

1. БІОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ



Наукові праці Лісівничої академії наук України
Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine

<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.15421/412201>
Article received 2022.08.12
Article accepted 2022.12.29

ISSN 1991-606X print
ISSN 2616-5015 online
@ ✉ Correspondence author
Hryhoriy Krynytskyi
krynytsk@ukr.net

103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine

УДК 630*165.4:[630*81:630*810]

Дослідження генетичного різноманіття видового складу лісових деревостанів¹

Г. Т. Криницький², Р. Т. Гут³, В. А. Ковальова⁴, Н. І. Груник⁵

В історичному аспекті представлено аналіз досліджень генетичного різноманіття лісотвірних деревних видів. В їх розвитку виділено чотири важливих напрями: еколого-географічний; фенотипічний з відбором кращих плюс-варіантів; генетико-популяційний; морфолого-фізіологічний.

Запровадження цих напрямів у практику лісового господарства здійснюється на основі як традиційних, так і новітніх підходів до селекційної оцінки деревних рослин. Традиційні способи ідентифікації дерев базуються на використанні різноманітних морфолого-анатомічних, фізіологічних і біохімічних показників дерев. До нетрадиційних підходів відносять використання показників вмісту терпенових вуглеводнів, ізоферментний аналіз, дослідження генетичної мінливості рослин на рівні ДНК.

*На сьогодні бурхливо розвивається новий науковий напрям генетичних досліджень – геноміка, яка дає змогу отримати важливу генетичну інформацію і розробити високоінформативні молекулярно-генетичні маркери – мікросателіти та однонуклеотидні поліморфізми. Вони можуть бути ефективно використані для вивчення генетичної мінливості лісів, їх адаптації до зміни клімату, для створення селекційних програм. До останніх досягнень в області лісової геноміки відносять повногеномне секвенування, збірку та анування геномів *Picea abies* (L.) Karst., *Picea glauca* Voss., *Pinus taeda* L., *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour. та інших видів хвойних.*

Водночас, поряд з методами біохімічної генетики, а також традиційними способами досліджень, необхідні нові підходи до вирішення генетико-селекційних задач у лісовому господарстві, які враховують тривалість

¹ Робота підтримана грантом Національного фонду досліджень України, № 2021.01/0184

² Криницький Григорій Томкович – академік Лісівничої академії наук України, Президент ЛАН України, доктор біологічних наук, професор, Заслужений діяч науки і техніки України, завідувач кафедри лісівництва. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. Тел.: +38-067-784-1160. E-mail: krynytsk@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7020-9991>

³ Гут Роман Тарасович – академік Лісівничої академії наук України, доктор біологічних наук, професор кафедри лісівництва. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна

⁴ Ковальова Валентина Андріївна – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник науково-дослідної частини. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. Тел.: +38-097-500-5472. E-mail: vakovaleva16@gmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3099-2747>

⁵ Груник Наталія Ігорівна – пост-докторант, Агроскоп (Шанжан), вул. Дюїе 50, 1260 Ньйон, Швейцарія. Тел.: +41796331678. E-mail: nataliya.hrunyk@agroscope.admin.ch ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9136-0973>

онтогенезу деревних видів, вікові зміни у їхньому розвитку, механізми реалізації генотипу в конкретних умовах середовища.

Ключові слова: селекційна оцінка дерев; історія розвитку; традиційні і новітні генетичні підходи; способи ідентифікації; генотип.

Вступ (Introduction). Біорізноманіття нашої планети складає понад два мільйони видів організмів. Відомо, що в процесі еволюції біосфери одні види біологічних організмів виникали, інші – зникали. Цей процес достатньо повно узагальнено М. А. Голубцем (1997, 2003).

Діяльність людства внесла додаткові колосальні зміни у життєве середовище планети. Особливо це стосується значного вимирання живих організмів впродовж останніх трьох століть. За оцінкою міжнародних природоохоронних організацій, станом на середину 80-х років ХХ ст. приблизно 20-30 тис. видів квіткових рослин стали рідкісними і потребували охорони. У найближчій перспективі біорозмаїття Планети може скоротитись на 500 тис. видів та підвидів тварин і рослин (Diaz et al., 2019).

Таке становище викликало належну стурбованість у міжнародній спільноті, що знайшло відображення у рішеннях ООН, ЮНЕСКО, НАТО та інших. Однією з найважливіших подій у цьому напрямі було прийняття у 1992 р. керівниками 179 держав у Ріо-де-Жанейро Конвенції ООН з питань довкілля і розвитку (Конвенція, 2015).

Результати аналітичного огляду генетичного різноманіття деревних видів (Results of an analytical review of the genetic diversity of tree species).

Основні напрями генетико-селекційних досліджень (Main directions of genetic and selection research). Питання охорони біологічного різноманіття, зокрема видового складу деревних рослин лісових екосистем, тісно пов'язане з генетико-селекційними роботами. В історії розвитку цих робіт стосовно лісових фітоценозів можна виділити декілька принципово-важливих та якісно відмінних напрямів: еколого-географічний; фенотипічний з відбором кращих плюс-варіантів; генетико-популяційний; морфолого-фізіологічний (Криницький, 1993; Патлай та ін., 2001).

Еколого-географічний напрям базується на груповому відборі кращих за продуктивністю та адаптивною цінністю географічних варіантів, екотипів, популяцій (Ромедер, Шенбах, 1962; Молотков и др., 1982; Білоус, 2003). Зародився він ще наприкінці ХVIII-початку ХІХ ст., коли у Франції Дюгамелем де Монсо і Ф. Андре де Вільмореном були закладені перші географічні культури сосни і модрина.

Фенотипічний напрям з відбором кращих плюс-варіантів сформувався значно пізніше – в 30-х-50-х роках ХХ ст. (Lindquist, 1948; Молотков и др., 1982). В його основу покладено масовий та індивідуальний відбір за прямими та опосередкованими ознаками як без перевірки відбраного матеріалу на спадковість, так і з генетичною оцінкою материнських об'єктів за насінним або вегета-

тивним потомством. У цьому напрямі розроблено плюсову систему селекції, яка активно і в широких масштабах впроваджувалася в практику лісового господарства у 70-80-х роках минулого століття.

Генетико-популяційний напрям значною мірою базується на біохімічній генетиці і передбачає, насамперед, здійснення численних досліджень внутрішньо-популяційної мінливості важливих для селекції ознак деревних рослин (Роне, 1978; Jin, 2019). Інтенсивний розвиток його почався лише з 60-70-х років ХХ ст. і був спрямований на вивчення генетичної структури популяцій та їх адаптивних механізмів, оптимізацію селекційного процесу в лісі та активізацію розробки популяційної системи селекції.

Морфолого-фізіологічний напрям сформувався на стику лісової селекції, генетики та фізіології рослин і передбачає вивчення фізіолого-біохімічних аспектів життєдіяльності генотипів у конкретних умовах середовища та перехід від генетико-селекційних досліджень за схемою «генотип – нагромадження фітомаси» (або якась інша селекційна ознака) до комплексних досліджень «генотип – конкретні умови середовища – фізіолого-біохімічні процеси – нагромадження фітомаси» (або, відповідно, інша ознака) (Криницький, 1993, 1999). Принципова відмінність цього напрямку від інших полягає в тому, що селекційний процес тут замість тільки самого генотипу спрямований на генотип з урахуванням механізмів реалізації його в конкретних умовах середовища.

Отже, морфолого-фізіологічний напрям передбачає селекцію на взаємодію в системі «генотип – середовище». Ця взаємодія виявляється через інтенсивність проходження фізіолого-біохімічних процесів. Таким чином здійснюється органічний зв'язок лісової селекції з фізіологією деревних рослин та розвиток селекційних досліджень з урахуванням фізіолого-генетичних закономірностей продукційного процесу.

Однак висока генетична поліморфність деревних рослин, значна варіабельність впливів середовища на генотип зумовлюють велику мінливість дерев за енергією росту та іншими ознаками і створюють значні труднощі в проведенні досліджень у всіх вище зазначених генетико-селекційних напрямках та зменшують їхню ефективність. У зв'язку з цим, генетико-селекційне оцінювання лісових популяцій з метою підвищення комплексної продуктивності і біотичної стійкості лісів, а також проблема відбору дерев зі спадково закріпленими господарсько цінними властивостями є вельми актуальними. Проте, генетична структура лісових насаджень в Україні на сьогодні вивчена дуже слабо. Відсутні банки даних для ідентифікації генотипів у

популяціях, на лісонасінних ділянках і плантаціях, не складені генетичні карти плюсових та елітних дерев. Тому основним завданням лісової генетики в Україні є впровадження у практику ведення лісового господарства ефективних методів отримання об'єктивної інформації про генетичну різноманітність деревних рослин на основі як традиційних, так і новітніх підходів до їхньої селекційної оцінки.

Традиційні способи ідентифікації дерев (*Traditional methods of identification of trees*). До недавнього часу дослідники для генетико-селекційної оцінки лісових популяцій, вивчення закономірностей мінливості та успадкування властивостей ростучих у них деревних видів використовували, зазвичай, кількісні ознаки реалізації генотипу в конкретних умовах середовища. Зокрема, для відбору дерев на інтенсивність росту (основний напрям генетико-селекційних робіт у лісовому господарстві) запропоновано різноманітні морфолого-анатомічні, фізіологічні та біохімічні показники.

Найбільшу кількість робіт присвячено зв'язку між інтенсивністю росту і різноманітними морфолого-анатомічними ознаками. Здійснюючи відбір за фенотипом, до швидкорослих відносять дерева з високим приростом за висотою і діаметром, добрим самоочищенням від гілок, прямим повнодеревним стовбуром, підвищеною стійкістю до хвороб (Молотков и др., 1982; Liu et al., 2022). Значну увагу під час відбору більшість дослідників надає формі крони. При цьому одні з них вважають найпродуктивнішою вузькокронну форму дерев (West, Sessions, & Strimbu, 2022), інші – ширококронну (Яцьк, 1981), що, очевидно, значною мірою залежить від лісорослинних умов. Вузькокронна форма частіше трапляється в насадженнях, які ростуть у північних широтах і горах, ширококронна – приурочена до сприятливіших лісорослинних умов. Водночас, у будь-якій лісовій популяції, незалежно від її географічного розташування, можна знайти поодинокі екземпляри дерев, різко відмінних за формою крони. Низка дослідників вважають цю ознаку спадковою, причому добре помітну вже на ранній стадії розвитку дерев (Lindquist, 1948; Мажула, 2005).

В. М. Роне (1978) генетично зумовленим показником продуктивності дерев вважав тривалість і темпи росту впродовж вегетаційного періоду. Швидкорослі екземпляри, зазвичай, характеризуються більшою тривалістю та енергією ростових процесів. На діагностичне значення тривалості росту вказує також С. Ehrenberg (1975). У науковій літературі відзначено значну кореляцію інтенсивності росту дерев з довжиною хвої (Пашкевич, 2005; Salazar, 1983), з кількістю хвоїнок на пагоні і в пучку (Шлапак, Макарянська, Шлапак, 2011), з кількістю сім'ядолей, розмірами бруньок у верхній мутівці (Kozłowski, Torgie, & Marchall, 1972).

Низка робіт присвячена вивченню кореляційного зв'язку між інтенсивністю росту насінного потомства і масою насіння материнських дерев (Spurr, 1944; Kandyu, 1978; Basada, 1979). Одні автори

вважають, що такий зв'язок існує і цей показник можна використовувати для ранньої діагностики швидкості росту рослин, інші такої залежності не встановили.

Н. В. Кречетова (1980), вивчаючи ріст потомства кедра корейського, встановила, що надійними діагностичними ознаками спадкових властивостей швидкорослих рослин є значна площа поверхні хвої і коріння, наявність на коренях рясної мікоризи. Для ялини європейської, за літературними даними, показниками швидкості росту певною мірою можуть бути тип галузнення і охвоєність пагонів, будова насінної луски (Ромедер, Шенбах, 1962; Ehrenberg, 1975); для сосни звичайної – колір насіння, кількість утворених вершинних бруньок, кут відходження гілок, будова і товщина грубої корки, очищеність стовбура від сучків; для берези повислої – характер тріщинуватості кори.

Проте генетико-селекційна оцінка дерев за морфолого-анатомічними ознаками часто виявляється неефективною. Зокрема, у дослідях Е. Л. Березіна (1981) плюсові дерева ялини, відібрані за фенотипом, показали більш низький рівень у передачі потомству високої енергії росту, ніж нормальні і навіть мінусові. Із загальної кількості потомств, які характеризуються пришивдшеним ростом, лише 18% було отримано від плюсових дерев, тоді як 50,6% – від нормальних і 31,4% – від мінусових дерев. Подібні дані для ялини європейської отримані також І. Е. Етверком (1981). В середньому, генетико-селекційна оцінка дерев за морфолого-анатомічними показниками, як свідчить значний експериментальний матеріал, нагромаджений в Україні і за кордоном, лише на 20-30% забезпечує вибір кращого генотипу (Заїка, 1995; Криницький, Заїка, Гут, 2006; Терещенко, 2006; Susilowati, Iswanto, Wahyudi, Supriyanto, & Siregar, 2016).

Низька ефективність оцінювання дерев за фенотипом є результатом їхньої високої модифікаційної мінливості в процесі онтогенезу. Кількісні морфолого-анатомічні показники, які мають полігенну природу і зумовлені великою кількістю взаємодіючих генів, надзвичайно варіабельні, тісно корелюють з напруженістю зовнішніх чинників. Характер їх прояву значною мірою формується під впливом умов середовища.

У зв'язку з цим, для успішного здійснення селекційного процесу в лісовому господарстві у 70-х роках ХХ ст. отримали розвиток надійніші, ніж морфолого-анатомічні, критерії оцінки генотипів і генетичної структури лісових популяцій, зокрема, *фізіолого-біохімічні показники*. Низкою дослідників показано значну роль нуклеїнових кислот у процесах росту і зв'язку між їхнім вмістом та інтенсивністю прояву ростових функцій рослин (Пастернак, Самсонова, 1971). Встановлено також відмінності у нуклеїновому обміні дерев, що характеризуються різною інтенсивністю росту (Пастернак, Самсонова, 1971; Яцьк, 1981). Зазвичай, вищий вміст нуклеїнових кислот характерний для швидкорослих екземплярів деревних рослин. Причому,

діагностичною ознакою швидкості росту (Пастернак, Самсонова, 1971), може бути лише РНК. За кількістю ДНК швидко- і повільнорослі рослини близькі між собою. У швидкокорослих дерев, порівняно з повільнорослими, спостережено також вищий рівень співвідношення РНК / ДНК (Пастернак, Самсонова, 1971; Яцьк, 1981).

Швидко- і повільнорослі деревні рослини відрізняються і за іншими біохімічними показниками. А. С. Самсонова, Г. М. Пастернак (1971) відзначали, що внутрішні процеси підготовки ростової діяльності, які проявляються в мобілізації стимуляторів росту, в бруньках дерев ялини з високою енергією росту починаються раніше, ніж з низькою. Виявлено певну кореляцію росту деревних рослин з вмістом білкового азоту (Мольченко, Юхимчук, Яцьк, 1980), активністю каталази, пероксидази, поліфенолксидази (Малюгин, 1970; Яцьк, 1981; Zolfaghari, Korori, & Etemad, 2005), особливостями мобілізації фітогормонів для здійснення ростової функції (Самсонова, Пастернак, 1971; Кречетова, 1980), поглинанням і нагромадженням у вегетативних органах мінеральних елементів (Fober, & Giertych, 1971; Mangalis, 1974). В літературі є відомості про генетичну зумовленість нагромадження хлорофілів і співвідношення їхніх форм (Криницький, 1993; Тарнопільська, 2008; Li et al., 2018), вмісту абсцизової кислоти і гіберелінів (Larque-Saaverds, & Weing, 1976).

У низці робіт встановлено кореляційну залежність енергії росту дерев від інтенсивності фотосинтезу і дихання, а також від їхнього співвідношення (Луукканен, 1972; Botkin, 1969; Song, & Jin, 2023). Перспективним для селекції деревних рослин на продуктивність є вивчення світлового дихання, пропонується також використовувати для відбору швидкокорослих дерев вуглекислотний компенсаційний пункт (Луукканен, 1972). Dietze et al. (2013) вважають, що одним із індикаторів селекції на швидкість росту у висоту може бути вміст крохмалю в період крохмального максимуму у тканинах дерева.

В останні два десятиліття минулого століття отримано дані, які свідчать про можливість використання для генетико-селекційної оцінки насаджень електрофізіологічних характеристик: величини і характеру динаміки біопотенціалів, біоелектричних реакцій на дозовані подразнення, імпедансу і поляризаційної ємності (Шеверножук, Букша, 1977; Криницький, 1990, 1992, 1993).

Водночас у зв'язку з тим, що фізіолого-біохімічні процеси, як і морфолого-анатомічні показники у деревних рослин значною мірою детерміновані напруженістю чинників зовнішнього середовища, низка дослідників для генетико-селекційної оцінки деревних рослин пропонують використовувати не один якийсь показник або групу ідентичних показників, а комплекс ознак, які характеризують різноманітні сторони життєдіяльності рослин (Роне, 1978). Такий підхід, безумовно, підвищує ефективність оцінки генотипів і вивчення генетико-

селекційної структури лісових популяцій, але все ж таки він, унаслідок полігенної природи і високої модифікаційної мінливості морфолого-анатомічних і фізіолого-біохімічних показників дерев, недостатній і дуже трудомісткий.

Нетрадиційні підходи до селекційної оцінки деревних рослин (*Non-traditional approaches to the breeding assessment of tree plants*). Нові перспективи для вирішення генетико-селекційних проблем відкриває використання генетичних маркерів, запропонованих біохімічною генетикою. Порівняно з морфолого-анатомічними показниками, вони дають можливість швидше і надійніше ідентифікувати генотипи, дають змогу ефективніше здійснювати генетичну оцінку популяцій, лісонасінних плантацій та інших селекційних об'єктів (Prus-Głowacki, 1991; Ennos, 1994; Ennos, Worrell, & Malcolm, 1998).

Одними із генетичних маркерів, які широко використовують у генетико-селекційних дослідженнях лісових популяцій, є показники вмісту терпенових вуглеводнів (Hiltunen, 1976; Гут, Криницький, 1989; Криницький, Гут, 1995; Заїка, Криницький, 2004). Показано, що їх біосинтез знаходиться під прямим контролем одиничних генів (Hiltunen, 1976), а якісний склад не змінюється впродовж онтогенезу, не залежить від умов середовища і віку дерев та є ідентичним у різних органах дерев (Полтавченко, Ткач Т. Н., Ткач В. С., Рудаков, 1968). Склад терпенових вуглеводнів використовували для вивчення генетичної структури популяцій хвойних видів деревних рослин, відбору дерев високої інтенсивності росту та виявлення особливостей успадкування потомством господарсько цінних ознак материнських дерев (Ромедер, Шенбах, 1962; Hiltunen, 1976).

Наприкінці 70-х років ХХ ст., коли було повністю завершено формування генетичної концепції ізоферментів, основним методом аналізу генетичного поліморфізму у різних галузях біології та медицини став ізоферментний аналіз. Ферменти є безпосередніми продуктами функціональної активності генів і, таким чином, є елементарними їхніми біохімічними маркерами. Ізоферменти – це множинні молекулярні форми одного й того ж фермента. Алельні ізоферменти або алозими визначаються різними алелями одного генного локусу. Завдяки унікальній можливості швидкого отримання кількісної інформації про частоти алелей і генотипів та гетерозиготність окремих дерев, ступінь генетичних відмінностей між популяціями і видами, алозимний аналіз став активно використовуватись у популяційній генетиці для дослідження генетичної мінливості природних популяцій і видів, зокрема лісових деревних рослин (Cheliak, & Pitel, 1985; Hamrick, & Godt, 1989; Вишны і др., 1995).

На початку 1980-х рр. основним об'єктом генетичних досліджень на основі алозимного аналізу стали хвойні види, важливою репродуктивною особливістю яких є наявність гаплоїдної тканини мегагаметофіта у насініні, що дає можливість виокремлювати материнський і батьківський внески в генотипах потомків від вільного запилен-

ня (Giannini, Morgante, & Vendramin, 1991; Slavov, & Zhelev, 2004). У межах України генетична структура популяцій сосни звичайної, яка росте в різних природно-кліматичних зонах, була вивчена І.І. Коршиковим з співавторами за десятима ферментними системами (Коршиков, Калафат, 2004; Коршиков, Калафат, Пирко, Великоридько, 2001, 2005; Korshikov, Pirko, Mudrik, & Pirko, 2007). Було встановлено, що 76,5% генів у популяціях сосни звичайної є поліморфними. При цьому найменшим ступенем поліморфізму характеризуються реліктові популяції Українських Карпат, а найбільшим – популяції Лісостепової зони. Ширший ареал сосни звичайної охоплено в роботах Г.Г. Гончаренка та ін. (Гончаренко, Силин, Падутов, 1993; Гончаренко, Силин, 1997). Для дослідження популяцій сосни звичайної у Прибалтиці, Білорусі, Україні, Європейській частині Росії і Західному Сибіру використано 11 ферментних систем. Автори встановили високий поліморфізм сосни звичайної, який спостерігався більш ніж у 85% генів. Дані за генетичними відстанями, розраховані за частотами паралелей проаналізованих алозимних локусів, свідчили про відсутність відмінностей між популяціями за географічним принципом, а тому зроблено висновок про наявність єдиного генофонду сосни звичайної у досліджуваній частині ареалу.

Успішне впровадження у лісову генетику методу алозимного аналізу дало можливість дослідникам отримати якісно нову інформацію про генетичну різноманітність лісових деревних рослин та успішно вирішувати завдання щодо:

- ідентифікації генотипів у популяціях, клонів і сортів деревних рослин;
- вивчення генетичної структури популяцій, ступеня їхньої диференціації і підпорядкування;
- встановлення рівнів внутрішньої і міжпопуляційної генетичної мінливості та виділення внутрішньовидових таксонів;
- вивчення особливостей запилення та інтенсивності інбредних процесів на лісонасінних плантаціях і в штучно створених насадженнях;
- виявлення генетичних змін у популяціях, які відбуваються у зв'язку з онтогенезом дерев, антропогенною діяльністю і поступовою трансформацією природних чинників середовища;
- розроблення методів ранньої діагностики господарсько цінних властивостей дерев, стійких до несприятливих зовнішніх впливів (ентомошкідників, фітохвороб, екстремальних впливів кліматичних чинників тощо);
- оцінки ступеня генетичної детермінації ознаки, пошуку генів, які контролюють окремі властивості дерев;
- виявлення інтенсивності мутаційного тиску та активності генів в онтогенезі;
- підбору екземплярів дерев для гетерозисної селекції, вивчення процесів природної гібридизації та інтрогресії генів тощо.

На сьогодні нагромаджено значний матеріал щодо генетичної структури, рівнів внутрішньо- і

міжпопуляційної мінливості, ступеня генетичної диференціації популяцій в межах ареалів основних лісотвірних видів хвойних: сосни звичайної (Гончаренко, Силин, 1997; Коршиков, Калафат, Пирко, Великоридько, 2001, 2005), кедрових сосен (Pirko, Korshikov, 2001), ялини європейської (Giannini, Morgante & Vendramin, 1991) та модрин європейської і сибірської (Lewandowski, 1997).

Незважаючи на невисоку роздільну здатність алозимного аналізу щодо олігомерних форм ферментів та інші до кінця не вирішені проблеми, цей метод тривалий час залишався основним інструментом для вивчення генетичної різноманітності і структури популяцій лісових деревних рослин (Wheeler, Steiner, Schlarbaum, & Neale, 2015).

Стрімкий розвиток методів молекулярної біології і генетики в останні 25 років сприяв потужному сплеску досліджень, спрямованих на вивчення генетичної мінливості на рівні ДНК. Молекулярні маркери, або ДНК-маркери, є третім поколінням генетичних маркерів. Оскільки ці маркери відносяться до самої молекули ДНК, то вони вважаються об'єктивними показниками величини мінливості. Беззаперечною перевагою цих маркерів є те, що вони не залежать від впливів навколишнього середовища, фізіологічного стану та етапу онтогенезу рослин, і, основне, ці маркери можуть виявити практично необмежену кількість поліморфізмів у ядерній та цитоплазматичній ДНК (Tanksley, 1983; Cervera, Plomion, & Malpica, 2000; Porth, & El-Kassaby, 2014). Поліморфізм ДНК може бути виявлений за допомогою гібридизації з відомими нуклеотидними послідовностями, секвенуванням нуклеотидної послідовності, порівняння довжини фрагментів, отриманих за допомогою полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) та у результаті обробки ДНК ендонуклеазами рестрикції.

Молекулярні маркери, відповідно до методу аналізу, поділяють на три групи: блот-гібридизація (RFLP) (Beckmann, & Soller, 1983); ПЛР (AFLP, CAPS, ISSR, RAPD, SSR, STS та інші) (Konieczny, & Ausubel, 1993; Williams, Hanafey, Rafalski, & Tingey 1993; Powell, Machray, & Provan, 1996; Гут, Новаковська, 2004; Mba, & Tohme, 2005; Wolfe, 2005) і ДНК-чипи (DArT, SNP) (Seidel, 2010; Charmet, & Storlie, 2012). В останні 15 років для аналізу поліморфізму ДНК все частіше використовують метод прямого секвенування геному або його окремих ділянок (Kersten et al., 2022).

ДНК-маркери можуть бути використані для складання молекулярних карт хромосом і геномів та картування на них генів і локусів кількісних ознак (QTL); у порівняльній генетиці та геноміці; молекулярній паспортизації сортів / порід; геномній селекції; діагностиці захворювань; в екологічному моніторингу; дослідженні генетичного різноманіття; філогенетичних дослідженнях; популяційній генетиці (Habier, Fernando, & Dekkers, 2009).

Найчастіше у популяційно-генетичних дослідженнях лісових деревних рослин, зокрема хвой-

них, використовують маркери ядерних і цитоплазматичних геномів. Різний тип успадкування та суттєві відмінності в рівнях мінливості цих маркерів дають змогу вирішити широкий спектр завдань популяційної генетики та в цілому біології хвойних. Вони можуть успішно використовуватись як для оцінки рівнів генетичного різноманіття, так і для вивчення філогенетичних зв'язків, питань систематики, популяційної структури, систем схрещування, потоку генів, визначення батьків певного потомства, ідентифікації генів у групах щеплення (Savolainen, & Karhu, 2000; Wang, & Szmidt, 2001).

В Україні використання ДНК-маркерів у генетичних дослідженнях лісових деревних видів ще донедавна не було таким поширеним явищем, як за кордоном, проте в останні роки цей напрям став активно розвиватись. Так, на кафедрі лісівництва НЛТУ України створено методичну базу для генетичного аналізу деревних порід із використанням AFLP, RAPD, ISSR, ILP, cpSSR і mtSSR (Гут, Радченко, Криницький, 2003; Ковальчик, Гут, 2004). Науковцями лабораторії молекулярно-генетичних маркерів деревних рослин встановлено філогенетичні зв'язки між видами родини Fagaceae, з'ясовано таксономічну позицію *Fagus sylvatica* L. та *Fagus orientalis* Lypsky (Гут, Радченко, Криницький, 2004). За допомогою мікросателітного аналізу хлоропластної і мітохондріальної ДНК (cpSSR) вивчено генетичну структуру гірських і рівнинних ценопопуляцій сосни звичайної у західному регіоні України. Встановлено, що навіть невеликі за площею природні ценопопуляції сосни звичайної реліктової мають високий рівень генетичної мінливості. Вивчено гаплотичну структуру півсїбсових потомств різних років репродукції і виявлено високу зумовленість показників росту півсїбсових родин генетичною структурою материнських дерев (Гут, 2009). Використання ILP-маркерів, створених на основі генів дефензинів, для маркування дерев сосни звичайної у деревостані, ураженому кореневою губкою, виявило відмінності у структурі стійких і сприйнятливих до хворіб генотипів (Ковальова, Юсипович, Шаловило, 2018). За допомогою мікросателітів ядерної ДНК вивчено популяційно-генетичну мінливість ялини європейської в Українських Карпатах. Встановлено, що усі обстежені популяції походять з одного історичного рефугіуму та характеризуються високою внутрішньо-популяційною і низькою міжпопуляційною мінливістю.

В останнє десятиріччя бурхливо розвивається новий науковий напрям генетичних досліджень – геноміка, основою якої є високопродуктивні технології нового покоління секвенування NGS, які дали можливість масової реалізації програм секвенування повного геному організмів. До останніх досягнень в області лісової геноміки відносять повногеномне секвенування, збірку і анотування гігантських геномів *Picea abies* (L.) Karst., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Pinus taeda* L., *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour та інших

видів хвойних (Birol et al., 2013; Nystedt et al., 2013; Zimin et al., 2014; Bondar et al. 2022). Повне секвенування, збірка і анотація геному хвойних дають можливість зрозуміти еволюцію цього гігантського геному, розмір якого, наприклад, у сосни звичайної у сім разів перевищує геном людини. Геномні дослідження дають змогу отримати важливу інформацію і розробити високоінформативні молекулярно-генетичні маркери, такі як мікросателіти і однонуклеотидні поліморфізми (SNPs), які можуть бути ефективно використані для вивчення генетичної мінливості хвойних лісів, їх адаптації до зміни клімату і для створення селекційних і природоохоронних програм (Plomion et al., 2016). У деревних видів геномний аналіз дав можливість виявити зв'язки між алельною генетичною мінливістю і мінливістю важливих адаптивних і селекційно-цінних фенотипічних ознак, таких як швидкість росту, якість деревини, стійкість до захворювань, замерзання, посухи (González-Martínez, Krutovsky, & Neale, 2006; Eckert et al., 2009; Chhatre et al., 2013).

Висновки (Conclusions). У розвитку генетико-селекційних робіт у лісових фітоценозах України сформувалися чотири напрями досліджень: географічний; фенотипічний; генетико-популяційний; морфолого-фізіологічний. На основі традиційних способів ідентифікації генотипів деревних рослин (морфолого-анатомічних, фізіологічних та біохімічних) у всіх цих напрямках досягнуті вагомі результати. Однак генетико-селекційна оцінка лісових популяцій, відбір дерев із спадково закріпленими господарсько цінними властивостями залишається актуальною. Генетична структура лісостанів вивчена дуже слабо, відсутні банки даних щодо ідентифікації генотипів у лісових насадженнях, генетичні карти плюсових та елітних дерев тощо.

Нові перспективи для розвитку генетичних досліджень і вирішення генетико-селекційних проблем відкриває використання генетичних маркерів, які створюють нові можливості у лісовій селекції, цілком необхідні для її майбутнього розвитку і підвищення ефективності. Разом із цим, багато проблем лісової селекції не може бути вирішено на генетико-молекулярному рівні. Поряд з методами біохімічної генетики, а також традиційними способами досліджень, необхідні нові підходи до вирішення генетико-селекційних задач у лісовому господарстві, які враховують тривалість онтогенезу дерев, вікові зміни в їхньому розвитку, механізми реалізації генотипу в конкретних умовах середовища.

Надзвичайно важливими задачами лісової селекції є оцінка взаємодії в системі «генотип – середовище» і врахування ценотичних донорно-акцепторних зв'язків між індивідуумами у зімкнутих лісостанах. У багатоступінчастому і досить таки тривалому селекційному процесі в лісі необхідне проведення генетико-селекційних досліджень не лише на рівні генетико-молекулярних структур, але й на рівні рослини, а також на рівні ценозу як єдиного часово-просторового утворення.

ня, яке здатне ефективно і масштабно здійснювати продукційну функцію.

Вирішення цих комплексних задач лісової генетики і селекції можливе в рамках морфолого-фізіологічного напрямку, який передбачає використання системи генетико-селекційних маркерів. Дослідженнями встановлено, що в цю систему доцільно включити: фізіолого-біохімічні показники, які відображають загальний рівень обміну речовин і життєдіяльності рослин – біопотенціали, біоелектричні реакції на дозовані зовнішні подразники, імпеданс, поляризаційну сміть; фізіолого-біохімічні параметри, які визначають продукційний процес – фотосинтез, темнове дихання, фотодихання, вміст пігментів; молекулярно-генетичні категорії – різні типи ДНК-маркерів, ізоферменти, терпени, алкалоїди.

Як додаткові критерії варто використовувати морфолого-анатомічні показники листового апарату, біометричні параметри, а також інші фізіолого-біохімічні ознаки дерев.

Список літератури (References)

- Білоус, В. І. (2003). *Лісова селекція*. Умань: Уманське видавничо-поліграфічне підприємство [Bilous, V. I. (2003). *Forest selection*. Uman: Uman publishing and printing enterprise] (in Ukrainian)
- Вишны, Й., Швадчак, И., Комрс, Б., Гемери, Д., Пауле, Л. (1995). Генетическое разнообразие и дифференциация популяций бука на Украине: Украинские Карпаты и прилегающие территории. *Генетика*, 31(11), 1540-1551 [Vishny, J., Schwadchak, I., Komrs, B., Gemeri, D., & Paule, L. (1995). Genetic diversity and differentiation of beech populations in Ukraine: the Ukrainian Carpathians and adjacent territories. *Genetics*, 31(11), 1540-1551] (in Russian)
- Голубець, М. А. (1997). *Плівка життя*. Львів: Поллі [Golubets, M. A. (1997). *Film of life*. Lviv: Polly] (in Ukrainian)
- Голубець М. А. (2003). Екологічний потенціал наземних екосистем. Львів: Поллі [Golubets M. A. (2003). Ecological potential of terrestrial ecosystems. Lviv: Polly] (in Ukrainian)
- Гончаренко, Г. Г., Силин, А. Е. (1997). *Популяційна і еволюційна генетика сосен Восточної Європи і Сибіри*. Мінск: Технологія [Goncharenko, G. G., & Silin, A. E. (1997). *Population and evolutionary genetics of pines of Eastern Europe and Siberia*. Minsk: Technology] (in Russian)
- Гончаренко, Г. Г., Силин, А. Е., Падутов, В. Е. (1993). Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири. *Генетика*, 29(12), 1993-2037 [Goncharenko, G. G., Silin, A. E., & Padutov, V. E. (1993). Study of the genetic structure and level of differentiation in *Pinus sylvestris* L. in the central and marginal populations of Eastern Europe and Siberia. *Genetics*, 29(12), 1993-2037] (in Russian)
- Гут, Р. Т. (2009). *Морфогенетична мінливість та біохімічні механізми стійкості сосни звичайної у ценопопуляціях Заходу України*: автореф. дис. ... д-ра біолог. наук: 06.03.03. Львів, НЛТУ України [Gout, R. T. (2009). *Morphogenetic variability and biochemical mechanisms of Scots pine resistance in coenopopulations of Western Ukraine* (Doctoral dissertation, Ukrainian National Forestry University, Lviv, Ukraine). Retrieved from http://irbis-nbuv.gov.ua/cgi-bin/irbis_nbuv/cgiirbis_64.exe] (in Ukrainian)
- Гут, Р. Т., Криницький, Г. Т. (1989). Химический состав монотерпенов как показатель географической изменчивости сосны обыкновенной. *Лесной журнал*, 3, 85-88 [Gout, R. T., & Krinitsky, H. T. (1989). The chemical composition of monoterpenes as an indicator of the geographical variability of Scotch pine. *Forest Journal*, 3, 85-88] (in Russian)
- Гут, Р. Т., Новаковська, Ю. (2004). Використання ген-специфічних STS-маркерів для дослідження генетичного поліморфізму популяцій хвойних видів рослин. *Науковий вісник УкрДЛТУ: Стан і тенденції розвитку лісівничої освіти, науки та лісового господарства в Україні*, 14(5), 45-53 [Gout, R. T., & Novakovska, Yu. (2004). The use of gene-specific STS-markers for the study of genetic polymorphism of populations of coniferous plant species. *Scientific Bulletin of Ukrainian State Forestry University: The State and Development Trends of Forestry Education, Science and Forestry in Ukraine*, 14(5), 45-53 Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2004/14_5/index14_5.htm] (in Ukrainian)
- Гут, Р. Т., Радченко, М. В., Криницький, Г. Т. (2003). Молекулярно-генетичні маркери та їх використання у лісовому господарстві. *Лісівництво і агролісомеліорація*, 10(4), 58-67 [Gout, R. T., Radchenko, M. V., & Krynytskyi, G. T. (2003). Molecular genetic markers and their use in forestry. *Forestry and Forest Melioration*, 10(4), 58-67] (in Ukrainian)
- Гут, Р. Т., Радченко, М. В., Криницький, Г. Т. (2004). Використання ISSR-маркерів для встановлення конвергентних еволюційних зв'язків роду *Fagus*. *Цитологія і генетика*, 38(3), 60-65 [Gout, R. T., Radchenko, M. V., & Krynytskyi, G. T. (2004). The use of ISSR markers to establish convergent evolutionary relationships of the genus *Fagus*. *Cytology and Genetics*, 38(3), 60-65. Retrieved from <https://cytgen.com/ru/2004/60-65N3V38.htm>] (in Ukrainian)
- Заїка, В. К. (1995). *Селекційно-екологічні особливості формування півсібрових потомств сосни звичайної в умовах Львівського Розточчя*: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 06.03.01. Львів, НЛТУ України [Zaika, V. K. (1995). *Selection and ecological features of the formation of half-sib offspring of Scots pine in the conditions of the Lviv Roztochia*: Doctoral dissertation, Ukrainian National Forestry University, Lviv, Ukraine). Retrieved from http://www.irbis-nbuv.gov.ua/cgi-bin/irbis_nbuv/cgiirbis_64.exe?C21COM=S&I21DBN=EC&P21DBN=ARD&S21FMT=JwU B&S21ALL=%28%3C.%3EU%3D%D0%9F381.131S%3C.%3E%29&

- FT_REQUEST=&FT_PREFIX=&Z2IID=&S21STN=1 &S21REF=10&S21CNR=20] (in Ukrainian)
- Заїка, В. К., Криницький, Г. Т. (2004). Біосинтез терпенових вуглеводнів деревами сосни звичайної в умовах радіаційного впливу. *Науковий вісник НЛТУ України*, 14(7), 9-13 [Zaika, V.K., & Krynytskyu, H.T. (2004). Biosynthesis of terpene hydrocarbons by Scots pine trees under conditions of radiation exposure. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 14(7), 9-12. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2004/14_7/index14_7.htm] (in Ukrainian)
- Ковальова, В. А., Юсипович, Ю. М., Шаловило, Ю. І., Груник, Н. І., Гут, Р. Т. (2018). Диференціація генотипів сосни звичайної за поліморфізмом довжини інтронів генів дефензинів. *Науковий вісник НЛТУ України*, 28(8), 40-44 [Kovalova, V.A., Yusyrovych, Y.M., Shalovilo, Y.I., Grunyk, N.I., & Gout, R.T. (2018). Differentiation of scots pine genotypes by intron length polymorphism of defensin genes. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 28(8), 40-44. <https://doi.org/10.15421/40280808>] (in Ukrainian)
- Ковальчик, Я., Гут, Р. Т. (2004). Особливості селекційної оцінки півсібсових потомств сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.). *Науковий вісник УкрДЛТУ*, 14(7), 13-21 [Kovalchuk, Ya., & Gout, R.T. (2004). Peculiarities of selection evaluation of half-sib offspring of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Scientific Bulletin of Ukrainian State Forestry University*, 14(7), 13-21. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2004/14_7/index14_7.htm] (in Ukrainian)
- Конвенція про біологічне різноманіття П'ятий національний звіт України. (2015). Київ: Міністерство екології та природних ресурсів України [Convention on Biological Diversity Fifth National Report of Ukraine (2015). Kyiv: Ministry of Ecology and Natural Resources of Ukraine. Retrieved from <https://www.cbd.int/doc/world/ua/ua-nr-05-uk.pdf>] (in Ukrainian)
- Коршиков, И. И., Калафат, Л. А. (2004). Сравнительное изучение аллозимного полиморфизма в группах деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разной семенной продуктивностью. *Цитология и генетика*, 2, 9-14 [Korshikov, I.I., & Kalafat, L.A. (2004). Comparative study of allozyme polymorphism in groups of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees with different seed productivity. *Cytology and Genetics*, 2, 9-14] (in Russian)
- Коршиков, И. И., Калафат, Л. А., Пирко, Я. В., Великоридько, Т. И. (2001). Генетическая дифференциация *Pinus sylvestris* L. в разных геоботанических районах Украины. *Доповіді Національної академії наук України*, 4, 179-182 [Korshikov, I.I., Kalafat, L.A., Pirko, Ya.V., & Velikoridko, T.I. (2001). Genetic differentiation of *Pinus sylvestris* L. in different geobotanical regions of Ukraine. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 4, 179-182. Retrieved from <http://www.irbis-nbuv.gov.ua/publ/REF-0000476740>] (in Russian)
- Коршиков, И. И., Калафат, Л. А., Пирко, Я. В., Великоридько, Т. И. (2005). Популяционно-генетическая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в основных лесорастительных районах Украины. *Генетика*, 41(2), 216-228 [Korshikov, I.I., Kalafat, L.A., Pirko, Ya.V., & Velikoridko, T.I. (2005). Population-genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the main forest regions of Ukraine. *Genetics*, 41(2), 216-228] (in Ukrainian)
- Кречетова, Н. В. (1980). К вопросу о ранней диагностике наследственных свойств потомства кедр корейского. В кн.: *Лесная геоботаника и биология древесных растений*. Тула, 55-58 [Krecheto, N.V. (1980). Regarding the issue of early diagnosis of the hereditary properties of the offspring of the Korean pine. In: *Forest geobotany and biology of woody plants*. Tula, 55-58] (in Russian)
- Криницький, Г. Т. (1990). *Биоэлектрический метод определения жизнеспособности древесных растений на начальных этапах онтогенеза*. Препринт № 85. Баку: НПО космических исследований [Крынытський, Н. Т. (1990). *Bioelectric method for determining the vitality of woody plants at the initial stages of ontogenesis*. Preprint No. 85. Baku: Space Research NGO] (in Russian)
- Криницький, Г. Т. (1992). Про методику використання електрофізіологічних показників для визначення життєздатності деревних рослин. *Лісове господарство, лісова, паперова і деревообробна промисловість*, 23, 3-10 [Крынытський, Н. Т. (1992). About the method of using electrophysiological indicators to determine the viability of woody plants. *Forestry, Forest, Paper and Woodworking Industry*, 23, 3-10] (in Ukrainian)
- Криницький, Г. Т. (1993). *Морфологические основы селекции древесных растений*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 026.03.01, 03.00.12. Киев, Национальный аграрный университет [Крынытський, Н. Т. (1993). *Morphophysiological bases of woody plant breeding* (Doctoral dissertation, National Agrarian University, Kyiv, Ukraine. Retrieved from <https://earthpapers.net/morfofiziolozicheskie-osnovy-selektsiidrevesnyh-rasteniy>] (in Russian)
- Криницький, Г. Т. (1993). Пігментний фонд пластид хвої сосни звичайної в умовах заходу України. *Технологічна кібернетика: зб. праць Інституту технологічної кібернетики України*, 4, 111-128 [Крынытський, Н. Т. (1993). The pigment fund of Scots pine needle plastids in western Ukraine. *Technological cybernetics: collection of works of the Institute of technological cybernetics of Ukraine*, 4, 111-128] (in Ukrainian)
- Криницький, Г. Т. (1999). Теоретичні аспекти розвитку морфологічного напрямку в лісовій селекції. *Науковий вісник УкрДЛТУ: Лісівничі дослідження в Україні*, 9(10), 6-12 [Крынытський, Н. Т. (1999). Theoretical aspects of the development of the morphophysiological direction in forest breeding. *Scientific Bulletin of Ukrainian State Forestry University*, 9(10), 6-12] (in Ukrainian)
- Криницький, Г. Т., Гут, Р. Т. (1995). *Терпеноїди як фізіологічні тести спадкової основи хвойних*.

- Препринт. Київ: Інститут системних досліджень України [Krynytskyu, H. T., & Gout, R. T. (1995). *Terpenoids as physiological tests of the hereditary basis of conifers*. Preprint. Kyiv: Institute of Systems Research of Ukraine] (in Ukrainian)
- Криницький, Г. Т., Заїка, В. К., Гут, Р. Т. (2006). Ріст і продуктивність півсібсових потомств сосни звичайної. *Науковий вісник НЛТУ України*, 16(3), 52-58 [Krynytskyu, G. T., Zaika, V. K., & Gout, R. T. (2006). Growth and productivity of semi-sib offspring of Scots pine. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 16(3), 52-58. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2006/16_3/index.htm] (in Ukrainian)
- Луукканен, О. (1972). Использование измерения фотосинтеза в селекции лесных деревьев. Доклады ученых-участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. Новосибирск-Пушкино, 134-142 [Luukkanen, O. (1972). The use of photosynthesis measurements in forest tree breeding. Reports of scientists participating in the International Symposium on Breeding, Genetics and Forest Seed Production of Conifers. Novosibirsk-Pushkino, 134-142] (in Russian)
- Мажула, О. С. (2005). Будова крони сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.): спадкова чи екологічно обумовлена ознака. *Лісівництво і агролісомеліорація*, 108, 147-151 [Mazhula, O. S. (2005). The structure of the crown of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): hereditary or environmentally determined feature. *Forestry and Forest Melioration*, 108, 147-151] (in Ukrainian)
- Малюгин, И. Э. (1970). Активность каталазы в хвое и проводящих корнях у деревьев сосны, отличающихся по темпам роста и развития. В кн.: *Зеленое строительство в степной зоне УССР*. Киев: Урожай, 241-252 [Malyugin, I. E. (1970). Catalase activity in needles and conductive roots of pine trees differing in growth and development rates. In: *Green building in the steppe zone of the Ukrainian SSR* (pp. 241-252). Kyiv: Harvest] (in Russian)
- Молотков, П. И., Патлай, И. Н., Давыдова, Н. И., Щепотьев, Ф. Л., Ирошников А. И., Мосин, В. И. (1982). *Селекция лесных пород*. Москва: Лесная промышленность [Molotkov, P. I., Patlay, I. N., Davydova, N. I., Schepotiev, F. L., Iroshnikov, A. I., & Mosin, V. I. (1982). *Selection of forest species*. Moscow: Timber industry] (in Russian)
- Мольченко, Л. Л., Юхимчук, Г. В., Яцык, Р. М. (1980). Биохимические исследования сосны, ели и пихты в Карпатах. В кн.: *Материалы Всесоюзного совещания по селекции, генетике и семеноводству*. Москва: Наука, 153-155. [Molchenko, L. L., Yukhimchuk, G. V., & Yatsyk, R. M. (1980). Biochemical studies of pine, spruce and fir in the Carpathians. In *Proceedings of the All-Union Conference on Breeding, Genetics and Seed Production* (pp. 153-155). Moscow: Science] (in Russian)
- Пастернак, Г. М., Самсонова, А. Е. (1971). Содержание нуклеиновых кислот в почках ели в связи с различной интенсивностью роста. *Лесоводство и агролесомелиорация*, 26, 16-23 [Pasternak, G. M., & Samsonova, A. E. (1971). The content of nucleic acids in the buds of spruce due to different growth rates. *Forestry and Forest Melioration*, 26, 16-23] (in Russian)
- Патлай, І. М., Криницький, Г. Т., Волосянчук, Р. Т., Лось, С. А., Яцик, Р. М., Журова, П. Т., ... Кузнєцова, Т. Л. (2001). Селекція і генетика лісових деревних порід в Україні. В кн.: *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть* / під ред. В. В. Моргуна. Київ: Логос, 394-410 [Patlai, I. M., Krynytskyu, H. T., Volosyanchuk, R. T., Los, S. A., Yatsyk, P. M., Zhurova, P. T., ... Kuznetsova, T. L. (2001). Breeding and genetics of forest tree species in Ukraine. In V. V. Morgun (Ed.), *Genetics and breeding in Ukraine on the verge of millennia* (pp. 394-410). Kyiv: Logos] (in Ukrainian)
- Пашкевич, Н. А. (2005). Фенотипічна мінливість хвої видів роду *Pinus* L. на території України. *Український ботанічний журнал*, 62(5), 657-665. [Pashkevich, N. A. (2005). Phenotypic variability of the needles of *Pinus* L. species on the territory of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 62(5), 657-665. Retrieved from <http://dspace.nbu.gov.ua/handle/123456789/163441>] (in Ukrainian)
- Полтавченко, Ю. А., Ткач, Т. Н., Ткач, В. С., Рудаков, Г. А. (1968). Динамика распределения монотерпенов в сосне обыкновенной. *Биологические науки*, 10, 71-76 [Poltavchenko, Yu. A., Tkach, T. N., Tkach, V. S., & Rudakov, G. A. (1968). Dynamics of distribution of monoterpenes in Scots pine. *Biological Sciences*, 10, 71-76] (in Russian)
- Ромедер, З., Шенбах, Г. (1962). *Генетика и селекция лесных пород*. Москва: Изд-во сельскохозяйственной лит-ры [Romedet, Z., & Schönbach, G. (1962). *Genetics and selection of forest species*. Moscow: Publishing House of Agricultural Literature] (in Russian)
- Роне, В. М. (1978). Генетический анализ природных популяций. В кн.: *Отбор лесных древесных: теоретические основы и практические методы*. Рига: Зинатне, 5-68 [Rhone, W. M. (1978). Genetic analysis of natural populations. In: *Selection of forest trees: theoretical foundations and practical methods* (pp. 5-68). Riga: Zinatne] (in Russian)
- Самсонова, Е. А., Пастернак, Г. М. (1971). Рост ели обыкновенной и природные регуляторы роста. *Лесоводство и агролесомелиорация*, 26, 23-29 [Samsonova, E. A., & Pasternak, G. M. (1971). Spruce growth and natural growth regulators. *Forestry and Forest Melioration*, 26, 23-29] (in Russian)
- Тарнопільська, О. М. (2008). Особливості росту і формування штучних насаджень сосни звичайної різної густоти в Північному Степу України. *Лісівництво і агролісомеліорація*, 112, 62-70 [Tarnopilska, O. M. (2008). Peculiarities of growth and formation of artificial stands of common pine of different densities in the Northern Steppe of Ukraine. *Forestry and Forest Melioration*, 112, 62-70. Retrieved from <http://dspace.nbu.gov.ua/handle/123456789/16276>] (in Ukrainian)
- Терещенко, Л. І. (2006). *Внутрішньовидова мінливість та успадкування ознак плюсових дерев*

- сосни звичайної у Харківській області: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 06.03.01. Харків, УкрНДІЛГА [Tereshchenko, L.I. (2006). *Intraspecific variability and sign's inheritance of Pinus sylvestris L. plus trees in Kharkiv region*: Doctoral dissertation, Ukrainian Research Institute of Forestry and Agroforestry, Kharkiv, Ukraine. Retrieved from <http://irbis-nbuv.gov.ua/aref/20081124005103>] (in Ukrainian)
- Шлапак, В.П., Макаринська, С.А., Шлапак, В.В. (2011). Порівняльна характеристика морозостійкості окремих видів роду *Pinus* L. *Науковий вісник НЛТУ України*, 21(1), 18-22 [Shlapak, V.P., Makarynska, S.A., & Shlapak, V.V. (2011). Comparative characteristics of frost resistance of certain species of the genus *Pinus* L. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 21(1), 18-22. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2011/21_1/index.htm] (in Ukrainian)
- Шеверножук, Р.Г., Букша, Н.П. (1977). Новый метод контроля при отборе высокопродуктивных фенотипов. *Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород*, 4, 25-28 [Shevernozjuk, R.G., & Buksha, N.P. (1977). A new method of control in the selection of highly productive phenotypes. *Genetics, breeding, seed production and introduction of forest species*, 4, 25-28] (in Russian)
- Этвек, И.Э. (1981). Результаты испытания потомств елей одного насаждения. В кн: *Разработка основ систем селекции древесных пород*. Рига: Зинантне, 122-125 [Etwerk, I.E. (1981). The results of testing the offspring of spruces from one plantation. In: *Development of the fundamentals of tree breeding systems* (pp. 122-125). Riga: Zinantne] (in Russian)
- Яцьк, Р.М. (1981). *Биологические основы элитного семеноводства сосны обыкновенной реликтового происхождения в Украинских Карпатах*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01. Харьков, УкрНИИЛХА [Yatsyk, R.M. (1981). *Biological bases of elite seed production of Scotch pine of relict origin in the Ukrainian Carpathians* (Doctoral dissertation, Ukrainian Research Institute of Forestry and Agroforestry, Kharkiv, Ukraine)] (in Russian)
- Basada, R. M. (1979). Effect of seed size on germination, seedling survival and height growth of white lauan (*Shorea contorta* Vidal). *Silvatrop*, 4(2), 77-80 [Retrieved from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=PH19800550086>]
- Beckmann, J. S., & Soller, M. (1983). Restriction fragment length polymorphisms in genetic improvement: methodologies, mapping and costs. *Theoretical and Applied Genetics*, 67(1), 35-43. <https://doi.org/10.1007/BF00303919>
- Birol, I., Raymond, A., Jackman, S. D., Pleasance, S., Coore, R., Taylor, G. A. ... Jones, S. (2013). Assembling the 20 Gb white spruce (*Picea glauca*) genome from whole-genome shotgun sequencing data. *Bioinformatics*, 29(12), 1492-1497. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt178>
- Bondar, E. I., Feranchuk, S. I., Miroshnikova, K. A., Sharov, V. V., Kuzmin, D. A. ... Krutovsky, K. V. (2022). Annotation of Siberian Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) nuclear genome-one of the most cold-resistant tree species in the only deciduous GENUS in *Pinaceae*. *Plants*, 11(15), 2062. MDPI AG. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.3390/plants11152062>
- Botkin, D. B. (1969). Prediction of net photosynthesis of trees from light intensity and temperature. *Ecology*, 50(5), 854-858. <https://doi.org/10.2307/1933699>
- Cheliak, W. M., & Pitel, J. A. (1985). Inheritance and linkage of allozymes in *Larix laricina*. *Silvae Genetica*, 34, 142-148.
- Cervera, M., Plomion, C., & Malpica, C. (2000). Molecular markers and genome mapping in woody plants. *Molecular biology of woody plants*, 1, 375-394. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2311-4_15
- Charmet, G., & Storlie, E. (2012). Implementation of genome-wide selection in wheat. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2, 298-303. Retrieved from <https://link.springer.com/article/10.1134/S207905971204003X>
- Chhatre, V., Byram, T., Neale, D. B., Wegrzyn, J. L., & Krutovsky, K. V. (2013). Genetic structure and association mapping of adaptive and selective traits in the East Texas loblolly pine (*Pinus taeda* L.) breeding populations. *Tree Genetics and Genomes*, 9(5), 1161-1178. Retrieved from <https://link.springer.com/article/10.1007/s11295-013-0624-x>
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A. ... Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 366, 6471. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, C. I., Czimczik, M. S., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R. (2013). Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667-687. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>
- Eckert, A. J., Bower, A. D., Wegrzyn, J. L., Pande, B., Jermstad, K. D., Krutovsky, K. V. ... Neale, D. B. (2009). Association Genetics of Coastal Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*, Pinaceae). I. Cold-Hardiness Related Traits. *Genetics*, 182, 1289-1302. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.102350>
- Ehrenberg, C. (1975). Provenienschhybrider av tall-tn mojlight till okad production. *Rapp. och. uppsats. Inst. Skogsgenet*, 17, 61-80.
- Ennos, R. A. (1994). Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72, 250-259. Retrieved from <https://www.nature.com/articles/hdy199435>
- Ennos, R. A., Worrell, R. & Malcolm, D. C. (1998). The genetic management of native species in Scotland. *Forestry*, 71(1), 1-23. <https://doi.org/10.1093/forestry/71.1.1-a>
- Fober, H., & Giertych, M. (1971). Variation among Norway-Spruce of Polish provenances in seedling growth and mineral requirements. *Arboretum kornickie*, 16, 107-120. Retrieved from https://rcin.org.pl/Content/142176/KOR001_146882.pdf

- Giannini, R., Morgante, M., & Vendramin, G.G. (1991). Allozyme variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genetica*, 40, 160-166. Retrieved from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=DE92T2754>
- González-Martínez, S.C., Krutovsky, K.V., & Neale, D.B. (2006). Forest tree population genomics and adaptive evolution. *New Phytologist*, 170(2), 227-238. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01686.x>
- Habier, D., & Fernando, R.L., Dekkers, J.C. (2009). Genomic selection using low-density marker panels. *Genetics*, 182(1), 343-353. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.100289>
- Hamrick, J.L., & Godt, M.J. (1989). Allozyme diversity in plant species. In: A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A.L. Kahler, & B.S. Weir (Eds), *Plant Population Genetics, Breeding and Germplasm Resources* (pp. 43-63). Retrieved from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19901612624>
- Hiltunen, R. (1976). On variation, inheritance and chemical interrelationships of monoterpenes in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Annales academiae Scientiarum Fennicae, series A.IY Biologica Helsinki Snomalainen Fied.*, 47-54. Retrieved from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300149325>
- Jin, J., Zhao, X., Liu, H., Wang, S., Song, Z. ... Li, K. (2019). Preliminary study on genetic variation of growth traits and wood properties and superior clones selection of *Populus ussuriensis* Kom. *iForest*, 12, 459-466. <https://doi.org/10.3832/for2991-012>
- Kandya, A.K. (1978). Relationship among seed weight and various growth factors in *Pinus oocarpa* Schiede seedlings. *Indian Forester*, 104(8), 561-566. Retrieved from <https://eurekamag.com/research/000/734/000734335.php>
- Kersten, B., Rellstab, C., Schroeder, H., Brodbeck, S., Fladung, M., Krutovsky, K. V., & Gugerli, F. (2022). The mitochondrial genome sequence of *Abies alba* Mill. reveals a high structural and combinatorial variation. *BMC Genomics*, 23(1), 776. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08993-9>
- Konieczny, A., & Ausubel, F. (1993). Cleaved amplified polymorphic sequences. *Plant*, 4, 403-410.
- Korshikov, I.I., Pirko, N.N., Mudrik, E.A., & Pirko, Ya. V. (2007) Maintenance of Genetic Structure in Progenies of Marginal Mountainous and Steppe Populations of Three Species of Pinaceae Lindl. Family in Ukraine. *Silvae Genetica*. 56(1-6), 1-10. <https://doi.org/10.1515/sg-2007-0001>
- Kozłowski, T. T., Torrie, J. H., & Marchall, P. E. (1972). Predictability of shoot length from bud size in *Pinus resinosa* A. *Canadian Journal of Forest Research*, 3, 34-38.
- Larque-Saaverds, A., & Weing, R.L. (1976). Studies on plant growth-regulating substances. Abscisic acid as a genetic character related to drought tolerance. *Annals of Applied Biology*, 83(2), 291-297. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb00609.x>
- Lewandowski, A. (1997). Genetic relationships between European and Siberian larch, *Larix* spp. (*Pinaceae*), studied by allozymes. Is the Polish larch a hybrid between these two species? *Plant Systematics and Evolution*, 204(1/2), 65-73. Retrieved from <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00982532>
- Li, Y., He, N., Hou, J., Xu, L., Liu, C., Zhang J. ... Wu, X. (2018). Factors influencing leaf chlorophyll content in natural forests at the biome scale. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00064>
- Liu, X. T., Lu, Z. M., Wu, J. G., Yang, Y. C., Li, S. C., Wu, L. (Wu, Lin) ... Zhao, X. Y. (2022). Comparison of genetic impact on growth and wood traits between seedlings and clones from the same plus trees of *Pinus koraiensis*. *Journal of Forestry Research*, 34(1). <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01480-7>
- Lindquist, B. (1948). *Genetics in Swedish Forestry Practice*. Svenska Skogsvårdsforeningens forlag. Retrieved from <https://www.journals.uchicago.edu/doi/epdf/10.1086/397407>
- Mangalis, I. (1974). Egles s tadu skuju kimiska sastava akad raksti. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences*, 75, 3-10.
- Mba, C., & Tohme J. (2005). Use of AFLP markers in surveys of plant diversity. *Methods in Enzymology*, 395, 177-201. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(05\)95012-X](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(05)95012-X)
- Nystedt, B., Street, N.R., Wetterbom, A., Zuccolo, A., Lin, Y.C., Scofield, D.G. ... Jansson, S. (2013). The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature*, 497, 579-584. Retrieved from <https://www.nature.com/articles/nature12211>
- Pirko, Ya. V., & Korshikov I.I. (2001) Genetic control of the isoenzymes in cembra pine (*Pinus cembra* L.) of the Ukrainian Carpathian mountains. *Cytology and Genetics*, 35(4), 33-37. Retrieved from <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11833336/>
- Plomion, C., Bastien, C., Bogeat-Triboulot, M.B., Bouffier, L., Déjardin, A., Duplessis, S. ... Vacher, C. (2016). Forest tree genomics: 10 achievements from the past 10 years and future prospects. *Annals of Forest Science*, 73, 77-103 <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0488-3>
- Porth, I., & El-Kassaby, Y. (2014). Assessment of the Genetic Diversity in Forest Tree Populations Using Molecular Markers. *Diversity*, 6(2), 283-295. <https://doi.org/10.3390/d6020283>
- Powell, W., Machray, G., & Provan, J. (1996). Polymorphism revealed by simple sequence repeats. *Trends in Plant Science*, 1(7), 215-222. [https://doi.org/10.1016/1360-1385\(96\)86898-1](https://doi.org/10.1016/1360-1385(96)86898-1)
- Prus-Glowacki, W. (1991). Chapter 5 – Biochemical polymorphism. M. Giertych (Ed.), *Developments in Plant Genetics and Breeding*, 3, 73-86. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-98724-2.50010-9>
- Salazar, R. (1983). Genetic variation in needles of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barr. and Golf. from

- natural stands. *Silvae Genetica*, 32, 52-99. Retrieved from https://www.academia.edu/45315818/SEED_AND_SEEDLING_PROVENANCE_VARIATION_UNDER_GREENHOUSE_CONDITIONS_OF_Pinus_caribaea_VAR_hondurensis
- Savolainen, O., & Karhu, A. (2000). Assessment of Biodiversity with Molecular Tools in Forest Trees. *Molecular Biology of Woody Plants*, 395-406. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2311-4_16
- Seidel, G.E. (2010). Brief introduction to whole-genome selection in cattle using single nucleotide polymorphisms. *Reproduction, Fertility and Development*, 22(1), 138-44. <https://doi.org/10.1071/RD09220>
- Slavov, G.T., & Zhelev, P. (2004). Allozyme variation, differentiation, and inbreeding in populations of *Pinus mugoin* Bulgaria. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 2611-2617. <https://doi.org/10.1139/x04-127>
- Song, Y., & Jin, G. (2023). Do tree size and tree shade tolerance affect the photosynthetic capacity of broad-leaved tree species? *Plants*, 12(3), 523. <http://dx.doi.org/10.3390/plants12030523>
- Spurr, S.H. (1944). Effect of seed weight and seed origin on the early development of eastern white pine. *Journal of the Arnold Arboretum*, 25(4), 467-480. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/43782443>
- Susilowati, A., Iswanto, F.Y., Wahyudi, I., Supriyanto, & Siregar, I.Z. (2016). Morphological and Anatomical Evaluation of Grafted *Pinus merkusii*. *Journal of the Korean Wood Science Technology*, 44(6), 903-912. Retrieved from <http://koreascience.or.kr/article/JAKO201608965833034.page>
- Tanksley, S.D. (1983). Molecular markers in plant breeding. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1, 3-8. Retrieved from <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02680255>
- Wang, X.R., & Szmidt, A. (2001). Molecular markers in population genetics of forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16(3), 199-220. <https://doi.org/10.1080/02827580118146>
- West, T., Sessions, J., & Strimbu, B.M. (2022). Steep Slope Harvest System Models for Small to Large Trees. *Forests*, 13(2), 305. <http://dx.doi.org/10.3390/f13020305>
- Wheeler, N.C., Steiner, K.C., Schlarbaum, S.E., & Neale, D.B. (2015). The evolution of forest genetics and tree improvement research in the United States. *Journal of Forestry*, 113(5), 500-510. <https://doi.org/10.5849/jof.14-120>
- Williams, J., Hanafey, M., Rafalski, J.A., & Tingey, S.V. (1993). Genetic analysis using random amplified polymorphic DNA markers. *Methods in Enzymology*, 218, 704-740. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(93\)18053-F](https://doi.org/10.1016/0076-6879(93)18053-F)
- Wolfe, A. (2005). ISSR techniques for evolutionary biology. *Methods in Enzymology*, 395, 134-144. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(05\)95009-X](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(05)95009-X)
- Zimin, A., Stevens, K.A., Crepeau, M.W., Holtz-Morris, A., Koriabine, M., Marçaise, G. ... Langley, C.H. (2014). Sequencing and Assembly of the 22-Gb Loblolly Pine Genome. *Genetics*, 196(3), 875-890. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.159715>
- Zolfaghari, R., Korori, S.A.A., & Etemad, V. (2005). Changes in the activity of amylase, peroxidase and catalase in beech (*Fagus orientalis* Lipsky) during dormancy and growth. *Acta Biologica Hungarica*, 56(3-4), 305-311. <https://doi.org/10.1556/ABiol.56.2005.3-4.13>

Investigation of the genetic diversity of species composition of forest stands

H. Krynytskyi¹, R. Gout², V. Kovaleva³, N. Hrunyk⁴

The article presents, in the historical aspect, an analysis of studies on genetic diversity of forest-forming tree species. In the process of developing these studies, four fundamentally essential areas have been identified: ecological and geographical, phenotypic with the selection of the best plus variants, genetic and population, and morphological and physiological. Each of these areas is described below.

The first of them is based on group selection of the most productive and adaptable geographical variants, ecotypes, and populations of tree species. The second method involves the mass and individual selection of trees based on direct and indirect characteristics. In this direction, a positive selection approach was devised and widely utilized in the practice of forestry. The field of study known as population genetics analyzes the genetic variation within and between populations, focusing on populations of woody plants, in this particular case. The fourth one – morphophysiological direction – was formed at the intersection of forest

¹ *Hryhorii Krynytskyi* – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, President of FAS of Ukraine, doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Department of Forestry at Ukrainian National Forestry University. 103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine. Tel.: 032-237-89-05, +38-067-784-11-60. E-mail: krynytsk@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7020-9991>

² *Roman Gout* – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, doctor of Biological Sciences, Professor, Department of Forestry at Ukrainian National Forestry University. 103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine

³ *Valentyna Kovaleva* – Ph.D in biology, Senior researcher, Senior researcher of the Research Department at Ukrainian National Forestry University. 103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine. Tel.: +38-032-237-89-05, +38-097-500-54-72. E-mail: kovaleva@nltu.edu.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3099-2747>

⁴ *Nataliya Hrunyk* – Candidate of Biological Sciences, Postdoctoral researcher at Crop Genome Dynamics Group, Agroscope Changins. 50 Route de Duillier, Nyon, 1260, Switzerland. Tel.: +41-58-46-54341, +41-79-63-31678. E-mail: nataliya.hrunyk@agroscope.admin.ch ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9136-0973>

breeding, genetics, and plant physiology and involves the study of physiological and biochemical aspects of genotypes under specific environmental conditions as well as the transition from genetic and breeding research according to the scheme “genotype – phytomass accumulation” (or another breeding trait) to complex research: “genotype – specific environmental conditions – physiological and biochemical aspects” (or, accordingly, another trait).

Traditional and contemporary approaches to evaluating woody plant species are used to incorporate these research areas into forestry practice.

Conventional tree identification methods rely on morphological, anatomical, physiological, and biochemical characteristics of trees. As substantial experimental data demonstrates, however, genetic and breeding evaluation of trees based on these qualities is ineffective. Morphological, anatomical, physiological, and biochemical parameters, which are polygenic and caused by a large number of interacting genes, are extremely variable and closely connected with the intensity of external influences; their manifestation is primarily shaped by environmental conditions.

The most recent innovative approaches to the selection and identification of woody plants offer novel avenues for addressing genetic and breeding issues. They include, in particular, terpene hydrocarbon content indicators, which biosynthesis is under the direct control of specific genes, and which qualitative composition does not vary during embryogenesis and is independent of environmental factors and tree age. The analysis of isoenzymes is also commonly utilized in genetic and breeding studies. Isoenzymes are the direct products of the functional activity of genes and the most fundamental biochemical indicators of genes.

In recent decades, research on plant genetic diversity at the DNA level has accelerated. DNA markers are independent of environmental factors, physiological state, and plant ontogenetic stage. They are able to

identify a nearly infinite number of polymorphisms in nuclear and cytoplasmic DNA.

Currently, a new scientific field of genetic research is rapidly developing – genomics, which allows obtaining important genetic information and developing highly informative molecular genetic markers, such as microsatellites and single-nucleotide polymorphisms.

They can be utilized efficiently to examine the genetic diversity of forests, their resilience to climate change, and to develop breeding and conservation initiatives. Recent developments in forest genomics include sequencing, assembly, and annotation of the genomes of Norway spruce (*Picea abies*), gray spruce (*Picea glauca*), loblolly pine (*Pinus taeda*), Scots pine (*Pinus sylvestris*), Siberian larch (*Larix sibirica*), Siberian cedar (*Pinus sibirica*), and other coniferous species.

At the same time, along with the methods of biochemical genetics, as well as traditional methods of research, new approaches are needed to solve genetic and breeding problems in forestry, taking into account the duration of tree embryogenesis, age-related changes in their development, and mechanisms for the implementation of the genotype in specific environmental conditions.

Extremely important tasks in forest breeding are the assessment of interaction in the “genotype – environment” system and consideration of coenotic donor-recipient relationships between individuals in closed populations. In the multi-stage and lengthy breeding process in the forest, it is necessary to carry out genetic and selection studies not only at the level of genetic and molecular structures, but also at the level of the plant, as well as at the level of the coenosis as a single time-space formation, which is able to effectively and on a large scale carry out production function.

Key words: tree breeding evaluation; history of development; traditional and modern genetic approaches; methods of identification; genotype.