

ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ И ЦИТОЛОГИИ
НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ»

УДК 575.174.015.3:575.83

БАРАНОВ
Олег Юрьевич

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ КОЭВОЛЮЦИИ В СИСТЕМЕ
«ХОЗЯИН–ПАРАЗИТ» (НА ПРИМЕРЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
И ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ ЛЕСНЫХ ЦЕНОЗОВ БЕЛАРУСИ)**

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

по специальности 03.02.07 – генетика

Минск, 2017

Научная работа выполнена в Государственном научном учреждении «Институт леса Национальной академии наук Беларуси»

Научный консультант: **Падутов Владимир Евгеньевич**,
доктор биологических наук, доцент, член-корреспондент НАН Беларуси, заведующий лабораторией генетики и биотехнологии ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»

Официальные оппоненты: **Титок Владимир Владимирович**,
доктор биологических наук, доцент, член-корреспондент НАН Беларуси, директор ГНУ «Центральный ботанический сад НАН Беларуси»

Кабашникова Людмила Федоровна,
доктор биологических наук, доцент, заведующая лабораторией прикладной биофизики и биохимии ГНУ «Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси»

Алещенкова Зинаида Михайловна,
доктор биологических наук, заведующая лабораторией взаимоотношений микроорганизмов почвы и высших растений ГНУ «Институт микробиологии НАН Беларуси»

Оппонирующая организация: УО «Белорусский государственный технологический университет»

Защита состоится «21» декабря 2017 года в 10⁰⁰ часов на заседании совета по защите диссертаций Д 01.31.01 при ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси» по адресу: 220072, г. Минск, ул. Академическая, 27.

Тел.: (+375 17) 2840410, факс: (+375 17) 284 19 17, e-mail: O.Orlovskaya@igc.by.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»

Автореферат разослан «15» ноября 2017 г.

Ученый секретарь совета
по защите диссертаций,
кандидат биологических наук

О.А. Орловская

ВВЕДЕНИЕ

Одним из центральных вопросов, рассматриваемых широким кругом биологических дисциплин, является тема разнообразия живых организмов, включая его происхождение и трансформацию в ходе исторического развития органического мира [Huston, 1979; Пианка, 1981; Лебедева и др., 1999; Емельянов, 1999; Loreau, 2001]. Возникновение биоразнообразия является прямым результатом эволюционирования живой материи и связано с образованием различных таксонов и экологических групп организмов [Майр, 1974; Воронцов, 1984; Akagi et al., 2009].

Среди существующего разнообразия организмов, древесные растения и фитопатогенные грибы являются удобными модельными объектами для проведения сравнительного анализа протекания коэволюционных процессов, включая аспекты, относящиеся к генезу внутри- и межвидового полиморфизма. В первую очередь, это связано с тем, что они входят в состав единой экологической системы, напрямую взаимосвязаны друг с другом, что делает неразрывным процессы их эволюционирования [Gilbert, 2002]. Вторым аспектом является наличие существенных отличительных биологических особенностей, которые способны оказывать значительное влияние на характер и интенсивность формирования индивидуальной, популяционной, внутри- и межвидовой изменчивости [Delmotte et al., 1999]. Так, древесные растения представляют собой свободноживущие организмы с гелиотрофным типом питания, в то же время фитопатогенные грибы являются группой гетеротрофных организмов с осмотическим типом питания, ведущих паразитический или полупаразитический образ жизни, что соответственно обуславливает наличие трофической и топической связи с растением-хозяином на одной или нескольких стадиях онтогенеза [Белякова и др., 2006; Ботаника, 2009]. Древесные растения являются макрообъектами, тело их дифференцировано на части, органы и ткани, индивиды характеризуются продолжительностью и сложностью этапов онтогенеза [Ботаника, 2009]. Фитопатогенные грибы имеют мицелиарное или клеточное строение, зачастую обладают простым и коротким биологическим циклом. Размер генома древесных видов варьирует от 400 млн. п. н. до 23 млрд. п. н., фитопатогенных грибов – в основном в пределах 20–60 млн. п. н. [Mohanta, Bae, 2015].

Эволюционная стратегия фитопатогенных грибов направлена на повышение эффективности размножения в условиях *in planta*, что может быть достигнуто постоянной оптимизацией их фенотипических признаков и свойств, связанных с вирулентностью и агрессивностью [Gilbert, 2002; Dyakov et al., 2007]. Стратегия древесных растений с одной стороны ориентирована на преодоление конкуренции со стороны видов, занимаемых сходную

экологическую нишу, с другой стороны – на повышение биологической устойчивости по отношению к фитопатогенам и фитофагам [Gilbert, 2002].

Изучение факторов и закономерностей, определяющих популяционно-генетическую структуру древесных растений и фитопатогенных грибов, их разнообразие и направленность процессов коэволюции имеет как фундаментальную значимость, так и представляет собой существенную практическую ценность – для целей лесной селекции, биотехнологии и защиты леса [Kumar et al., 2002; Phillips, Vasil, 2003; Dyakov et al., 2007]. Важным моментом исследований является проведение сравнительной оценки механизмов формирования изменчивости на различных уровнях организации живой материи: молекулярном, организменном, популяционно-видовом и биоценоотическом, что позволяет охарактеризовать основные этапы и механизмы коэволюции для различных эколого-таксономических групп организмов.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Связь работы с научными программами (проектами) и темами. Диссертационная работа выполнена в рамках ГПФИ «Биологическая продуктивность» задание 19 «Разработка методических основ молекулярно-генетического анализа ряда основных лесообразующих пород и лесных насекомых с использованием ДНК-маркеров» (2001–2006 гг., № гос. регистрации 20015155), ГНТП «Управление лесами и рациональное лесопользование» задание 2.10 «Провести генетическую инвентаризацию лесосеменных плантаций и генетических резерватов хвойных пород, а также семенного материала лиственницы, используемого при лесокультурных работах, и разработать рекомендации по их эффективному использованию» (2006–2010 гг., № гос. регистрации 20065458), ГПОФИ «Ресурсы растительного и животного мира» задание 22 «Изучение характера и направленности генетико-популяционных процессов в насаждениях сосны обыкновенной, отличающихся условиями местопроизрастания» (2006–2010 гг., № гос. регистрации 20062187), ГП «Биотехнология» задание № 4.4.13 «Получить селекционный материал хвойных пород с улучшенными фенотипическими свойствами на основании анализа и маркирования ДНК-локусов, кодирующих хозяйственно-важные признаки» (2007–2009 гг., № гос. регистрации 20072267), ГП «Инновационные биотехнологии» задание № 25 «Проведение биохимической и молекулярно-генетической паспортизации и идентификации сортового материала хозяйственно ценных (в том числе лекарственных) растений, перспективных для производства фитопрепаратов» (2007–2011 гг., № гос. регистрации 20072761), ГПНИ «Природно-ресурсный

потенциал» (ГПНИ «Химические технологии и материалы, природно-ресурсный потенциал») задание 2.07 (5.2.07) «Исследование структуры, происхождения и эволюции генов патогенности возбудителей инфекционных заболеваний лесных древесных видов Беларуси» (2011–2015 гг., № гос. регистрации 20111106), ГНТП «Леса Беларуси – продуктивность, устойчивость, эффективное использование» задание 4.4 «Разработать определитель возбудителей инфекционных болезней растений в лесных питомниках с использованием молекулярно-генетического метода» (2011–2015 гг., № гос. регистрации 20114827), МЦП ЕврАзЭС «Инновационные биотехнологии» задание 4.9 «Разработать диагностикумы для основных групп фитопатогенов» (2011–2013 гг., № гос. регистрации 20111657), задание 4.15 «Разработать и внедрить тест-систему для экспресс-диагностики смешанных инфекций лесных древесных растений на основании метагеномного анализа видовых ассоциаций фитопатогенов» (2014–2015 гг., № гос. регистрации 20142595), ОНТП «Интродукция и озеленение» задание 9 «Разработать систему молекулярно-фитопатологического мониторинга появления чужеродных инвазивных видов и межвидовых гибридов фитопатогенов в ходе интродукции семенного и посадочного материала древесных видов» (2011–2013 гг., № гос. регистрации 20114084), грантов БРФФИ № Б06Р-015 «Анализ особенностей формирования генетической структуры популяций хвойных в зависимости от эколого-географических факторов» (2006–2008 гг., № гос. регистрации 20064309), № Б07М-077 «Генетические особенности хозяйственно-ценных форм берез» (2007–2009 гг., № гос. регистрации 20072113), № Б08Р-147 «Генетико-селекционная оценка естественных и искусственных насаждений хвойных с целью повышения продуктивности, сохранения и воспроизводства лесов» (2008–2010 гг., № гос. регистрации 20082442), № Б10-175 «Выявление особенностей структуры генов рРНК основных патогенов лесных древесных пород и разработка метода ранней диагностики заболеваний, включая анализ потенциальных источников инфекции» (2010–2012 гг., № гос. регистрации 20102357), № Б10ЛАТ-017 «Анализ генетической структуры и происхождения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Беларуси и Латвии (с целью уточнения лесосеменного районирования)» (2010–2011 гг., № гос. регистрации 20102356), № Б11К-075 «Молекулярно-генетическая оценка генофонда сосны обыкновенной в Беларуси и Украине с целью совершенствования популяционного и плантационного семеноводства данного вида» (2011–2013 гг., № гос. регистрации 20113558), № Б15ЛИТ-002 «Молекулярно-генетическая оценка экологической пластичности сосны обыкновенной с целью совершенствования стратегии лесовосстановления в условиях изменяющегося

климата, сохранения биоразнообразия и генофонда лесных насаждений Беларуси и Литвы» (2015–2016 гг., № гос. регистрации 20150944).

Тема диссертации соответствует п. 3. «Биологические системы и технологии» и п. 10. «Экология и природопользование» Приоритетных направлений научных исследований Республики Беларусь на 2016–2020 гг., утвержденных Постановлением Совета Министров Республики Беларусь №190 от 12 марта 2015.

Цель и задачи исследования. Целью исследований являлась сравнительная генетическая оценка процессов и механизмов коэволюции лесных древесных растений и фитопатогенных грибов.

Для достижения цели были поставлены следующие основные задачи:

1. Определить перечень и провести сравнительный анализ молекулярно-генетических маркеров, используемых для оценки внутри- и межвидовой изменчивости лесных древесных видов и фитопатогенных грибов.

2. Изучить основные типы изменений ортологичных ДНК-локусов внутри групп видов древесных растений и фитопатогенных грибов.

3. Охарактеризовать наиболее распространенные варианты хромосомных и геномных мутаций древесных растений и фитопатогенных грибов, определяющих формирование индивидуальной и видовой изменчивости.

4. Изучить особенности формирования генетической структуры и определить уровень генетического разнообразия популяций наиболее распространенных видов древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов Беларуси.

5. Провести сравнительную оценку факторов, оказывающих влияние на генетическую структуру и уровень генетического полиморфизма популяций древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов.

6. Установить основные механизмы, определяющие процессы генетической дифференциации древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов.

7. Изучить генетико-таксономические взаимоотношения среди видов ряда родов древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов.

8. Провести сравнительную оценку структуры ассоциаций фитопатогенных грибов на основе метагеномных данных ортологичных локусов.

Объект исследования: лесные древесные растения и фитопатогенные грибы в эколого-географических условиях Беларуси.

Предмет исследования: ДНК-локусы лесных древесных растений и фитопатогенных грибов; их структурно-функциональная организация; внутри- и межвидовой полиморфизм.

Научная новизна. Впервые получены следующие научные результаты: на основе использования различных типов ДНК-маркеров охарактеризован уровень генетического разнообразия популяций основных лесообразующих древесных видов и фитопатогенных грибов Беларуси;

разработано научное обоснование и апробирован молекулярно-генетический способ оценки уровня пloidности генотипов древесных растений;

на основании данных высокопроизводительного секвенирования определен основной перечень транскрибируемых локусов в гиперплазированных тканях побегов ели европейской; выявлена высокая активность ретротранспозонов *Tu3-gypsy* группы, содержащих последовательности различных генов первичного и вторичного метаболизма;

на основании генетических данных впервые идентифицировано 58 новых видов микромицетов из родов *Cladosporium*, *Alternaria*, *Phoma*, *Pestalotiopsis*, *Truncatella*, *Wilcoxina*, *Rhodotorula* и др.;

сформированы подходы к оценке и обоснована эффективность использования ряда ДНК-маркеров для проведения генетико-таксономических исследований лесных древесных растений и фитопатогенных грибов;

осуществлено секвенирование, первичная сборка и аннотация генома фитопатогенного гриба *Phoma* sp.1;

предложен новый подход к оценке микробиомов фитопатогенов на основании использования локусов, детерминирующих патогенность и вирулентность, и проведена его апробация в ходе метагеномного анализа сообществ микромицетов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Аллельное разнообразие ДНК-маркеров как древесных растений, так и фитопатогенных грибов преимущественно обусловлено: для RAPD-локусов – изменением структуры инвертированных повторов, для SSR-локусов – варьированием числа повторяющихся мотивов, для EST-локусов – нуклеотидными замещениями, что указывает на сходные механизмы формирования генетической изменчивости на молекулярном уровне организации наследственного материала у этих таксономических групп.

2. На надгенном уровне организации наследственного материала лесных древесных растений и фитопатогенных грибов при наличии сходных типов и механизмов хромосомных и геномных изменений наблюдаются существенные различия в диапазонах копийности локусов первичного и вторичного метаболизма. У древесных растений диапазоны копийности локусов

первичного и вторичного метаболизма являются сходными, и, как правило, не превышают 10–20, в ряде случаев 70 копий. В то же время у фитопатогенных микромицетов среди мультикопийных локусов преобладают гены вторичного метаболизма ($\approx 70\text{--}90\%$ от общего числа), большая часть из которых ($\approx 80\text{--}95\%$) ассоциирована с факторами патогенности и вирулентности, а уровень копийности может достигать 200 и более копий. Увеличение уровня копийности локусов у фитопатогенных микромицетов создает предпосылки для более быстрого формирования филогенетических изменений в геноме, включая структурно-функциональные преобразования генов патогенности и вирулентности.

3. Лесные древесные растения и фитопатогенные микромицеты отличаются по соотношению вклада внутри- и межпопуляционного разнообразия в формирование внутривидовой гетерогенности. Древесные растения имеют высокий уровень внутривидовой генотипической изменчивости (индекс разнообразия Шеннона (I_s) для неэкспрессируемых локусов составляет 0,40–0,98, экспрессируемых локусов – 0,12–0,50), в то время как фитопатогены – низкий (неэкспрессируемые локусы – 0,00–0,14, экспрессируемые локусы – 0–0,08). Степень межпопуляционной подразделенности у древесных видов является низкой (коэффициент подразделенности N_{ei} для неэкспрессируемых локусов варьирует в пределах 0,01–0,07, экспрессируемых локусов – 0,02–0,10), а у фитопатогенных грибов – высокой (неэкспрессируемые локусы – 0,40–0,99, экспрессируемые локусы – 0,62–0,99). При этом популяционно-генетические параметры факультативных патогенов имеют в целом промежуточные значения между древесными растениями и облигатными паразитами. Особенности характера и направленности микроэволюционных процессов способствуют более высокой интенсивности видообразования и последующей межвидовой дивергенции у фитопатогенных микромицетов по сравнению с древесными растениями.

4. Адаптационная стратегия коэволюционных процессов в системе «хозяин–паразит», как правило, у древесных растений направлена на увеличение спектра внутривидовой генетической изменчивости, что позволяет за счет разнообразия аллельных вариантов повысить устойчивость отдельных организмов и древостоев в целом к неблагоприятным факторам среды (включая болезни), в то время как у фитопатогенных микромицетов – выражена в формировании широкого спектра таксонов, отличающихся друг от друга степенью специализации, вирулентностью и агрессивностью. Из этого следует, что одним из базисных принципов формирования биологической устойчивости лесных ценозов является максимальное сохранение генетического разнообразия в популяциях древесных растений, а разработка санитарно-профилактических мероприятий по защите леса должна

основываться на результатах регулярного мониторинга состава и формообразовательных процессов фитопатогенов.

5. Метагеномный подход, основанный на одновременном использовании таксономических маркеров (гены и спейсеры рДНК, β -тубулина, α -субъединицы фактора элонгации 1 и др.) и локусов, детерминирующих патогенетические свойства (гены патогенности и вирулентности), позволяет проводить оценку не только видовой структуры, но и функционально-специфических свойств конкретного микробиома древесных растений, что увеличивает прогностическую ценность методов диагностики инфекционных болезней растений и эффективность проведения профилактических и защитных мероприятий, обеспечивая улучшение фитопатологического состояния и повышение биологической продуктивности лесных насаждений.

Личный вклад соискателя ученой степени. Выбор направления исследований, постановка и обоснование научных задач, выбор методов и условий проведения экспериментов, анализ и интерпретация полученных результатов осуществлен лично автором. Экспериментальные данные получены автором лично или совместно с сотрудниками лаборатории генетики и биотехнологии ГНУ «Институт леса НАН Беларуси», котрым автор выражает искреннюю благодарность за всестороннюю помощь в проведении совместных исследований.

Автор выражает благодарность и признательность заведующему лабораторией генетики и биотехнологии ГНУ «Институт леса НАН Беларуси» чл.-корр. НАН Беларуси, д.б.н. В.Е. Падутову за научную школу, которая была пройдена под его руководством, директору ГНУ «Институт леса НАН Беларуси» А.И. Ковалевичу – за всестороннюю поддержку и помощь в ходе подготовки диссертационной работы.

Апробация результатов диссертации и информация об использовании ее результатов. Результаты, полученные в ходе выполнения диссертационного исследования, были представлены в виде докладов и постерных презентаций на следующих научных конференциях: Международной научной конференции «Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов в системе устойчивого развития» (Гомель, 2007), Международной научной конференции «От классических методов генетики и селекции к ДНК-технологиям» (Гомель, 2007), III Международной научной конференции «Теоретические и прикладные аспекты биохимии и биотехнологии растений» (Минск, 2008), VI Международной научной конференции «Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии» (Минск, 2008), Международной научной конференции «Современное состояние, проблемы и перспективы

лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе» (Гомель, 2009), Международной научной конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов» (Минск, 2009), Международной научно-практической конференции «Наука о лесе XXI» (Гомель, 2010), Международной научной конференции «Генетика и биотехнология на рубеже тысячелетий» (Минск, 2010), Международной выставке-конференции «Биоиндустрия 2011» (Санкт-Петербург, 2011), 3-м Международном совещании «Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири» (Красноярск, 2011), Международной научной конференции «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды» (Петрозаводск, 2011), XVIII Symposium of Baltic Mycologists and Lichenologists Nordic Lichen Society Meeting (Dubingiai, 2011), Международной научной конференции «Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы» (Минск, 2012), Международной научной конференции «Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия мировой флоры» (Минск, 2012), III Международной научно-практической конференции «Инновации и технологии в лесном хозяйстве» (Санкт-Петербург, 2013), Международной научно-практической конференции «Клеточная биология и биотехнология растений» (Минск, 2013), X Международной конференции «Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология» (Казань, 2013), Международной научной конференции «Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития» (Гомель, 2013), Международном совещании-семинаре «Молекулярная генетика в практике лесного хозяйства: состояние, проблемы и перспективы» (Москва, 2014), 2014 IUFRO Forest Tree Breeding Conference (Prague, 2014), VIII Московском международном конгрессе «Биотехнология: состояние и перспективы развития» (Москва, 2015), Международной научной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Минск, 2015), Международной научно-практической конференции «Наука – инновационному развитию лесного хозяйства» (Гомель, 2015), Международной научной конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов» (Минск, 2015), FAO Workshop «Forest policy and forest genetic resources for adapting to climate change» (Prague, 2015), II Международной научной конференции «Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах» (Минск, 2016), 2-м Белорусско-Прибалтийском форуме «Сотрудничество – катализатор роста» (Минск, 2016), 80-й Науч.-техн. конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов БГТУ (с международным участием) (Минск, 2016), III Международной научной

конференции «Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы», посвященной 115-летию со дня рождения акад. А.Р. Жебрака (Минск, 2016).

Результаты диссертации внедрены и используются в ходе генетической инвентаризации лесохозяйственных объектов, при проведении фитопатологического мониторинга и в учебном процессе, что подтверждено 25 актами и 1 справкой о внедрении и практическом использовании результатов исследования.

Опубликованность результатов диссертации. Основные результаты диссертации изложены в 112 публикациях, в том числе: 1 монографии, 2 главах коллективных монографий, 1 учебно-методическом пособии (18,1 авторского листа), 28 статьях в научных изданиях (10,75 авторских листа), включенных в Перечень ВАК Республики Беларусь и соответствующих пункту 18 Положения о присуждении ученых степеней и присвоении ученых званий в Республике Беларусь, 23 статьях (8,6 авторских листа) в других рецензируемых журналах и сборниках трудов, 39 статьях в материалах научных конференций, 17 публикациях в сборниках тезисов докладов, 1 рекомендации. Получен 1 патент.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, общей характеристики работы, 7 глав, библиографического списка, который включает 631 наименование, в том числе 112 публикаций соискателя, и 4 приложений. Работа изложена на 332 страницах, из которых 40 страниц занимают 112 рисунков, 24 страницы – 46 таблиц, 51 страница – библиографический список, 47 страниц – приложения.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе описывается современное состояние молекулярно-генетических исследований изменчивости древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов. Анализ литературных данных показывает, что в настоящее время спектр фундаментальных и прикладных вопросов, решаемых с использованием молекулярно-генетических маркеров, является значительным и постоянно расширяется. Это создает основу для углубленного изучения генетических особенностей формирования внутри- и межвидовой изменчивости древесных видов растений и фитопатогенных грибов, разработки и применения новых молекулярно-генетических методов и подходов в лесоведении, лесной селекции и фитопатологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальный материал для проведения молекулярно-генетических исследований древесных растений и грибных фитопатогенов был собран в насаждениях естественного и искусственного происхождения, лесных питомниках, а также отобран в ходе работ с коллекциями культур *in vitro* в период 1999–2015 гг. Общее число изученных образцов составило 14720 шт. Исследованиями было охвачено 34 вида и межвидовых гибрида древесных растений и более 190 видов грибов.

Сбор экспериментального материала для разных типов исследований (популяционно-генетических, фитопатологических, селекционных и др.) производился согласно требованиям, регламентированных методиками или технологиями.

В ходе работы использованы RAPD-, SSR-, EST-маркеры, применялись также методы рестрикционного и электрофоретического анализа, количественного ПЦР-анализа, анализа кривых плавления, секвенирования (включая высокопроизводительное секвенирование). Выбор методов определялся поставленной задачей. В результате проведения исследований созданы наборы маркеров и оптимизированы молекулярно-генетические методики, что позволило получить стабильно воспроизводимые результаты. Разработаны подходы к молекулярно-генетической диагностике грибных болезней древесных растений.

Генетико-статистическая обработка данных выполнялась с использованием программных пакетов PopGen32, Statistica 6.0, Gene. Описание популяционно-генетической структуры производилось на основе статистических параметров, используемых в популяционной генетике и описывающих уровень изменчивости и дифференциации популяций изучаемых видов.

Сопоставление нуклеотидных последовательностей проводилось средствами программного пакета CLC Sequence Viewer 6.3. Для установления или подтверждения видовой принадлежности образцов нуклеотидная структура секвенированных ампликонов была проанализирована с помощью программы BLAST в GenBank NCBI, поисковой системы в базе данных AFTOL и Q-BANK. Анализ геномных данных, включая сборку и аннотацию последовательностей, выполняли средствами программного пакета Lasergene v.11.

Генетико-таксономические дендрограммы строились методами кластерного анализа UPGMA, NJ, SL и др.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПОЛИМОРФИЗМА НУКЛЕОТИДНОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ОРТОЛОГИЧНЫХ ЛОКУСОВ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

Исходя из целей и задач настоящей работы, в ходе исследований был проведен сравнительный анализ формирования генетической изменчивости древесных растений и фитопатогенных грибов на разных уровнях организации живой материи: молекулярном, клеточном, организменном, популяционно-видовом и биогеоценотическом, – для определения факторов, оказывающих существенное влияние на генез таксономических единиц различного уровня.

Для сопоставления характера формирования изменений на молекулярном уровне среди групп древесных растений и фитопатогенных грибов были выбраны ДНК-маркеры трех типов (RAPD, SSR и EST), различающихся по ряду генетических критериев: типу наследования и проявления, расположению в геноме, степени копийности, количеству детектируемых аллельных вариантов, уровню генетического разнообразия и др.

На основании проведенного анализа полиморфизма RAPD-локусов установлено, что доминирующий характер изменчивости как у грибных организмов, так и у древесных растений был связан с вариабельностью нуклеотидной структуры мест отжига праймеров или обусловлен полной или частичной делецией региона ДНК, содержащего локус.

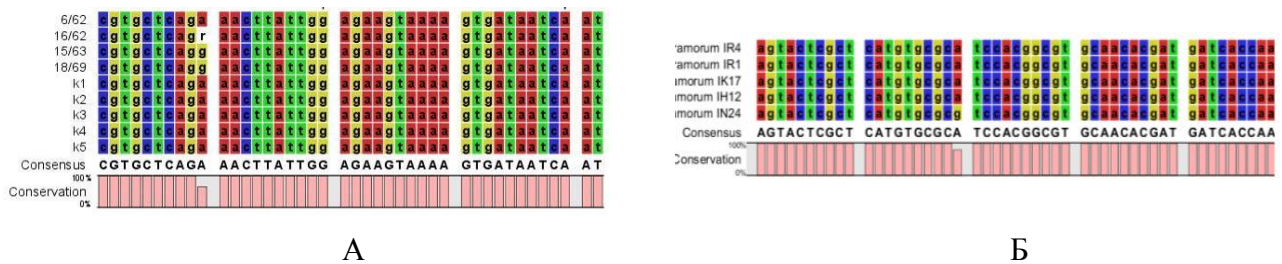
Изучение характера полиморфизма микросателлитных локусов древесных растений и грибов показало, что основным типом отличий для выявляемых аллельных вариантов являлось варьирование числа повторов основных олигонуклеотидных мотивов. В то же время для обеих групп организмов диагностировались изменения SSR-локусов, связанные с нуклеотидными заменами в области повторяющейся ДНК и фланкирующих ее регионов.

Распределение и встречаемость доминирующих типов моно- и олигонуклеотидных (до шести нуклеотидов) повторов у растений и микроорганизмов, в основном, было обусловлено видовой, а не групповой принадлежностью. Так, у покрытосеменных растений суммарная частота встречаемости ди- и тринуклеотидных мотивов не была одинаковой, и варьировала от 30 до 70% для разных видов, у изученных микромицетов – 34–56%. В то же время встречаемость тетрануклеотидных маркеров как у растений, так и грибов являлась наименьшей и не превышала 8%.

Изучение локализации SSR-локусов у лесных растений и грибов показало, что анализируемые микросателлитные последовательности расположены в геноме дисперсно, представляя различные группы сцепления.

Большая их часть находилась в межгенных областях ДНК. Оставшиеся SSR-локусы были локализованы в интронных частях генов.

В ходе анализа EST-маркеров древесных и грибных видов были выявлены различные типы точечных мутаций, связанных как с заменой нуклеотидов, так и с их делецией, дупликацией, инсерцией и др. (рисунок 1). При этом суммарная частота транзиций и трансверсий, диагностированных в изученных генах как лесных древесных видов, так и фитопатогенных микроорганизмов, была выше (95–97%) по сравнению с другими типами изменений.



А – фрагмент гена мирценсинтазы деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.),
Б – фрагмент гена элицитина изолятов оомицета *Phytophthora ramorum* Werres, De Cock & Man in 't Veld

Рисунок 1. – Транзиция А→G, выявленная в EST-маркерах древесных растений и фитопатогенных микромицетов

В таблице 1 представлено соотношение частот встречаемости типов нуклеотидных замен у лесных древесных видов и фитопатогенных микроорганизмов. Как следует из таблицы 1, несмотря на отсутствие отличий между растительными и грибными видами, суммарный уровень транзиций А→G и С→T для каждой из групп организмов несколько превышал альтернативные варианты G→A и T→C, что может определяться биохимическими особенностями взаимодействия системы репликации по отношению к определенным типам азотистых оснований. Кроме того, результаты, представленные в таблице 1, показывают, что в целом соотношение в уровне транзиций и трансверсий между группами организмов достоверно также не отличалось, тем самым указывая на превалирование биохимических особенностей распознавания пуриновых и пиримидиновых оснований корректирующими ферментами. При этом следует отметить, что среди всех изученных видов организмов общая частота встречаемости трансверсий по сравнению с транзициями была ниже.

Проведенный анализ распределения нуклеотидных замен внутри кодонов показал, что у лесных древесных растений и микроорганизмов превалирующее

число транзиций и трансверсий происходило в третьем нуклеотиде кодона и зачастую они являлись синонимичными.

В случае несинонимичных транзиций и трансверсий как у растений, так и у микроорганизмов зачастую происходили изменения в полипептидной цепи за счет замены аминокислот со сходным зарядом, что также не оказывало существенного влияния на функциональные и структурные особенности белковых молекул. Тем не менее, изменение сочетания кодонов в полинуклеотидной цепи ДНК могло отражаться на уровне трансляции белковых молекул, вследствие неодинаковой доступности определенных видов тРНК в клетках различных организмов.

Таблица 1. – Анализ точечных мутаций EST-маркеров, связанных с заменой нуклеотидов, у изученных видов древесных растений и микроорганизмов

Наименование характеристик	Древесные виды	Грибные виды
Общее число изученных видов	6	8
Общее количество изученных EST-маркеров	31	28
Соотношение транзиций (A→G)/(G→A)	1/0,94	1/0,93
Соотношение транзиций (C→T)/(T→C)	1/0,88	1/0,86
Соотношение трансверсий (A→T)/(T→A)	1/0,83	1/0,8
Соотношение трансверсий (G→C)/(C→G)	1/0,87	1/0,83
Соотношение транзиций / трансверсий	1/0,42	1/0,37

Оценка изменений генов тРНК и рРНК в разрезе филогенетических групп показала, что доминирующий характер носили SNPs, связанные с нуклеотидными замещениями, что в целом отражалось на относительно незначительном варьировании размеров генов – 159–162 п.н.

Отдельным элементом работы следует отметить изучение полиморфизма внутренних транскрибируемых спейсеров (VTS1 и VTS2), входящих в состав рДНК оперона древесных и грибных видов. Выявленная внутривидовая изменчивость как у растений, так и у микромицетов была предпочтительно (95–99%) представлена мононуклеотидными заменами, что обуславливало сходный размер локусов VTS1 и VTS2 в пределах вида. В то же время межвидовые различия у указанных групп организмов включали полный спектр нуклеотидного полиморфизма, включая перестройку структуры локусов вследствие делеций, инсерций и дупликаций, приводящих к изменению размера внутренних транскрибируемых спейсеров.

Таким образом, проведенный сравнительный анализ нуклеотидной изменчивости различных локусов древесных растений и фитопатогенных грибов показал, что в своей основе механизмы и типы выявляемого полиморфизма у данных групп организмов являются сходными.

ХРОМОСОМНЫЕ И ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

Задачей текущего этапа исследований явилось рассмотрение вопросов, связанных с сопоставлением основных способов формирования генетических различий у древесных растений и фитопатогенных грибов на надгенном уровне организации живой материи.

С эволюционной точки зрения среди хромосомных aberrаций наиболее важны дупликации, являясь источником создания дополнительных элементов генетического материала, функция которых может быть изменена в результате точечных или комплексных мутаций, и может стать базой для последующего отбора. Данный тип изменений лежит в основе возникновения семейств генов и генных кластеров. Дупликации генов были обнаружены нами как у древесных растений, так и у фитопатогенных грибов. В качестве примера можно привести выявленные нами дупликации локусов пиненсинтетазы сосны обыкновенной, элицитин подобного полипептида альтернативных и др. В ходе исследований у древесных и грибных видов также были описаны и aberrантные варианты дупликации генов – псевдогены: нетранскрибируемая последовательность дегидрогеназы коричневого спирта ели европейской, два типа псевдогенов семейства TLS-S2-2 транспозазы у *Phoma* sp.1.

Среди генных семейств наибольшую практическую значимость представляют структурные локусы: у древесных видов, ассоциированные с проявлением хозяйственно-ценных признаков, у фитопатогенов – детерминирующие факторы патогенности и вирулентности.

Проведенный анализ уровня копийности (CN) хозяйственно-ценных локусов среди различных деревьев сосны обыкновенной и ели европейской выявил наличие умеренного варьирования данного показателя у изученных генов (таблица 2). Так, выявленный диапазон копийности локусов CAD8, 4CL и SOMT среди различных деревьев ели европейской составлял 1–3 копии, SOMT, DT и 3C сосны обыкновенной – 1–4 копии. В то же время у растений были выявлены локусы и с высоким уровнем копийности (>10 копий). Среди них можно отметить гены, детерминирующие различные этапы первичного и вторичного метаболизма: цитохром P450, β -тубулин и др. Таким образом, у древесных растений взаимосвязь между уровнем копийности изученных нами генов и их метаболической приуроченностью отсутствовала.

Геномный анализ фитопатогенного гриба *Phoma* sp.1 позволил идентифицировать подробный перечень мультикопийных локусов, среди которых в основном преобладали (84%) гены вторичного метаболизма. Установлено, что существенное (64%) количество повторяющихся

последовательностей было представлено регионами, содержащими мобильные генетические элементы (МГЭ) различных групп, включая транспозоны и ретротранспозоны. При этом значительное число (45%) МГЭ (или подобных элементов) в своем составе содержали гены, детерминирующие биосинтез токсинов групп АМ, АК, АС, АF и др. В целом проведенные исследования показали, что более 90% диагностированных мультикопийных генов вторичного метаболизма *Phoma* sp.1 детерминировали факторы вирулентности и патогенности.

Сравнительный анализ мультикопийных локусов у древесных растений и грибов показал, что уровень копийности большинства исследованных маркеров у растений составлял не более 70 копий, а у микромицетов мог превышать 200-кратные значения.

Таблица 2. – Результаты оценки диапазона относительного числа копий локусов мультигенных семейств биосинтеза монолигнолов и терпеновых масел среди изученных индивидов сосны обыкновенной и ели европейской методом количественной ПЦР

Название вида	PAL	4CL	COMT	CAD8	3C	PINS 1	PINS 2	LIMS	DT
Сосна обыкновенная	1–1,2	1–4,1	1–3,7	1–1,7	1–3,9	1–3,1	1–3,2	1–1,2	1–4,2
Ель европейская	1–1,2	1–2,9	1–2,9	1–2,8	*	*	*	*	*

Примечание – * – анализ не проводился

Следует отметить, что изменение копийности генов у живых организмов может быть связано не только с внутриврохромосомными абберациями, но и обусловлено изменением кариотипа клетки вследствие гетеро- или полиплоидии. Явление полиплоидизации широко распространено у растительных видов (в частности роды *Betula*, *Populus*, *Salix* и др.) и обуславливает широкий спектр фенотипической изменчивости. Полиплоидизация у грибов, как правило, возникает при культивировании различных штаммов микромицетов в условиях *in vitro* и носит, в основном, индуцированный характер, вызванный воздействием ряда стрессовых факторов.

Использование молекулярно-генетических маркеров (ЛОН-анализ) позволило выявить гетероплоидию у изученных 20 видов и межвидовых гибридов покрытосеменных видов растений родов *Quercus*, *Betula*, *Alnus*, *Populus*, *Fraxinus*. Так, у большинства проанализированных индивидов в вегетативных органах количество миксоплоидных клеток варьировало в

пределах 4–12%, достигая 22,4% у отдельных растений осины, 31,2% – карельской березы. Гетероплоидия также была диагностирована и у фитопатогенных грибов. В ходе исследований были идентифицированы миксоплоидные изоляты Лп-221, Вс-23, Зп-8, Оп-32, Рт-5 *Shaeropsis sapinea*, содержащие в своем генотипе (несмотря на гаплоидный характер мицелия у микромицетов) две гомологичные хромосомы, маркированные альтернативными аллелями локуса UBC-268 – UBC-268⁴³⁰ и UBC-268⁴⁹⁰.

Дополнительным генетическим фактором, определяющими изменчивость фенотипических признаков и не связанных с изменением нуклеотидной структуры локусов у древесных растений и фитопатогенных грибов являются добавочные хромосомы. В качестве примера можно привести аннотированные контиги 45699, 45711, 45721 *Phoma* sp.1, содержащие островки патогенности, которые у родственных видов класса *Dothideomycetes*, по литературным данным, локализованы в нескольких дополнительных хромосомах размером от 0,35 до 1,05 млн п.н.

Другими генетическими структурами с непостоянным механизмом наследования, обуславливающим возникновение генетической и фенотипической изменчивости эукариотических организмов, являются мигрирующие генетические элементы (МГЭ), или транспозоны. Так из 35 идентифицированных в геноме *Phoma* sp.1 МГЭ, 16 относились к LTR-ретротранспозонам семейств Ty3/gypsy (Metaviridae) и Ty1/copia (Pseudoviridae). Кроме того, было выявлено два контига, относящихся к ретротранспозонам семейств LINE и SINE, представляющих альтернативный non-LTR подкласс МГЭ, не содержащий в своей нуклеотидной структуре длинные концевые повторы. При этом следует отметить, что наибольшая часть (75%) идентифицированных LTR-ретротранспозонов относилась к семейству Ty3/gypsy. Как указывалось ранее, значительное число МГЭ в своем составе содержали гены, детерминирующие биосинтез токсинов.

Анализ транскриптомной библиотеки кДНК ели европейской, полученной на основании технологии DAF-амплификации, также выявил значительное количество (30 шт.) функционально активных ретротранспозонов, относящихся преимущественно к LTR-подклассу. Большая часть ретротранспозонов ели европейской содержала последовательности различных генов первичного и вторичного метаболизма: 3-каренсинтазы, энт-кауренсинтазы, цитохрома P450 подсемейства CYP720B и др., что указывает на их определенную роль в формировании адаптивной изменчивости различных растительных видов.

Таким образом, сравнительная оценка процессов формирования изменчивости на хромосомном и геномном уровне организации генетического материала показала, что древесные растения и фитопатогенные грибы в целом

характеризуются сходством основных принципов возникновения и наследования детерминируемых вариаций. Одним из отмеченных отличий являлись особенности перечня мультикопийных генов: у лесных древесных растений метаболическая приуроченность локусов не была выражена, у фитопатогенных грибов среди мультикопийных локусов, в основном, превалировали гены вторичного метаболизма (в частности, факторы патогенности и вирулентности), что можно объяснить паразитической специализацией данной группы организмов.

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

В главе рассмотрены вопросы, связанные с изучением генетической изменчивости на популяционном уровне, как основного источника адаптационного потенциала видов и базисного элемента процессов видообразования.

Значения показателя межпопуляционной подразделенности G_{ST} среди насаждений древесных растений, даже в случае изолированных «островных» популяций (береза карликовая), не превысили 0,07, что указывает на значительную (>93%) долю изменчивости, локализирующуюся внутри популяций. Для микромицетов, в целом, значение показателя межпопуляционной подразделенности G_{ST} было существенно выше (0,312–0,998) показателей, выявленных для лесных древесных растений (0,001–0,070). При этом среди изученных фитопатогенов наименьшим значением показателя межпопуляционной подразделенности G_{ST} (0,312–0,624) характеризовались виды со смешанным типом репродукции. Наибольший уровень межпопуляционного разнообразия был выявлен для анаморфных микромицетов ($G_{ST} > 0,99$, *Sphaeropsis sapinea*), что свидетельствует о преимущественно клональной природе происхождения индивидов в популяциях – т.е. все изоляты являются генетически идентичными копиями одной или нескольких исходных материнских особей. Характер размножения древесных видов (преимущественно половой тип репродукции) обеспечивает высокую потенциальную возможность панмиксии – обмена генетической информацией между индивидами и формирование различных типов наследственных комбинаций, т.е. направлен на увеличение внутривидового разнообразия и снижения уровня межпопуляционной подразделенности. В случае фитопатогенных микромицетов – основной стратегией является массовое клональное воспроизводство определенных конкурентно способных генотипов, что в дальнейшем может обуславливать снижение внутривидового разнообразия и приводить к увеличению уровня межпопуляционной подразделенности.

Согласно современным общебиологическим представлениям, основными факторами, определяющими состояние популяционно-генетических ресурсов и обеспечивающими протекание микроэволюционных процессов, являются: мутации, дрейф генов, генный поток и отбор.

Как указывалось в предыдущих главах, мутационные события у древесных растений и грибов в целом подчиняются сходным принципам. Изменение частот аллельных вариантов вследствие дрейфа генов в наибольшей степени характерно для грибных организмов, что, как нами было показано, имеет наибольший эффект в популяциях с клональной или клонально-панмиктической структурой. В то же время процессы дрейфа генов могут наблюдаться и в популяциях древесных видов, в частности в периоды резких колебаний численности популяций (эффект бутылочного горлышка) и в ходе миграции (эффект основателя). Так, в ходе SSR-анализа шести искусственных древостоев сосны обыкновенной, представляющих собой полусибсовое потомство от двух плюсовых деревьев (№462 и №479), выращиваемых в трех различных географически удаленных опытных объектах (обозначенных Д, И, В), было установлено, что древостои из различных регионов, но относящиеся к одной семье (имеющих единое происхождение) характеризуются наибольшим сходством генетических структур. При этом степень генетических различий между группами семей достигала девятикратного отличия по сравнению с популяциями, принадлежащими к одной и той же материнской линии (рисунок 2).

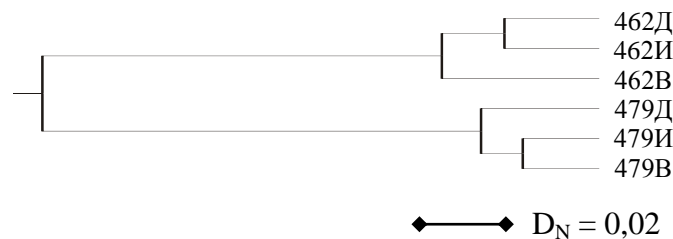


Рисунок 2. – Дендрограмма, иллюстрирующая степень генетической дифференциации изученных объектов сосны обыкновенной

Генный поток представляет собой процесс противоположно направленный действию дрейфа генов, способствуя увеличению уровня внутривидовой дифференциации и снижению степени межвидовой дифференциации. Генный поток в популяциях фитопатогенных грибов может быть ограничен как пространственными барьерами, так и различными изоляционными механизмами, включая экологические, фенологические, репродуктивные особенности. Репродуктивные аспекты, препятствующие обмену генетической информацией и приводящие к образованию клональной структуры популяций, были отмечены выше. Среди экологических факторов можно выделить влияние паразитической

специализации на уровень разнообразия популяций фитопатогенов. В ходе проведенных исследований было установлено, что виды, способные заражать широкий круг хозяев, характеризовались более широким диапазоном показателя генетического разнообразия изолятов в пределах изученных опытных объектов. Так для *Alternaria alternata* значение D_N (RAPD) варьировало 0,047–0,405, в среднем 0,162, *Cladosporium herbarum* – 0,021–0,458 (0,189), *Aureobasidium pullulans* – 0,025–0,385 (0,214), *Epicoccum nigrum* – 0,038–0,346 (0,223). В то же время для видов с узкой специализацией в среднем величина D_N была ниже: *Erysiphe alphitoides* – 0,052–0,157 (0,122), *Lophodermium seditiosum* – 0,035–0,217 (0,141). Полученные результаты могут быть объяснены как большей пластичностью патогенных микромицетов с широкой специализацией, так и наличием скрытой внутритаксонной структуры, обеспечивающей высокий патогенетический потенциал по отношению к различным растениям-хозяевам.

Ограничение потока генов между насаждениями древесных видов в основном обусловлено их географической изоляцией. Так, при сравнении уровня генетической дифференциации среди популяций видов со сплошным (береза повислая) и островным типом ареала (береза карликовая) нами было установлено, что значения коэффициента D_N для белорусских насаждений березы повислой варьировали от 0,005 до 0,019, составляя в среднем 0,009 (RAPD). В то же время для березы карликовой показатель D_N был выше (0,010–0,025 (0,014)), что указывает на большую индивидуальность генетической структуры островных популяций и низкую интенсивность генного потока между ними. Величина коэффициента подразделенности G_{ST} между насаждениями березы повислой (0,045) была также ниже аналогичного показателя, вычисленного для березы карликовой (0,067), что, в свою очередь, тоже указывает на более высокий уровень межпопуляционных различий, выявляемых у березы карликовой. Кроме того, установлено, что значения всех рассчитанных показателей генетического полиморфизма для популяций березы повислой характеризовались большими величинами по сравнению с данными, установленными для березы карликовой: доля полиморфных локусов – 0,560 и 0,295, число аллелей – 2,000 и 1,842, ожидаемая гетерозиготность – 0,161 и 0,098. Полученные результаты указывают на усиление процессов дрейфа генов и потери генетического разнообразия для локальных местопроизрастаний березы карликовой вследствие уменьшения эффективной численности популяций в сочетании со снижением уровня обмена генетической информации между ними.

Одной из задач исследований явилась оценка интенсивности генного потока, осуществляемого посредством различных способов распространения генетического материала. В качестве генетических маркеров были использованы локусы цитоплазматической ДНК. Следует отметить, что у покрытосеменных растений хлоропластная ДНК преимущественно наследуется

по материнской линии, и распространение гаплотипов происходит посредством разноса семян; у голосеменных растений – по отцовской линии: распространение гаплотипов осуществляется за счет разлета пыльцы. Наследование митохондриальной ДНК у всех древесных видов совпадает и происходит по материнской линии.

На основании результатов исследования было установлено, что вне зависимости от вида растений, распределение гаплотипов, связанных с наследованием по материнской линии (посредством семян), носило в основном групповой характер с формированием выраженных границ областей распространения. Кроме того, в большинстве изученных древостоев, находящихся в зоне перекрытия областей распространения, количество выявляемых гаплотипов в пределах древостоя не превышало двух, что указывает на низкую эффективность потока генов между отдаленными древостоями посредством распространения семян. В то же время распределение гаплотипов, наследующихся по отцовской линии было дисперсным по всей изученной территории. Также следует особо подчеркнуть, что каждая популяция характеризовалась сложной гаплотипической структурой: было диагностировано наличие от 6 до 11 вариантов одновременно. При этом, доминирование того или иного варианта не было выражено, а одинаковые варианты встречались у деревьев как из одного, так и из разных древостоев.

Исходя из проведенных исследований, видно, что генный поток, осуществляемый через миграцию пыльцы, характеризуется значительной интенсивностью, вносит более существенный вклад в обмен генетическим материалом между древостоями и нивелирование уровня межпопуляционных различий по сравнению с распространением наследственной информации посредством семян.

Результатом влияния движущего отбора может явиться увеличение межпопуляционной дифференциации. У фитопатогенных грибов это также наблюдалось в виде превалирования тех или иных генотипов на изученных объектах, что было рассмотрено выше. У древесных растений, межпопуляционные различия могли наблюдаться при сравнении насаждений, произрастающих в различных экологических условиях, т.е. подверженных отбору по альтернативным параметрам. Так, сравнение коэффициентов генетической дистанции Неи между близлежащими суходольными и болотными древостоями сосны обыкновенной, для большинства маркеров не выявило существенных генетических различий между разными типами экотопов – $D_N = 0,032$ (RAPD). В то же время по локусу Oligo 26-1 уровень дифференциации между альтернативными группами (болотные vs. суходольные) составил 0,045. При этом генетическая структура популяций со сходными условиями произрастания в пределах каждой из групп была сходной – $D_N = 0$ (RAPD).

Аналогичные результаты были получены при сравнении суходольных и пойменных экотипов дуба черешчатого. Коэффициент генетической дистанции H_e между суходольными и пойменными насаждениями по отдельным локусам составил 0,09 (RAPD), что в два раза превысило значения D_N между различными популяциями суходольных дубрав (0,04) и в полтора раза – между популяциями пойменных дубрав (0,06). Исходя из приведенных данных, видно, что действие отбора направлено лишь на незначительное число локусов (ассоциированных с адаптивными признаками) и не затрагивает оставшиеся, что выражается в отсутствии существенных отличий между геномами деревьев разных экотипов.

В то же время в ходе оценки влияния условий произрастания на уровень генетического полиморфизма достоверной взаимосвязи выявлено не было: средние значения показателей доли полиморфных локусов и среднего числа аллелей на локус для обоих экотипов дуба составили 1,00 и 2,00, соответственно, эффективное число аллелей в пойменных популяциях в среднем равнялось 1,58, в суходольных – 1,57, средний уровень ожидаемой гетерозиготности в пойменных и суходольных древостоях составил 0,347 и 0,338, соответственно.

Среди дополнительных факторов, приводящих к повышению уровня генетической изменчивости популяций, можно отнести полиплоидизацию. Так, усредненное значение показателя ожидаемой гетерозиготности для исследованных популяций тетраплоидного вида – березы пушистой составило 0,402 (RAPD), при этом значение H_e для диплоидного вида – березы повислой не превысило 0,165.

Таким образом, отличительные особенности формирования генетической и генотипической структуры популяций лесных древесных растений и фитопатогенных грибов, в основном, связаны с биологическими характеристиками данных групп организмов, среди которых можно выделить следующие: продолжительность жизненного цикла, характер экологической ниши, система размножения и тип жизненной формы.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИКО-ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВИДОВ СРЕДИ ГРУПП ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

Итоговым результатом протекания микроэволюционных процессов в популяциях живых организмов является формирование дискретных межвидовых отличий, устойчивых к воспроизводству в последующих поколениях. Дальнейшее воздействие макроэволюционных факторов способно увеличить степень дивергенции образовавшихся видов, приводя к появлению таксонов более высокого порядка. Представленные в литературе результаты как молекулярно-генетических, так и морфолого-анатомических, физиологических

и др. исследований показывают, что накопление межвидовых различий происходит, в большинстве случаев, постепенно, создавая широкий градиент генетических и фенотипических вариантов.

Формирование межвидовой изменчивости для разных типов признаков зачастую происходит с различной интенсивностью, что связано с неодинаковой функциональной их значимостью и, соответственно, неравноценным действием отбора. Так, среди изученных нами генетических маркеров наибольший уровень межвидовой изменчивости выявили некодирующие микросателлитные локусы, что выражалось в полиморфизме не только повторяющейся области, но и фланкирующих ее последовательностей. В ходе ПЦР-диагностики микросателлитного локуса *Psyl17* у разных видов сосен было установлено, что специфические продукты амплификации были получены только для двух близких видов сосен подрода *Pinus* – *S. обыкновенной* и *S. черной*. При этом минорные фракции соответствующего размера отмечены также и для *S. горной* (подрод *Pinus*). В то же время для видов подрода *Strobus* (*S. кедровая корейская*, *S. кедровая сибирская*, *S. кедровая стланиковая*, *S. кедровая европейская*, *S. веймутова*, *S. румелийская*, *S. Шверина*, *S. гималайская*) и подрода *Pinus* (*S. скрученная*) специфическая амплификация отсутствовала, что, может быть связано как с полиморфизмом в зоне отжига праймеров, так и с существенными перестройками или делецией локуса *Psyl17* у данных таксонов.

Среди неэкспрессируемых маркеров умеренным уровнем консерватизма характеризовались RAPD-локусы. Так, в случае анализа рассмотренного выше перечня видов сосен с использованием RAPD-маркеров установлено, что для подрода *Pinus* 24% маркеров (с позитивной амплификацией) были таксоноспецифичными, подрода *Strobus* – 29%. Следует отметить, что 2,5% амплифицируемых локусов были консервативны и постоянно выявлялись у всех изученных видов сосен.

Более высокая степень консерватизма была отмечена для некодирующих транскрибируемых спейсеров, расположенных в рДНК-опероне. Изменчивость между близкими видами в пределах обоих подродов отсутствовала или не превышала 0,2%. Усредненный уровень дифференциации между подсекциями *Pinus*, *Strobi* и *Cembrae* составил менее 4,5%.

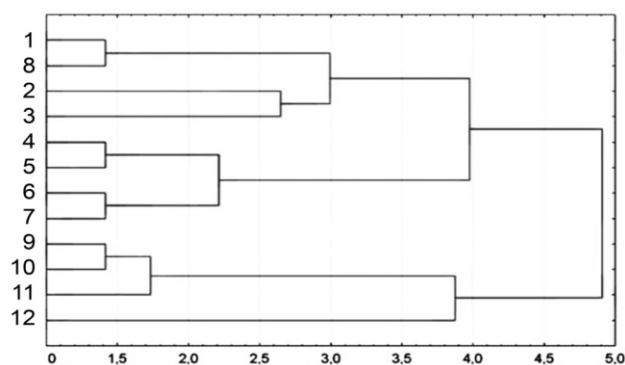
Уровень межвидовых различий для гена 5,8S РНК был в 4–5 раз ниже по сравнению с внутренними транскрибируемыми спейсерами. Так, различия между подсекциями *Cembrae* и *Strobi* находились в пределах 0,3%, а значение степени дифференциации между подродами *Pinus* и *Strobus* равнялось 0,9%.

Сходные результаты по градиенту межвидовой изменчивости для различных маркеров были выявлены и для фитопатогенных грибов. Наибольший уровень полиморфизма был отмечен для нетранскрибируемых маркеров (SSR и RAPD). Наименьшей изменчивостью, как и в случае

древесных растений, характеризовались гены, кодирующие факторы первичного клеточного метаболизма (рРНК, тРНК).

В ходе исследований также был рассмотрен вопрос, связанный с выявлением особенностей генетического полиморфизма между видами, характеризующимися различными типами ареалов: аллопатрическим и симпатрическим. Среди изученных представителей рода Сосна, *С. обыкновенная* и *С. скрученная*, *С. веймутова* и *С. гималайская* и ряд других являются по отношению друг к другу видами с аллопатрическими ареалами, или симпатрическими, в случае *С. обыкновенной* и *С. черной*, *С. обыкновенной* и *С. горной*, *С. кедровой корейской* и *С. кедровой стланиковой* и др.

Проведенный генетико-таксономический анализ на основании использования RAPD-маркеров позволил систематизировать характер выявляемого полиморфизма (рисунок 3).



1 – *С. румелийская*, 2 – *С. Шверина*, 3 – *С. гималайская*, 4 – *С. корейская*,
5 – *С. стланиковая*, 6 – *С. кедровая европейская*, 7 – *С. кедровая сибирская*,
8 – *С. веймутова*, 9 – *С. горная*, 10 – *С. черная*, 11 – *С. обыкновенная*, 12 – *С. скрученная*

Рисунок 3. – Дендрограмма, иллюстрирующая уровень генетической дифференциации изученных видов сосен на основании анализа RAPD-локусов (Эвклидово расстояние)

Как видно из структуры дендрограммы, изученные виды сосен разделились на два крупных кластера, включающих виды пятихвойных (подрод *Strobus*: *С. румелийская*, *С. гималайская*, *С. Шверина*, *С. кедровая корейская*, *С. кедровая сибирская*, *С. веймутова*, *С. кедровая стланиковая*, *С. кедровая европейская*) и двуххвойных (подрод *Pinus*: *С. горная*, *С. скрученная*, *С. черная*, *С. обыкновенная*) сосен, что соответствует современной систематике рода Сосна, основанной на изучении морфологических признаков. При этом, как видно из рисунка 9, наиболее четкие различия по уровню генетической дифференциации наблюдались между видами с аллопатрическими ареалами. Так, например, несмотря на объединение в один кластер всех изученных двуххвойных сосен (подрод *Pinus*) – *С.*

горная, С. черная, С. обыкновенная и С. скрученная, данные виды не являются близкородственными, что также видно из величины генетической дистанции – наличия значительных генетических различий между группой (С. горная, С. черная и С. обыкновенная) и С. скрученной. При этом виды с симпатрическими ареалами – С. горная, С. черная и С. обыкновенная характеризовались высоким уровнем генетического сходства, что соответствует результатам морфологического и изоферментного анализа, представленным в литературе.

Сходные результаты были получены при сравнении видов древесных растений с симпатрическими ареалами родов Дуб (Д. черешчатый и Д. скальный) и Береза (Б. повислая и Б. пушистая). В ходе SSR- и RAPD-анализа для большинства локусов было выявлено отсутствие видоспецифичных или доминирующих по распространенности аллельных вариантов, а сами различия были связаны с частотными характеристиками аллелей. Полученные результаты могут быть объяснены как филогенетической общностью данных видов, так и наличием интрогрессивной гибридизации между ними. В то же время по некоторым EST-маркерам в изученных насаждениях диагностировались видоспецифические различия (род Дуб – ген *Gpi*, род Береза – ген *Adh*).

При изучении различных ржавчинных грибов, для видов с симпатрическими ареалами – *Chrysomyxa ledi* (ржавчина ели) и *Chrysomyxa rhododendri* (ржавчина рододендрона) было установлено отсутствие различий нуклеотидной структуры внутренних транскрибируемых спейсеров ВТС1 и ВТС2 рДНК. В то же время анализ инвазивных для Беларуси видов *Chrysomyxa* с аллопатрическими ареалами, также вызывающих ржавчину елей и рододендронов, показал высокий уровень генетических различий с аборигенными видами: наибольшими отличительными особенностями строения рДНК характеризовались американский вид *C. arctostaphyli* ($D = 0,038$) и европейский вид *C. piperiana* ($D = 0,120$).

Одним из аспектов работы, явилось проведение сравнительной оценки интенсивности видообразования у древесных видов и фитопатогенных грибов. В качестве основного критерия анализа был выбран характер и уровень изменчивости, выявляемый для различных типов локусов.

Как указывалось ранее, SSR-маркеры у древесных растений в большинстве случаев могли быть использованы только при анализе близкородственных видов, что связано с наличием существенных преобразований данных регионов в ходе макроэволюционных процессов. При использовании RAPD-анализа, ортологичные локусы могли выявляться как в пределах рода, так и между эволюционно близкими надвидовыми таксонами. В то же время, проведенное исследование фитопатогенных грибов показало, что значения уровня межвидовой дифференциации с использованием RAPD- и

SSR-маркеров варьировали в широкой степени (20–98%), достигая по отдельным локусам 100% разницы.

Изучения ряда EST-маркеров фитопатогенных грибов показало, что усредненные значения D между родственными видами варьировали в пределах 0,02–0,12 что в определенной степени превышало уровень дифференциации, выявленный для изученных структурных генов древесных видов (0,003–0,052).

В ходе анализа транскрибируемых спейсеров рДНК хвойных видов, как показано ранее, выявлены различия в пределах значений $D = 0–0,045$. Изменчивость данных локусов у исследованных покрытосеменных древесных видов практически не выявлялась ($D \approx 0$). Уровень генетической дифференциации среди видов фитопатогенов с устойчивым таксономическим положением мог достигать 0,12–0,18. Сходные результаты сравнительной оценки были получены и для изученных участков генов рРНК. Межвидовой полиморфизм нуклеотидной структуры у древесных видов отсутствовал (покрытосеменные) или не превышал 0,009 (голосеменные).

Таким образом из приведенных данных видно, что формирование филогенетической изменчивости у фитопатогенных грибов, несмотря на общее сходство механизмов, протекает интенсивнее по сравнению с лесными древесными видами, что может быть обусловлено особенностями системы размножения, короткой продолжительностью этапов жизненного цикла и меньшим, по сравнению с древесными видами, размером генома.

На интенсивный характер микроэволюционных процессов указывает и наличие у фитопатогенных грибов значительного числа видовых комплексов (*Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporoides*, *Phoma pomorum* и др.), характеризующихся наличием репродуктивного барьера, морфолого-физиологических отличий на фоне отсутствия значимых изменений генов основных метаболических путей и сцепленных с ними локусов.

Кроме того, интенсификации процессов формирования межвидовых фенотипических отличий способствуют и происходящие перестройки в геноме, выражающиеся в реорганизации расположения генов, при относительно незначительном изменении их структуры. Так, например, в ходе анализа последовательности расположения генов мтДНК двух видов микроспоридей порядка Pleosporales – *Phaeosphaeria nodorum* и *Phoma* sp. 1 установлено, что основные отличия были связаны с отсутствием у *Phoma* sp. 1 трех генов (ORF1, ORF2, ORF3) ретроэлементов и сложной реорганизацией участка, содержащего гены 1–5 субъединиц НАД·Н дегидрогеназы и 1–3 субъединиц цитохромоксидазы. При этом, межвидовые различия в структуре самих генов мтДНК были незначительными ($D = 0–0,12$) и соответствовали значениям, полученным для локусов, локализованных в ядре.

В целом полученные результаты указывают, что видообразование у фитопатогенных грибов в большинстве случаев протекает интенсивно и является симпатрическим, в частности, связано с экологической (паразитической) специализацией и основано на изменении, как правило, локусов вторичного метаболизма, определяющих патогенные свойства.

МЕТАГЕНОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВ ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

Биогеоценотический уровень организации живой материи является одной из высших форм существования биологических объектов, характеризующийся многими атрибутами живых организмов, включая обмен веществ и энергии, способность к поддержанию гомеостаза, изменчивость составляющих их элементов и др. При этом, в настоящее время в научной сфере особое внимание уделяется аспектам филогенетических преобразований биоценозов, что связано с поиском факторов и механизмов, обеспечивающих устойчивую интеграцию и функционирование разнообразных комплексов живых организмов.

К настоящему времени популяционно-экологическим исследованиям древесных растений посвящено значительное количество работ, проведенных на основании использования различных лесоводственных, фитоценотических, генетических и других подходов, что позволило установить основные закономерности и выявить механизмы эволюционирования растительных сообществ. Анализ филогенетических преобразований патосистем «фитопатогенные грибы – древесные растения» является достаточно комплексным вопросом, затрагивающим различные аспекты фитопатологии, патофизиологии, биохимии, филогении, систематики и др., что требует дополнительных исследований в данной области. В то же время решение отдельных элементов данного вопроса, в частности – изучение особенностей генетической структуры и филогенетических изменений микробиома, также представляет собой актуальную научную задачу, являющуюся одним из базисов для последующего изучения и определения основных механизмов и закономерностей направленности эволюции экосистем различной структуры.

Сопоставительная оценка микробных сообществ производилась с применением двух альтернативных подходов: высокопроизводительное секвенирование нуклеотидных последовательностей и электрофоретическое фракционирование высокого разрешения маркерных локусов рДНК.

Так, в результате высокопроизводительного секвенирования ампликонов рДНК грибного микробиома образца сосны обыкновенной идентифицировано 30276 контигов, из которых была отобрана 61 последовательность со степенью прочтения (уровнем покрытия) ≥ 100 . Последующий анализ доминирующих

последовательностей показал, что они относятся к 20 генетически обособленным группам, 14 из которых принадлежали к различным описанным в литературе родам микромицетов: *Cladosporium*, *Teratosphaeria*, *Aureobasidium*, *Neocatenulostroma*, *Hormonema*, *Epicoccum*, *Alternaria*, *Pestalotiopsis*, *Phoma*, *Sydowia*, *Lophodermium*, *Phacidium*, *Phaeococcomyces*, *Podoscypha*. Оставшиеся генотипы отсутствовали в базе данных GeneBank NCBI и являлись неизвестными. Среди идентифицированных последовательностей наибольшим разнообразием и удельным весом характеризовались генотипы, относящиеся к роду *Cladosporium*. Детальный анализ нуклеотидных последовательностей не позволил в большинстве случаев выявить в базе данных GeneBank NCBI соответствующих депонентов с установленным таксономическим описанием. Так, из 15 генотипов *Cladosporium*, 12 относились к некультивируемым видам, три – представлены видовыми комплексами *C. cladosporioides* и *C. herbarum*. Таким образом, использование таксономических характеристик для описания микробиомов являлось ограниченным, хотя генетические данные являлись дискретным критерием для проведения сравнительных исследований.

При использовании электрофоретического типирования микромицеты обозначались в соответствии с видоспецифичным молекулярным размером регионов рДНК. Данный подход также позволял производить и количественную оценку содержания ампликонов грибных видов, т.е. определять его доленое участие в микробиоме. Так, на основании результатов оценки видового состава и доленого участия микромицетов, нами в пробах хвои инфицированных сеянцев сосны была проведена систематизация сообществ по уровню подобия. Уровень различий метагеномов для большинства образцов не превысил 8%. В то же время субдоминирование генотипа ВТС2³⁴⁴ (*Sclerophoma pithya*) в ряде образцов обусловило разницу в размере 20%, а преобладание в микрофлоре генетического материала *Alternaria alternata* увеличило степень различий между ассоциациями до 88%. Последующий детальный фитопатологический анализ растений показал, что различные типы микробиомов характеризовались особенностями симптоматики и патофизиологии вызываемых ими заболеваний. Аналогичные результаты были получены и при изучении микробиомов инфицированных тканей и органов других древесных растений. Особое значение метагеномное направление диагностики имеет в ходе проведения фитопатологического мониторинга посадочного материала в лесных питомниках, что позволяет заранее прогнозировать характер развития инфекций и своевременно разрабатывать перечень защитных мероприятий.

На основании результатов молекулярно-генетических исследований различных микробиомов нами был сделан вывод, что видовая принадлежность микромицетов не является основополагающим элементом структуры сообщества, а в данном аспекте большую роль играют функциональные

характеристики как отдельных видов, так и сообщества в целом. Для описания свойств микробиомов и функциональной оценки метаболомов фитопатогенных грибов, по нашему предположению, наиболее перспективным направлением является анализ совокупной структуры и изменчивости локусов, детерминирующих факторы патогенности и вирулентности

Проведенный анализ инфицированных растений с использованием *vir*- и *pat*-локусов (Elic, SNOG_00557 и др.) показал, что большинство фитопатогенных грибов и их сообществ могут быть сгруппированы на основании перечня генов, кодирующих те или иные факторы патогенности, воздействие которых приводит к возникновению специфических симптомов у растений и обуславливающих характер протекания заболевания, что может являться молекулярно-фитопатологическим признаком данных патосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные научные результаты диссертации

Впервые проведен комплексный молекулярно-генетический анализ экологически сопряженных групп организмов лесных ценозов Беларуси, формирующих систему «хозяин-паразит», представленных 34 видами и межвидовыми гибридами лесообразующих древесных растений, относящихся к 7 родам: *Pinus*, *Picea*, *Quercus*, *Betula*, *Alnus*, *Populus*, *Fraxinus*; более 190 видами фитопатогенных грибов – возбудителей наиболее распространенных инфекционных заболеваний лесных древесных пород, представляющих свыше 23 родов: *Phoma*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Epicoccum*, *Heterobasidion*, *Sphaeropsis*, *Erysiphe*, *Chrysomyxa*, *Aureobasidium*, *Sydowia*, *Rhizoctonia*, *Coleophoma*, *Phaeocryptopus*, *Cyclaneusma*, *Pestalotiopsis*, *Truncatella*, *Wilcoxina*, *Sclerophoma*, *Rhodotorula*, *Botrytis*, *Phytophthora*, *Pithium*, *Lophodermium* и др., что позволило охарактеризовать основные механизмы коэволюции, определить этапы и интенсивность процессов видообразования, уровень изменчивости и генетико-таксономические взаимоотношения в пределах изученных групп древесных растений и грибов.

1. Основные характеристики, описывающие полиморфизм молекулярно-генетических маркеров лесных древесных растений и фитопатогенных грибов, связаны не с систематической принадлежностью видов живых организмов, а со структурно-функциональными особенностями анализируемых регионов ДНК: доминирующий тип изменчивости определяется в основном типологической принадлежностью локусов (в частности, RAPD и EST выявляют нуклеотидные замены, SSR – дубликации и делеции основных мотивов повторов); уровень

мутабельности ДНК-локусов является неоднородным как при анализе с использованием маркеров различных типов, так и маркеров одного типа, и в большинстве случаев зависит от особенностей нуклеотидной структуры локусов; уровень генетической изменчивости ДНК-маркеров обусловлен не только мутабельностью локусов, но и рядом других индивидуальных характеристик (расположение в геноме, хронология генеза, функциональная значимость и др.) [1, 3, 6, 7, 12, 15, 19–22, 24, 25, 27, 31–34, 37, 44, 51, 52, 59, 66, 67, 70, 75, 77, 85, 86, 89, 94–98, 100, 101, 104, 106, 107, 111].

2. Установлено, что основные типы и механизмы хромосомных и геномных изменений лесных древесных растений и фитопатогенных грибов являются сходными и не имеют выраженной таксономической приуроченности. Одним из отличий лесных древесных растений от фитопатогенных грибов на надгенном уровне является то, что у них диапазон варьирования копийности генов первичного и вторичного метаболизма не имеет выраженной функциональной приуроченности. У фитопатогенных грибов уровень копийности генов вторичного метаболизма (в частности факторов патогенности и вирулентности), как правило, на порядок выше локусов, детерминирующих процессы первичного метаболизма [2, 3, 9, 10, 12, 25, 42, 45, 53, 54, 58, 59, 61, 76, 77, 81, 88, 91, 100, 102, 103, 106, 109].

3. В основе формирования популяционно-генетической структуры лесных древесных растений и фитопатогенных грибов выступают не различия в структурной организации ДНК, а биологические особенности данных групп организмов, среди которых можно выделить основные: продолжительность жизненного цикла, характер экологической ниши, системы размножения и тип жизненной формы, что обуславливает специфику генетической и генотипической структуры, а также направленность генетических процессов [1, 3, 4, 5, 8, 12, 24, 26, 32, 35, 39, 51, 68–70, 74, 78, 79, 84, 86, 90, 92, 93, 104, 107, 108].

4. На основании генетического анализа различных таксонов установлено, что коэволюция лесных древесных растений и фитопатогенных микромицетов характеризуется сходством перечня основных действующих факторов (поток генов, генетико-автоматические процессы, движущий отбор, интрогрессивная гибридизация, «эффект основателя», полиплоидизация и экологические условия обитания), но отличается механизмами, направленностью и интенсивностью протекающих микроэволюционных процессов. Превалирование панмиксии в насаждениях лесных древесных растений и диплоидность (полиплоидность) основной жизненной формы обеспечивает образование внутри видов низкой степени межпопуляционной подразделенности и высокого уровня генотипического разнообразия, что, в основном, снижает интенсивность протекания процессов видообразования (в

частности, основанных на изменении частот аллелей генов) и направлено на увеличение экологической пластичности таксонов. У фитопатогенных микромицетов возникающая мутационная изменчивость, как правило, вследствие гаплоидности основной жизненной стадии, изначально подвергается действию отбора – что и обуславливает более низкий уровень внутривидовой изменчивости по сравнению с лесными древесными видами, у которых она сохраняется и аккумулируется в генотипах в гетерозиготной форме. В целом, для фитопатогенных микромицетов характерны отбор и массовое клональное воспроизводство определенных генотипов, что в сочетании с низкой интенсивностью генного потока усиливает процессы межпопуляционной дифференциации и выступает основным механизмом видообразования. На интенсификацию микроэволюционных процессов у грибов значительное влияние оказывает краткая продолжительность этапов жизненного цикла и меньший, по сравнению с древесными видами, размер генома [3, 8, 12, 15, 18, 20, 21, 24, 26, 36, 38, 39, 41, 44, 45, 51, 59, 63, 66, 67, 69, 78, 82, 84, 89, 90, 101, 104, 107, 110, 112].

5. Несмотря на информативность традиционных филогенетических молекулярных маркеров, установление только видового состава микробиомов не позволяет в полной степени охарактеризовать структурные и функциональные особенности сообществ фитопатогенных грибов. Использование комплексного подхода, основанного на одновременном анализе молекулярно-таксономических маркеров и локусов, детерминирующих факторы патогенности и вирулентности, дает возможность определять как видовую структуру, так и патогенетические свойства ассоциаций, включая особенности формирования симптоматики и направленность инфекционных процессов у растений, что является важным для установления прогноза течения заболеваний, разработки мер профилактики и защиты [1, 11, 13, 14, 16, 19, 23, 28, 29, 30, 42, 47, 48, 49, 55–58, 62, 64, 65, 71–73, 80, 83, 87, 99, 105].

6. Полученные данные о механизмах и особенностях формирования изменчивости лесных древесных растений и фитопатогенных грибов являются базой для разработки подходов и методов в лесной генетике, селекции, фитопатологии и фитоиммунитете, включая раннюю диагностику и точную видовую идентификацию возбудителей фитозаболеваний, определение таксономического статуса и прогнозирование вредоносности новых штаммов и видов вредных организмов, выявление хозяйственно-важных генов у растений и проведение маркер-сопутствующей селекции, что имеет важное значение для совершенствования лесовосстановительных и лесозащитных мероприятий, обеспечивает повышение продуктивности и биологической устойчивости лесных насаждений [1, 3, 4, 6, 7, 13, 16, 17, 18, 21, 22, 28, 29, 32, 35, 37, 38, 40,

43, 45, 46, 48, 49, 50, 58, 60, 62, 63, 66, 68, 71, 72, 74, 76, 79, 80, 82, 84, 88, 90, 95–101, 104, 105, 107, 111–113].

Рекомендации по практическому использованию результатов

1. «Метод ранней диагностики и анализа генов, контролирующих смолопродуктивность сосны обыкновенной», разработанный на основании результатов анализа генов, детерминирующих биосинтез монотерпеновых масел, внедрен в ГЛХУ «Кореневская экспериментальная лесная база Института леса НАН Беларуси» (1 акт о внедрении) и рекомендуется использовать при проведении ранней диагностики и отбора селекционных генотипов сосны обыкновенной с повышенной смолопродуктивностью.

2. «Метод генетической инвентаризации лесосеменных плантаций сосны обыкновенной», разработанный на основании результатов оценки генетической структуры популяций сосны обыкновенной, представленный в «Рекомендациях по генетической инвентаризации объектов лесосеменной базы и их использованию», внедрен в ГЛХУ «Гродненский лесхоз» (1 акт о внедрении) и рекомендуется использовать при проведении генетической инвентаризации объектов лесосеменной базы сосны обыкновенной.

3. «Молекулярно-генетический диагностикум основных групп фитопатогенных грибов», разработанный на основании результатов анализа локусов рДНК микромицетов, внедрен в лесхозах Минлесхоза (7 актов о внедрении) и рекомендуется использовать при проведении фитопатологического обследования посадочного материала древесных видов в лесных питомниках.

4. «Молекулярно-фитопатологический набор для диагностики и идентификации чужеродных инвазивных видов возбудителей инфекционных заболеваний древесных пород», разработанный на основании результатов генетико-таксономической оценки фитопатогенных микромицетов, внедрен в лесхозах Минлесхоза (9 актов о внедрении) и рекомендуется использовать при проведении фитопатологического обследования посадочного и семенного материала древесных растений, включая интродуцируемые виды.

5. «Тест-система для экспресс-диагностики смешанных инфекций лесных древесных растений», разработанная на основании результатов метагеномного анализа видовых сообществ микромицетов, внедрена в лесхозах Минлесхоза (6 актов о внедрении) и рекомендуется для использования при проведении фитопатологического обследования древесных видов.

6. «Метод молекулярно-генетического типирования деревьев с различным уровнем экологической пластичности фенотипических признаков сосны обыкновенной» и «Набор ДНК-маркеров для оценки экологической

пластичности фенотипических признаков сосны обыкновенной», разработанные на основе популяционно-генетических исследований сосны обыкновенной, внедрены в УО «Белорусский государственный технологический университет» (1 справка о внедрении) и ГЛХУ «Кореневская экспериментальная лесная база Института леса НАН Беларуси» (1 акт о внедрении) и рекомендуются использовать в учебном процессе и в ходе мероприятий по генетико-селекционной оценке плюсовых деревьев сосны обыкновенной.

7. Получен патент на изобретение «Способ идентификации доминирующих видов фитопатогенов лесных древесных видов» (регистрационный номер №21100, от 10 марта 2017 г.) и подана заявка на патент «Способ электрофоретической идентификации доминирующих видов фитопатогенов лесных древесных пород» (регистрационный номер №a20150331, от 22 сентября 2015 г.). Разработанные методические подходы рекомендуется использовать при проведении фитопатологического обследования древесных растений.

Список публикаций соискателя ученой степени

Монография

1. Падутов, В. Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Е. В. Воропаев. – Минск : Юнипол, 2007. – 176 с.

Главы в коллективных монографиях

2. Падутов, В. Е. Биотехнология лесных культур / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Д. В. Кулагин // Генетические основы селекции растений : в 4 т. / Нац. акад. наук Беларуси, Институт генетики и цитологии ; науч. ред. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева. – Минск, 2012. – Т. 3 : Биотехнология в селекции растений. Клеточная инженерия, гл. 8. – С. 454–484.

3. Молекулярно-генетические аспекты исследования лесных древесных видов растений / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган, О. А. Ковалевич, С. В. Пантелеев, С. И. Ивановская // Генетические основы селекции растений : в 4 т. / Нац. акад. наук Беларуси, Институт генетики и цитологии ; науч. ред. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева. – Минск, 2014. – Т. 4 : Биотехнология в селекции растений. Геномика и генетическая инженерия, гл. 17. – С. 467–506.

Публикации, соответствующие пункту 18 Положения о присуждении ученых степеней и ученых званий в Республике Беларусь

4. Падутов, В. Е. Уровень генетической изменчивости и дифференциации среди представителей рода *Betula* L. на территории Беларуси / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов** // Доклады НАН Беларуси. – 2003. – Т. 47, № 2. – С. 91–93.

5. Сравнительный анализ популяционно-генетических исследований елей и сосен / В. Е. Падутов, А. Е. Силин, А. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов** // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2004. – Вып. 60 : Проблемы лесоведения и лесоводства на радиоактивно загрязненных землях. – С. 140–156.

6. Молекулярно-генетические методы идентификации организмов / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, А. Е. Силин, А. Е. Падутов // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2005. – Вып. 64 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 189–196.

7. **Баранов, О. Ю.** Выявление и видовая идентификация патогенных грибов с помощью ДНК-маркеров (на примере фитофторы) / **О. Ю. Баранов**, Т. Ошако, Д. И. Каган // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2007. – Вып. 67 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 111–117.

8. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем / В. Е. Падутов, Л. В. Хотылева, **О. Ю. Баранов**, С. И. Ивановская // Экологическая генетика. – 2008. – Т. VI, № 1. – С. 3–11.

9. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетический анализ капов различных древесных пород / **О. Ю. Баранов**, Ю. Н. Исаков // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2008. – Вып. 68 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 145–151.

10. **Баранов, О. Ю.** Использование молекулярно-генетических маркеров для анализа плоидности осины и березы / **О. Ю. Баранов**, В. Балюцкас // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2009. – Вып. 69 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 129–135.

11. Пантелеев, С. В. Молекулярно-генетическая диагностика болезней культур *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. и *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. в условиях промышленного производства грибов / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов** // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. – 2009. – Вып. XVII. – С. 284–286.

12. Особенности генетической структуры морфологических форм березы карельской / **О. Ю. Баранов**, В. Балюцкас, Т. Л. Барсукова, А. Б. Азарова // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2010. – Вып. 70 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 182–189.

13. **Баранов, О. Ю.** Определение видового состава микромицетов с усыхающих ветвей ясеня / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, Т. Ошако // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. – 2010. – Вып. XVIII. – С. 321–323.

14. Пантелеев, С. В. Молекулярно-генетическая идентификация возбудителей язвенного и опухолевого рака ели европейской / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов**, А. В. Будько // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. – 2010. – Вып. XVIII. – С. 324–327.

15. **Баранов, О. Ю.** Генетические особенности хозяйственно-ценных форм берез / **О. Ю. Баранов**, В. Балюцкас // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. – 2010. – Вып. XVIII. – С. 197–199.

16. Острикова, М. Я. Оценка фитопатологического состояния насаждений с использованием ДНК-маркеров / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. – 2010. – Вып. XVIII. – С. 307–309.

17. Пантелеев, С. В. Молекулярно-фитопатологическое обследование почв сельхозземель для создания лесных питомников / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. – 2011. – № 1 (139). – С. 162–164.

18. Острикова, М. Я. Оценка зараженности почв корневой губкой на лесокультурных площадях / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2011. – Вып. 71 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 480–488.

19. Лесик, Е. В. Видоспецифические особенности локусов рДНК фитопатогенных грибов рода *Monilinia* / Е. В. Лесик, **О.Ю. Баранов** // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. – 2013. – № 1 (149). – С. 235–237.

20. Видовое разнообразие и генетико-таксономические взаимоотношения фитопатогенных грибов древесных пород зеленых насаждений / А. Е. Падутов, А. А. Захилько, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2013. – Вып. 73 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 439–450.

21. Молекулярно-генетические аспекты диагностики и идентификации возбудителей фомоза / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, В. А. Ярмолович, М. О. Романенко // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. – 2014. – № 1 (165). – С. 198–201.

22. Пантелеев, С. В. Основные принципы формирования информационно-аналитической системы видовой паспортизации фитопатогенных грибов в лесных питомниках / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов** // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. – 2014. – № 1 (165). – С. 232–234.

23. **Баранов, О. Ю.** Метагеномный анализ смешанных инфекций посадочного материала в лесных питомниках / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, В. А. Ярмолович // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2014. – Вып. 74 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 159–169.

24. Генетическая структура полусибсового потомства дуба черешчатого и дуба скального различного происхождения (SSRP-анализ) / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, Д. И. Каган, В. М. Балюцкас // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2015. – № 3. – С. 94–98.

25. Идентификация и аннотация повторяющихся последовательностей в геноме *Phoma* sp. 1 / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, И. Э. Рубель, В. А. Ярмолович, М. О. Середич // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2015. – Вып. 75 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 183–195.

26. **Баранов, О. Ю.** Оценка влияния различных факторов на формирование генетической структуры и уровень генетической изменчивости популяций лесных древесных видов / **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган, В. Е. Падутов // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт генетики и цитологии. – Минск, 2016. – Т. 20 : Молекулярная и прикладная генетика. – С. 5–14.

27. **Баранов, О. Ю.** Анализ межвидовой изменчивости ортологичных локусов лесных древесных растений / **О. Ю. Баранов** // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2016. – Вып. 76 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 151–160.

28. Болезни посадочного материала хвойных пород с закрытой корневой системой в постоянных питомниках Могилевской области по данным молекулярно-фитопатологического обследования / С. В. Пантелеев,

О. Ю. Баранов, И. Э. Рубель, В. А. Ярмолевич, Н. Г. Дишук, М. О. Середич, // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. – 2016. – № 1 (174). – С. 172–176.

29. Рекомендации по защите посадочного материала в лесных питомниках от наиболее распространенных болезней / В. А. Ярмолевич, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, Н. Г. Дишук, Н. О. Азовская // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. – 2016. – № 1 (174). – С. 187–190.

30. Пантелеев, С. В. Молекулярно-генетическая диагностика инфекционных агентов побегов сосны обыкновенной с признаками «ведьминых метел» / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов**, И. Э. Рубель // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2016. – Вып. 76 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 242–249.

31. Searching for active mobile genetic elements in dsRNA fraction of *Pinus sylvestris* having witches broom abnormalities / А. А. Pochtovyy, **О. Ю. Баранов**, I. E. Rubel', O. A. Razumova, V. E. Padutov, A. V. Khromov, A. V. Makhotenko, A. P. Tkachuk, V. V. Makarov, V. A. Gushchin // Genomics Data. – 2017. – Vol. 12. – P. 102–108.

Статьи в других журналах и сборниках научных трудов

32. Острикова, М. Я. Использование RAPD-анализа для изучения корневой губки / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов** // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2005. – Вып. 63 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 167–169.

33. Марковская, Ю. А. Генетическая паспортизация штаммов лесных базидиомицетов / Ю. А. Марковская, **О. Ю. Баранов**, М. Я. Острикова // Труды БГТУ. Сер. 1. Лесное хозяйство. – 2005. – Вып. XIII. – С. 221–222.

34. Острикова, М. Я. Характерные особенности выделения суммарной ДНК из патогенных и сапрофитных грибов классов Ascomycetes, Basidiomycetes и Deuteromycetes / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов** // Проблемы здоровья и экологии. – 2005. – Т. 2, № 4. – С. 133–136.

35. Уровень генетического разнообразия в насаждениях дуба, ясеня и граба / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, А. Е. Силин, А. Е. Падутов // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2005. – Вып. 63 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 171–174.

36. Генетико-таксономические взаимоотношения ели европейской и ели сибирской / В. Е. Падутов, А. Е. Силин, А. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Р. З. Сибгатуллин // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2005. – Вып. 63 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 174–176.

37. **Баранов, О. Ю.** Использование метода субтрактивной гибридизации для выявления диагностических локусов березы карельской / **О. Ю. Баранов**,

Т. Л. Барсукова // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2006. – Вып. 66 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 39–43.

38. **Baranov, O. Yu.** Possibilities of *Phytophthora* identification as a group of new and economically important pathogens in forestry / **O. Yu. Baranov**, T. Oszako // Alien invasive species and international trade / ed.: H. F. Evans, T. Oszako. – Warsaw, 2007. – P. 41–46.

39. Особенности генотипической структуры популяций сосны обыкновенной, различающихся условиями гидрологического режима / В. Е. Падутов, С. И. Ивановская, Д. И. Каган, **О. Ю. Баранов** // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2007. – Вып. 67 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 592–596.

40. Применение ДНК-маркеров в лесном хозяйстве Беларуси / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, А. Е. Силин, С. И. Ивановская, Д. И. Каган // Лесохозяйственная информация. – 2008. – № 1-2. – С. 38–39.

41. Genetic identification of fungi colonizing seedlings of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the forest nursery in Korenevka (Belarus) / **O. Yu. Baranov**, T. Oszako, Y. A. Nowakowska, S. V. Panteleev // Folia Forestalia Polonica. – 2010. – Vol. 52, № 1. – P. 61–64.

42. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетическое маркирование патогенеза лесных древесных видов / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, С. В. Пантелеев // Молодежь в науке – 2009 : прил. к журн. «Вес. Нац. акад. наук Беларуси» : в 5 ч. / редкол.: И. Д. Вологовский (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2010. – Ч. 4 : Серия биологических наук. – С. 10–12.

43. **Баранов, О. Ю.** ДНК-технологии – современный способ диагностики болезней растений / **О. Ю. Баранов** // Наука и инновации. – 2011. – № 3(97). – С. 26–27.

44. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетический анализ локусов рДНК основных патогенов лесных древесных пород Беларуси / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2012. – Вып. 72 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 166–177.

45. Молекулярно-генетическая диагностика грибных болезней в лесных питомниках / **О. Ю. Баранов**, В. А. Ярмолович, С. В. Пантелеев, Д. Г. Купреенко // Лесное и охотничье хозяйство. – 2012. – № 6. – С. 21–29.

46. Фомоз посадочного материала в лесных питомниках / В. А. Ярмолович, **О. Ю. Баранов**, Н. Г. Дишук, М. О. Романенко // Лесное и охотничье хозяйство. – 2013. – № 3. – С. 18–24.

47. Колонизация грибами рода *Aspergillus* помещений различного назначения / А. А. Арашкова, И. А. Гончарова, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Успехи медицинской микологии. – 2014. – Т. 12. – С. 85–87.

48. Пантелеев, С. В. Молекулярно-генетическая диагностика возбудителей микозов лесного посадочного материала, переносимых насекомыми / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов** // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 4. – С. 46–49.

49. **Баранов, О. Ю.** Молекулярная фитопатология: современные подходы и основные направления диагностики болезней древесных растений / **О. Ю. Баранов** // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 4. – С. 42–45.

50. Применение молекулярно-генетических методов в лесном хозяйстве Беларуси / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган, О. А. Ковалевич, М. Я. Острикова, С. В. Пантелеев, С. И. Ивановская, Д. В. Кулагин // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 4. – С. 16–20.

51. Paprastosis pušies populiacijų genetinė struktūra Lietuvoje pagal chloroplastų DNR žymenis (Genetic structure of Scots pine populations in Lithuania according to organelle DNA markers) / D. Kavaliauskas, D. Danusevičius, V. Baliuckas, **О. Baranov** // *Miškininkystė (Forest Sciences)*. – 2015. – Vol. 1, № 77. – P. 45–55.

52. Анализ микросателлитных локусов генома *Phoma* на основании полногеномного секвенирования / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов**, В. А. Ярмолович, М. О. Середич, И. Э. Рубель // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2015. – Вып. 75 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 259–263.

53. Поиск и идентификация мобильных генетических элементов в геноме хвойных растений с использованием метода высокопроизводительного секвенирования / И. Э. Рубель, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, О. А. Разумова, В. А. Гущин, В. В. Макаров // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2016. – Вып. 76 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 250–256.

54. Изучение вирусоподобных элементов в геноме хвойных на основании данных высокопроизводительного секвенирования (краткое сообщение) / И. Э. Рубель, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, О. А. Разумова, В. А. Гущин, В. В. Макаров // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт генетики и цитологии. – Минск, 2016. – Т. 21 : Молекулярная и прикладная генетика. – С. 107–112.

Материалы конференций

55 **Баранов, О. Ю.** Анализ микробиологического разнообразия почвы на основе использования методов ДНК-маркирования / **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган // Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии : материалы VI международной научной конференции, Минск, 2–6 июня 2008 г. / Институт микробиологии НАН Беларуси ; редкол.: Э. И. Коломиец [и др.]. – Минск, 2008. – С. 75–77.

56. **Баранов, О. Ю.** Использование молекулярно-генетических маркеров для фитопатологического анализа семян и почвы в лесных питомниках /

О. Ю. Баранов, С. В. Пантелеев, В. Е. Падутов // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе : материалы 2-ой международной научной конференции, Гомель, 8–10 сентября 2009 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2009. – С. 23–27.

57. Леонович, О. К. Молекулярно-генетическая диагностика и идентификация грибов разрушающих древесину / О. К. Леонович, **О. Ю. Баранов**, И. К. Божелко // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе : материалы 2-ой международной научной конференции, Гомель, 8–10 сентября 2009 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2009. – С. 84–88.

58. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетическая диагностика и идентификация инфекционных заболеваний лесных древесных пород / **О. Ю. Баранов** // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов : материалы международной научно-практич. конференции, Минск, 18–20 ноября 2009 г. / ЦБС НАН Беларуси ; редкол.: М.Е. Никифоров [и др.]. – Минск, 2009. – Ч.2. – С. 209–212.

59. Балюцкас, В. Морфолого-генетическая характеристика межвидовых гибридов (*B. pendula* x *pubescens*) в полусибсовом потомстве березы повислой / В. Балюцкас, А. Балюцкене, **О. Ю. Баранов** // Наука о лесе XXI века : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 17–19 ноября 2010 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2010. – С. 130–133.

60. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетическая диагностика диплоидоза и фомоза – новых инфекционных заболеваний сеянцев ели в Беларуси / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Наука о лесе XXI века : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 17–19 ноября 2010 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2010. – С. 134–136.

61. Машкина, О. С. Морфологические, цитологические и молекулярно-генетические особенности мутантного клона карельской березы, полученного в культуре *in vitro* / О. С. Машкина, **О. Ю. Баранов**, Ю. Н. Исаков // Наука о лесе XXI века : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 17–19 ноября 2010 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2010. – С. 244–248.

62. Пантелеев, С. В. Разработка методики отбора почвенных образцов для молекулярно-генетического анализа доминирующих видов микромицетов / С. В. Пантелеев, М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов** // Наука о лесе XXI века : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 17–19

ноября 2010 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2010. – С. 259–262.

63. Woodward, S. Vulnerability of European forests to damage by invasive pests and pathogens under climate change / S. Woodward, T. Oszako, **О. Ю. Баранов** // Наука о лесе XXI века : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 17–19 ноября 2010 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2010. – С. 113–120.

64. Телеш, А. Д. Видовая идентификация возбудителя мучнистой росы конского каштана обыкновенного на основании методов ДНК-маркирования / А. Д. Телеш, **О. Ю. Баранов**, В. Б. Звягинцев // Научные стремления – 2010 : материалы 34 научно-практич. молодеж. конф. с междунар. участием, Минск, 1–3 ноября 2010 г. / НАН Беларуси, Совет молодых ученых НАН Беларуси. – Минск, 2010. – Ч.1. – С. 428–430.

65. Молекулярно-генетическая диагностика инвазивных чужеродных видов (IAS) фитопатогенных грибов лесных древесных пород / **О.Ю. Баранов**, В. А. Ярмолевич, С. В. Пантелеев, В. Е. Падутов // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 3 междунар. совещания, Красноярск, 23–29 августа 2011 г. / Институт леса СО РАН ; редкол.: Е.Н. Муратова [и др.]. – Красноярск, 2011. – С. 9–10.

66. Азовская, Н. О. Идентификация возбудителя диплоидиоза хвойных пород на основании методов ДНК-маркирования / Н. О. Азовская, **О. Ю. Баранов**, С. А. Праходский // Леса Евразии – Брянский лес : материалы XI международной конференции молодых ученых, Москва, 12–18 сентября 2011г. / МГУЛ ; редкол. П. Г. Мельник [и др.]. – Москва, 2011. – С. 108–109.

67. Филогенетический анализ березы карельской на основании данных секвенирования гена алкогольдегидрогеназы / **О. Ю. Баранов**, Н. Н. Николаева, О. С. Машкина, В. М. Балюцкас // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды : материалы междунар. конф., Петрозаводск, 20–24 июня 2011 г. / Карельский науч. центр ; редкол.: Л. Л. Новицкая [и др.]. – Петрозаводск, 2011. – С. 24–29.

68. Состояние и перспективы молекулярной генетики в Беларуси как основы сохранения лесных генетических ресурсов в республике / В. Е. Падутов, С. И. Ивановская, Д. И. Каган, **О. Ю. Баранов**, О. А. Ковалевич, С. В. Пантелеев // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 3 междунар. совещания, Красноярск, 23–29 августа 2011 г. / РАН, Институт леса СО РАН ; редкол.: Е.Н. Муратова [и др.]. – Красноярск, 2011. – С.110–111.

69. Анализ генетической структуры и происхождения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Беларуси и Латвии (с целью уточнения лесосеменного

районирования) / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган, О. А. Ковалевич, И. Г. Вейнберга, И. Бауманис, Д. Е. Рунгис // Беларусь – Европейский союз : каталог Белорусской инновационной недели, Минск, 4-5 ноября 2011 г. / Гос. комитет по науке и техн. Респ. Беларусь, М-во образования Респ. Беларусь, Белорус. нац. технический ун-т. – Минск, 2011. – С. 17–18.

70. Популяционно-генетическая структура *Sphaeropsis sapinea* в Беларуси / **О. Ю. Баранов**, В. А. Ярмолович, С. В. Пантелеев, Н. О. Азовская // Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия мировой флоры : материалы междунар. конф., посвящ. 80-летию Центрального ботан. сада НАН Беларуси, Минск, 19–22 июня 2012 г. : в 2 ч. / Нац. акад. наук Беларуси, ЦБС НАН Беларуси ; редкол: В. В. Титок [и др.]. – Минск, 2012. – Ч. 2. – С. 252–256.

71. **Баранов, О. Ю.** Видовой состав патогенных микромицетов в лесных питомниках Беларуси, по результатам молекулярно-генетического анализа / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Инновации и технологии в лесном хозяйстве : материалы III международной научно-практической конференции, Санкт-Петербург, 22–24 мая 2013 г. / СПбНИИЛХ ; ред.: Т. А. Семакова. – Санкт-Петербург, 2013. – Ч. 1. – С. 85–93.

72. Острикова, М. Я. Ускоренный метод идентификации возбудителя корневой губки в почвенных образцах / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития : материалы междунар. науч. конф., Гомель, 9–11 октября 2013 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2013. – С. 260–263.

73. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетические особенности пораженных шютте тканей хвои семян ели европейской / **О. Ю. Баранов**, В. А. Ярмолович, С. В. Пантелеев // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития : материалы междунар. науч. конф., Гомель, 9–11 октября 2013 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2013. – С. 63–66.

74. Завистяева, М. А. Геногеографические аспекты повышения устойчивости лесных насаждений / М. А. Завистяева, О. К. Шишкина, **О. Ю. Баранов** // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития : материалы междунар. науч. конф., Гомель, 9–11 октября 2013 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2013. – С. 205–208.

75. Молекулярно-генетические аспекты изучения возбудителя рака ветвей сосны *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B.Sutton / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, В. А. Ярмолович, Н. О. Азовская, Т. Oszako // Современные методы создания и выращивания высокопродуктивных лесных насаждений :

материалы международного научно-практического семинара, посвященного 90-летию Жорновской экспериментальной лесной базы Института леса НАН Беларуси, Осиповичи, 17 октября 2014 года / НАН Беларуси, НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А. И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2014. – С. 10-14.

76. **Баранов, О. Ю.** Основные направления молекулярно-генетических исследований лесных видов растений и фитопатогенных микроорганизмов Беларуси и Литвы / **О. Ю. Баранов**, В. М. Балюцкас, А. А. Захилько // Тенденции интеграции образования, науки и бизнеса: материалы Бел.-Лит. Биржи дел. конт., Минск, 27–28 ноября 2014 г. / БНТУ. – Минск, 2014. – С. 44–45.

77. **Баранов, О. Ю.** SSRP-анализ форм березы карельской / **О. Ю. Баранов**, Т. Л. Барсукова, В. М. Балюцкас // Проблемы объектов лесной науки: современное состояние и перспективы : материалы науч.-практ. конф. с межд. участ., посвящ. 40-летию ВНИИЛГИСбиотех, Воронеж, 12–13 сент. 2011 г. / ВНИИЛГИСбиотех. – Воронеж, 2014. – С. 37–38.

78. Молекулярно-генетический анализ полусибсового потомства сосны обыкновенной с различным уровнем экологической пластичности морфологических признаков / **О. Ю. Баранов**, В. Балюцкас, А. Юшкаускайте, С. В. Пантелеев, В. Е. Падутов // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 4 международного совещания, Барнаул, 24-29 августа 2015 г. / Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН ; редкол.: В. В. Тараканов [и др.]. – Барнаул, 2015. – С. 9–10.

79. Оценка состояния генофонда лесных древесных видов Беларуси / В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган, С. И. Ивановская // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 4 международного совещания, Барнаул, 24-29 августа 2015 г. / Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН ; редкол.: В. В. Тараканов [и др.]. – Барнаул, 2015. – С. 129–130.

80. Молекулярно-фитопатологическая оценка лесного посадочного материала / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов**, К. А. Шестибратов, Г. Б. Колганихина // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 4 международного совещания, Барнаул, 24-29 августа 2015 г. / Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН ; редкол.: В. В. Тараканов [и др.]. – Барнаул, 2015. – С. 131–132.

81. **Баранов, О. Ю.** Основные семейства генов *Phoma* sp.1, детерминирующих факторы патогенности и вирулентности (на основании данных геномного секвенирования) / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, И. Э. Рубель // Защита лесов от вредителей и болезней: научные основы, методы и технологии : материалы всероссийской научной конференции с международным участием, Иркутск – Танхой, 14–17 сентября 2015 г. /

Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН ; редкол.: В. И. Воронин [и др.]. – Иркутск, 2015. – С. 32–36.

82. Звягинцев, В. Б. Продвижение инвазии оомицета *Phytophthora alni* Brasier et S.A. Kirk на восток – первая находка патогена в Беларуси / В. Б. Звягинцев, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Защита лесов от вредителей и болезней: научные основы, методы и технологии : материалы всероссийской научной конференции с международным участием, Иркутск – Танхой, 14–17 сентября 2015 г. / Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН ; редкол.: В. И. Воронин [и др.]. – Иркутск, 2015. – С. 102–104.

83. **Баранов, О. Ю.** Генетико-таксономический анализ микромицетов на основе данных геномного секвенирования / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, И. Э. Рубель // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы 9 международной конференции, Минск – Москва – Петрозаводск, 19-24 октября 2015 г. / БГТУ ; под. ред.: В. Г. Стороженко, В. Б. Звягинцев. – Минск, 2015. – С. 27–30.

84. Звягинцев, В. Б. Распространенность некроза ветвей ясеня, вызванного инвазивным микопатогеном *Hymenoscyphus fraxineus* Baral et al., в Подмосковье и вдоль автотрассы М1 / В. Б. Звягинцев, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы 9 международной конференции, Минск – Москва – Петрозаводск, 19-24 октября 2015 г. / БГТУ ; под. ред.: В. Г. Стороженко, В. Б. Звягинцев. – Минск, 2015. – С. 87–89.

85. Изучение основных типов изменений генов, детерминирующих хозяйственно-важные признаки лесных древесных пород и фитопатогенных микромицетов / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, В. А. Ярмолович, Л. В. Гончарова // Наука – инновационному развитию лесного хозяйства : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 11–13 ноября 2015 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А.И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2015. – С. 98–102.

86. Юшкаускайте, А. Фенотипическая пластичность полусибсовых семей сосны обыкновенной и связь пластичности с полиморфизмом ядерной ДНК / А. Юшкаускайте, **О. Ю. Баранов**, В. Балюцкас // Наука – инновационному развитию лесного хозяйства : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 11–13 ноября 2015 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А.И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2015. – С. 222–224.

87. Эпикоккоз в лесных питомниках Беларуси / В. А. Ярмолович, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, Н. Г. Дишук, Н. О. Азовская, М. О. Середич // Наука – инновационному развитию лесного хозяйства : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 11–13 ноября

2015 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А.И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2015. – С. 264–266.

88. Молекулярно-фитопатологическая оценка клонов березы, осины и ясеня на различных этапах микроразмножения / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов**, К. А. Шестибратов, Л. В. Гончарова, А. В. Константинов // Наука – инновационному развитию лесного хозяйства : материалы международной научно-практической конференции, Гомель, 11–13 ноября 2015 г. / Институт леса НАН Беларуси ; редкол.: А.И. Ковалевич [и др.]. – Гомель, 2015. – С. 251–254.

89. Молекулярно-генетическое изучение видового разнообразия лесных древесных видов (на примере ботанических коллекций родов *Betula* L. и *Pinus* L.) / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, Л. В. Гончарова, Е. В. Спиридович, А. В. Тарасевич // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов : материалы III международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения академика Н.В. Смольского, Минск, 7–9 октября 2015 г. / ЦБС НАН Беларуси ; редкол.: В.В. Титок [и др.]. – Минск, 2015. – С. 255–258.

90. Evaluation, conservation and reproduction of the forest tree species genetic resources in Belarus / **O. Yu. Baranov**, V. E. Padutov, D. I. Kagan, S. I. Ivanovskaya // Forest policy and forest genetic resources for adapting to climate change : proceedings FAO Workshop, Prague, 5–9 October 2015 / Czech University of Life Sciences ; ed.: J. Fridl. – Prague, 2015. – P. 15–18.

91. Молекулярно-генетический анализ линий трансгенных растений березы и осины / В. Е. Падутов, К. А. Шестибратов, **О. Ю. Баранов**, Д. В. Кулагин, А. В. Константинов // Третий национальный доклад по выполнению Республикой Беларусь обязательств по Картахенскому протоколу по биобезопасности : проект ЮНЕП-ГЭФ «Поддержка подготовки Третьих Национальных докладов по биобезопасности и Картахенскому протоколу по биобезопасности – регионы Латинской Америки, Карибские острова, регионы Центральной и Восточной Европы» SSFA/2015/UNEP-DEPI/XXXGFL-2328-2716-xxx : материалы Республиканского семинара, Минск, 21 сентября 2015 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; под. ред.: С. Е. Дромашко, Г. В. Мозговой. – Минск, 2016. – С. 210–215.

92. Анализ основных факторов, оказывающих влияние на формирование генетической структуры и уровень генетического полиморфизма популяций фитопатогенных грибов / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, В. А. Ярмолович, Н. О. Азовская // Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах : материалы II международной научной конференции, г. Минск - д. Каменюки, 20-23 сентября 2016 г. / Институт экс. бот. НАН Беларуси ; редкол.: А. В. Пугачевский [и др.]. – Минск, 2016. – С. 18–22.

93. Молекулярно-генетическая оценка экологической пластичности фенотипических признаков лесообразующих пород Беларуси и Литвы с целью совершенствования стратегии лесовосстановления, сохранения биоразнообразия и генофонда лесных насаждений в условиях изменяющегося климата / **О. Ю. Баранов**, В. М. Балюцкас, С. В. Пантелеев, И. Э. Рубель // Сотрудничество – катализатор инновационного роста : материалы 2 Белорусско-Прибалтийского форума, Минск, 6–7 октября 2016 г. / БНТУ. – Минск, 2016. – С. 17–18.

Тезисы докладов

94. **Баранов, О. Ю.** Микросателлитный анализ березы повислой / **О. Ю. Баранов**, Д. И. Каган // Современные проблемы генетики : материалы международной научной конференции, Минск, 17–18 ноября 2005 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; редкол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2005. – С. 157.

95. Острикова, М. Я. Молекулярно-генетическая диагностика штаммов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов // Современные проблемы генетики : материалы международной научной конференции, Минск, 17–18 ноября 2005 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; редкол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2005. – С. 183.

96. ПЦР-ПДРФ анализ *Phytophthora polonica* Belbahri L., Moralejo E. and Lefort F. sp. nov. / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, Т. Ошако, М. Басевич, Д. Янкевич // От классических методов генетики и селекции к ДНК-технологиям : материалы международной научной конференции, Гомель, 2–5 октября 2007 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; редкол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2007. – С. 110.

97. **Баранов, О. Ю.** Изучение нуклеотидной структуры селективных генов сосны обыкновенной / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов // Генетика и биотехнология на рубеже тысячелетий : материалы международной конференции, посвященной 45-летию основания Института генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, 25–29 октября 2010 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; редкол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2010. – С. 34.

98. **Баранов, О. Ю.** Разработка молекулярно-генетического диагностикума фитопатогенов лесных древесных видов / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, В. Е. Падутов // Биоиндустрия – 2011 : материалы междунар. выставки-конф. инновационных решений для воспроизводства, функционирования и целесообразного развития живых организмов и среды их обитания, Санкт-Петербург, 17–19 мая 2011 г. / РСПП, ОБР, Ленэкспо. – М., 2011. – С. 121.

99. Zvyagintsev, V. B. Pathogenic fungal diseases of branches of the ash in drying out plantations in Belarus / V. B. Zvyagintsev, **О. Yu. Baranov**, L. F. Melnik

// XVIII Symposium of Baltic Mycologists and Lichenologists Nordic Lichen Society : abstracts, Dubingiai, 19–23 September, 2011 / BMLNLS ; ed.: G. Adamonyte, J. Motiejunaite. – Vilnius, 2011. – P. 22.

100. Пантелеев, С. В. Изучение гомологии генов вирулентности и патогенности среди возбудителей грибных заболеваний лесных древесных пород / С. В. Пантелеев, **О. Ю. Баранов** // Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы : материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения академика Н. В. Турбина, Минск, 8–11 октября 2012 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; редкол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2012. – С. 167.

101. **Баранов, О. Ю.** Молекулярно-генетический анализ быстрорастущих форм ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов // Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы: материалы международной науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения академика Н.В. Турбина, Минск, 8–11 октября 2012 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси ; редкол.: А.В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2012. – С. 41.

102. Цитогенетические и молекулярно-генетические особенности коллекции ценных генотипов березы, длительно культивируемой в условиях *in vitro* / О. С. Машкина, Т. М. Табацкая, **О. Ю. Баранов**, Е. А. Зеленина // Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология : материалы X междунар. конф., Казань, 14–16 октября 2013 г. / ФГБУН Казанский институт биохимии и биофизики Казанского научного центра РАН ; редкол.: Е.А. Гумерова [и др.]. – Казань, 2013. – С. 301.

103. Подбор условий для получения полиплоидных форм лесных лиственных пород в культуре *in vitro* / А. Б. Азарова, В. Г. Лебедев, **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, К. А. Шестибратов / Клеточная биология и биотехнология растений : междунар. науч.-практ. конф., Минск, 13–15 февраля 2013 г. : тез. докл. / БГУ ; редкол.: В. В. Демидчик [и др.]. – Минск, 2013. – С. 223.

104. Шишкина, О. К. Митохондриальная ДНК как маркер генетического и географического происхождения репродуктивного материала / О. К. Шишкина, М. А. Завистяева, **О. Ю. Баранов** // Молекулярная генетика в практике лесного хозяйства : состояние, проблемы и перспективы применения : междунар. совещ.-сем., Москва, 28–29 мая 2014 г. : тез. докладов / Рослесозащита. – Пушкино, 2014. – С. 36–38.

105. Болезни сеянцев хвойных пород в лесных питомниках Беларуси / В. А. Ярмолевич, **О. Ю. Баранов**, Н. Г. Дишук, М. О. Середич, С. В. Пантелеев // Вредители и болезни древесных растений России : материалы междунар. конф. VIII чтения памяти О. А. Катаева, Санкт-

Петербург, 18–20 ноября 2014 г. / СПбГЛТУ ; под. ред.: Д. Л. Мусолин, А. В. Селиховкин. – Санкт-Петербург, 2014. – С. 101.

106. **Баранов, О. Ю.** Использование высокоповторяющихся последовательностей ДНК для разработки диагностических маркеров (на примере результатов секвенирования генома *Phoma* sp.1) / **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев // Биотехнология: состояние и перспективы развития: материалы VIII Московского международного конгресса, Москва, 17–20 марта 2015 г. / РХТУ им. Д.И. Менделеева, Экспо-биохим-технологии. – М., 2015. – С. 157.

107. cpSSR based breeding zones for Scots pine in Lithuania / D. Kavaliauskas, **О. Varanov** [et al.] // Forest Tree Breeding : proceedings 2014 IUFRO conference, Prague, 25–29 August 2014 / IUFRO ; ed.: M. Lstiburek. – Prague, 2015. – P. 71.

108. **Баранов, О. Ю.** Оценка уровня генетической изменчивости полусибсовых семей сосны обыкновенной и березы повислой с различной степенью экологической пластичности признаков / **О. Ю. Баранов**, В. Балюцкас, А. Юшкаускайте / Лесное хозяйство : 80 научно-техн. конференция профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов БГТУ (с международным участием), Минск, 1–12 февраля 2016 г. : тезисы / БГТУ ; редкол.: И. М. Жарский [и др.]. – Минск, 2016. – С. 45.

109. Рубель, И. Э. Молекулярно-генетический анализ вирусоподобных элементов в геноме хвойных / И. Э. Рубель, **О. Ю. Баранов**, С. В. Пантелеев, О. А. Разумова, В. А. Гущин, В. В. Макаров // Лесное хозяйство : 80 научно-техн. конференция профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов БГТУ (с международным участием), Минск, 1–12 февраля 2016 г. : тезисы / БГТУ ; редкол.: И. М. Жарский [и др.]. – Минск, 2016. – С. 83.

110. **Баранов, О. Ю.** Использование данных высокопроизводительного секвенирования для оценки генетико-таксономических взаимоотношений микромицетов / **О. Ю. Баранов** // Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы : материалы 3 международной научной конференции, посвященной 115-летию со дня рождения академика А. Р. Жебрака, Минск, 23–25 ноября 2016 г. / Институт генетики и цитологии ; редкол.: А. В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2016. – С. 15.

Учебно-методическое пособие

111. Основы молекулярно-генетического анализа: лабораторный практикум / **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, Е. Ю. Иванцова, О. В. Поворова. – Могилев : УО «МГУ им. А.А. Кулешова», 2011. – 44 с.

Рекомендации

112. Рекомендации по генетической инвентаризации объектов лесосеменной базы и их использованию / А. И. Ковалевич, В. Е. Падутов, **О. Ю. Баранов**, С. И. Ивановская, Д. И. Каган : утв. М-вом лесного хозяйства Респ. Беларусь 06.03.12 : введ. 01.05.12. – Минск : Белгипролес, 2012. – 50 с.

Патент

113. Способ идентификации доминирующих видов фитопатогенов лесных древесных видов : пат. ВУ 21100 / М. Я. Острикова, **О. Ю. Баранов**, В. Е. Падутов, С. В. Пантелеев. – Опубл. 10.03.2017.

РЕЗЮМЕ

Баранов Олег Юрьевич

Генетические механизмы коэволюции в системе «хозяин–паразит» (на примере древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов Беларуси)

Ключевые слова: генетическая изменчивость, молекулярно-генетические маркеры, лесные древесные растения, фитопатогенные грибы, популяционно-генетическая структура, видообразовательные процессы, генетико-таксономический анализ, метагеномы сообществ микромицетов.

Цель работы: целью исследований являлась сравнительная генетическая оценка процессов и механизмов формирования внутри- и межвидовой изменчивости лесных древесных растений и фитопатогенных грибов.

Методы исследования: методы RAPD-, SSR-, EST-анализа, секвенирования, биоинформационный анализ геномных данных.

Полученные результаты и их новизна. Проведена сравнительная оценка формирования внутри- и межвидовой генетической изменчивости лесных древесных растений и фитопатогенных грибов. Показано, что в основе формирования популяционно-генетической структуры лесных древесных растений и фитопатогенных грибов выступают биологические особенности данных групп организмов, среди которых можно выделить основные: продолжительность жизненного цикла, характер экологической ниши, системы размножения и тип жизненной формы – что обуславливает специфику генетической и генотипической структуры, а также направленность генетических процессов. На основании генетического анализа различных таксонов установлено, что видообразование лесных древесных растений и фитопатогенных микромицетов характеризуется сходством перечня основных действующих факторов, но отличается механизмами, направленностью и интенсивностью протекающих микроэволюционных процессов.

Рекомендации по использованию: молекулярные методы идентификации хозяйственно-ценных генов и генотипов лесных древесных растений рекомендуется использовать в селекционном процессе для создания плантаций целевого назначения. Методы оценки генетической структуры популяций древесных видов рекомендуется использовать для проведения генетической инвентаризации объектов лесосеменной базы, в учебном процессе ВУЗов.

Методы ДНК-диагностики и идентификации микромицетов рекомендуется использовать при проведении фитопатологического анализа древесных видов с целью своевременной разработки, оптимизации и проведения санитарно-профилактических и защитных мероприятий.

Область применения: лесное хозяйство, охрана природы, учебный процесс.

РЭЗІЮМЭ
Баранаў Алег Юр'евіч

**Генетычныя механізмы каэвалюцыі ў сістэме
«гаспадар-паразіт» (на прыкладзе драўняных раслін і фітапатагенных
грыбоў лясных цэнозаў Беларусі)**

Ключавыя словы: генетычная зменлівасць, малекулярна-генетычныя маркеры, лясныя драўняныя расліны, фітапатагенныя грыбы, папуляцыйна-генетычная структура, відаўтваральныя працэсы, генетыка-таксанамічны аналіз, метагеномы супольнасцяў мікраміцэтаў.

Мэта працы: мэтай даследаванняў з'яўлялася параўнальная генетычная адзнака працэсаў і механізмаў фарміравання ўнутры- і міжвідавай зменлівасці лясных драўняных раслін і фітапатагенных грыбоў.

Метады даследавання: метады RAPD-, SSR-, EST-аналізу, секвеніраванне, біяінфармацыйны аналіз геномных дадзеных.

Атрыманыя вынікі і іх навізна. Праведзена параўнальная адзнака фарміравання ўнутры- і міжвідавай генетычнай зменлівасці лясных драўняных раслін і фітапатагенных грыбоў. Паказана, што ў аснове фарміравання папуляцыйна-генетычнай структуры лясных драўняных раслін і фітапатагенных грыбоў выступаюць біялагічныя асаблівасці дадзеных груп арганізмаў, сярод якіх можна вылучыць асноўныя: працягласць жыццёвага цыклу, характар экалагічнай нішы, сістэмы размнажэння і тып жыццёвай формы, што абумоўлівае спецыфіку генетычнай і генатыпічнай структуры, а таксама накіраванасць генетычных працэсаў. На падставе генетычнага аналізу розных таксонаў устаноўлена, што відаўтварэнне лясных драўняных раслін і фітапатагенных мікраміцэтаў характарызуецца падабенствам пераліку асноўных дзеючых фактараў, але адрозніваецца механізмамі, скіраванасцю і інтэнсіўнасцю мікраэвалюцыйных працэсаў.

Рэкамендацыі па выкарыстанні: малекулярныя метады ідэнтыфікацыі гаспадарча-каштоўных генаў і генатыпаў лясных драўняных раслін рэкамендуецца выкарыстоўваць у селекцыйным працэсе для стварэння плантацый мэтавага прызначэння. Метады ацэнкі генетычнай структуры папуляцый драўняных відаў рэкамендуецца выкарыстоўваць для правядзення генетычнай інвентарызацыі аб'ектаў лесанасеннай базы, у навучальным працэсе ВНУ.

Метады ДНК-дыягностыкі і ідэнтыфікацыі мікраміцэтаў рэкамендуецца выкарыстоўваць пры правядзенні фітапаталагічнага аналізу драўняных відаў з мэтай своечасовай распрацоўкі, аптымізацыі і правядзення санітарна-прафілактычных і ахоўных мерапрыемстваў.

Галіна ўжывання: лясная гаспадарка, ахова прыроды, адукацыя.

SUMMARY

Oleg Yu. Baranov

Genetic mechanisms of coevolution in the «host-parasite» system (on the example of woody plants and phytopathogenic fungi of the forest cenoses of Belarus)

Keywords: genetic variation, molecular genetic markers, forest woody plant, plant pathogenic fungi, population genetic structure, speciation processes, genetics, taxonomic analysis, metagenome of micromycetes community.

Objective: the purpose of the study was a relatively genetic evaluation processes and mechanisms of intra- and interspecific variability of forest woody plants and plant pathogenic fungi.

Methods of research: methods RAPD-, SSR-, EST-assay, sequencing, bioinformatic analysis of genomic data.

The results of the study and their novelty. A comparative evaluation of the formation of intra- and interspecific genetic variability of forest woody plants and plant pathogenic fungi was performed. It is shown that the basis for the formation of population genetic structure of forest woody plants and plant pathogenic fungi are the biological characteristics of these groups of organisms, among which are the main: the duration of the life cycle, the nature of ecological niches, the system reproduction and type of life form - that determines the specificity of genetic and genotypic structure and orientation of genetic processes. Molecular genetic analysis of different taxa showed, that speciation of forest woody plants and phytopathogenic micromycetes is characterized by a similarity of the main operating factors, but is distinguished by the mechanisms, direction and intensity of the ongoing microevolutionary processes.

Recommendation for use. Molecular methods for identification of economically valuable genes and genotypes of forest woody plants is recommended to use in the selection process for the purpose of creating plantations. Methods of assessment of the genetic structure of populations of tree species are recommended for carrying out genetic inventory of seed base, in the educational process of universities.

DNA diagnostics and identification micromycetes methods recommended for use during the phytopathological analysis of tree species to the timely development, optimization and the provision of sanitation and protection activities.

Field of application: forestry, environmental protection, education

АВТОРЕФЕРАТ

Баранов О.Ю.

Генетические механизмы коэволюции в системе «хозяин–паразит» (на примере древесных растений и фитопатогенных грибов лесных ценозов Беларуси)

Подписано в печать 13.11.2017 Формат 60x84_{1/16} Бумага офсетная
Гарнитура Roman Печать цифровая Усл.печ.л. 3,5 Уч.изд.л. 3,8
Тираж 60 экз. Заказ № 2493

ИООО «Право и экономика» 220072 Минск Сурганова 1, корп. 2
Тел. 284 18 66, 8 029 684 18 66

E-mail: pravo-v@tut.by; pravo642@gmail.com Отпечатано на издательской системе

KONICA MINOLTA в ИООО «Право и экономика»
Свидетельство о государственной регистрации издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий, выданное
Министерством информации Республики Беларусь 17 февраля 2014 г.
в качестве издателя печатных изданий за № 1/185