

УДК 575: 574

Ландшафтная геномика (краткий обзор)

Г. Н. Челомина

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, Российская Федерация, 690022
E-mail: chelomina@ibss.dvo.ru*

Аннотация. Ландшафтная геномика – это новая развивающаяся область исследований, фокусирующаяся на выявлении факторов окружающей среды, формирующих адаптивную генетическую изменчивость, и вариантов генов, которые определяют локальную адаптацию. В обзоре кратко изложены основные принципы и подходы ландшафтной геномики, базирующиеся на современных методах высокопроизводительного геномного секвенирования и экологических данных. Приведены примеры использования ландшафтной геномики для оценки нейтральной и адаптивной изменчивости генома и лучшего понимания эволюционных процессов в популяциях растений и животных, а также распространения и динамики патогенов в гетерогенной среде, прогнозирования изменений ареалов в условиях изменения климата, эффективного управления и сохранения биоразнообразия, восстановления экологического здоровья природных и антропогенных ландшафтов.

Ключевые слова: ландшафтная геномика, экология, адаптация, биоразнообразие.

Landscape genomics (short review)

G. N. Chelomina

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences
Vladivostok, Russian Federation, 690022
E-mail: chelomina@ibss.dvo.ru*

Abstract. Landscape genomics is an emerging field of research. It focuses on identifying environmental factors that shape adaptive genetic variability and gene variants that drive local adaptation. This review summarizes basic principles and approaches of landscape genomics based on modern high-throughput genomic sequencing and environmental data methods. The review presents examples of using landscape genomics for assessing neutral and adaptive variability of the genome and a better understanding of evolutionary processes in populations of plants and animals, as well as understanding distribution and dynamics of pathogens in a heterogeneous environment. Other examples include predicting habitat shifts in a changing climate, effective management and conservation of biodiversity, and environmental health restoration in natural and anthropogenic landscapes.

Keywords: landscape genomics, ecology, adaptation, biodiversity

Введение

Геномика — быстро развивающаяся и чрезвычайно многообещающая область биологии, посвящённая изучению геномов и генов, которые определяют молекулярные структуры, функции и регуляции биологических организмов. Термин «геномика» был введён в 1986 году, а его появление в качестве биотехнологического инструмента тесно связано с началом полно-геномного секвенированием (Whole Genome Sequencing, WGS) живых организмов в рамках Международного проекта «Геном человека», стартовавшего в 1990 году. Значительный прогресс в технологии секвенирования (появление методов секвенирования второго – next generation sequencing, NGS, и третьего – next-next generation sequencing, NNGS, поколения), а также в сборке геномов стимулировал большой интерес к геномным исследованиям. В результате было создано множество новых международных проектов по изучению полных геномов различных организмов, сформированы новые направления исследований, включая ландшафтную геномику, позволяющую ответить на различные теоретические и практические вопросы о видах и их взаимодействиях с окружающей средой.

Ландшафтная геномика является относительно новой ветвью геномики, производной от популяционной геномики, которая объединяет некоторые аспекты популяционной и ландшафтной генетики и ландшафтной экологии. Ландшафтная геномика направлена на выявление изменений в геномах природных популяций, возникающих непосредственно в результате воздействия местных факторов окружающей среды, и вариантов генов, определяющих локальную адаптацию. В отличие от классических генетических исследований ландшафтная геномика использует множество генов и генных локусов для одновременного мониторинга и обнаружения более тонких форм генетической изменчивости, фокусируясь на адаптивных маркерах (Rellstab et al. 2015; Li et al. 2017). Другими словами, ландшафтная геномика включает «использование геномных технологий для изучения нейтральной и адаптивной изменчивости в масштабах всего генома экологически разнообразных популяций в гетерогенных ландшафтах для решения новых или ранее трудноразрешимых вопросов, таких как прогнозирование адаптивной способности при изменении окружающей среды» (Grummer et al. 2019).

Структура и подходы ландшафтной геномики

Подобно другим исследованиям популяционной геномики ландшафтная геномика основана на современных подходах высокопроизводительного секвенирования и часто использует так называемое «Reduced Representation Sequencing (RRS)» или секвенирование с сокращённым представлением (Luikart et al. 2018). Такая технология позволяет использовать массовое параллельное секвенирование для обнаружения и генотипирования тысяч локусов

одинокного нуклеотидного полиморфизма (single nucleotide polymorphism, SNP) у сотен особей одновременно и не требует полно-геномных данных. В RRS часто используются три подхода: 1) секвенирование ДНК, связанной с сайтами рестрикции (Restriction-site Associated DNA sequencing, RADseq); 2) целевой захват последовательности, позволяющий секвенировать любую область генома; 3) технология, основанная на гибридизации на микрочипах (Diversity Arrays Technology, DArT), которая может обнаруживать и типировать вариации ДНК в нескольких сотнях геномных локусов параллельно, не полагаясь на информацию о последовательности (Luikart et al. 2018).

В зависимости от цели исследования и типа генетических данных различают так называемую «нейтральную» и «адаптивную» ландшафтную геномику (Luikart et al. 2018; Balkenhol et al. 2017). Геномика нейтрального ландшафта основана на нейтральных генетических данных и фокусируется на процессах потока и дрейфа генов, изучая влияние окружающей среды на генетическую структуру популяций. Она включает в себя проверку четырёх основных ландшафтных гипотез: 1) изоляция расстоянием (Isolation-by-Distance, IBD), т. е. как географические расстояния влияют на поток генов; 2) изоляция барьерами (Isolation-by-Barrier, IBB), т.е. каково влияние географических барьеров на поток генов; 3) изоляция посредством сопротивления (Isolation-by-Resistance, IBR), т. е. неоднородное сопротивление ландшафтной матрицы движению и потоку генов; 4) изоляция окружающей средой (Isolation-by-Environment, IBE), т. е. зависимость генетической дифференциации образцов от различий в их среде обитания (Balkenhol et al. 2017). Статистическая увязка данных нейтральной геномики осуществляется различными методами, основанными на специальных аналитических подходах (Balkenhol, Fortin, 2016; Wagner, Fortin 2016; Balkenhol et al. 2017).

Адаптивная ландшафтная геномика сначала идентифицирует локусы или геномные регионы, находящиеся в процессе отбора, а затем связывает эти адаптивные генетические данные с неоднородностью окружающей среды. Для достижения поставленных целей выделяют несколько подходов (Balkenhol et al. 2017; Storfer et al. 2016): 1) корреляционный (Environment Association Analysis, EAA); основан на выявлении выбросов (адаптивных локусов) и/или анализе ассоциации с окружающей средой; требует данные о нейтральной генетической структуре популяций; 2) фенотипический, основанный на локусах качественных признаков (Qualitative Trait Loci, QTL) или анализе ассоциации всего генома (Genome-Wide Association Study, GWAS); 3) использование генов-кандидатов, что основано на информации, доступной для модельных видов с известными адаптивными генами или областями генома; 4) экзомный или транскриптомный подход, основанный на экзомах или транскриптомах (в реальном исследовании ландшафтной геномики ещё не применялся). Для количественной оценки уровня пространственной зависимости в распределении

генотипов были разработаны высокопроизводительные вычислительные методы, такие как, например, Samβada, позволяющий измерять глобальную пространственную автокорреляцию по всему набору данных (Balkenhol et al. 2017; Duruz et al. 2019).

Предметом изучения ландшафтной геномики служат как отдельные виды, так и группы видов, или сообщества наземных и водных экосистем. Ландшафтная геномика, нейтральная и адаптивная, применяется для решения большого разнообразия проблем, и сфера её применения постоянно расширяется. Данные ландшафтной геномики полезны для сохранения и восстановления биоразнообразия, управления ценными видами, понимания системы паразит-хозяин, прогностических оценок последствий глобального изменения климата и урбанизации и т. п. (Glazko, Glazko 2010; Grummer et al. 2019; Fernandez et al. 2018; Luikart et al. 2018; Marti, Dodd 2018; Balkenhol et al. 2017; Tetushkin 2013; Waldvogel et al. 2019).

Применение ландшафтной геномики

Растения. Лесные деревья являются идеальными модельными организмами для иллюстрации возможностей ландшафтной геномики наземных экосистем. Леса являются центральным компонентом ландшафтной матрицы, они обеспечивают среду обитания для множества видов и имеют огромное экономическое значение. Поэтому необходимо понимать, какие факторы влияют на их долгосрочную стабильность, и какова связь между геномными и ландшафтными изменениями. Интересно, что согласно результатам нейтральной ландшафтной геномики, многие виды деревьев оказались устойчивыми к фрагментациям леса из-за высокого уровня потока пыльцы на большие расстояния; очевидно, это также способствовало постледниковой колонизации северных ландшафтов. В то же время, ландшафтная геномика выявила географические барьеры, ограничивающие поток генов, для ряда древесных видов (Balkenhol et al. 2017).

Исследование широко распространённого в Мексике высокогорного вида дуба *Quercus rugosa* Née (всего идентифицировано 5354 SNP, для 103 особей на 17 участках Транс-мексиканского вулканического пояса) позволило выявить 74 аномальных локуса, связанных с климатическими вариациями, обнаружить, что пространственные закономерности генетической изменчивости наиболее сильно связаны с сезонностью осадков и географическим расстоянием, и определить регионы, где будущие популяции *Q. rugosa* могут оказаться в опасности из-за ожидаемой высокой скорости изменения климата (Martins et al. 2018). Эти данные являются хорошей иллюстрацией того, как ландшафтный геномный подход может стать полезным инструментом для стратегий сохранения и управления ресурсами. Подходы ландшафтной геномики были использованы для изучения генетического фундамента, лежащего в основе локальной адаптации широко распространённой в Китае лапыны узкокрылой

Pterocarya stenoptera DC (семейство ореховые). В общей сложности выявили 801 кандидатный SNP, который достоверно коррелировал с различными факторами окружающей среды; в том числе были установлены гены-кандидаты, участвующие в адаптации к изменениям температуры, наличию воды и интенсивности света. Результаты исследования также показали, что естественный отбор во время местной адаптации внес свой вклад в успех выживания вида в гетерогенных условиях окружающей среды, но существенно не повлиял на генетическую структуру. Напротив, солнечная радиация во время развития плодов, сезонность температур, годовая температура, осадки и влажность воздуха внесли значительный вклад в адаптивную дивергенцию популяций *P. stenoptera*. В целом исследование дает важное представление о том, как виды растений адаптируются к разнородным экологическим нишам, а поскольку *P. stenoptera* является важным садовым растением, данные исследования могут быть полезны для его интродукции, выращивания, защиты и контроля (Li et al. 2020).

В настоящее время большинство существующих экосистем находится под угрозой антропогенной деградации и изменения климата. Поэтому особенно актуальным становится развитие и реализация стратегий восстановления, направленных на обеспечение устойчивости экосистем. Выбор наиболее подходящих источников семян для восстановления растительного покрова в сильно деградированных ландшафтах является одним из первых шагов в этом направлении. Стратегии поиска семян включают отбор локальных семян, которые, как полагают, высоко приспособлены к существующим местообитаниям, а также отбор генотипов, адаптированных для будущих условий (Rico 2020). Считается, что стратегии «прогнозирующего» восстановления, в которых используются семена с благоприятной адаптацией к будущему климату, являются многообещающими для практиков и способствующими долгосрочной устойчивости, тогда как местная адаптация может затруднять усилия по восстановлению (Shryock et al. 2021). Генотипирование в рамках ландшафтной геномики 760 растений из 64 популяций подорожника *Plantago ovata* Forsk пустыни Мохаве (США) выявило 184 потенциально адаптивных локуса, и доказательства того, что максимальная летняя температура может как ограничивать ареал *P. ovata*, так и стимулировать адаптивную дивергенцию в популяциях, подверженных воздействию более высоких температур. Согласно прогнозам, в пределах нынешнего ареала вида генотипы, адаптированные к теплу и засухе, к середине столетия испытают пятикратное расширение своей климатической ниши и могут иметь ключевые адаптации, чтобы выжить в условиях нового климата. Именно генотипы с расширением будущей среды обитания являются приоритетными для сбора семян (авторы исследования рекомендовали восемь зон переноса семян); для их поиска подходят регионы, подверженные быстрому изменению климата, где

локальные генотипы больше не являются предпочтительными (Shryock et al. 2021).

Адаптацию, миграцию и вымирание считают основными ответами видов на изменение климата, а генетическую изменчивость – сырьём для адаптации к новой среде (Chu et al. 2021). Принципы филогеографии и ландшафтной геномики были применены к эндемичному виду цветкового растения *Roscoea humeana* I. B. Balf. et W.W. Sm., произрастающего в горах Хэндуан (Китай). Для анализа генетической структуры, разнообразия и изменений в эффективном размере популяции с течением времени были использованы в общей сложности 5902 SNP. Согласно результатам, нынешняя генетическая структура и разнообразие *R. humeana* были сформированы четвертичными колебаниями климата и устойчивостью микрорефугиумов в горах Хэндуан. Будущее выживание вида возможно в рефугиумах, находящихся в пределах области с количеством осадков в самой тёплой четверти года выше 560 мм, причём местная адаптация к засухоустойчивости может быть полезной для будущих условий (Chu et al. 2021).

Хотя адаптация растений к условиям большой высоты давно привлекает внимание экологов и эволюционистов, генетические механизмы, лежащие в её основе, остаются плохо изученными. Некоторое представление о них дают исследования ландшафтной геномики сычуаньского тополя *Populus szechuanica* Schneid var. *tibetica* Schneid. Генотипирование и сравнение популяций тополя, распространенного на высоте 2000-3000 м горы Седжила на Цинхай-Тибетском плато (Китай), позволило чётко классифицировать две группы в соответствии с их высотным распределением. Обнаружен асимметричный поток генов от высокогорных к низинным популяциям, а также две «горячие» точки, одна из которых содержит четыре гена, связанных с высотной изменчивостью, а другая – десять генов, связанных с реакцией на солнечную радиацию (эти гены участвуют в устойчивости к абиотическим стрессам и регуляции репродуктивных процессов) (Zheng et al. 2020).

Животные. Гетерогенность ландшафта влияет на поток и миграцию генов, формируя в итоге генетическую структуру и изменчивость популяций, а понимание взаимодействия между ландшафтными переменными и генетической дифференциацией может прояснить, как создается, поддерживается и распространяется биоразнообразие (Chan, Brown 2019). Тропические Анды и меж-андские долины образованы крайне неоднородными ландшафтами, где виды подвергаются сильному влиянию отбора. На примере бесхвостых лягушек *Boana platanera* La Marca, Escalona, Castellanos, Rojas-Runjaic, Crawford, Señaris, Fouquet, Giaretta & Castroviejo-Fisher, 2021, обитающих на банановых деревьях, была проанализирована взаимосвязь между генетической и фенотипической дифференциацией, связанной с окружающей средой, и потенциальными факторами изоляции окружающей средой вдоль градиента высоты. Картина дифференциации генома оказалась существенно

связанной с температурой, при которой *B. platanera* демонстрирует значительные различия голоса и размера тела между популяциями низменностей теплой долины Магдалены и популяциями более прохладных и влажных тропических лесов на склонах Центральных Кордильер. Большая группа обнаруженных кандидатных локусов, связанных с колебаниями температуры, указывает на фенотипическую и геномную дифференциацию у *B. platanera*, распределённых по градиенту высот в тропических Андах Колумбии (Medina et al. 2021).

Популяции, находящегося под угрозой исчезновения каспийского полоза *Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789), по всему ареалу становятся все более разобщенными из-за изменения среды обитания. Анализ ландшафтной геномики, направленный на понимание динамики и адаптивного потенциала популяций, выявил 757 генотипов, коррелирующих с семью климатическими переменными. Причём оказалось, что колебания температуры от дня к ночи могут сильнее влиять на распространение и адаптацию этого вида по сравнению с температурными колебаниями от лета к зиме. Несмотря на выраженную генетическую изоляцию, среди популяций широко распространены генотипы, связанные с определёнными переменными окружающей среды, предполагая наличие во всех популяциях *D. caspius* соответствующего адаптивного потенциала, необходимого для выживания (Mahtani-Williams et al. 2020). Исследование островных популяций лис *Urocyon littoralis* (Baird, 1858) у побережья южной Калифорнии (США) показали, что общая геномная дифференциация популяций объясняется главным образом дрейфом или местной адаптацией (предположительно 3.3–6.6% локусов подлежат отбору). Однако значимых ассоциаций этих локусов и данных окружающей среды обнаружено не было, хотя геномная дифференциация по локусам-выбросам соответствовала характеру морфологического сходства (Funk et al. 2016). Используя ландшафтную геномику, исследовали процессы, управляющие популяционно-генетическими паттернами белогрудого поползня *Sitta carolinensis* Latham, 1790 (семейство поползневых) на небесных островах Мадрейского архипелага (США). Результаты выявили изоляцию окружающей средой и отсутствие изоляции расстоянием среди островных популяций вида. Кроме того, было обнаружено 79 локусов, предположительно находящихся в процессе отбора, причём семь из них совпадали с кодирующими регионами у зебровой амадины (птица семейства вьюрковых ткачиков). Выбранные локусы были сильно связаны с экстремальными климатическими условиями, т.е. максимальной температурой самого тёплого месяца и минимальным количеством осадков в самый засушливый месяц. Это первые результаты, предоставившие доказательства изоляции окружающей средой и отсутствие изоляции расстоянием у позвоночных островов Мадрейского архипелага, а

также свидетельства потенциальных адаптивных генетических вариаций (Manthey, Moyle 2015).

Глобальное изменение окружающей среды коренным образом влияет на экологические системы, и широко распространено мнение, что урбанизированные ландшафты представляют собой деградировавшую окружающую среду, несовместимую с дикой природой. Однако некоторые виды смогли успешно адаптироваться в этих условиях. Например, ландшафтная геномика выявила доказательства местной адаптации лесных лягушек к урбанизации: 37 из 344 генотипированных SNP были оценены как находящиеся под прямым отбором, а 12 из 37 локусов имели умеренную поддержку ассоциации с типом окружающей среды. Эти данные свидетельствуют о способности городских ландшафтов управлять эволюционными процессами, причём аборигенные виды, сохраняющиеся в городской среде, могут выиграть от местной адаптации к новым факторам отбора (Nomola et al. 2016).

Ландшафтная геномика даёт возможность оценить долгосрочную функциональную взаимосвязь (имеющую важное значение для поддержания здоровых популяций диких животных), связывая переменные среды с пространственными моделями геномной изменчивости, возникающими в результате передвижений животных и их брачного поведения. Известно, что фрагментация и утрата среды обитания происходит все чаще, существенно сокращая возможности передвижения высокоомобильных видов. Поэтому важным является понимание того, как естественная и антропогенная среда влияет на поток генов (LaCava et al. 2021). В качестве модели была охарактеризована генетическая структура и разнообразие мигрирующего оленя-мула *Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817), базирующаяся на анализе 4051 SNP у 406 особей из различных местообитаний штата Вайоминг (США). Определены три смешанные генетические группы *O. hemionus* и показано, что переменные среды, связанные с потоком генов, варьировали среди групп. В целом данные свидетельствуют о масштабных и региональных вариациях функциональной связи и о том, что антропогенные особенности ландшафта препятствуют взаимосвязи. Эта информация имеет несомненную ценность для планирования землепользования и природоохранных мероприятий (LaCava et al. 2021).

Водные экосистемы, особенно прибрежные, подвержены сильному антропогенному давлению и глобальным изменениям климата, что ставит под угрозу существование биологических сообществ. Для сохранения и управления биоразнообразием необходимо учитывать адаптивные способности видов, т. е. знать основные селективные силы, действующие на экосистемы и их возможное влияние на эволюционный потенциал популяций и видов (Nielsen et al. 2020). На формирование генетических (как по нейтральным, так и по адаптивным маркерам) структур морских популяций влияют такие факторы, как течения, градиенты температур, солёности и кислорода, особенно в прибрежных

акваториях. В рамках морской ландшафтной геномики сравнивали предполагаемые экологические факторы отбора у трёх симпатрических видов южноафриканских морских беспозвоночных с контрастными экологией и историей жизни: морского ежа *Parechinus angulosus* (Leske, 1778), берегового краба *Cyclograpsus punctatus* H. Milne-Edwards, 1837 и морской улитки *Scutellastra granularis* (Linneus, 1758). Из трёх видов только моллюск продемонстрировал значительную изоляцию расстоянием и изоляцию окружающей средой, обусловленную температурой поверхности моря, в то время как солёность морской поверхности и диапазон температуры воздуха сильнее коррелировали с геномной изменчивостью краба и ежа. Причём на графике распределения частот аллелей локусы-выбросы вносили вклад в два кластера (Восточного и Западного побережья) только у *S. granularis* и *P. angulosus*. Эти данные предполагают, что для прогнозирования эволюционных закономерностей лучшими предикторами являются специфические для вида требования к среде обитания и реакции на экологические стрессы, а не сильные экологические градиенты в регионе. Безусловное достоинство данного исследования заключается в том, что оно базировалось на мульти модельном подходе (хотя результаты разных подходов отличались) и с использованием разных видов, что значительно повышает достоверность полученных результатов (Nielsen et al. 2020).

Система хозяин-патоген. Понимание того, как абиотические и биотические особенности окружающей среды влияют на перемещение паразитов, их хозяев и видов-переносчиков, имеет важное значение для борьбы с паразитарными болезнями. Пространственное распределение генетического разнообразия является результатом взаимодействий хозяин-переносчик-паразит. При этом, поток генов не только коррелирует с распространением эпидемиологически значимых признаков, таких как лекарственная устойчивость и вирулентность, но также регулирует местную адаптацию, появление новых фенотипов и их вторжение в незаражённые территории (Schwabl et al. 2017).

Экзотические патогены радикально изменили лиственные леса на востоке США, и многие виды оказались под угрозой исчезновения; поэтому понимание последствий экзотических болезней для местных лесов важно для эволюционной экологии и природоохранной биологии. Исследования популяционной генетики и ландшафтной геномики цветущего кизила *Cornus florida* L. выявили генетические признаки его адаптации к антракнозу – смертельно опасному заболеванию деревьев, вызываемому патогенным грибом *Discula destructiva* (Fr) Munk ex. H. Kern (1955). Некоторые из локусов (идентифицировано 68 локусов, предположительно находящихся в процессе отбора) показали резкое изменение частот аллелей, хотя генетическое разнообразие между популяциями поражённых и экологически здоровых

территорий существенно не отличалось и филогеографическая структура популяций была слабо выраженной (Pais et al. 2020). На основании полученных данных авторы рекомендуют, в частности, применять внедрение деревьев с ценными генами-кандидатами из экологически здоровых участков в поражённые участки, что также будет способствовать их сохранению *ex-situ* и размножению. Кроме того, они подчёркивают, что, хотя снижение генетического разнообразия в поражённых антракозом районах ещё не заметно, демографические изменения с последующим отбором могут привести к сокращению генетического разнообразия, и в конечном счёте стимулировать эволюцию генов вирулентности у *D. destructiva* для преодоления имеющихся местных адаптаций в организме хозяина, поскольку у патогена более короткое время генерации (Pais et al. 2020).

Триатомовые клопы *Mepraia spinolai* (Poerter, 1934) являются одним из основных природных переносчиков болезни Шагаса на юге Южной Америки, распространённой в трёх средиземноморских климатических эко-регионах Чили. В рамках ландшафтной геномики было проанализировано 2380 нейтральных SNP этого вида и обнаружена положительная связь генетического разнообразия паразита со средней зимней температурой и отрицательная связь со средней летней температурой и размером тела. Эти результаты указывают на факторы, которые могут повлиять на генетическое разнообразие *M. spinolai* и, следовательно, на эпидемиологическую ситуацию (Juan et al. 2021). У тетеревов 9 из 12 протестированных локусов показали значительную связь с паразитарной нагрузкой. Гены-кандидаты были предварительно выбраны на основе их связи с различными физиологическими функциями, включая регуляцию иммунных ответов, при инвазии желудочно-кишечными нематодами (Wenzel, Pierthney 2015). Эндосимбиотическая бактерия *Wolbachia* Hertig, 1936 подавляет способность к передаче арбовируса (арбовирусы способны вызывать у человека такие тяжёлые заболевания, как энцефалит, лихорадка Денге, жёлтая лихорадка) у комара *Aedes aegypti* (Linnaeus, 1762) и может распространяться через популяции диких комаров после их локальной интродукции. Однако недавние интродукции в Кэрнсе (Австралия) продемонстрировали более медленное, чем ожидалось, пространственное распространение бактерии. Использование аналитической структуры ландшафтной геномики и молекулярных анализов инфекции *Wolbachia* предоставило эмпирические доказательства трёх процессов, которые, по прогнозам, замедляют пространственное распространение бактерии через *Ae. aegypti*: барьеры (автомобильные магистрали) для расселения *Ae. aegypti*, более высокая частота распространения на большие расстояния (предполагают, что перемещение самок на большие расстояния может быть опосредовано транспортом) и потеря *Wolbachia* между поколениями. Такой подход ландшафтной геномики может быть применён и для других систем хозяин-симбионт, которые рассматриваются как кандидаты для биоконтроля (Schmidt et al. 2018).

Исследование паразитической бабочки голубянки алькон *Phengaris alcon* Denis & Schiffermüller, 1775 и двух её хозяев, муравья *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846 и горечавки болотной *Gentiana pneumonanthe* L., является одним из немногих примеров геномики ландшафтного сообщества. Самка бабочки откладывает яйца на бутоны горечавки, в которых они развиваются до гусениц, а далее переходят к муравьям, заставляя тех (при помощи химических сигналов) выращивать себя как собственное потомство. Эксперименты показали, что несмотря на то, что некоторая генетическая изменчивость между популяциями видов-хозяев может быть объяснена абиотическими переменными, существенные вариации в генетической структуре бабочки голубянки могут быть объяснены генетической структурой хозяина, причем ко-эволюционный отбор очевидно очень важен для синхронизации генетической структуры этой системы паразит-хозяин (De Kort et al. 2014).

Заключение

Таким образом, даже краткий обзор данных по ландшафтной геномике показывает, что ее потенциал огромен. Вместе с тем, разнообразие высокотехнологичных геномных подходов и сложных аналитических методов требует определенной компетенции для корректного проведения экспериментов и интерпретации данных. Очевидно, следует ожидать дальнейшего усовершенствования методической базы и расширения моделей исследования. Перспективным, например, представляется развитие ландшафтной геномики сообществ и сравнительной ландшафтной геномики, т. е. с одновременным исследованием нескольких видов. Однако уже сейчас ландшафтная геномика обеспечивает мощную основу для решения многих фундаментальных и прикладных задач в самых разных сферах.

References / Литература

Balkenhol N., Dudaniec R. Y., Krutovsky K. V. et al. 2017. Landscape genomics: understanding relationships between environmental heterogeneity and genomic characteristics of populations, in Rajora O. P. (ed.), *Population genomics: concepts, approaches and applications*. Springer. Pp. 261-322. https://doi.org/10.1007/13836_2017_2

Balkenhol N., Fortin M.-J. 2016. Basics of study design: sampling landscape heterogeneity and genetic variation for landscape genetic studies. In Balkenhol N., Cushman S., Storfer A., Waits L. (eds.) *Landscape genetics: concepts, methods, applications*. Wiley, West Sussex. Pp. 58–75.

Chan K. O., Brown R. M. 2019. Elucidating the drivers of genetic differentiation in Malaysian torrent frogs (Anura: Ranidae: *Amolops*): A landscape genomics approach. *Zool. J. Linn. Soc.* 190: 65–78.

Chu X., Gugger P. F., Li L., Zhao J.-L., Li Q.-J. 2021. Responses of an endemic species (*Roscoea humeana*) in the Hengduan Mountains to climate change. *Divers. Distrib.* 27(11): 2231–2244. <https://doi.org/10.1111/ddi.13397>

De Kort H., Vandepitte K., Bruun H. H., Closset-Kopp D., Honnay O., Mergeay J. 2014. Landscape genomics and a common garden trial reveal adaptive differentiation to temperature across Europe in the tree species, *Alnus glutinosa*. *Mol. Ecol.* 23: 4709–4721.

Duruz S., Sevane N., Selmoni O., Vajana E., Leempoel K., Stucki S., Joost S. 2019. Rapid identification and interpretation of gene-environment associations using the new r.sambada landscape genomics pipeline. *Mol. Ecol. Res.* 19: 1355–1365.

Fernandez I., Marti A., Dodd R. S. 2018. Using CRISPR as a Gene Editing Tool for Validating Adaptive Gene Function in Tree Landscape Genomics. *Front. Ecol. Evol.* 6: 76.

Funk W. C., Lovich R. E., Hohenlohe P. A. et al. 2016. Adaptive divergence despite strong genetic drift: genomic analysis of the evolutionary mechanisms causing genetic differentiation in the island fox (*Urocyon littoralis*). *Mol. Ecol.* 25: 2176–2194.

Glazko V. I., Glazko T. T. 2010. Landscape genomics. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy.* 5: 130–143. [In Russian]. (Глазко В. И., Глазко Т. Т. Ландшафтная геномика // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2010. №5. С. 130–143).

Grummer J. A., Behergary L. B., Bernatchez L. et al. 2019. Aquatic landscape genomics and environmental effects on genetic variation. *Trends Ecol. Evol.* 34: 1–14.

Gugger P. F., Fitz-Gibbon S. T., Albarrán-Lara A., Wright J. W., Sork V. L. 2021. Landscape genomics of *Quercus lobata* reveals genes involved in local climate adaptation at multiple spatial scales. *Mol. Ecol.* 30: 406–423.

Homola J. J., Loftin C. S., Cammen K. M. et al. 2016. Replicated landscape genomics identifies evidence of local adaptation to urbanization in wood frogs. *J. Hered.* 110: 707–719.

Jia K., Zhao W., Maier P. A. et al. 2020. Landscape genomics predicts climate change-related genetic offset for the widespread *Platyclusus orientalis* (Cupressaceae). *Evol. Appl.* 13: 665–676.

Juan E. S., Araya-Donoso R., Véliz D., Nicol Quiroga N., Botto-Mahan C. 2021. Genetic diversity in a restricted-dispersal kissing bug: The centre–periphery hypothesis halfway. *Mol. Ecol.* 30 (19): 4660–4672. <https://doi.org/10.1111/mec.16093>

LaCava M. E. F., Gagne R. B., Gustafson K. D., Oyler-McCance S., Monteith K. L., Sawyer H., Kauffman M. J., Thiele D. J., Ernest H. B. 2021. Functional connectivity in a continuously distributed, migratory species as revealed by landscape genomics. *Ecography.* 47: 987–999.

Li L. F., Cushman S. A., He Y. X., Ma X. F., Ge X. J., Li J. X., Qian Z. H., Li Y. 2020. Landscape genomics reveals genetic evidence of the local adaptation in a widespread woody species, the Chinese wingnut (*Pterocarya stenoptera* C. DC). *J. Syst. Evol.* 10.1111/jse.12699

Li Y., Zhang X-X., Mao R-L. et al. 2017. Ten Years of Landscape Genomics: Challenges and Opportunities *Front. Plant. Sci.* 8: 2136.

Luikart G., Kardos M., Hand B. K., Rajora O. P., Aitken S. N., Hohenlohe P. A. 2018. Population genomics: advancing understanding of nature. In O. P. Rajora (eds.). *Population Genomic.* Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/13836_2018_60

Mahtani-Williams S., Fulton W., Desvars-Larrive A. et al. 2020. Landscape genomics of a widely distributed snake, *Dolichophus caspius* (Gmelin, 1789) across Eastern Europe and Western Asia. *Genes.* 11: 1218.

Manthey J. D., Moyle R. G. 2015. Isolation by environment in White-breasted Nuthatches (*Sitta carolinensis*) of the Madrean Archipelago sky islands: A landscape genomics approach. *Mol. Ecol.* 24: 3628–3638.

Martins K., Gugger P. F., Llanderal-Mendoza J., Gonzalez-Rodriguez A., Fitz-Gibbon S. T., Zhao J. L., Rodriguez-Correa H., Oyama K., Sork V. L. 2018. Landscape genomics provides evidence of climate-associated genetic variation in Mexican populations of *Quercus rugosa*. *Evol. Appl.* 11: 1842–1858.

Medina R., Wogan G. O. U., Bi K., Termignoni-García F., Bernal M. H., Jaramillo-Correa J. P., Wang I. J., Vázquez-Domínguez E. 2021. Phenotypic and genomic diversification with isolation by environment along elevational gradients in a neotropical treefrog. *Mol. Ecol.* 00: 1-15. <https://doi.org/10.1111/mec.16035>

Nielsen E. S., Henriques R., Beger M., Toonen R., von der Heyden S. 2020. Multi-model seascape genomics identifies distinct environmental drivers of selection among sympatric marine species. *BMC Evol. Biol.* 20: 121.

Pais A. L., Whetten R. W., Xiang Q. Y. 2020. Population structure, landscape genomics, and genetic signatures of adaptation to exotic disease pressure in *Cornus florida* L. Insights from GWAS and GBS data. *J. Syst. Evol.* 58: 546–570.

Rellstab, C., Gugerli, F., Eckert, A. J., Hancock, A. M., Holderegger, R. 2015. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Mol. Ecol.* 24: 4348–4370.

Rico, Y. 2020. A comprehensive landscape genomics approach for seed sourcing strategies in landscapes under varying degrees of habitat disturbance. *Mol. Ecol. Res.* DOI: 10.1111/1755-0998.13237

Schmidt T. L., Filipović I., Hoffmann A. A., Rašić G. 2018. Fine-scale landscape genomics helps explain the slow spatial spread of *Wolbachia* through the *Aedes aegypti* population in Cairns, Australia. *Heredity* 120: 386–395.

Schwabl P., Llewellyn S., Landguth E. L. et al. 2017. Prediction and prevention of parasitic diseases using a landscape genomics framework. *Trends Parasitol.* 33: 264–275.

Shryock D. F., Washburn L. K., DeFalco L. A., Esque T. C. 2021. Harnessing landscape genomics to identify future-climate resilient genotypes in a desert annual. *Mol. Ecol.* 30: 698–717.

Tetushkin E. Ya. 2013. Landscape and Ecological Genomics. *Genetika* 49(10): 1133–1148. [In Russian] (Тетушкин Е. Я. Ландшафтная и экологическая геномика // Генетика. 2013. Т. 49. №10. С. 1133–1148).

Wagne, H. H., Forti, M. J. 2016. Basics of spatial data analysis: linking landscape and genetic data for landscape genetic studies. In Balkenhol N, Cushman S, Storfer A, Waits L, editors. *Landscape genetics: concepts, methods, applications*. West Sussex, Wiley. Pp. 77–98.

Zheng C., Tan L., Sang M., Ye M., Wu R. 2020. Genetic adaptation of Tibetan poplar (*Populus szechuanica* var. *tibetica*) to high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecol. Evol.* 10: 10974–10985.

Storfer A., Antolin M. F., Manel S. et al. 2016. Genomic approaches in landscape genetics. In Balkenhol N., Cushman S., Storfer A., Waits L.(eds.) *Landscape genetics: concepts, methods, applications*. West Sussex. Wiley. Pp. 249–164.

Waldvogel A-M., Feldmeyer B., Rolshausen G. et al. 2020. Evolutionary genomics can improve prediction of species' responses to climate change. *Evol. Lett.* 4: 4–18.

Wenzel M. A., Piertney S. B. 2015. Digging for gold nuggets: uncovering novel candidate genes for variation in gastrointestinal nematode burden in a wild bird species. *J. Evol. Biol.* 28: 807–825.