

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 575.113:579.25
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-4-359-373>

Поступила в редакцию 07.06.2022
Received 07.06.2022

С. В. Пантелеев, Л. В. Мажаровская, П. С. Кирьянов, Д. И. Каган, О. Ю. Баранов

Институт леса НАН Беларуси, Гомель, Республика Беларусь

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНОМА ФИТОПАТОГЕННОГО ГРИБА *PHOMA* SP.1

Аннотация. В статье изложены результаты исследования митохондриальной ДНК фитопатогена *Phoma* sp.1 – одного из возбудителей фомоза посадочного материала сосны и ели в лесных питомниках Беларуси. Осуществлены секвенирование и аннотация митохондрия *Phoma* sp.1 (30 837 н. о., 43 кодирующих локуса), изучены его структурно-функциональные особенности и составлена генетическая карта. Идентифицированы интронные вставки в генах *cox3* и *nad1*, а также описаны потенциальные открытые рамки считывания *orf89*, *orf87*, *orf76* и *orf108* с неустановленной функцией. Проведен сравнительный генетический анализ митохондрия и его отдельных генов в базе данных NCBI BLAST. На основании результатов генетико-таксономического анализа установлена близкая степень родства исследованного фитопатогена *Phoma* sp.1 с видами рода *Didymella*, что согласуется с современными научными данными об анаморфно-телеоморфных взаимоотношениях *Phoma* и *Didymella*. Показано, что гены мтДНК могут выступать в качестве маркеров для диагностики *Phoma* и фома-подобных грибов на уровне семейств, родов и видов. В ходе изучения синтении митохондриальных геномов *Phoma* sp.1 и близкородственных видов выявлены значительные структурные перестройки мтДНК в ходе филогенеза.

Ключевые слова: секвенирование, мтДНК, геном, ген, ORF, фитопатоген, микобиом, фома-подобные грибы, митохондрия, *Phoma*, *Didymella*, фомоз

Для цитирования: Структурно-функциональная организация митохондриального генома фитопатогенного гриба *Phoma* sp.1 / С. В. Пантелеев [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2022. – Т. 67, № 4. – С. 359–373. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-4-359-373>

Stanislav V. Panteleev, Ludmila V. Mozharovskaya, Pavel S. Kiryanov, Dmitri I. Kagan, Oleg Yu. Baranov

Forest Research Institute of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Republic of Belarus

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANISATION OF THE PHYTOPATHOGENIC FUNGI *PHOMA* SP.1 MITOCHONDRIAL GENOME

Abstract. The article presents the results of the mitochondrial DNA (30 837 n. r.) sequencing of the phytopathogenic fungi *Phoma* sp.1 – causative agent of Phoma blight of the pine and spruce plants cultivated in the forest nurseries. Annotation of the *Phoma* sp.1 mitochondrion showed 43 coding loci. Potential open reading frames (*orf89*, *orf87*, *orf76* and *orf108*) and gene introns (*cox3*, *nad1*) are described. A comparative single genes analysis in the NCBI GenBank database showed, that *Phoma* sp.1 belongs to the *Didymella* spp., which can have *Phoma* anamorph. It has been shown that mitochondrial genes can be used as DNA markers for the diagnosis of *Phoma* and phoma-like fungi. Analysis of the mitochondrial synthesis of *Phoma* sp.1 and a related species (including phoma-like fungi), revealed significant structural rearrangements in mtDNA during phylogenesis.

Keywords: sequencing, mtDNA, genome, gene, ORF, phytopathogen, mycobiome, *Phoma*-like fungi, mitochondrion, *Phoma*, *Didymella*, phomosis

For citation: Panteleev S. V., Mozharovskaya L. V., Kiryanov P. S., Kagan D. I., Baranov O. Yu. Structural and functional organisation of the phytopathogenic fungi *Phoma* sp.1 mitochondrial genome. *Vesti Natsyonal'nai akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 4, pp. 359–373 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-4-359-373>

Введение. *Phoma* – род анаморфных почвенных грибов, представители которого ведут как сапротрофный, так и паразитический образ жизни [1], нанося в ряде случаев и косвенный ущерб [2]. В литературе *Phoma* spp. описаны в основном как хозяйственно значимые патогены широкого спектра сельскохозяйственных и лесных растений [1, 3, 4], в меньшей степени представлены паразиты человека [5], животных [6], рыб [7], грибов [8] и группа лихенофильных грибов [9].

Систематика рода *Phoma* неоднократно подвергалась ревизии, что постоянно выражалось в изменении количества выделяемых видовых таксонов. Так, в период с конца XIX до первой половины XX в. их число составляло несколько тысяч [10], а к началу XXI в. оно было уменьшено

до 200 [1]. В первую очередь это было связано как с множеством выявленных синонимов при повторном описании гербарных образцов, так и с отсутствием возможности верификации ранее исследованных видов [10]. В настоящее время в связи с появлением новых подходов к систематике регулярно описываются новые виды *Phoma* [11–13].

В таксономическом аспекте грибы, относимые к анаморфе *Phoma*, являются трудно классифицируемой группой, что связано с полифилитическим происхождением ее представителей (телеоморфов *Didymella*, *Leptosphaeria*, *Pleospora* и *Mycosphaerella*). Первоначально, основываясь на принципе морфологического критерия отбора, Борема в своей монографии разделил род *Phoma* на 9 секций: *Phoma s.s.*, *Heterospora*, *Macrospora*, *Paraphoma*, *Peyronellaea*, *Phyllostictoides*, *Pilosa*, *Plenodomus* и *Sclerophomella* [14]. В дальнейшем, с использованием молекулярно-генетических методов, данная классификация была признана искусственной, а систематическое положение большого количества видов требовало проведения повторной ревизии [12, 15]. Так, например, в ходе изучения широкого спектра видов фома-подобных грибов порядка Плеоспоровые (*Pleosporales*) Грюйтером с соавт. был сделан вывод, что все они должны быть систематизированы в пределах семейства Дедимелловые (*Didymellaceae*) [12, 15]. В качестве ДНК-маркеров для проведения филогенетических исследований *Phoma* и фома-подобных грибов использовали последовательности рибосомного оперона (рДНК), генов актина, тубулина, две субъединицы РНК-полимеразы и др. [12, 13, 15].

В то же время, согласно мнению разных авторов, видовая идентификация с применением большинства указанных ДНК-маркеров зачастую затруднена, а мультилокусный анализ позволяет классифицировать грибы в основном в пределах семейств [12, 15]. Наибольшей разрешающей способностью на видовом уровне характеризуется только ген субъединицы II РНК-полимеразы (*rpb2*) [13]. Использование ДНК-маркеров на основе гена актина (*act*) для оценки генетико-таксономических взаимоотношений грибов, относящихся к анаморфе *Phoma*, также сопряжено с рядом трудностей, что обусловлено высоким уровнем полиморфизма как на надвидовом, так и на подвидовом уровне [16].

Исходя из изложенного выше, для фома-подобных грибов актуальным остаются исследования по поиску информативных молекулярных маркеров для проведения таксономической оценки на видовом уровне. В связи с этим возникает необходимость проведения геномного анализа видов данной группы с целью разработки новых молекулярно-филогенетических подходов к их оценке или поиску альтернативных ДНК-маркеров, характеризующихся высокой разрешающей способностью.

К настоящему времени секвенирование геномов грибов рода *Phoma* выполнено для *Phoma* sp. XZ068 (Институт микробиологии Китайской академии наук), *Phoma herbarum* strain JCM 15942 (Институт физико-химических исследований RIKEN, Япония) и *Phoma* sp. RAV-16-625 (Университет Кертин, Австралия), однако аннотация полученных последовательностей не завершена [17]. Кроме того, в генетической базе данных NCBI (Национальный центр биотехнологической информации, США) депонировано большое количество секвенированных последовательностей грибов рода *Phoma*, локализованных в митохондриальной (гены рРНК и НАДН-дегидрогеназного комплекса) и ядерной (гены рРНК и др.) ДНК, а также неаннотированные асемблированные последовательности, полученные в ходе высокопроизводительного секвенирования [17–19]. Среди аннотированных геномных данных фома-подобных грибов следует отметить мтДНК *Didymella pinodes* и *Parastagonospora nodorum* (см. таблицу).

Депозиты мтДНК микромицетов из NCBI GenBank, использованные в данном исследовании

List of fungi, whose genomic data was exported from NCBI GenBank

Вид	NCBI GenBank	Растение-хозяин	Страна
<i>Phoma</i> sp. (текущее исследование)	OM236666	<i>Picea abies</i>	Беларусь
<i>Didymella pinodes</i>	KT946597	<i>Pisum sativum</i> cv. Piast	Польша
<i>Parastagonospora nodorum</i>	EU053989	<i>Triticum aestivum</i>	Австралия
<i>Bipolaris oryzae</i>	NC_057095	<i>Oryza sativa</i>	Китай

Целью данного исследования являлось секвенирование, аннотация и анализ структурно-функциональной организации митохондриального генома *Phoma* sp.1 (изолят ОВ-2014).

Материалы и методы исследования. *Объект исследования.* Объектом исследования являлась чистая культура гриба, полученная в 2014 г. из тканей двухлетнего саженца ели обыкновенной с признаками усыхания хвои (лесной питомник Октябрьского лесхоза). Предварительные морфолого-культуральные исследования на картофельно-морковном агаре и секвенирование внутренних транскрибируемых спейсеров рДНК показали, что выявленный гриб относится к фома-подобным грибам, предположительно к роду *Phoma*. Полная нуклеотидная последовательность рибосомного оперона данного изолята была депонирована в NCBI GenBank под номером KM387394.1, а сам изолят обозначен как *Phoma* sp.1. ОВ-2014.

Выделение ДНК. Выделение ДНК из мицелия проводили с помощью модифицированного СТАВ-метода [20]. Дополнительную очистку полученных препаратов суммарной ДНК осуществляли, используя набор Agencourt AMPure XP (Beckman Coulter, США) согласно инструкции компании-производителя.

Высокопроизводительное секвенирование. Высокопроизводительное секвенирование выполняли с использованием секвенатора Ion PGM Torrent (Thermo Scientific, США). Все этапы подготовки и секвенирования ДНК-библиотек (3 шт.) проводили в соответствии с инструкцией фирмы-производителя, используя наборы реагентов (Thermo Scientific, США), соответствующих техническим параметрам оборудования и протокола анализа для ДНК-библиотек размером 200 п. н. Первичную фрагментацию препаратов суммарной ДНК осуществляли ферментативным способом с применением набора Ion Plus Fragment Library Kit (Thermo Fisher Scientific, США). Для секвенирования ДНК-библиотек *Phoma* sp.1 использовали чипы Ion 314 Chip Kit v2 BC.

Анализ и интерпретация данных. Анализ данных высокопроизводительного секвенирования осуществляли с помощью программного обеспечения Ion Torrent Suite v. 5.4, Unipro UGENE v. 42.0, MITOS и CLC Sequence Viewer v.6.3.

Построение дендрограмм выполняли в NCBI BLAST (Blast Tree View) с использованием методов Neighbor Joining (NJ) и Fast Minimum Evolution (FastME). Для сохранения полученных дендрограмм в графическом формате файлы NCBI сохраняли в формате Newick и повторно визуализировали в MEGA v.7.0. Анализ синтении митохондриальных локусов осуществляли в программе Mauve v.20150226.

Результаты и их обсуждение. В ходе *de novo* сборки прочтений, полученных по результатам высокопроизводительного секвенирования ДНК-библиотек, было получено более 24 тыс. ассемблированных последовательностей, среди которых была диагностирована закольцованная молекула размером 30 837 н. о. с усредненным уровнем прочтения, равным 77,68х. Сравнительный анализ полученной последовательности с депозитами NCBI GenBank показал, что она относится к митохондриальной ДНК грибов. Результаты кластеризации мтДНК *Phoma* sp.1 с другими депозитами NCBI GenBank представлены на рис. 1.

Как видно из рис. 1, исследуемый микромицет *Phoma* sp.1 формирует кладу с несколькими депозитами из подотряда Pleosporineae, два из которых являются фома-подобными грибами: *Didymella pinodes* – возбудитель аскохитоза гороха и *Parastagonospora nodorum* (син. *Phaeosphaeria nodorum*) – возбудитель септориоза листьев и колоса пшеницы. Еще одним видом, входящим в кластер, являлся *Vipolaris oryzae* – возбудитель гельминтоспориоза риса (коричневая пятнистость). Степень перекрытия непрерывной последовательности мтДНК *Phoma* sp.1 с указанными депозитами составила 74, 45 и 56 % соответственно (алгоритм megablast). В то же время уровень сходства был более высоким и равнялся 96,65; 90,27 и 87,44 %. Исходя из того, что размер митохондриальных геномов сравниваемых депозитов *D. pinodes* (55 973 н. о.), *P. nodorum* (49 761 н. о.) и *V. oryzae* (124 887 н. о.) превышал таковой *Phoma* sp. 1, полученные результаты выравнивания последовательностей могут быть объяснены структурными перестройками мтДНК грибов, при которых происходила перегруппировка отдельных фрагментов в пределах целостной молекулы. Подтверждением этому явились более высокие значения параметра степени перекрытия при использовании алгоритмов анализа (discontiguous megablast и blastn), позволяющие сравнивать последовательности пофрагментно.

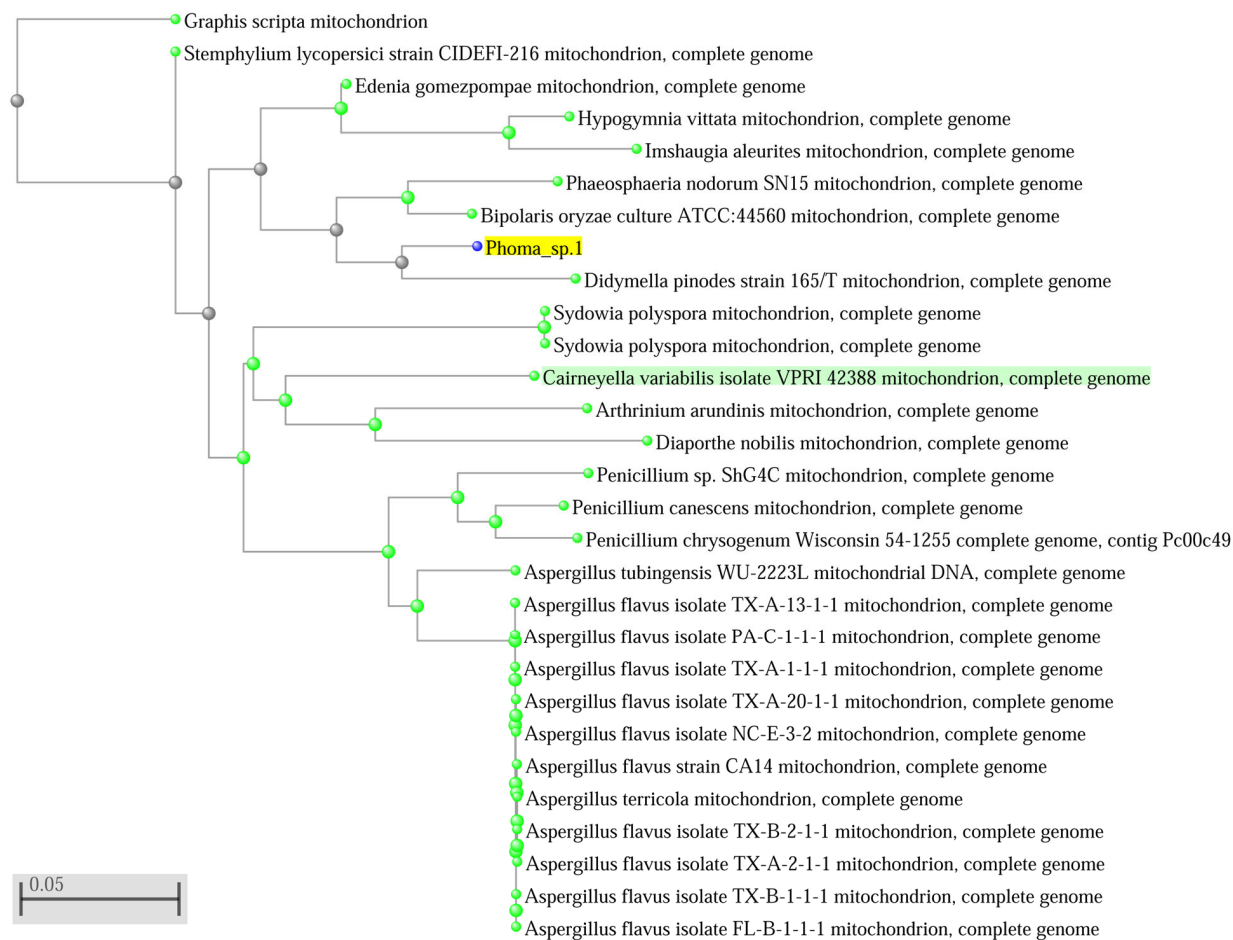


Рис. 1. Сравнительный анализ митогеномов *Phoma* sp.1 и депозитов NCBI (Blast Tree View, NJ)

Fig. 1. Comparative analysis of *Phoma* sp.1 mtDNA sequence in NCBI GenBank database (Blast Tree View, NJ)

Исходя из полученных генетико-таксономических данных, видно, что из трех вышеперечисленных видов плесневых грибов (порядок Pleosporales) исследуемый вид *Phoma* sp.1 характеризовался более высоким сходством с депозитом *D. pinodes* (семейство Didymellaceae), а меньший уровень подобия был установлен с *B. oryzae* (семейство Pleosporaceae) и *P. nodorum* (семейство Phaeosphaeriaceae). В целом результаты кластеризации согласуются с приведенными в литературе материалами о принадлежности анаморфы *Phoma* к телеоморфам *Didymella* [12, 15].

Анализ содержания различных нуклеотидных оснований в мтДНК *Phoma* sp.1 показал, что преобладающими типами мономеров являются А (34,5 %) и Т (35,4 %), а на долю G и C приходится 15,5 и 14,6 % соответственно. При этом частота встречаемости разных типов нуклеотидных оснований в ядерном геноме *Phoma* sp.1 отличалась от мтДНК и составила ≈ 25 % для каждого.

Полученные данные о первичной структуре мтДНК в целом соответствуют средним значениям ($G + C \approx 25$ %), получаемым для депозитов митохондриальных геномов аскомицетных грибов, представленных в NCBI GenBank. В то же время диапазон содержания G + C у Ascomycota является широким и составляет 4–53 %, а с двумя наиболее представленными группами – 16 и 27 %. По мнению ряда исследователей, низкое содержание GC-нуклеотидов снижает вероятность возникновения мутаций в митохондриальных генах [21].

Следует также отметить, что характер распределения GC-насыщенных регионов в геноме *Phoma* sp.1 был неравномерным, а его график носил в основном волнообразный характер с периодичностью в ~ 2 тыс. н. о. При этом минимальное содержание GC-оснований могло достигать 3 %, а максимальное – 73 %. Наряду с периодически повторяющимися (по GC-составу) регионами в мтДНК *Phoma* sp.1 было диагностировано два протяженных (≈ 2 и ≈ 3 тыс. н. о.) участка с повышенным (37,4 и 35,4 %) содержанием GC-оснований. Аннотация данных регионов показала, что

они относятся к генам 16S (*rrnS*) и 23S (*rrnL*) рРНК. Гены тРНК также были локализованы в участках с более высоким содержанием (25,4–50 %, в среднем 39,1 %) нуклеотидов G + C. Среди структурных генов диапазон значений показателя P_{G+C} был умеренный – 24,9–33,2 % (в среднем 29,4 %), достигая максимальной величины у *cox1-3*, а наименьший – у генов NADH-дегидрогеназ.

Таким образом, исходя из полученных данных, можно предположить, что характер и направленность филогенетических преобразований генов рибосомной ДНК и белок-кодирующих последовательностей в митохондриальном геноме отличаются и обусловлены у последних количественным составом тРНК и определенной «согласованностью» с ядерным геномом составом кодонов, используемых в структурных генах.

Изучение частот встречаемости различных типов и вариантов сочетаний нуклеотидов (частотные словари) показало, что в большинстве случаев расчетные показатели совпадали с наблюдаемыми. Наибольшим долевым участием, как и ожидалось, характеризовались комбинации, сформированные из нуклеотидных оснований А и Т. Так, например, среди тринуклеотидных сочетаний преобладали ТТТ (4,9 % от всех трехчленных комбинаций), ААА (4,7 %), ТАТ (4,5 %), ТТА (4,5 %) и др.

Среди повторяющихся последовательностей следует выделить поли-А и Т мотивы, количество мономеров в которых могло достигать 11. Представленность последовательностей, содержащих повторяющиеся нуклеотидные мотивы размером от 2 до 8 нуклеотидов, соответствовала расчетной. Среди повторяющихся 9- и 10-членных мотивов были выявлены GAAGTATAA (*cytb*), ATATTACCT, ATTAAAAAA и AAAGAAAAAC соответственно. При этом две первые последовательности представляли собой кодоны генов *cytb* и *nad4*, кодирующих функциональные аминокислотные мотивы FYL и ILP.

В ходе проведенной аннотации (таблица трансляции 4, митохондриальный генетический код микромицетов, простейших, стрекающих и др.) было идентифицировано 43 гена, детерминирующих различные функциональные системы: 28 – транспортные РНК (для 20 видов аминокислот), 2 – рибосомные РНК (16S и 23S), 13 – белок-кодирующие (7 – субъединицы НАДН-дегидрогеназы, 3 – субъединицы цитохром-с-оксидазы, 1 – цитохрома b, 1 – субъединицы АТФ-синтазы, 1 – рибосомного белка S5). Также в митохондриальном геноме *Phoma* sp.1 была идентифицирована последовательность, потенциально транслируемая в полипептид, гомологичный рибосомному белку S3. Однако размер получаемой аминокислотной цепи составлял порядка ≈ 25 % от длины депозитов белка S3 других грибов, представленных в базе данных NCBI. Кроме того, выявлены две потенциальные открытые рамки считывания (ORF), кодирующие гипотетические полипептиды размером менее 90 а. о. Сравнительный анализ первичной структуры данных полипептидов в базе данных NCBI не выявил гомологов.

Как было указано выше, диагностируемое разнообразие генов тРНК превышало общее число используемых в синтезе белка аминокислот, что указывает на наличие дублирующих молекул тРНК. Так, несколько типов тРНК были выявлены для следующих аминокислот: метионина, включая формилметионин (3 ед.), валина (2 ед.), серина (2 ед.), аргинина (2 ед.), лейцина (2 ед.), цистеина (2 ед.), тирозина (2 ед.). При этом четыре пары (валин, серин, лейцин и аргинин) были изоакцепторными, т. е. содержали разные антикодоны в пределах одного типа тРНК. В случае генов цистеиновой тРНК область антикодонов была одинаковой, а в других частях молекулы выявлялись нуклеотидные отличия. Три гена метиониновой тРНК имели одинаковые антикодоны (САТ), но различались нуклеотидной структурой в других частях молекул. При этом уровень различий в пределах типов метиониновой, сериновой, аргининовой и лейциновой тРНК был существенным, что может указывать на их вероятное полифилилитическое происхождение.

Из 12 белок-кодирующих генов у 10 идентифицирован старт-кодон АТГ. Исключения составили *nad2* (GTG) и *rps5* (ТТА). Согласно литературным данным, триплет GTG частично комплементарен антикодону иницирующей аминоацил-тРНК и является альтернативным вариантом стартового кодона в мтДНК грибов и ряда других микроорганизмов. Стартовый кодон ТТА также часто выявляется в генах митохондриальных геномов грибов, однако до настоящего времени молекулярные механизмы с использованием данного триплета в полной мере не описаны и представляют особый интерес для дальнейшего изучения [22].

На рис. 2 представлена карта кольцевой молекулы мтДНК *Phoma* sp.1 с указанием мест расположения аннотированных локусов. Как видно из рис. 2, митохондриальный геном *Phoma* sp.1 условно подразделяется на два региона, содержащих последовательно расположенные гены (33 и 10 ед. соответственно), смысловые последовательности которых локализованы в антипараллельных цепях ДНК. Также следует отметить, что в каждом из регионов присутствуют гены разных (в функциональном отношении) типов: рРНК, тРНК и белок-кодирующие.

Большинство генов имели непрерывную структуру и их последовательности не перекрывались. Исключением являлись гены третьей субъединицы цитохром-с-оксидазы (*cox3*) и первой субъединицы НАДН-дегидрогеназы (*nad1*), содержащие интроны размером 668 и 1156 н. о. соответственно. При этом в интроне гена *nad1* выявлена ORF размером 783 н. о., которая являлась неотделимым элементом первого экзона гена и его продолжением. Сравнительный анализ продуктов трансляции данной рамки считывания в базе данных NCBI показал ее сходство с ферментами – самонаводящимися эндонуклеазами (homing endonucleases, HEG) семейства LAGLIDADG (по названию функционального аминокислотного мотива в структуре полипептида), выявленными у широкого спектра организмов, включая грибы (рис. 3). Гены самонаводящихся эндонуклеаз представляют собой один из типов эгоистичных генетических элементов (selfish genetic elements, SGE), функциональность которых не связана с организмом-хозяином (их основной задачей является собственное воспроизводство и распространение по геному). Гены самонаводящихся эндонуклеаз могут располагаться как отдельные рамки считывания внутри интронов либо объединяться с экзонами, интегрируясь таким образом в транслируемую последовательность. В последнем случае фрагмент белка, содержащий последовательность самонаводящейся эндонуклеазы,

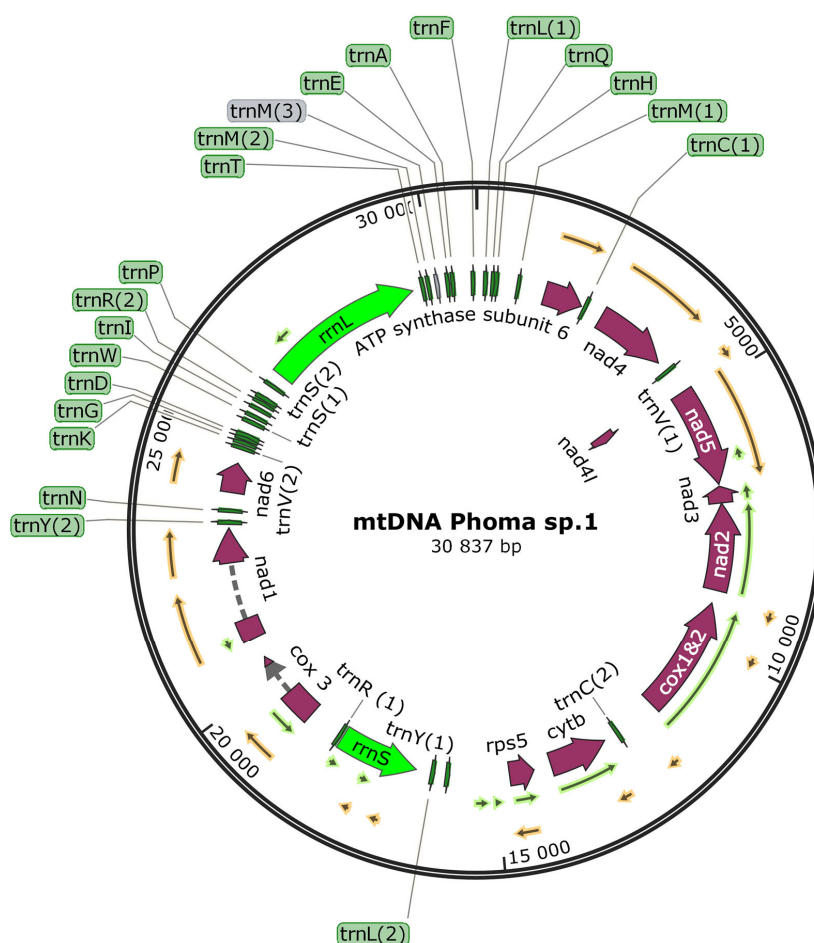


Рис. 2. Генетическая карта митохондриального генома *Phoma* sp.1 (OM236666)

Fig. 2. Genetic map of the *Phoma* sp.1 mitochondrial genome (OM236666)

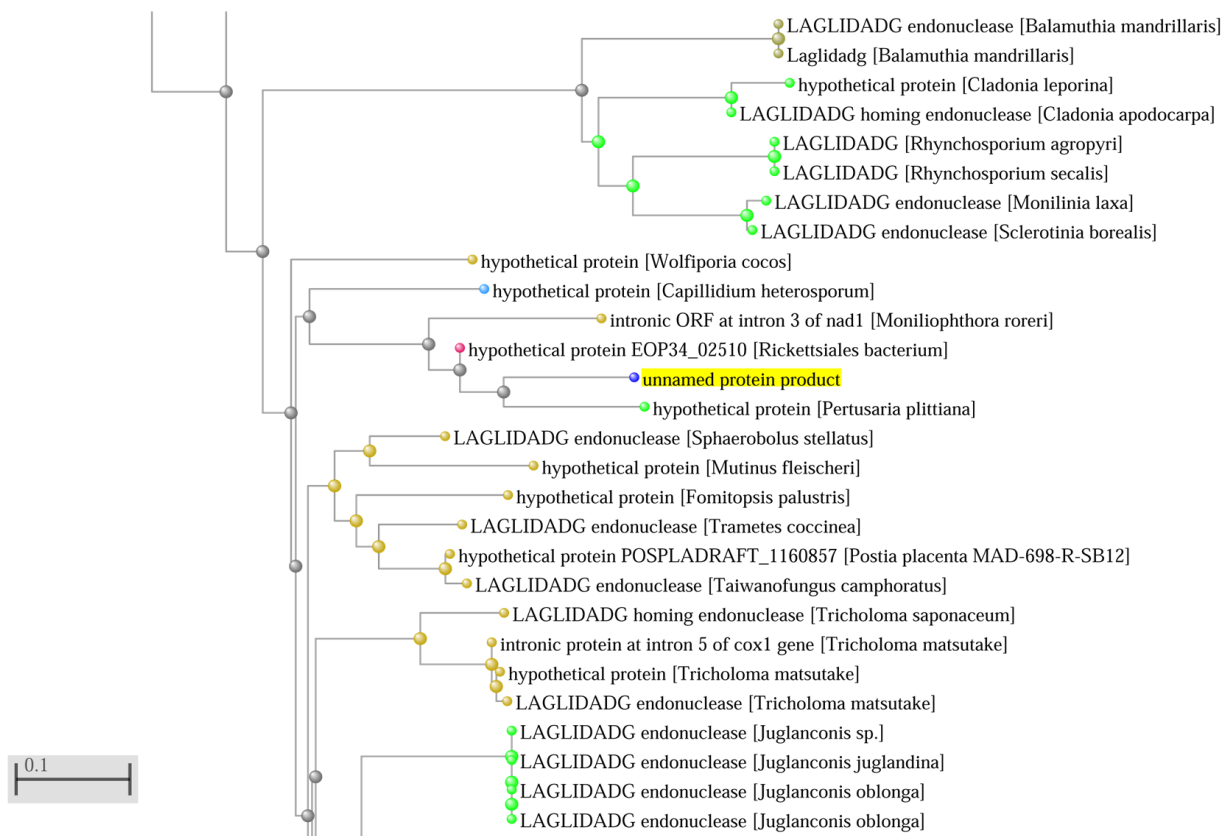


Рис. 3. Сравнительный анализ интронной ORF (unnamed protein, выделен желтым) в гене *nad1* (NCBI blastp, NJ, Grishin protein model, фрагмент данных)

Fig. 3. Comparative analysis of *nad1* gene intronic ORF sequence (unnamed protein, highlighted in yellow) in NCBI database (NCBI blastp, NJ, Grishin protein model, data fragment)

представляет собой интеин и способен вырезать себя из полипептида и соединять оставшиеся части (экстеины) с помощью пептидной связи во время сплайсинга белка. В этой связи интеины также называют белковыми интронами по аналогии с интронами пре-мРНК. Как самораспространяющиеся элементы гены самонаводящихся эндонуклеаз являются одним из факторов, определяющих изменение размеров геномов как в ходе филогенеза, так и в ходе онтогенеза [23]. Также следует отметить, что выявленная ORF относится к группе LAGLIDADG-эндонуклеаз, содержащих один функциональный мотив.

Митохондриальные интронные открытые рамки считывания на протяжении длительного времени изучаются у грибов с точки зрения их коэволюции, включая изменение вторичной структуры интронов, анализ сайтов-мишеней и их распределение в генах-хозяевах [23, 24]. Согласно эволюционной модели аепаоп, изначально грибные организмы, по всей вероятности, имели независимые интроны и HEG, которые коэволюционировали посредством рекомбинаций, транспозиций, вертикального и горизонтального переноса генов [24].

Среди перекрывающихся последовательностей следует отметить *nad4l* и *nad5*. Согласно результатам аннотации, зона перекрытия представляет собой одну нуклеотидную позицию А, являющуюся последним основанием в стоп-кодоне ТАА гена *nad4l* и первым нуклеотидом в старт-кодоне АТГ гена *nad5*.

Кроме интронных вставок в первичной структуре митохондриальных генов выявлены также различные элементы, относящиеся к повторяющимся последовательностям ДНК, включая инвертированные повторы, палиндромы и последовательности с диадной симметрией. Повторяющиеся последовательности в геноме представляют научный интерес с точки зрения их биологических функций, включая функциональные участки мигрирующих генетических элементов, области экспансии ДНК, регионы, формирующие различные вторичные структуры, и др.

Наиболее крупные единичные палиндромы (14 и 18 н. о.) отмечались в генах комплекса НАДН-дегидрогеназы. В остальных белковых генах и генах рРНК их размер не превышал 12 н. о. Палиндром 20 н. о. отмечался в интроне *nad2-cox1*.

Максимальный размер внутригенных инвертированных повторов (IR) составлял 10–11 н. о. независимо от размера изученных генов. Расстояние между IR варьировалось от нескольких десятков до 2000 н. о. при максимальном размере гена около 3000 н. о. (*LSU*). В гене *rps5* инвертированные повторы (≥ 8 н. о.) не отмечались.

Среди крупных инвертированных повторов мтДНК *Phoma* sp.1 следует отметить локус размером 103 н. о., содержащий в своем составе ген тирозиновой тРНК. Прямая и обратная последовательности находились на значительном удалении друг от друга (7,2 кБ) и относились к противоположно направленным группам генов. Одним из наиболее вероятных механизмов формирования данного повтора, на наш взгляд, является первичная прямая дупликация локуса с последующей инверсией региона, содержащего 10 генов. Еще одним идентифицированным вариантом инвертированных повторов являлась пара последовательностей размером 36 н. о. с координатами 15 751–15 786 и 24 031–24 066. Прямая копия была локализована в гене *nad6*, а обратная – в межгенной области *rps5-trnY(1)*. Подобная схема локализации была отмечена и для 34-нуклеотидной последовательности, прямая копия которой находилась в межгенной области *cox3-nad1*, а обратная – в регионе *nad2-cox1*, включая два первых кодона гена *nad2*. Таким образом, на примере рассмотренных IR видно, что обратный характер направленности их последовательностей был связан исключительно с локализацией в инвертированном регионе мтДНК.

Прямые повторы с наибольшим размером (16 н. о.) отмечались по одной паре в генах *atp6* и *nad2*, а также в генах *nad5* (две пары – 13 н. о.) и *cox1* (одна пара – 13 н. о.). В остальных белковых генах прямые повторы встречались также, но с меньшим размером. В генах рРНК размер прямых повторов не превышал 11 н. о. Расстояние между ними варьировалось от нескольких десятков до ~1800 н. о.

Кроме аннотированных последовательностей в мтДНК *Phoma* sp.1 также были выявлены межгенные регионы с неустановленной функцией (например, 1187-нуклеотидный (между генами *rps5* и *trnY(gta)*), 844-нуклеотидный (между генами *trnC(gca)* и *cox1*), 508-нуклеотидный (между генами *trnM(cat)* и *atp6*), 333-нуклеотидный (между генами *trnC(gca)* и *nad4*) и др.). Как указывалось выше, в данных регионах диагностировались потенциальные открытые рамки считывания с неустановленной функцией кодируемых полипептидов – *orf89*, *orf87*, *orf76* и др.

В межгенном спейсере *trnR(1)-cox3* отмечался прямой повтор из трех 18 н. о. tandemных мотивов, в одном из которых произошла модификация (однонуклеотидная делеция и транзиция).

В целом, исходя из полученных данных анализа мтДНК *Phoma* sp.1, видно, что ее текущая структура является результатом комплексных перестроек, отражающих филогенетические преобразования митохондриального генома, что может быть использовано в качестве молекулярных маркеров для проведения генетико-таксономической оценки.

Подтверждением этого являются и результаты выравнивания последовательностей митохондриальных геномов *Phoma* sp.1 и рассмотренных ранее образцов видов *D. pinodes*, *B. oryzae*, *P. nodorum*, задепонированных в NCBI GenBank. Несмотря на то что размер мтДНК *Phoma* sp.1 был среди указанных видов наименьшим, ее последовательность не перекрывалась (без учета промежутков) с ними в полной мере, а фрагментировалась на отдельные сравниваемые регионы, порядок расположения которых в геномах у сравниваемых пар зачастую не соответствовал друг другу. Исходя из этого, для визуальной оценки уровня сходства гомологичных последовательностей и, в частности, ортологичных генов нами был использован алгоритм Shuffle-LAGAN (SLAGAN) (онлайн сервис VISTA). Использование данного алгоритма позволяет проводить сравнение нуклеотидных структур геномов даже в случае наличия различных перестроек или инверсий последовательности расположения генов. На рис. 4 представлен фрагмент сравниваемых последовательностей *Phoma* sp.1, *D. pinodes*, *P. nodorum*, *B. oryzae*.

Исходя из полученных результатов выравнивания последовательностей грибов семейств Didymellaceae, Phaeosphaeriaceae и Pleosporaceae, установлено, что все белок- и рРНК-кодирующие гены сравниваемых видов имели существенные отличия в первичной структуре (достигающие на

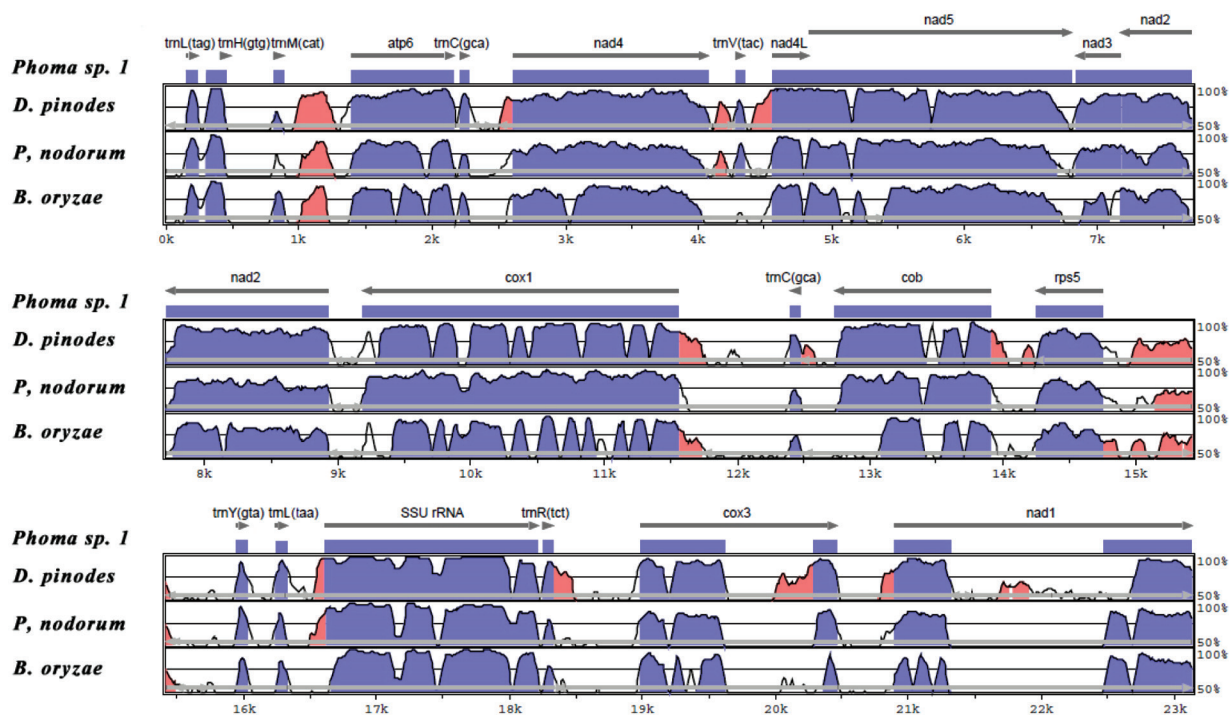


Рис. 4. Сравнительный генетический анализ митохондрий *Phoma* sp.1 (OM236666), *D. pinodes* (KT946597), *P. nodorum* (EU053989), *B. oryzae* (NC_057095) на онлайн сервере VISTA (алгоритм SLAGAN)

Fig. 4. Comparative genomic analysis of *Phoma* sp.1 (OM236666), *D. pinodes* (KT946597), *P. nodorum* (EU053989), *B. oryzae* (NC_057095) mitochondria (VISTA tool (SLAGAN module))

отдельных участках до 50 %). Таким образом, большинство генов мтДНК, на наш взгляд, в равной степени может быть использовано в качестве таксономических маркеров анаморф *Phoma* и фомы-подобных грибов для диагностики не только на уровне семейств, но и родов. Для детального сравнения диагностических характеристик митохондриальных генов как ДНК-маркеров были использованы локусы, детерминирующие субъединицы цитохромоксидазы, NADH-дегидрогеназы, АТФ-синтетазы и рРНК. Анализ последовательностей производился в системе NCBI BLAST с использованием депозитов, относящихся к видам подотряда Pleosporineae (рис. 5–8).

Результаты кластеризации с применением методов FastME и NJ были в значительной степени сходными. Высокой диагностической информативностью на уровне как родов, так и видов Pleosporineae характеризовались гены *cox1*, *cox3* и *cob*. Для *Phoma* и фомы-подобных грибов диагностические различия на видовом уровне отмечались также по генам *atp6*, *nad1* и *nad6*, *rps5*. В то же время среди Pleosporaceae информативность данных маркеров была невысокой. Оставшаяся группа генов не позволяла провести достоверную систематизацию Pleosporineae. Характер кластеризации не имел выраженного характера даже на уровне семейств.

Для выявления генетико-таксономических различий, связанных с особенностями структурно-функциональной организации митохондриальных геномов родственных с *Phoma* sp.1 видов грибов (*D. pinodes*, *P. nodorum*, *B. oryzae*.) проведено их глобальное выравнивание с использованием программного обеспечения Mauve (рис. 9). Как видно из рис. 9, все виды вне зависимости от степени родства характеризовались значительными отличиями в структуре расположения как отдельных генов, так и их групп: ортологичные области геномов (обозначены одним цветом) переупорядочены.

Кроме выявленных структурных перестроек особенностями геномов Pleosporineae является вариация их размера. При этом, как указывалось ранее, наименьшим размером среди сравниваемых видов характеризовался *Phoma* sp.1, а наибольшим – *B. oryzae*. Полученные данные показывают, что увеличение размеров геномов не связано с дупликацией отдельных участков мтДНК, а обусловлено наличием дополнительных последовательностей, отсутствующих у видов с меньшим

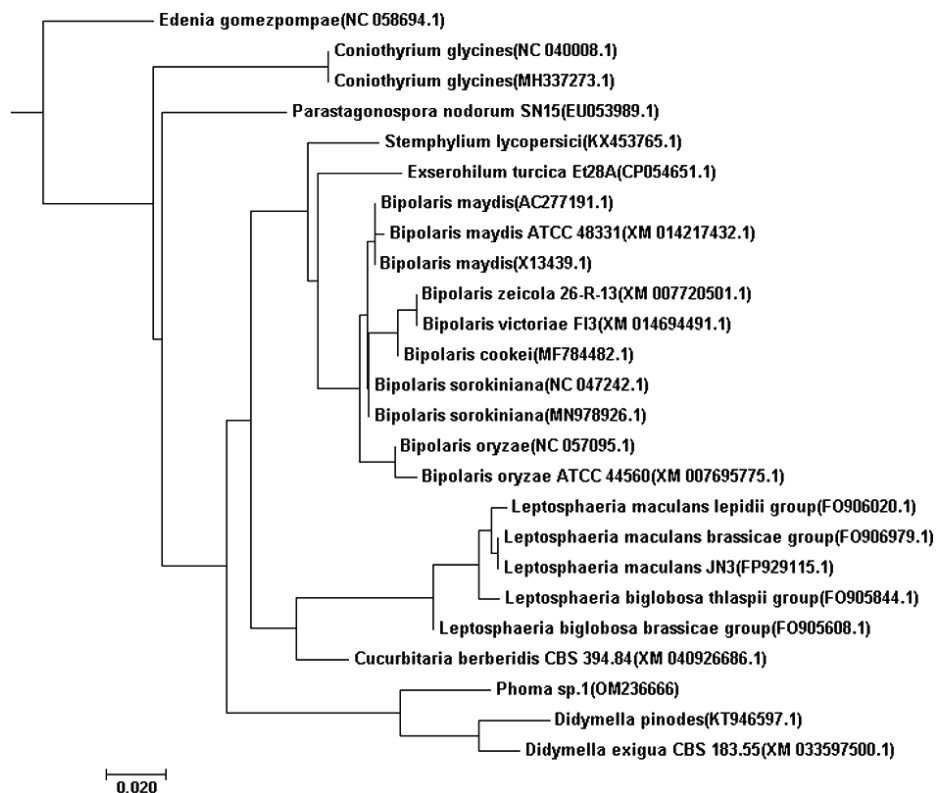


Рис. 5. Дендрограмма, иллюстрирующая генетико-таксономические взаимоотношения видов Pleosporineae (ген *atp6*, метод кластеризации FastME)

Fig. 5. Results of comparative analysis of *Phoma* sp.1 and Pleosporineae spp. (*atp6* gene)

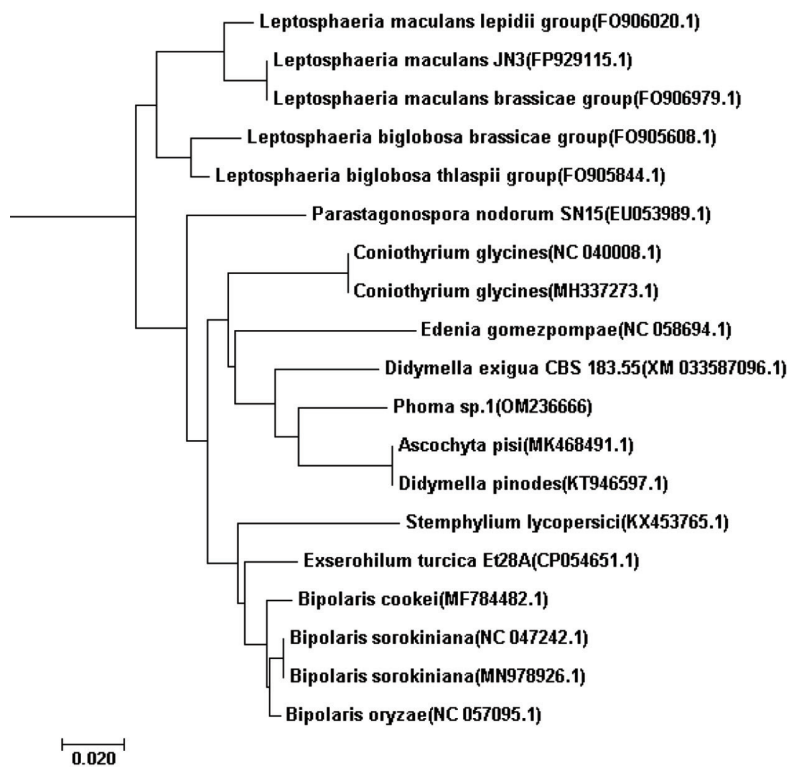


Рис. 6. Дендрограмма, иллюстрирующая генетико-таксономические взаимоотношения видов Pleosporineae (ген *cox1*, метод кластеризации NJ)

Fig. 6. Results of comparative analysis of *Phoma* sp.1 and Pleosporineae spp. (*cox1* gene)

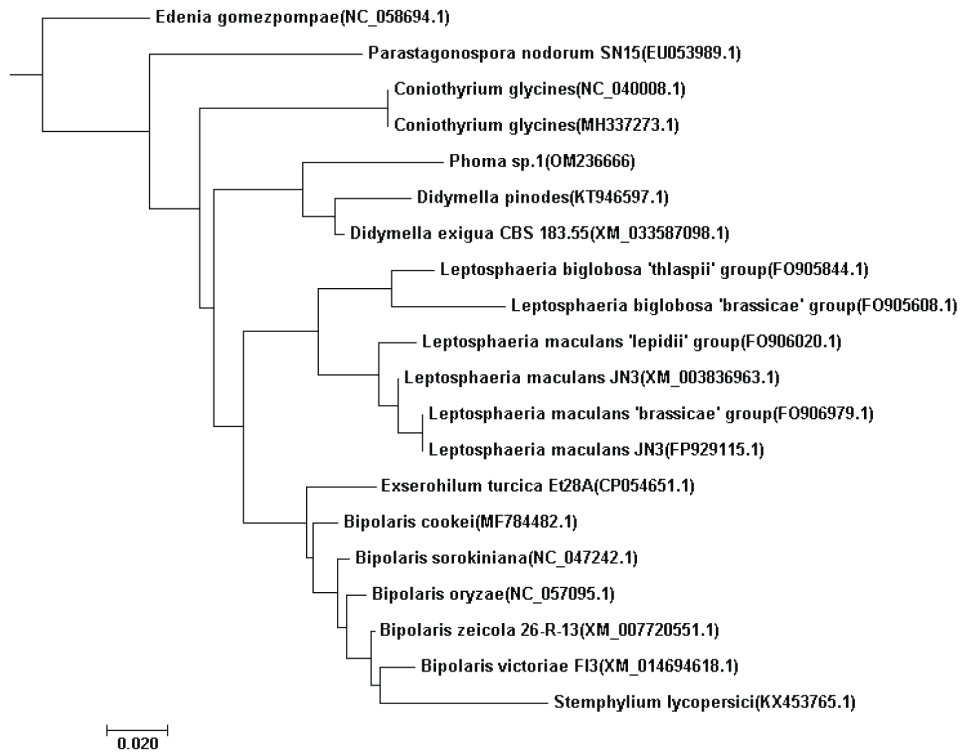


Рис. 7. Дендрограмма, иллюстрирующая генетико-таксономические взаимоотношения видов Pleosporineae (ген *cox3*, метод кластеризации NJ)

Fig. 7. Results of comparative analysis of *Phoma* sp.1 and Pleosporineae spp. (*cox3* gene)

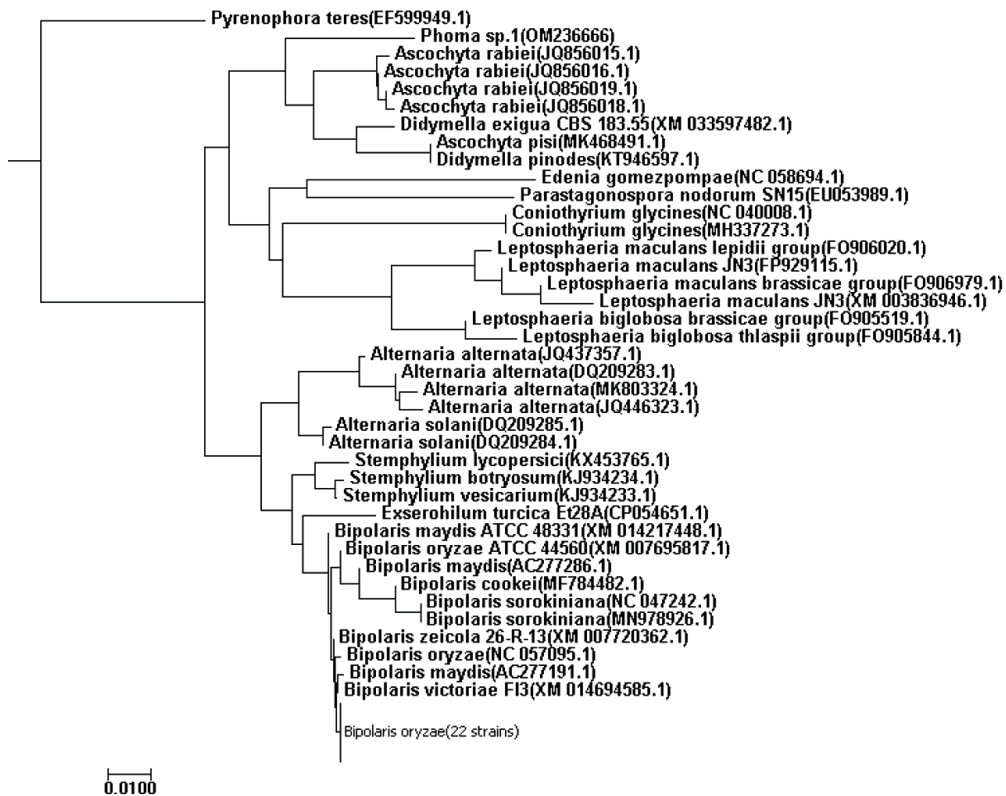


Рис. 8. Дендрограмма, иллюстрирующая генетико-таксономические взаимоотношения видов Pleosporineae (ген *cob*, метод кластеризации NJ)

Fig. 8. Results of comparative analysis of *Phoma* sp.1 and Pleosporineae spp. (*cob* gene)

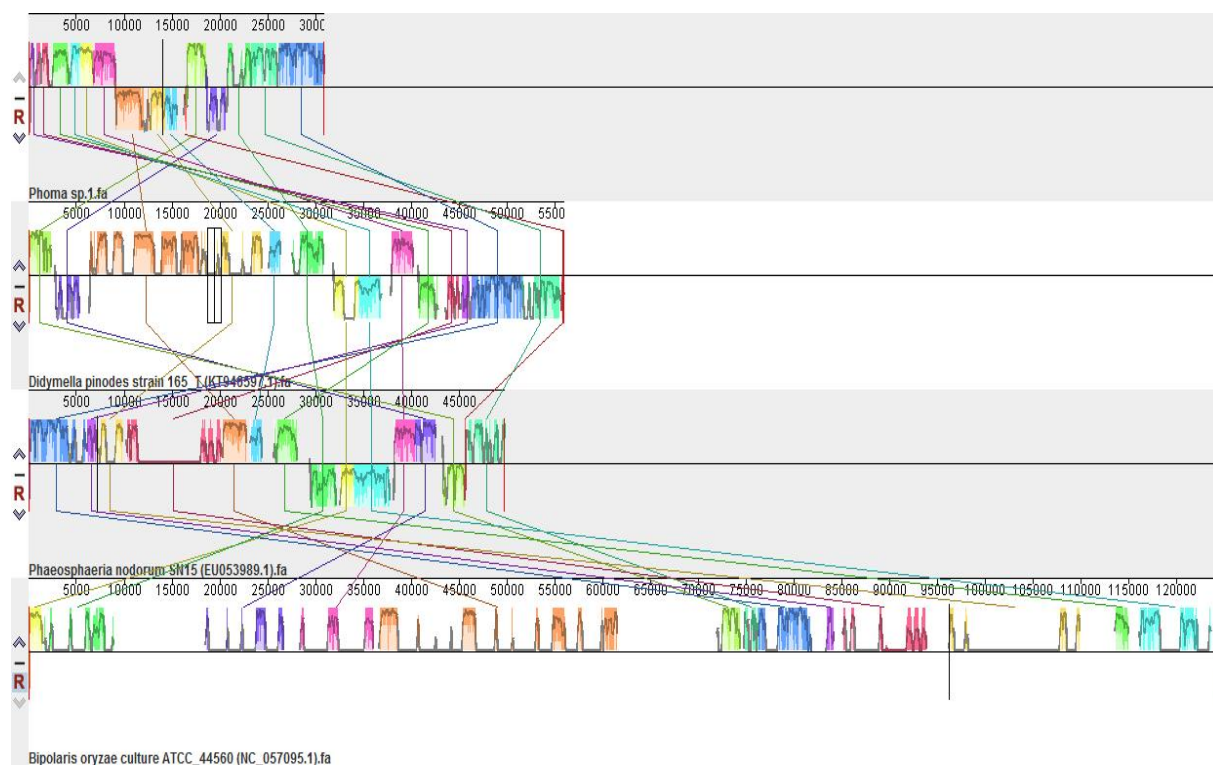


Рис. 9. Карта митохондриальной синтении *Phoma* sp.1 (OM236666), *D. pinodes* (KT946597), *P. nodorum* (EU053989), *B. oryzae* (NC_057095) (Mauve)

Fig. 9. Map of mitochondrial syntenia of *Phoma* sp.1 (OM236666), *D. pinodes* (KT946597), *P. nodorum* (EU053989), *B. oryzae* (NC_057095) (Mauve)

размером. При этом в ходе реаннотации последовательностей сравниваемых депозитов Pleosporineae установлено, что количество структурных генов (в частности, кодирующих митохондриальные белки) у данных видов является сходным. Проведенное изучение данных регионов, обуславливающих увеличение размера митохондриальных геномов Pleosporineae, показало, что в основном они представляют собой гены самонаводящихся эндонуклеаз LAGLIDADG типа, а увеличение числа копий является следствием их экспансии. Так, у *Phoma* sp.1 была выявлена 1 копия данного гена, а у *B. oryzae* – 9. Сравнительный анализ последовательностей копий генов самонаводящихся эндонуклеаз выявил различия между ними, что указывает на филогенетический характер преобразований или на их разное происхождение. Кроме того, увеличение размеров геномов было связано с появлением дополнительных потенциальных рамок считывания, кодирующих полипептиды с неустановленной функцией.

В целом полученные данные свидетельствуют о возможности использовать в качестве таксономических маркеров не только особенности нуклеотидного состава генов и некодирующих последовательностей, но и порядок их расположения в митохондриальном геноме.

Заключение. В ходе исследований была описана структурно-функциональная организация митохондриального генома *Phoma* sp.1. Показано, что этот геном, несмотря на относительно небольшой размер, содержит полный перечень структурных генов, выявляемых у видов Pleosporineae. На основании полученных данных сравнительного анализа мтДНК среди представителей подотряда Pleosporineae выявлено, что филогенетические преобразования митохондриальных геномов связаны не только с внутригенными изменениями, но и затрагивают порядок расположения генов, а также обусловлены инсерцией генетических элементов с неустановленной функциональной значимостью. По результатам оценки диагностических характеристик генов мтДНК как молекулярных признаков для проведения таксономических исследований установлено, что наиболее информативными ДНК-маркерами являются *cob* и *cox*. Меньшей информативностью

характеризуются *nad1*, *nad6*, *rps5* и *atp6*. Исходя из данных молекулярно-генетического анализа следует, что исследованная анаморфа *Phoma* sp.1 имеет наибольшую степень сходства с депозитами NCBI GenBank, относящихся к грибам с телеоморфной стадией *Didymella*, что в свою очередь позволяет уточнить ее таксономический статус и оптимизировать подходы к фитопатологической диагностике возбудителей фомоза лесного посадочного материала хвойных пород Беларуси.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке БРФФИ в рамках научного проекта № B20M-014.

Acknowledgements. The study was financially supported by the BRFFR within the framework of the Scientific Project No. B20M-014.

Список использованных источников

1. *Phoma* identification manual. Differentiation of specific and infra-specific taxa in culture / G. H. Boerema [et al.]. – Wallingford : CABI, 2004. – 470 p.
2. Chemical characterization of *Phoma pomorum* isolated from Danish maize / J. L. Sørensen [et al.] // Int. J. Food Microbiol. – 2010. – Vol. 136, N 3. – P. 310–317. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2009.11.001>
3. Yarmalovich, V. A. *Phoma* blight of planting stock of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* L. in forest nurseries of Belarus / V. A. Yarmalovich, M. O. Siaredzich // Bull. Transilv. Univ. Brasov. – 2019. – Vol. 12, N 2. – P. 27–36. <https://doi.org/10.31926/but.fwiafe.2019.12.61.2.2>
4. Deb, D. *Phoma* diseases: epidemiology and control / D. Deb, A. Khan, N. Dey // Plant Pathol. – 2020. – Vol. 69, N 7. – P. 1203–1217. <https://doi.org/10.1111/ppa.13221>
5. Bennett, A. *Phoma* infections: classification, potential food sources, and its clinical impact / A. Bennett, M. M. Ponder, J. Garcia-Diaz // Microorganisms. – 2018. – Vol. 6, N 3. – P. 1–12. <https://doi.org/10.3390/microorganisms6030058>
6. Survey of bovine mycotic mastitis in dairy herds in the State of Sao Paulo, Brazil / E. O. Costa [et al.] // Mycopathologia. – 1993. – Vol. 124. – P. 13–17. <https://doi.org/10.1007/BF01103051>
7. Outbreaks of phaeohiphomyces in the chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) caused by *Phoma herbarum* / M. Faisal [et al.] // Mycopathologia. – 2007. – Vol. 163, N 1. – P. 41–48. <https://doi.org/10.1007/s11046-006-0084-z>
8. Sullivan, R. F. *Phoma glomerata* as a mycoparasite of powdery mildew / R. F. Sullivan, J. F. White Jr. // Appl. Environ. Microbiol. – 2000. – Vol. 66, N 1. – P. 425–427. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.1.425-427.2000>
9. The lichenicolous *Phoma* species (Coelomycetes) on *Cladonia* / P. Diederich [et al.] // Lichenologist. – 2007. – Vol. 39, N 2. – P. 153–163. <https://doi.org/10.1017/s0024282907006044>
10. Gruyter, J. Revised taxonomy of *Phoma* and allied genera : Ph. D. Thesis / J. Gruyter ; Wageningen Univ. – 2012. – 180 p.
11. A new species and its phylogenetic placement in the *Didymella/Phoma* complex (Phaeosphaeriaceae, Pleosporales) / M. S. Torres [et al.] // Mycotaxon. – 2005. – Vol. 93. – P. 297–308.
12. Redisposition of phoma-like anamorphs in Pleosporales / J. Gruyter [et al.] // Stud. Mycol. – 2013. – Vol. 75, N 1. – P. 1–36. <https://doi.org/10.3114/sim0004>
13. The phoma-like dilemma / L. W. Hou [et al.] // Stud. Mycol. – 2020. – Vol. 96. – P. 309–396. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.001>
14. Boerema, G. H. Contributions towards a monograph of *Phoma* (Coelomycetes) – V. Subdivision of the genus in sections / G. H. Boerema // Mycotaxon. – 1997. – Vol. 64. – P. 321–333.
15. Highlights of the Didymellaceae: a polyphasic approach to characterize *Phoma* and related pleosporalean genera / M. M. Aveskamp [et al.] // Stud. Mycol. – 2010. – Vol. 65. – P. 1–60. <https://doi.org/10.3114/sim.2010.65.01>
16. DNA phylogeny reveals polyphyly of *Phoma* section Peyronellaea and multiple taxonomic novelties / M. M. Aveskamp [et al.] // Mycologia. – 2009. – Vol. 101. – P. 363–382. <https://doi.org/10.3852/08-199>
17. NCBI Genome search [Electronic resource]. – Mode of access: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=Phoma>. – Date of access: 04.05.2022.
18. Zhang, X. Draft genome sequence of *Phoma arachidicola* Wb2 causing peanut web blotch in China / X. Zhang // Curr. Microbiol. – 2019. – Vol. 76, N 2. – P. 200–206. <https://doi.org/10.1007/s00284-018-1612-z>
19. Genomics-driven discovery of a biosynthetic gene cluster required for the synthesis of BII-Rafflesfungin from the fungus *Phoma* sp. F3723 / S. Sinha [et al.] // BMC Genomics. – 2019. – Vol. 20, N 1. – Art. 374. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5762-6>
20. Падутов, В. Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В. Е. Падутов, О. Ю. Баранов, Е. В. Воропаев. – Минск : Юнипол, 2007. – 176 с.
21. Lang, B. F. Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes / B. F. Lang, M. W. Gray, G. Burger // Annu. Rev. Genet. – 1999. – Vol. 33. – P. 351–397. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.33.1.351>
22. The mitochondrial genome of a plant fungal pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Mycosphaerellaceae), comparative analysis and diversification times of the *Sigatoka* disease complex using fossil calibrated phylogenies / J. E. Arcila-Galvis [et al.] // Life. – 2021. – Vol. 11, N 3. – Art. 215. <https://doi.org/10.3390/life11030215>

23 Mullineux, S. T. Evolutionary dynamics of the mS952 intron: a novel mitochondrial group II intron encoding a LAGLIDADG homing endonuclease gene / S. T. Mullineux, K. Willows, G. Hausner // *J. Mol. Evol.* – 2011. – Vol. 72, N 5–6. – P. 433–449. <https://doi.org/10.1007/s00239-011-9442-7>

24 Megarioti, A. H. The coevolution of fungal mitochondrial introns and their homing endonucleases (GIY-YIG and LAGLIDADG) / A. H. Megarioti, V. N. Kouvelis // *Genome Biol. Evol.* – 2020. – Vol. 12, N 8. – P. 1337–1354. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa126>

References

1. Boerema G. H., de Gruyter J., Noordeloos M. E., Hamers M. E. C. *Phoma identification manual. Differentiation of specific and infra-specific taxa in culture.* CABI, 2004. 470 p.

2. Sørensen J. L., Aveskamp M. M., Thrane U., Andersen B. Chemical characterization of *Phoma pomorum* isolated from Danish maize. *International Journal of Food Microbiology*, 2010, vol. 136, no. 3, pp. 310–317. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2009.11.001>

3. Yarmalovich V. A., Siaredzich M. O. *Phoma* blight of planting stock of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* L. in forest nurseries of Belarus. *Bulletin of the Transilvania University of Bradov*, 2019, vol. 12, no. 2, pp. 27–36. <https://doi.org/10.31926/but.fwiafe.2019.12.61.2.2>

4. Deb D., Khan A., Dey N. *Phoma* diseases: epidemiology and control. *Plant Pathology*, 2020, vol. 69, no. 7, pp. 1203–1217. <https://doi.org/10.1111/ppa.13221>

5. Bennett A., Ponder M. M., Garcia-Diaz J. *Phoma* infections: classification, potential food sources, and its clinical impact. *Microorganisms*, 2018, vol. 6, no. 3, pp. 1–12. <https://doi.org/10.3390/microorganisms6030058>

6. Costa E. O., Gandra C. R., Pires M. F., Coutinho S. D., Castilho W., Teixeira C. M. Survey of bovine mycotic mastitis in dairy herds in the State of Sao Paulo, Brazil. *Mycopathologia*, 1993, vol. 124, pp. 13–17. <https://doi.org/10.1007/BF01103051>

7. Faisal M., Elsayed E., Fitzgerald S. D., Silva V., Mendoza L. Outbreaks of phaeohyphomycosis in the chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) caused by *Phoma herbarum*. *Mycopathologia*, 2007, vol. 163, no. 1, pp. 41–48. <https://doi.org/10.1007/s11046-006-0084-z>

8. Sullivan R. F., White J. F. Jr. *Phoma glomerata* as a mycoparasite of powdery mildew. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, vol. 66, no. 1, pp. 425–427. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.1.425-427.2000>

9. Diederich P., Kocourkova J., Etayo J. Zhurbenko M. The lichenicolous *Phoma* species (Coelomycetes) on *Cladonia*. *Lichenologist*, 2007, vol. 39, no. 2, pp. 153–163. <https://doi.org/10.1017/s0024282907006044>

10. Gruyter J. *Revised taxonomy of Phoma and allied genera.* Ph. D. Thesis. Wageningen, 2012. 180 p.

11. Torres M. S., White J. F. Jr., Cazares G., Bergen M., Bischoff J. F., Sullivan R. F. A new species and its phylogenetic placement in the *Didymella/Phoma* complex (Phaeosphaeriaceae, Pleosporales). *Mycotaxon*, 2005, vol. 93, pp. 297–308.

12. Gruyter J., Woudenberg J. H. C., Aveskamp M. M., Verkley G. J. M., Groenewald J. Z., Crous P. W. Redispersion of phoma-like anamorphs in Pleosporales. *Studies in Mycology*, 2013, vol. 75, no. 1, pp. 1–36. <https://doi.org/10.3114/sim0004>

13. Hou L.W., Groenewald J. Z., Pfenning L. H., Yarden O., Crous P. W., Cai L. The phoma-like dilemma. *Studies in Mycology*, 2020, vol. 96, pp. 309–396. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.001>

14. Boerema G. H. Contributions towards a monograph of *Phoma* (Coelomycetes) – V. Subdivision of the genus in sections. *Mycotaxon*, 1997, vol. 64, pp. 321–333.

15. Aveskamp M. M., Gruyter J., Woudenberg J. H. C., Verkley G. J. M., Crous P. W. Highlights of the Didymellaceae: a polyphasic approach to characterize *Phoma* and related pleosporalean genera. *Studies in Mycology*, 2010, vol. 65, pp. 1–60. <https://doi.org/10.3114/sim.2010.65.01>

16. Aveskamp M. M., Verkley G. J. M., Gruyter J., Murace M. A., Perello A., Woudenberg J. H. C., Groenewald J. Z., Crous P. W. DNA phylogeny reveals polyphyly of *Phoma* section Peyronellaea and multiple taxonomic novelties. *Mycologia*, 2009, vol. 101, pp. 363–382. <https://doi.org/10.3852/08-199>

17. *NCBI Genome search.* Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=Phoma> (accessed 04.05.2022).

18. Zhang X. Draft genome sequence of *Phoma arachidicola* Wb2 causing peanut web blotch in China. *Current Microbiology*, 2019, vol. 76, no. 2, pp. 200–206. <https://doi.org/10.1007/s00284-018-1612-z>

19. Sinha S., Nge C.-E., Leong C. Y., Ng V., Crasta S., Alfatah M. [et al.]. Genomics-driven discovery of a biosynthetic gene cluster required for the synthesis of BII-Rafflesfungin from the fungus *Phoma* sp. F3723. *BMC Genomics*, 2019, vol. 20, no. 1, art. 374. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5762-6>

20. Padutov V. E., Baranov O. Yu., Voropaev E. V. *Methods of molecular genetic analysis.* Minsk, Ynipol Publ., 2007. 176 p. (in Russian).

21. Lang B. F., Gray M. W., Burger G. Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes. *Annual Review of Genetics*, 1999, vol. 33, pp. 351–397. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.33.1.351>

22. Arcila-Galvis J. E., Arango R. E., Torres-Bonilla J. M., Arias T. The mitochondrial genome of a plant fungal pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Mycosphaerellaceae), comparative analysis and diversification times of the *Sigatoka* disease complex using fossil calibrated phylogenies. *Life*, 2021, vol. 11, no. 3, art. 215. <https://doi.org/10.3390/life11030215>

23. Mullineux S. T., Willows K., Hausner G. Evolutionary dynamics of the mS952 intron: a novel mitochondrial group II intron encoding a LAGLIDADG homing endonuclease gene. *Journal of Molecular Evolution*, 2011, vol. 72, no. 5–6, pp. 433–449. <https://doi.org/10.1007/s00239-011-9442-7>

24. Megarioti A. H., Kouvelis V. N. The coevolution of fungal mitochondrial introns and their homing endonucleases (GIY-YIG and LAGLIDADG). *Genome Biology and Evolution*, 2020, vol. 12, no. 8, pp. 1337–1354. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa126>

Информация об авторах

Пантелеев Станислав Викторович – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: stasikdesu@mail.ru

Можаровская Людмила Валентиновна – науч. сотрудник. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: milamozh@yandex.by

Кирьянов Павел Сергеевич – мл. науч. сотрудник. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: pkirjanov@yandex.ru

Каган Дмитрий Ильич – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: quercus-belarus@mail.ru

Баранов Олег Юрьевич – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: betula-belarus@mail.ru

Information about the authors

Stanislav V. Panteleev – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Forest Research Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: stasikdesu@mail.ru

Ludmila V. Mozharovskaya – Researcher. Forest Research Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: milamozh@yandex.by

Pavel S. Kiryanov – Junior Researcher. Forest Research Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: pkirjanov@yandex.ru

Dmitri I. Kagan – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Forest Research Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: quercus-belarus@mail.ru

Oleg Yu. Baranov – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Forest Research Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: betula-belarus@mail.ru