussi B. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F1 fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*, 2016, v. 25, pp. 2482–2498.
6. Dickmann D., Isebrands J., Eckenwalder J., Richardson J. Poplar Culture in North America. Ottawa, NRC-Research Press, 2002, 397 p.
7. Douglas C. *Populus* as a model tree. Comparative and Evolutionary Genomics of Angiosperm Trees. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, *Springer*, 2016, pp. 291–311.
8. Du Q., Gong C., Wang Q., Zhou D., Yang H., Pan W., Li B., Zhang D. Genetic architecture of growth traits in *Populus* revealed by integrated quantitative trait locus (QTL) analysis and association studies. *New Phytologist*, 2016, v. 209, pp. 1067–1082.
9. Eckenwalder J. Systematics and evolution of *Populus*, Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. *Ottawa, NRC-Research Press*, 1996, pp. 7–32.
10. Elorriaga E., Klocko A.L., Ma C., Strauss S.H. Variation in mutation spectra among CRISPR/Cas9 mutagenized poplars. *Frontiers in plant science*, 2018, v. 9, p. 594.
11. Elshire R., Glaubitz J.C., Sun Qi, Poland J.A., Kawamoto K., Buckler E.S., Mitchell S.E. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One*, 2011, v. 6, pp. 1–10.
12. Faivre-Rampant P., Zaina G., Jorge V., Giacomello S., Segura V., Scalabrin S., Guérin V., De Paoli E., Aluome C., Viger M., Cattonaro F., Payne A., PaulStephenRaj P., Le Paslier M.C., Berard A., Allwright M.R., Villar M., Taylor G., Bastien C., Morgante M. New resources for genetic studies in *Populus nigra*: genome-wide SNP discovery and development of a 12k. *Molecular Ecology Resources*, 2016, v. 16, pp. 1023–1036.
13. Fan D., Liu T., Li C., Jiao B., Li S., Hou Y., Luo K. Efficient CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis in *Populus* in the first generation. *Scientific reports*, 2015, v. 5, pp. 1–7.
14. Fang L., Liu H., Wei S., Keefover-Ring K., Yin T. High-density genetic map of *Populus deltoides* constructed by using specific length amplified fragment sequencing. *Tree Genetics & Genomes*, 2018, v. 14, p. 79.
15. Grattapaglia D., Plomion C., Kirst M., Sederoff R. Genomic of growth traits in forest trees *Current opinion in plant biology*, 2009, v. 12, pp. 148–156.
16. Harding S., Leshkevich J., Chiang V., Tsai J. Differential substrate inhibition couples kinetically distinct 4-coumarate: coenzyme A ligases with spatially distinct metabolic roles in quaking aspen. *Plant Physiology*, 2002, v. 128, № 2, pp. 428–438.

17. Hu W., Kawaoka A., Tsai C., Lung J., Osakabe K., Ebinuma H., Chiang V.L. Compartmentalized expression of two structurally and functionally distinct 4-coumarate: CoA ligase genes in aspen (*Populus tremuloides*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, v. 95, № 9, pp. 5407–5412.
18. [IPC] International Poplar Commission. Synthesis of national reports on activities related to poplar and willow areas, production, consumption and the functioning of the National Poplar Commissions, Secretariat Note, 20th Session, Budapest, 2–4 October 1996, International Poplar Commission, pp. 10.
19. Isebrands J., Richardson J. *Poplars and Willows: Trees for Society and the Environment Oxford, CABI*, 2014, p. 634.
20. Jansson S., Douglas C. *Populus: A Model System for Plant Biology. Annual Review of Plant Biology*, 2007, v. 58, pp. 435–458.
21. Kersten B., Pakull B., Fladung M. Genomics of sex determination in dioecious trees and woody plants. *Trees*, 2017, v. 3, pp. 1113–1125.
22. Kirst M., Myburg A., Sederoff R. Genetic mapping in forest trees: markers, linkage analysis and genomics. *Genet Eng*, 2004, v. 26, pp. 105–141.
23. Lin Y.C., Wang J., Delhomme N., Schiffthaler B., Sundström G., Zuccolo A., Nystedt B., Hvidsten T.R., de la Torre A., Cossu R.M., Hoepfner M.P., Lantz H., Scofield D.G., Zamani N., Johansson A., Mannapperuma C., Robinson K.M., Mähler N., Leitch I.J., Pellicer J., Park E.J., Van Montagu M., Van de Peer Y., Grabherr M., Jansson S., Ingvarsson P.K., Street N.R. Functional and evolutionary genomic inferences in *Populus* through genome and population sequencing of American and European aspen. *PNAS*, 2018, v. 115, № 46, pp. 1–9.
24. Lindtke D., Gompert Z., Lexer C., Buerkle C. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species. *Molecular Ecology*, 2014, v. 23, pp. 4316–4330.
25. Liu J., Ye M., Zhu S., Jiang L., Sang M., Gan J., Wang Q., Huang M., Wu R. Two-stage identification of SNP effects on dynamic poplar growth. *The Plant Journal*, 2018, v. 93, pp. 286–296.
26. Liu Y.J. Wang X.R., Zeng Q.Y. De novo assembly of white poplar genome and genetic diversity of white poplar population in Irtysh River basin in China. *Science China Life Sciences*, 2019, v. 62, № 5, pp. 609–618.
27. Ma J., Wan D., Duan B., Bai X., Bai Q., Chen N., Ma T. Genome sequence and genetic transformation of a widely distributed and cultivated poplar. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, V. 17, pp. 451–460.
28. Ma T., Wang J., Zhou G., Yue Z., Hu Q., Chen Y., Liu B., Qiu Q., Wang Z., Zhang J., Wang K., Jiang D., Gou C., Yu L., Zhan D., Zhou R., Luo W., Ma H., Yang Y., Pan S., Fang D., Luo Y., Wang X., Wang G., Wang J., Wang Q., Lu X., Chen Z., Liu J., Lu Y., Yin Y., Yang H., Abbott R.J., Wu Y., Wan D., Li J., Yin T., Lascoux M., Difazio S.P., Tuskan G.A., Wang J., Liu J. Genomic insights into salt adaptation in a desert poplar. *Nature communications*, 2013, v. 4, № 2797.
29. Mader M., Le Paslier M.C., Bounon R., Bérard A., Rampant P.F., Fladung M., Leplé Jean-Charles, Kerstenbirgit B. Whole-genome draft assembly of *Populus tremula* × *P. alba* clone INRA 717–1B4. *Silvae Genetica*, 2016, v. 65, pp. 74–79.
30. Miller M., Dunham J., Amores A., Cresko W., Johnson E. Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers. *Genome Res*, 2007, v. 17., pp. 240–248.
31. Monclus R., Leplé J.C., Bastien C., Bert P.F., Villar M., Marron N., Brignolas F., Jorge V. Integrating genome annotation and QTL position to identify candidate genes for productivity, architecture and water-use efficiency in *Populus* spp. *BMC Plant Biology*, 2012, v. 12, № 173.

32. Mousavi M., Lui F., Tao S., Wu J., Li H., Shi J. De novo SNP discovery and genetic linkage mapping in poplar using restriction site associated DNA and whole-genome sequencing technologies. *BMC Genomics*, 2016, v. 17, № 1, p. 656.
33. Muchero W., Sewell M.M., Ranjan P., Gunter L.E., Tschaplinski T.J., Tongming Y., Tuskan G.A. Genome Anchored QTLs for Biomass Productivity in Hybrid *Populus* Grown under Contrasting Environments. *PLOS ONE*, 2013, v. 8, pp. 1–9.
34. Novaes E., Osorio L., Drost D.R., Miles B.L., Boaventura-Novaes C.R., Benedict C., Dervinis C., Yu Q., Sykes R., Davis M., Martin T.A., Peter G.F., Kirst M. Quantitative genetic analysis of biomass and wood chemistry of *Populus* under different nitrogen levels *New Phytologist*, 2009, v. 182, pp. 878–890.
35. Pinosio S., Giacomello S., Faivre-Rampant P., Taylor G., Jorge V., Le Paslier M.C., Zaina G., Bastien C., Cattonaro F., Marroni F., Morgante M. Characterization of the poplar pan-genome by genome-wide identification of structural variation. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, v. 33, № 10, pp. 2706–2719.
36. Pakull B., Groppe K., Meyer M., Markussen T., Fladung M. Genetic linkage mapping in aspen (*Populus tremula* L. and *Populus tremuloides* Michx.). *Tree Genetics and Genomes*, 2009, v. 5, pp. 505–515.
37. Parchman T.L., Jahner J.P., Uckelel K.A., Galland L.M., Eckert A.J. RADseq approaches and applications for forest tree genetics. *Tree Genetics and Genomes*, 2018, pp. 38–63.
38. Peterson B., Weber J., Kay E., Fisher H., Hoekstra H. Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS One*, 2012, v. 7, pp. 1–11.
39. Price A.H. Believe it or not, QTLs are accurate! *Trends in Plant Science*, 2006, v. 11, pp. 213–216.
40. Qin G., Gu H., Ma L., Peng Y., Deng X.W., Chen Z., Qu L.J. Disruption of phytoene desaturase gene results in albino and dwarf phenotypes in *Arabidopsis* by impairing chlorophyll, carotenoid, and gibberellin biosynthesis. *Cell research*, 2007, v. 17, № 5, pp. 471.
41. Rae A., Ferris R., Tallis M., Taylor G. Elucidating genomic regions determining enhanced leaf growth and delayed senescence in elevated CO₂. *Plant Cell Environ*, 2006, v. 29, pp. 1730–1741.
42. Rae A., Pinel M., Bastien C., Sabatti M., Street N., Tucker J., Dixon C., Marron N., Dillen S., Taylor G. QTL for yield in bioenergy *Populus*: identifying G×E interactions from growth at three contrasting sites. *Tree Genetics and Genomes*, 2008, v. 4, pp. 97–112.
43. Shan Q., Wang Y., Li J., Zhang Y., Chen K., Liang Z., Zhang K., Liu J., Xi J.J., Qiu J.L., Gao C. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nature biotechnology*, 2013, v. 31, № 8, pp. 686.
44. Stettler R., Bradshaw H., Heilman P., Hinckley T. Evolution, genetics, and genetic manipulation. Biology of *Populus* and Its Implications for Management and Conservation. *Ottawa, NRC Research Press*, 1996, pp. 1–6.
45. Stöltig K., Nipper R., Lindtke D., Caseys C., Waeber S., Castiglione S., Lexer C. Genomic scan for single nucleotide polymorphisms reveals patterns of divergence and gene flow between ecologically divergent species. *Molecular Ecology*, 2013, v. 22, pp. 842–855.
46. Taylor G. *Populus: arabidopsis* for forestry. Do we need a model tree? *Annals of Botany*, 2002, v. 90, № 4, pp. 681–689.
47. Tong C., Li H., Wang Y., Li X., Ou J., Wang D., Xu H., Ma C., Lang X., Liu G., Zhang B., Shi J. Construction of high-density linkage maps of *Populus deltoids* × *P. simonii* using restriction-site associated DNA sequencing. *PLoS One*, 2016, v. 11, № 3, pp. 1–20.
48. Tuskan G.A., Difazio S., Jansson S., Bohlmann J., Grigoriev I., Hellsten U., Putnam N., Ralph S., Rombauts S., Salamov A., Schein J., Sterck L., Aerts A., Bhalerao R.R., Bhalerao R.P., Blaudez D., Boerjan W., Brun A., Brunner A., Busov V., Campbell M., Carlson J., Chalot M., Chapman J.,

- Chen G.L., Cooper D., Coutinho P.M., Couturier J., Covert S., Cronk Q., Cunningham R., Davis J., Degroeve S., Déjardin A., Depamphilis C., Detter J., Dirks B., Dubchak I., Duplessis S., Ehling J., Ellis B., Gendler K., Goodstein D., Gribskov M., Grimwood J., Groover A., Gunter L., Hamberger B., Heinze B., Helariutta Y., Henrissat B., Holligan D., Holt R., Huang W., Islam-Faridi N., Jones S., Jones-Rhoades M., Jorgensen R., Joshi C., Kangasjärvi J., Karlsson J., Kelleher C., Kirkpatrick R., Kirst M., Kohler A., Kalluri U., Larimer F., Leebens-Mack J., Leplé J.C., Locascio P., Lou Y., Lucas S., Martin F., Montanini B., Napoli C., Nelson D.R., Nelson C., Nieminen K., Nilsson O., Pereda V., Peter G., Philippe R., Pilate G., Poliakov A., Razumovskaya J., Richardson P., Rinaldi C., Ritland K., Rouzé P., Ryaboy D., Schmutz J., Schrader J., Segerman B., Shin H., Siddiqui A., Sterky F., Terry A., Tsai C.J., Uberbacher E., Unneberg P., Vahala J., Wall K., Wessler S., Yang G., Yin T., Douglas C., Marra M., Sandberg G., Van de Peer Y., Rokhsar D. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science*, 2006, v. 313, pp. 1596–1604.
49. McKown A.D., Klápště J., Guy R.D., Gerales A., Porth I., Hannemann J., Friedmann M., Muchero W., Tuskan G.A., Ehling J., Cronk Q.C., El-Kassaby Y.A., Mansfield S.D., Douglas C.J. *Populus trichocarpa* Genome-Wide Association Study (GWAS) Population SNP Dataset Released. *New Phytologist*, 2014, № 203, pp. 535–553.
50. Usai G., Mascagni F., Natali L., Giordani T., Cavallini A. Comparative genome-wide analysis of repetitive DNA in the genus *Populus* L. *Tree genetics & genomes*, 2017, v. 13, p. 96.
51. Visscher P., Hemani G., Vinkhuyzen A.A., Chen G.B., Lee S.H., Wray N.R., Goddard M.E., Yang J. Statistical Power to Detect Genetic (Co)Variance of Complex Traits Using SNP Data in Unrelated Samples. *PLoS Genet*, 2014, v 10, № 10, pp. 1–10.
52. Wullschleger S., Jansson S., Taylor G. Genomics and forest biology: *Populus* emerges as the perennial favorite. *Plant Cell*, 2002, v. 14, pp. 2651–2655.
53. Wullschleger S., Weston D., DiFazio S., Tuskan G. Revisiting the sequencing of the first tree genome: *Populus trichocarpa*. *Tree Physiology*, 2012, № 33, pp. 357–64.
54. Ye X., Busov V., Zhao N., Meilan R., McDonnell L.M., Coleman H.D., Mansfield S.D., Chen F., Li Y., Cheng Zong-Ming M. Transgenic *Populus* trees for forest products, bioenergy, and functional genomics. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2011, v. 30, P. 415–434.
55. Zhang D., Zhang Z., Yang K. QTL analysis of growth and wood chemical content traits in an interspecific backcross family of white poplar (*Populus tomentosa* × *P. bolleana*) × *P. tomentosa*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, v. 36, pp. 2015–2023.
56. Zhang B., Tong C., Yin T., Zhang X. Detection of quantitative trait loci influencing growth trajectories of adventitious roots in *Populus* using functional mapping. *Tree Genetics & Genomes*, 2009, v. 5, pp. 539–552.
57. Zhigunov A.V., Ulianich P.S., Lebedeva M.V., Chang P.L., Nuzhdin S.V., Potokina E.K. Development of F1 hybrid population and the high-density linkage map for European aspen (*Populus tremula* L.). *BMC Plant Biol*, 2017, v. 17, № 180.
58. Zhou X., Jacobs T.B., Xue L.J., Harding S.A., Tsai C.J. Exploiting SNPs for biallelic CRISPR mutations in the outcrossing woody perennial *Populus* reveals 4-coumarate: CoA ligase specificity and redundancy. *New Phytologist*, 2015, v. 208, № 2, pp. 298–301.
59. Zhu C., Gore M., Buckler E., Yu J. Status and Prospects of Association Mapping in Plants. *Genome Journal*, 2008, v. 1., № 5. – doi: 10.3835/plantgenome2008.02.0089

Статья поступила в редакцию 7.10.2019