

УДК: 575.113:575.8

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_2_6

<https://elibrary.ru/iunoxm>

Филогеномика (краткий обзор)

Галина Николаевна Челомина

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, 690022, Российская Федерация*

E-mail: chelomina@ibss.dvo.ru

Получена 10 мая 2023 г., принята к публикации 25 мая 2023 г.

Аннотация. Филогеномика охватывает разные области исследований на стыке молекулярной и эволюционной биологии и в широком смысле может рассматриваться как наука о реконструкции жизни на Земле. В данной работе сделан краткий обзор достижений филогеномики, включая историческую справку, подходы и методы исследования, а также конкретные примеры. Сфокусировано внимание на молекулярных филогениях (для разных таксономических уровней, от глобального древа эукариот до отдельного семейства или рода), эволюционной адаптации видов (например, к жизни на суше, к хищническому, дневному и ночному образу жизни), происхождении и эволюции новшеств (приспособлений, таких как паутинные сферы, устьица, акустические коммуникации), а также горизонтальном переносе генов у животных и растений.

Ключевые слова: геномика, эволюция, горизонтальный перенос генов.

Phylogenomics (short review)

Galina N. Chelomina

*Federal Scientific Center of the Far East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation*

E-mail: chelomina@ibss.dvo.ru

Received 10 May 2023; accepted 25 May 2023

Abstract. Phylogenomics covers various areas of research at the intersection of molecular and evolutionary biology, and in a broad sense can be considered as the science of the reconstruction of life on Earth. This paper provides a brief overview of the achievements of phylogenomics, including historical background, research approaches and methods, and specific examples, focusing on molecular phylogenies (for different taxonomic levels, from the global tree of eukaryotes to a single family or genus), evolutionary adaptation of species (for example, to life on land, to a predatory, daytime and nocturnal lifestyle), origin and evolution of innovations (such as arachnoid spheres, stomata, acoustic communications), and also horizontal gene transfer in animals and plants.

Key words: genomics, evolution, horizontal gene transfer.

Введение

Опирающаяся на методы сравнительного анализа геномов и эволюционный подход филогеномика может рассматриваться как самостоятельная ветвь сравнительной (эволюционной) геномики. Филогеномика охватывает несколько областей исследований на стыке молекулярной и эволюционной биологии, преследуя две основные цели: установить филогенетические отношения между таксонами и получить представления о механизмах молекулярной эволюции (1), а также определить предполагаемые функции последовательностей ДНК (или белков), опираясь на данные филогенетических сравнений (2) (Young, Gillung 2020). В глобальном масштабе филогеномика – это наука о реконструкции эволюционной истории жизни на Земле. Термин «филогеномика» был предложен Дж. Эйзенем и первоначально предназначался для обозначения исследований в области предсказания функции генов у бактерий (Eisen et al. 1997), но вскоре его стали использовать в филогенетическом контексте (O'Brien, Stanyon 1999).

Возможность получать данные о последовательностях в масштабе генома (чему способствовало удешевление методов полногеномного секвенирования) произвела революцию в биологии и обеспечила переход от филогенетики (оперирующей одним или несколькими генами) к более эффективной филогеномике с новым, более мощным вычислительным обеспечением для обработки и визуализации данных. Хотя используемые в филогеномике маркёры с уменьшенным представлением часто составляют менее 5% генома, они обеспечивают получение надёжных данных высокого разрешения, которые необходимы для построения филогеномных гипотез (Burki et al. 2008; Young, Gillung 2020; Carter et al. 2023). В частности, в качестве маркёров могут использоваться ультраконсервативные элементы (UltraConserved Elements, UCE, включая генетически изменчивые фланкирующие области; впервые описаны как «молекулярные окаменелости»), закрепленные локусы гибридного обогащения (Anchored Hybrid Enrichment loci, АНЕ), консервативные неэкзонные элементы (Conserved NonExonic Elements, CNEE; отличаются от консервативных некодирующих элементов отсутствием последовательностей экзонов), нетранслируемые области (UnTranslated Regions, UTR), интроны, экзоны, полиморфизм одиночных нуклеотидов (Single Nucleotide Polymorphisms, SNP), анонимные области генома (RADseq; данный подход считали «самым важным научным прорывом» первого десятилетия 2000-х годов) и митохондриальной ДНК (мтДНК). Последний маркёр, как преимущество, имеет высокую скорость нуклеотидных замен и сохраняет высоко консервативную архитектурную структуру, однако размер генома составляет всего 14–20 тысяч пар нуклеотидов (т. п. н.). Разные маркёры и подходы имеют свои преимущества, ограничения и недостатки. Например, экзоны и подходы по захвату цели (UCE, АНЕ и CNEE) ориентированы на более глубокие временные масштабы; для групп с недавней радиацией больше подходят мтДНК и некодирующие области; RADseq не используется, если необходимо исследовать конкретные области генома; а SNP удобен для изучения демографии, филогеографии, эволюции генома и др. (Carter et al. 2023).

В целом, филогеномика включает: 1) прогнозирование функции генов (простой сравнительный анализ последовательностей может быть неэффективным, так как гены с разными функциями могут иметь похожие последовательности; в филогеномике функции неохарактеризованных генов предсказываются их филогенетическим положением по отношению к охарактеризованным генам); 2) выяснение эволюции семейств генов (например, сравнение геномов позволяет обнаруживать дубликации генов или геномов, что часто имеет большие эволюционные последствия); 3) предсказание и отслеживание горизонтального/латерального переноса генов (сравнение геномов позволяет установить, является ли сходство генов свидетельством их происхождения от общего предка или нет, в чём простой филогенетический анализ менее успешен); и 4) установление эволюционных отношений между таксонами (эффективные для близких видов филогенетические реконструкции, по данным отдельных генов, часто затруднены при сравнении отдалённых таксонов из-за горизонтального переноса генов, конвергенции и разных скоростей эволюции, а геномные данные позволяют успешно справляться с этими проблемами) (Eisen et al. 1997, 1998; O'Brien, Stanyon 1999; Burki et al. 2008; Young, Gillung 2020).

В настоящее время филогеномные исследования применяются в решении большого разнообразия научных и прикладных задач. Цель данного обзора – дать представление о филогеномике и её достижениях, сосредоточив внимание на молекулярных филогениях, эволюционной адаптации видов и приспособлений, а также горизонтальном переносе генов.

Филогенез

Молекулярные филогении. Ранние филогенетические исследования с использованием многолокусного анализа внесли большой вклад в понимание истории филогенеза и поставили под сомнение некоторые устоявшиеся представления о взаимоотношениях между разными группами растений и животных. Однако для решения ряда проблем они оказались бессильны. Развитие геномных технологий превратило область молекулярной филогенетики в более мощную и эффективную филогеномику, открывая новые и ранее невообразимые возможности для эволюционных исследований (Young, Gillung 2020). Например, филогения из 10 575 равномерно отобранных бактериальных и архейных геномов на основе полного набора из 381 маркера с использованием нескольких стратегий анализа данных дала новые представления о бактериальном и архейном древе жизни. Филогеномные деревья указали на значительно более тесную эволюционную близость между археями и бактериями, чем предыдущие оценки, опирающиеся на меньшее количество «основных» генов (Zhu et al. 2019).

Построение высоконадёжного глобального древа эукариот – одна из важнейших задач эволюционной биологии. Эволюция эукариот, которая привела к наблюдаемому сегодня разнообразию видов, началась более миллиарда лет назад, и воссоздать её чрезвычайно сложно. Чтобы исследовать раннюю эволюцию среди эукариотических супергрупп (к ним относятся Opisthokonta и Amoebozoa, Plantae/Archaeplastida, Excavata, Chromalveolata и Rhizaria), был собран обширный набор данных (65 видов, 135 генов, представляющих 31 921 аминокислоту), анализ которого показал, что с высокой степенью вероятности эукариот можно разделить на две монофилетические мегагруппы и несколько менее разнообразных линий (Burki et al. 2008). Возросшие возможности филогеномики помогли разрешить отношения между супергруппами, обеспечили создание новых гипотез для более глубокого понимания древа эукариот, позволили разместить таксоны «сироты», которые не поддавались надлежащей классификации. В то же время, появились новые проблемы, и осталось несколько ключевых линий неизвестного эволюционного происхождения. Очевидно, что для полного решения древа эукариот потребуется продолжение исследований с интегративным подходом, сочетающим морфологию, филогенез одного гена и филогеномику. Авторы отмечают, что в дальнейшем необходима систематическая оценка распространённости горизонтального переноса генов (Horizontal Gene Transfer, HGT), способного (по мнению ряда исследователей) глобально влиять на эволюцию эукариот и как следствие – иметь самые негативные последствия для разрешающей способности филогеномики (Burki 2014).

Одним из примеров исследования филогенеза является филогеномная реконструкция древа жизни амфибий. Результаты этих исследований прояснили несколько спорных положений, «которые в сочетании с набором проверенных ископаемых калибровок подтверждают удивительно более раннюю временную шкалу диверсификации кроны и порядкового числа амфибий, чем сообщалось ранее» (Hime et al. 2021). В частности, помимо прочного установления отношений бесхвостых и хвостатых амфибий *Batrachia* в основании древа жизни земноводных, исследование также закрепило ряд важных отношений между линиями семейного уровня и внутри семейств. Подтверждены сестринские отношения между лягушками *Afrobatrachia* и *Natatanura*. Ожидается, что дальнейшие исследования по систематике амфибий будут сосредоточены на понимании основных движущих сил их диверсификации

в палеогене и неогене, способствующей радиации, последствия которой наблюдаются сегодня (Hime et al. 2021).

Хотя оценка филогенеза, как известно, сложна для изучения событий, которые происходили несколько сотен миллионов лет назад, филогеномные подходы предлагают новые методы изучения связей между древними линиями и способы оценки гипотез, которые являются ключевыми для эволюционной биологии. Реконструкция взаимоотношения одной из старейших ныне живущих ветвей членистоногих, жаброногих ракообразных, с использованием калейдоскопического подхода однозначно разрешило давно обсуждаемые отношения между существующими отрядами ветвистоусых Cladocera – водяными блохами (экологически значимая группа зоопланктона в глобальных водных и морских экосистемах). Филогеномный анализ подтвердил монофилию Cladocera наряду с обнаружением гомоплазии в их строении, а также выявил большие филогенетические расстояния между линиями с похожей экологической специализацией. Последнее предполагает независимую эволюцию в основных планах строения тела, например, у пелагических хищных отрядов Harporoda и Onychopoda (Gymnometra). Таким образом, полученные результаты поднимают новые вопросы о роли гомоплазии и быстрой радиации в диверсификации кладоцер и помогают исследовать эволюцию признаков с геномной точки зрения в функционально хорошо изученной древней группе членистоногих (Van Damme et al. 2022).

Palaeognathae представляют собой одну из двух основных линий современных птиц и включают летающих тинамных (Tinamiformes) и нелетающих бескилевых. Разрешение филогенетических отношений палеогнатов исторически считалось трудной задачей, и более ранние молекулярные филогении предполагают, что быструю древнюю диверсификацию могла сопровождать обширная неполная сортировка линий. Используя полногеномные наборы трёх типов некодирующих ядерных маркеров (в общей сложности 20 850 локусов и более 41 млн п. н.), была реконструирована полностью разрешённая топология, с помещением нанду как сестринского вида для киви и эму+казуар, и подтверждаемая паттернами вставок для ретроэлементов CR1. Вместе с тем анализ суперматриц объединённых данных позиционирует нанду как сестринский вид всех других палеогнатов, но эта альтернатива не имеет поддержки данными по ретроэлементам. Отличие наиболее распространённой топологии генного древа для каждого типа маркеров от древа вида указывает на существование «эмпирической зоны аномалий» у палеогнатов. Авторы подчеркивают, что не только высокая бутстреп поддержка, но также конгруэнтность между типами маркеров и подтверждение редких геномных изменений (таких как вставки ретропозонов), а также стратегии филогеномной подвыборки для оценки основного филогенетического сигнала важны для получения надёжных топологий (Cloutier et al. 2019).

Существующие виды отряда Crocodylia являются остатками древней линии крупнотелых рептилий-архозавров, филогенетические отношения которых изучались десятки лет. Филогеномные исследования *Crocodylus Laurenti*, 1768 с использованием генотипических данных из 17 538 SNP, собранных для 33 особей, выявили новые отношения для всех неотропических видов. Впервые остроорылый крокодил *C. acutus* (Cuvier, 1807) был определён как монофилетический вид с двумя отдельными линиями (антильской и континентальной) и сестринским центральноамериканским крокодилом *C. moreletii* (Duméril et Bibron, 1851) (Milian-Garcia et al. 2021). Китообразные, многие из которых представляют крупнейших обитателей Земли, претерпели самую радикальную морфологическую трансформацию среди

млекопитающих, задокументированную многочисленными окаменелостями эоцена (56–34 млн л. н.). Несмотря на то, что происхождение и эволюция китообразных, от их раннего перехода к водному образу жизни до последующей диверсификации, была предметом многочисленных исследований, некоторые аспекты филогении и систематики внутри отдельных групп оставались невыясненными. Филогеномный анализ Cetacea, охватывающий 6 527 596 выровненных п. н. и 89 таксонов, позволил полностью разрешить отношения между клюворылыми китами, а также спорные отношения между океаническими дельфинами – особенно проблематичным подсемейством Delphinidae (McGowen et al. 2020). Другой пример – жуки, представляющие собой отряд животных с наиболее высоким биоразнообразием, насчитывающий свыше 380 000 только описанных видов. Анализ набора данных по 68 однокопийным генам, кодирующим ядерные белки, в выборке 129 из 193 признанных существующих семейств, воссоздал топологию (противоречивую в предшествующих исследованиях), совпадающую с морфологическими данными и позволяющую сделать несколько формальных изменений в классификации Coleoptera (Cai et al. 2022).

Филогеномный анализ также успешно применялся для изучения групп животных и растений более низкого таксономического ранга. Семейство грецких орехов (Juglandaceae) включает коммерчески важные древесные породы, обычно называемые грецким орехом, крылатым орехом, орехом пекан и гикори. Филогенетические отношения и диверсификация среди Juglandaceae долгое время были широко обсуждаемыми классическими научными темами, проблемы которых удалось частично разрешить с помощью полученных недавно сведений об ископаемых остатках, а также морфологических, молекулярных и палеоэкологических данных. Однако сохранялась необходимость дальнейшего раскрытия отношений между родами и внутри них. Поэтому были реконструированы основные филогенетические отношения Juglandaceae с использованием данных об органеллах и ядерном геноме 27 видов. В результате анализа было выявлено три подсемейства (Juglandoideae, Engelhardioideae, и Rhoipteleoideae), а пять родов получили высокую статистическую поддержку. Кроме того, филогеномный анализ последовательностей органелл (хлоропласты) и ядерного генома дал хорошо подтвержденные позиции неконгруэнтности для *J. cinerea* L., *J. hopeiensis* Hu и *Platycarya strobilacea* Siebold et Zucc. (Zhou et al. 2021). Пример филогеномного исследования на родовом уровне – катальпа *Catalpa* Scop., небольшой род деревьев семейства бигнониевых (Bignoniaceae), дизъюнктивно распространенный в Восточной Азии, в восточной части США и в Вест-Индии. Растение имеет красивые соцветия и выращивается как важное декоративное дерево для ландшафтного дизайна, садоводства и как источник лесоматериалов. Однако филогенетические отношения и биогеографическая история рода до недавнего времени оставались неразрешенными. Исследования с использованием большого набора геномных данных показали, что катальпа является монофилетическим родом, содержащим две основные клады: секцию *Catalpa* с тремя субкладами и секцию *Macrocatalpa* Griseb. Важным результатом является обнаружение события межвидового потока генов, включающего *C. bungei* s. str. с векторами наследования от *C. duclouxii* Dode и *C. fargesii* Bureau. Неполная сортировка родословных, вероятно, сыграла важную роль в эволюционной истории катальпы. Опираясь на филогеномный подход и современные биогеографические методы, авторы предположили три основных события расселения катальпы, два из которых произошли в олигоцене (Dong et al. 2022). Психоактивные грибы рода *Psilocybe* веками использовались в Мезоамерике. Несмотря на большой интерес к этой группе, как объекту культуры,

науки и медицины, сведения о таксономии и филогенетических отношениях оставались неполными. По данным геномного секвенирования 71 образца с использованием 2983 семейств генов была создана полностью подтвержденная филогения и показано, что биосинтез псилосибина впервые возник у *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm., возможно, с несколькими горизонтальными переносами к другим грибам 40–22 млн л. н. В целом, результаты дали новое представление об эволюционном происхождении биосинтеза псилосибина, что очень важно для понимания функциональной роли и применения этого многообещающего психотропного средства для лечения различных психических заболеваний (Bradshaw et al. 2022).

Датировка эволюционных событий. Филогеномный подход успешно применяется для датировки важнейших эволюционных событий. В отношении событий мела-палеогена и их связи с летописью окаменелостей известны три модели диверсификации плацентарных млекопитающих. Согласно эксплозивной модели общий предок Placentalia возник и диверсифицировался в палеогене; модель длительного плавления предполагает возникновение предка Placentalia в меловом периоде, но с внутри-порядковой диверсификацией в палеогене; в то время как в модели короткого запала несколько плацентарных отрядов диверсифицировались в меловом периоде, вскоре после возникновения Placentalia, а другие в палеогене (dos Reis et al. 2012). Байесовский анализ 36 ядерных и 274 митохондриальных геномов (в сумме 20.6 млн п. н.) в сочетании с надежной калибровкой ископаемых находок показал, что сумчатые отделились от плацентарных 168–178 млн л. н., а коронные сумчатые дивергировали 64–84 млн л. н., Placentalia разошлись 88–90 млн л. н., а современные отряды плацентарных (за исключением Primates и Xenarthra) возникли в промежутке примерно 20 млн л. (45–65 млн л. н.) после вымирания, на границе мел-палеоген (dos Reis et al. 2012).

Полученные временные оценки отодвинули дату происхождения и первоначальной диверсификации лягушек, червяг и саламандр на несколько миллионов лет раньше (Hime et al. 2021). Временной анализ расхождения линий филогеномного древа Coleoptera выявил поздне-каменноугольное происхождение жесткокрылых, позднепалеозойское происхождение всех современных подотрядов жуков и триасово-юрское происхождение большинства существующих семейств; однако фундаментальные расхождения в филогении жуков не совпали с гипотезой меловой земной революции (Cai et al. 2022). Отряд насекомых Psocodea, представляющий собой разнообразную филогенетическую линию, включает как паразитических (Phthiraptera), так и непаразитических представителей (Psocoptera). Филогеномный анализ с использованием данных для 2370 ортологичных генов указал на единое происхождение паразитизма внутри отряда Psocodea, разрешая противоречивые результаты предыдущих исследований. Согласно датировкам, паразитизм мог возникнуть в любое время между 115 млн л. н. и начальной диверсификацией паразитических видов 100 млн л. н. (De Moya et al. 2021). Датированные филогеномные деревья с интеграцией новых окаменелостей указывают на то, что диверсификация коронных китообразных Cetacea началась до позднего эоцена, а дивергенция коронных дельфиновых Delphinidae – уже в среднем миоцене (McGowen et al. 2020). Время дивергенции семейства грецких орехов было оценено в 78.7 млн л. н., причём основные линии диверсифицировались в теплых и сухих местообитаниях в середине палеоцена и раннем эоцене. По оценкам, Juglandaceae произошли в конце мелового периода, а Juglandoideae – в палеоцене, что свидетельствует о быстрой диверсификации в течение нескольких ледниковых периодов (Zhou et al. 2021). Полученные

результаты относительных сроков дивергенции (опирающиеся на надёжные палеонтологические данные) в основных линиях древа жаброногих предполагают палеозойское происхождение около 325 млн л. н. для предка *Cladocera* и древнюю быструю радиацию около 252 млн л. н. на границе перми и триаса (Van Damme et al. 2022).

Объединение филогеномики с летописью окаменелостей позволяет не только датировать важные эволюционные события, но может также выявить давно утраченные биогеографические связи. Анализ геномов (1105 экзонов для семи ныне живущих видов) с использованием обновлённых морфологических данных всех существующих и вымерших таксонов показал, что два существующих рода семейства лучепёрых рыб, короткорылые *Atractosteus* (Rafinesque, 1820) и длиннорылые *Lepisosteus* Lacépède, 1803 панцирники, разошлись примерно 105 млн л. н., и многие из предполагаемых расхождений в их филогении тесно связаны с крупными мезозойскими тектоническими событиями, включая разделение Америки, раннее расширение Атлантики и меловую реорганизацию речных систем Северной Америки. Коронные клады *Atractosteus* и *Lepisosteus* возникли в кайнозойе на востоке Северной Америки, т. е. этот регион служил как источником существующего разнообразия, так и рефугиумом этой древней линии (Brownstein et al. 2022).

Биологическая эволюция

Глобальная смена среды обитания и формирование адаптаций. Филогеномный анализ проясняет важные аспекты биологической эволюции разных таксономических групп, в том числе при их переходе в другую среду обитания. «Колонизация суши растениями явилась основополагающим событием в истории жизни на Земле, открыв совершенно новые ниши для диверсификации земной жизни и навсегда изменив углеродный цикл» (Harris et al. 2020). Оземление признаётся ключевым событием в развитии наземной растительной флоры. Общий предок эмбриофитов и водорослей *Zygnematoophyceae* имел гены (например, GRAS и PYR/PYL/RCAR), повышающие устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам у наземных растений. Приобретённые через горизонтальный перенос от почвенных бактерий, они сыграли важную роль в эволюции и радиации эмбриофитов (Cheng et al. 2019). Возникновение наземных растений сопровождалось новыми приспособлениями к жизни на суше, в том числе эволюцией устьиц (специализированных пор на поверхности растений, регулирующих газообмен и транспирацию). Основные гены, ответственные за развитие и функции устьиц, были хорошо изучены у модельных растений (таких, как *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh). Однако этого было явно недостаточно, чтобы понять эволюционное происхождение и наследственные функции данных приспособлений. Расширенный филогеномный анализ предоставил данные о наличии и отсутствии ортологичных генов, участвующих в развитии и функционировании устьиц у мохообразных (древняя обособленная ветвь в эволюции высших растений) и убедительные доказательства их монофилии. Оказалось, что ряд генов основных замыкающих клеток, включая SPCH/MUTE, SMF и FAMA, восходит к общему предку эмбриофитов. Следовательно, у первых эмбриофитов устьица были более сложными, чем предполагалось ранее, а устьица мохообразных претерпели редуцированную эволюцию, включая их полную утрату у предка печеночников (но возникли позже в процессе эволюции) (Harris et al. 2020).

Переход к наземному образу жизни был связан с основными видами радиации у животных, включая наземных улиток и слизней. Для прояснения эволюционной истории радиации лёгочных брюхоногих моллюсков *Ranpulmonata*, был проведен

филогеномный анализ наборов данных ~1160 генов, кодирующих ядерные белки, для 110 видов, включая данные транскриптомов для представителей надотряда Sacoglossa и надсемейства Siphonarioidea. Результаты анализов показали, что Sacoglossa является сестринской группой клады Pneumopulmonata, внутри которой Siphonarioidea была сестринской остальным линиям в большинстве анализов. Кроме того, сдвиги в маргинальную среду обитания (эстуарии, мангровые заросли и приливные зоны) предшествовали и ускорили эволюцию пневмостом, подтверждая гипотезу о том, что адаптация к маргинальным зонам сыграла важную роль в основных переходах с моря на сушу (Krug et al. 2022).

Геномные подходы позволили лучше понять эволюцию и адаптацию к среде обитания цианобактерий – фотосинтезирующих прокариот, населяющих разнообразную водную и наземную среду. Филогенетический и сравнительный анализ 650 геномов цианобактерий, показал, что расширение семейств генов является обычной стратегией адаптации наземных цианобактерий к изменчивой среде, тогда как геномы многих морских штаммов, напротив, подверглись сокращению, чтобы адаптироваться к бедным питательными веществами условиям. Оказалось, что сотни генов, важных для выживания и адаптации этих организмов в конкретных местообитаниях, по-разному распространены в геномах морских, пресноводных и наземных цианобактериях. Они участвуют в восприятии и поглощении света, в хемотаксисе, переносе питательных веществ, реакциях на осмотический стресс и т. д. Показательно, что значительная часть таких генов вносится в результате горизонтального переноса, и эти генетические обмены более часто встречаются у наземных цианобактерий (Chen et al. 2021).

Происхождение и эволюция новшеств (приспособлений). Известные своими необычными биоматериалами, включая яды и шелка, пауки имеют древнее хищническое происхождение. Несмотря на большую практическую важность, отношения между основными родословными пауков оставались долгое время нерешёнными или требующими новых надёжных подтверждений. Филогеномный анализ пауков, включая таксоны, представляющие все основные линии, восстановил некоторые фундаментальные и бесспорные клады, но отверг преобладающую парадигму эволюции паутинных сфер монофилетической Orbiculariae, самой разнообразной линии, содержащей пауков-кругопрядов. Согласно геномным данным, круговая паутина либо возникла намного раньше, чем предполагали прежде, и появилась у предков большинства пауков, либо имеет несколько независимых источников происхождения. Примечательно, кругопряды из семейства Deinopoidea, использующие механически клейкий шёлк, оказались более тесно связанными с разнообразной кладой пауков (в основном беспутинных), чем с пауками семейства Aranoidea, плетущими круги с помощью клейких капель на шёлке. Оценки времени расхождения филогенетических линий относят происхождение кругов паутины к нижнеюрскому периоду. Эти данные имеют большое значение для интерпретации эволюции пауков, их биоматериалов и паутины (Bond et al. 2014).

Акустическая коммуникация – один из самых заметных способов передачи сигналов у животных, хорошо задокументированный у костистых рыб, лягушек, птиц, китообразных, наземных млекопитающих и насекомых. Используя филогеномные данные, была проведена реконструкция эволюции слуховых и звукопроизводящих органов у прямокрылых, дающая представление о том, как акустическая коммуникация возникла и разнообразилась в течение нескольких сотен миллионов лет эволюции. В частности, авторы пришли к заключению, что в подотряде Ensifera

(длинноусые прямокрылые) стридуляция на основе передних крыльев и большеберцовые тимпанальные уши эволюционировали одновременно, в то время как в подотряде Caelifera (короткоусые прямокрылые) брюшные тимпанальные уши сначала развились в несексуальном контексте, а позднее были кооптированы для передачи половых сигналов. Однако количество свидетельств того, что эволюция слуха и органов, производящих звук, увеличила скорость диверсификации в тех линиях, где была известна акустическая коммуникация, ограничено (Song et al. 2020).

Для увеличения эффективности расселения на новые территории, многие растения в процессе эволюции приобрели специфические приспособления, например, крылатые семена. Филогеномный анализ семейства Ореховых показал, что крылатые плоды были наследственным состоянием подсемейства Juglandoideae, но адаптация к новым режимам расселения и регенерации после границы мелового периода и палеогена привела к независимой эволюции зоохории среди нескольких родов Juglandaceae (Zhou et al. 2021).

Биология видов. Геномные исследования способствуют пониманию биологии вида, включая морфофизиологические особенности, диетические предпочтения, образ жизни и адаптацию к условиям среды обитания. В частности, геномные данные являются ценными ресурсами для изучения генетических механизмов адаптации птиц-хищников к окружающей среде, особенно обоняния, ночного образа жизни и реакции на УФ-излучение. Чтобы изучить эволюционную основу охотничьего поведения и адаптации ястребиных и сов к разным световым циклам, *de novo* были собраны черновые геномы индийского перепелятника *Accipiter virgatus* Temminck, 1822 и восточной сплюшки *Otus sunia* (Hodgson, 1836). Сравнение новых и имеющихся в базе данных геномов птиц обнаружило четыре положительно отобранных гена (positive selected genes, PSG): XRCC5, PRIMPOL, MDM2 и SIRT1, связанных с реакцией ястребиных на ультрафиолетовое излучение, и один ген PSG, ALCAM, связанный с развитием сетчатки у сов, что согласуется с их, соответственно, дневным и ночным хищническим образом жизни. Кроме того, была выявлена диверсификация репертуаров обонятельных рецепторов хищников, что может отражать важную роль обоняния в их образе жизни. Сравнение числа генов TAS2R (taste receptors; связаны с горечью вкуса) показало, что пищевые токсины были основной селективной силой, формирующей разнообразие репертуаров TAS2R у птиц. Меньшее количество генов TAS2R у хищников отражало их плотоядную диету, поскольку ткани животных с меньшей вероятностью содержат токсины, чем растительная пища (Zhou et al. 2019).

Исследования основных наземных птиц (Telluraves – хищные птицы, дятлы, попугаи и певчие птицы) с помощью секвенирования большого набора генов, связанных со зрением, слухом, языком, ощущением температуры, формой клюва, преобразованием вкуса, а также перевариванием и поглощением углеводов, белков и жиров, позволили обнаружить полногеномные адаптивные дифференциации, лежащие в основе их экологической диверсификации. Сравнительный молекулярно-филоэкологический анализ показал, что разные наземные птицы проявляют усиление адаптаций в разных аспектах, с формированием двух общих закономерностей. Хищные демонстрируют конвергентное адаптивное усиление переваривания и всасывания жиров, в то время как нехищные птицы, как правило, проявляют повышенную способность к перевариванию и всасыванию белков и углеводов. Результаты также показали относительно сильную поддержку хищнического образа жизни общего предка основных наземных птиц, предполагая единое происхождение хищников,

за которым последовали две вторичные потери хищного образа жизни внутри основных наземных птиц. Кроме того, в соответствии с предыдущими результатами (см. выше) у дневных птиц наблюдалась тенденция к адаптивному усилению зрения при ярком свете, а у ночных – к зрению при тусклом освещении (Wu et al. 2021).

Углубленный анализ всего генома представителей трех диетических групп млекопитающих – плотоядных, всеядных и травоядных – значительно улучшил понимание эволюции их диетических специализаций. Сравнивали 18 репрезентативных геномов млекопитающих, сосредоточив внимание на геномах кошачьих (домашняя кошка, тигр, лев, гепард и леопард), гоминидах и полорогих. Помимо явного сокращения в семействах генов, отвечающих за метаболизм крахмала и сахаразы, геномы плотоядных животных имели свидетельства общих эволюционных адаптаций в генах, ответственных за успешную охоту и потребление мяса. Причём анализ высоко консервативных регионов на уровне семейства выявил молекулярные признаки специфической пищевой адаптации у кошачьих, гоминид и полорогих. Однако, в отличие от плотоядных, всеядные и травоядные показали меньше общих адаптивных признаков, вероятно потому, что плотоядные животные находятся под сильным селективным давлением, обусловленным диетой. Опираясь на полученные результаты, авторы предположили, что наблюдаемое сокращение генетического разнообразия у кошачьих, связанное с уменьшением размеров популяции, может быть следствием негибкого характера строгой диеты, подчеркивая их уязвимость и критический статус охраняемых видов (Kim et al. 2016). Согласно сравнительному геномному анализу, в основе биологии и одомашнивания кошек лежит положительный отбор генов, участвующих в метаболизме липидов (основополагающие в адаптации к гиперхищной диете), сенсорных процессах (особенно влияющих на зрение и слух у хищников) и связанных с нервным гребнем (синдром одомашнивания). Кроме того, существует эволюционный компромисс между функциональным репертуаром генов обонятельных и вомероназальных рецепторов в геномах кошек и собак с расширением хемосенсорной системы кошек для обнаружения феромонов за счет распознавания запаха (Montague et al. 2014). В целом, эти результаты создают основу для будущего картирования болезней и филогеномных исследований всех представителей семейства кошачьих, а также предоставляют полезные ресурсы для исследований в области генетики и здоровья, связанных с питанием (Montague et al. 2014; Kim et al. 2016).

Геномные перестройки и гибридное видообразование. Филогеномный анализ оказался успешным в выявлении таких важных эволюционных событий, как геномные дубликации и гибридизация. Астериды – одна из самых успешных линий покрытосеменных растений, имеющая большое морфологическое разнообразие и включающая ряд важных культур. Предок астерид был древесным наземным растением с простыми листьями, обоеполыми и актиноморфными цветками со свободными лепестками и свободными пыльниками, верхней завязью со столбиком и косточковыми плодами. Анализ полногеномной дубликации (WGD) предоставил убедительные доказательства наличия 33 WGD у астерид и одного – у Berberidopsidales, включая четыре надсемейных и семь семейных/подсемейных WGD. Считается, что WGD способствуют изменчивости структуры генома и сложности организма и предположительно являются основным механизмом, поддерживающим ключевые функциональные инновации и разнообразие организмов. Основанные на данных геномики и транскриптомики, полученные результаты улучшают понимание филогении

астерид, значительно расширяя эволюционные представления об их разнообразии и морфологической эволюции (Zhang et al. 2020).

Понимание масштабов гибридизации и роли гибридизации в эволюции – важное направление современных биологических исследований. Полногеномные данные имеют решающее значение для определения видов с ретикулярной эволюцией, поскольку позволяют учитывать неполную сортировку по линиям и гибридизацию при построении видовых деревьев. Многочисленные филогенетические исследования не смогли прийти к консенсусу по многим аспектам эволюционных отношений меченосцев и плятипецилий (Poeciliidae, род *Xiphophorus* Heckel, 1848, подроды *Xiphophorus* и *Platypoecilus* Günther, 1866). Используя геномные данные, было реконструировано надёжное древо видов *Xiphophorus*, которое с высокой достоверностью объясняет как неполную сортировку линий, так и гибридизацию. Эти результаты позволяют пересмотреть давние разногласия относительно эволюции отбираемого половым путём меча у *Xiphophorus* и показать, что гибридизация была поразительно широко распространена в эволюционной истории этого рода. Примечательность примера состоит в том, что исследуемая группа видов характеризуется не только значительным морфологическим разнообразием, но также поведенческими барьерами для межвидового скрещивания (Cui et al. 2013).

Медведи имеют сложную модель видообразования и быструю эволюцию различных фенотипов. Обычная для медведей межвидовая гибридизация сформировала их сложную эволюционную историю со следами интрогрессии в палеогеномах (Челомина 2022). Недавние исследования, основанные на большом наборе геномных данных и новых методах обнаружения гибридного видообразования, предоставили убедительные доказательства гибридного происхождения азиатских чёрных медведей. Считается, что этот тип видообразования редко встречается у млекопитающих, в отличие от растений, которые могут приспосабливаться к полиплоидии. Чёрные азиатские медведи появились в результате исторической гибридизации между предками двух групп с контрастными размерами тела: (1) белый медведь, бурый медведь и американские чёрные медведи и (2) солнечный медведь и медведь-ленивец. Полагают, что репродуктивная изоляция от родительских линий, скорее всего, произошла за счёт альтернативного наследования дивергентных локусов. Кроме того, были идентифицированы ключевые гены, участвующие в фенотипе промежуточного размера тела азиатского чёрного медведя. Это исследование подчёркивает роль гибридизации как «катализатора формирования новых видов и фенотипической эволюции млекопитающих» (Zou et al. 2022).

Горизонтальный перенос генов (НТГ)

Впервые горизонтальный перенос генов между репродуктивно изолированными видами (Horizontal/Lateral Gene Transfer, HGT/LGT) наблюдал Ф. Гриффит в 1928 г. в эксперименте на бактериях. Масштабное выявление HGT началось с наступлением эры секвенирования геномов, и это привело к осознанию того факта, что HGT сыграл большую роль в эволюции не только бактерий, но и одноклеточных эукариот, растений и животных. События HGT, включая древний перенос генов между тремя доменами жизни (археями, бактериями и эукариотами), рассматриваются сейчас, как важная движущая сила эволюции эукариотического генома (Prasad et al. 2021; Chen et al. 2021; Undheim, Jenner 2021). Перенос симбиотических генов из митохондрии или пластид в ядро значительно повлиял на формирование геномов эукариот (Chen et al. 2021).

Зелёные растения (Viridiplantae), включающие около 500 000 видов, играют огромную роль как в наземных, так и в водных экосистемах и являются источником пищи для большинства живых существ на Земле. Их эволюция представляет собой процесс непрерывных морфологических и физиологических инноваций, которые позволили растениям адаптироваться к новым условиям. С увеличением геномных данных, доступных в последние годы, был достигнут огромный прогресс в исследованиях HGT у растений, и было обнаружено, по крайней мере, 200 генов или семейств генов, горизонтально приобретённых гораздо большим числом таксонов, чем предполагалось ранее. Внёсший огромный вклад в пластичность генома и адаптивную эволюцию прокариот и некоторых одноклеточных эукариот HGT также значительно способствовал эволюции и адаптации к разнообразным условиям зелёных растений, включая хлорофитные и харофитные зелёные водоросли, мохообразные, ликофиты, папоротники и семенные растения (Chen et al. 2021). Зеленые растения приобрели множество генов, связанных с реакцией на стресс, а также с устойчивостью к патогенам и травоядным насекомым, толерантностью к тяжёлым металлам, синтезом аминокислот и жирных кислот, репарацией и репликацией ДНК и др. Некоторые гены, приобретённые харофитами, в дальнейшем превратились в функционально важные для оземления растений. Интересно, что большинство приобретённых посредством HGT генов у несеманных растений происходят от бактерий, грибов или вирусов, в то время как у семенных растений часто встречается HGT от растения к растению (Chen et al. 2021). Некоторые некодирующие молекулы РНК, в том числе малые интерферирующие РНК, играющие ключевую роль во многих биологических процессах, включая реакции на биотический и абиотический стрессы, также могут переноситься горизонтально среди животных, микробов и растений. Горизонтально приобретённые РНК и гены, сыгравшие важную роль в адаптивных инновациях как зеленых растений, так и животных, могут иметь применение в селекции и улучшении сельскохозяйственных видов (Zeng, Lin 2017; Wang et al. 2020; Chen et al. 2021).

Недавно геномный скрининг обнаружил фрагменты BovV (мобильный генетический элемент, МГЭ) в геномах лягушек с Мадагаскара, имеющих высокое сходство (> 94%) с аналогичными последовательностями, выявленными ранее у змей. Это удивительный пример передачи геномного элемента у позвоночных от хищника (змей) к жертве (лягушкам). Элемент BovV длиной около 3.2 т. п. н. содержится также в геномах жвачных, сумчатых, чешуйчатых, однопроходных и африканских млекопитающих. Интересно, что последовательности BovV являются основным геномным компонентом некоторых из этих видов. При этом, согласно геномным данным, не менее 54 случаев HGT BovV, по-видимому, имели место 85–1.3 млн л. н. (Kambayashi et al. 2022). Использование комплексной трансконтинентальной выборки показало, что горизонтальный перенос BovV широко распространён только в одном из исследованных географических регионов, на Мадагаскаре, подразумевая важные региональные различия в распространённости HGT, а среди обнаруженных переносчиков (паразитов) доля BovV-положительных особей также высока на Мадагаскаре. Показательно, что в двух линиях лягушек HGT последовательности BovV возникли после миграции в «горячую» точку (Мадагаскар) из Африки. Эти результаты дают новое представление о том, что распространённость паразитов влияет на возникновение HGT в регионе, подобно ситуации с патогенами и их переносчикам при некоторых эндемических заболеваниях (Walsh et al. 2013; Kambayashi et al. 2022). Следует отметить, что МГЭ признаны основными кандидатами на роль переносчиков в рамках гипотезы HGT, а геномная «доместикация» может приводить

к их существенной функциональной эволюции. Например, доказано влияние этих элементов на эволюцию адаптивной иммунной системы челюстных позвоночных (Cooper, Alder 2006) и нормального развития плаценты у млекопитающих (Kaneko-Ishino, Ishino 2012), а также участие в репарации ДНК и др. (Liu et al. 2007; Thomas et al. 2010).

Интересным примером HGT является фрагмент размером около 1.5 Мб бактерии-вольбахии (*Wolbachia* Hertig, 1936 – род граммотрицательных плеоморфных бактерий из семейства Ehrlichiaеae класса альфа-протеобактерий), который, после интеграции в геном *Atmadillium vulgare* Latreille, 1804 (наземная мокрица-броненосец из класса высших раков), привёл к созданию новой половой хромосомы W6 (Prasad et al. 2021). Опосредованный вольбахиями HGT оказался связанным с **цитоплазматической несовместимостью**. У членистоногих цитоплазматическая несовместимость определяется как «эгоистичная репродуктивная манипуляция, вызванная эндосимбионтом *Wolbachia*». У самцов *Wolbachia* модифицирует сперму, что приводит к гибели эмбрионов при скрещивании с неинфицированными самками. У самок *Wolbachia* спасает скрещивание и позволяет яйцам нормально развиваться, что дает им репродуктивное преимущество, позволяя передающемуся от матери симбионту быстро распространяться среди популяций хозяев. Сравнительный геномный анализ идентифицировал гомологи генов, лежащих в основе этого фенотипа, cifA и cifB (cif – cytoplasmic incompatibility factor), тесно связанные с цитоплазматической несовместимостью. Оказалось, что в каждом геноме имеется до семи копий этих генов, и согласно филогенетическому анализу *Wolbachia* часто приобретает новые копии из-за повсеместного горизонтального переноса между штаммами. Во многих случаях гены впоследствии приобретают мутации с потерей функции, превращаясь в псевдогены. Вначале это происходит в cifB, единственной функцией которого является модификация сперматозоидов, а затем – в cifA, который необходим для сохранения скрещивания у самок. Хотя гены cif рекомбинируют, рекомбинация в значительной степени ограничивается близкородственными гомологами. Такой сценарий предсказывается в рамках модели коэволюции между модификацией сперматозоидов и спасением эмбрионов, где рекомбинация между отдаленно родственными парами генов ведет к созданию самонесовместимого штамма. Вместе эти паттерны приобретения, потери и рекомбинации генов поддерживают эволюционные модели цитоплазматической несовместимости (Martinez et al. 2021).

Система паразит-хозяин и симбиоз признаются оптимальными моделями для изучения феномена HGT (Gilbert et al. 2010; Schaack et al. 2010; Wijayawardena et al. 2013). Например, одним из предполагаемых механизмов эволюции токсинов является горизонтальный перенос генов, а паразитоидные осы *Nasonia* Ashmead, 1904 представляют собой один из немногих примеров ядовитых видов, для которых механизм HGT описан достаточно подробно. В частности, у *Nasonia* обнаружена хитиназа Gh19, которая происходит от одноклеточных микроспоридий и, вероятно, встречается также у других паразитоидных ос. Горизонтальный перенос между группами был установлен при сравнении филогении хитиназы Gh19 с деревом жизни (Martinson et al. 2016). Член порообразующих токсинов (Pore-forming proteins, PFTs) *Nematostella* Stephenson, 1935 с доменом аэролизина, очевидно, был перенесен горизонтально от патогенной бактерии *Aeromonas hydrophila* (Chester 1901) к актинии *Nematostella*, и эти гены остаются функционирующими (Moran et al. 2012). События HGT были описаны и для других ядовитых видов, например, генов латротоксинов пауков (Drukewitz, Reumont 2019). Геномный анализ многоножек обнаружил

доказательства причастности HGT к эволюционному происхождению яда в линии животных, который может обеспечить «ускоренный канал для эволюции новшества за счет превращения бактериального оружия в яды животных» (Undheim, Jenner 2021).

Считается, что в среднем 81% генов прокариот были вовлечены в HGT. Анализ ~128 000 геномов прокариот и вирусов выявил несколько потенциальных путей горизонтального переноса генов с участием кровососущих паразитов, внутриклеточных патогенов и бактерий (Li et al. 2022). Чтобы оценить масштабы HGT среди эукариот, недавно было проведено исследование по идентификации областей HGT у 13 модельных эукариот путем сравнения их геномов с геномами 824 эукариотических видов. В геномах первых было обнаружено от 4 до 358 неповторяющихся HGT на вид, большая часть которых ранее была неизвестна. Большинство из 824 эукариот с полноразмерными последовательностями генома также содержат HGT; они трансформировали геномы своих хозяев тысячами копий и повлияли на сотни и даже тысячи генов. Таким образом, результаты свидетельствуют о широком распространении HGT среди эукариот, являющегося «вездесущим» двигателем эволюции их генома (Li et al. 2022).

Заключение

Возможность получать данные о последовательностях ДНК в масштабе генома произвела революцию в биологии с созданием новых областей, таких как филогеномика. Выполнимость одновременного анализа сотен геномов предоставила беспрецедентные возможности для разрешения филогенетических противоречий, выявления геномных инноваций и генетической основы репродуктивной изоляции. Благодаря усовершенствованиям высокопроизводительного секвенирования и вычислительных методов в настоящее время достигнут значительный прогресс в установлении полных филогений и временных шкал для многих таксономических групп эукариот. По оптимистичным прогнозам геномы большинства живых видов будут секвенированы в ближайшие десять лет. Использование полных геномов со всеми кодирующими и не кодирующими последовательностями поможет выявить и понять ранее скрытые геномные эффекты. В результате будет создан мощный ресурс для расшифровки механизмов эволюции эукариотического генома и реконструкции глобального древа жизни.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000154-4).

Литература (References)

- Челомина Г. Н.** 2022. Палеогеномика (краткий обзор) // *Биота и среда природных территорий*. Т. 10. № 4. С. 64–87. (**Chelomina G. N.** 2022. Paleogenomics (short review). *Biota and Environment of Natural Areas* 10(4): 64–87. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2022_4_7
- Bond J. E., Garrison N. L., Hamilton C. A., Godwin R., Hedin M., Agnarsson I.** 2014. Phylogenomics resolves a spider backbone phylogeny and rejects a prevailing paradigm for orb web evolution. *Current Biology* 24(15): 1765–1771. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.06.034>
- Bradshaw A. J., Ramirez-Cruz V., Awan A. R., Furci G., Guzman-Davalos L. et al.** 2022. Phylogenomics of the psychoactive mushroom genus *Psilocybe* and evolution of the psilocybin biosynthetic gene cluster. *BioRxiv* 12. <https://doi.org/10.1101/2022.12.13.520147>
- Brownstein C. D., Yang L., Friedman M., Near T. J.** 2022. Phylogenomics of the Ancient and Species-Depauperate Gars Tracks 150 Million Years of Continental Fragmentation in the Northern Hemisphere. *Systematic Biology* syac080–syac080. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syac080>

- Burki F.** 2014. The eukaryotic tree of life from a global phylogenomic perspective. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 6(5): a016147. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016147>
- Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Pawlowski J.** 2008. Phylogenomics reveals a new ‘megagroup’ including most photosynthetic eukaryotes. *Biology letters* 4(4): 366–369. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0224>
- Cai C., Tihelka E., Giacomelli M., Lawrence J. F., Ślipiński A.** et al. 2022. Integrated phylogenomics and fossil data illuminate the evolution of beetles. *Royal Society Open Science* 9(3): 211771. <https://doi.org/10.1098/rsos.211771>
- Carter J. K., Kimball R. T., Funk E. R., Kane N. C., Schield D. R., Spellman G. M., Safran R. J.** 2023. Estimating phylogenies from genomes: A beginners review of commonly used genomic data in vertebrate phylogenomics. *Journal of Heredity* 114(1): 1–13. <https://doi.org/10.1093/jhered/esac061>
- Chen M. Y., Teng W. K., Zhao L., Hu C. X., Zhou Y. K.** et al. 2021. Comparative genomics reveals insights into cyanobacterial evolution and habitat adaptation. *The ISME Journal* 15(1): 211–227. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00775-z>
- Chen R., Huangfu L., Lu Y., Fang H., Xu Y., Li P.** et al. 2021. Adaptive innovation of green plants by horizontal gene transfer. *Biotechnology Advances* 46: 107671. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107671>
- Cheng S., Xian W., Fu Y., Marin B., Keller J., Wu T.** et al. 2019. Genomes of subaerial Zygnematophyceae provide insights into land plant evolution. *Cell* 179(5): 1057–1067. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.10.019>
- Cloutier A., Sackton T. B., Grayson P., Clamp M., Bake, A. J., Edwards S. V.** 2019. Whole-genome analyses resolve the phylogeny of flightless birds (Palaeognathae) in the presence of an empirical anomaly zone. *Systematic Biology* 68(6): 937–955. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz019>
- Cooper M. D., Alder M. N.** 2006. The evolution of adaptive immune systems. *Cell* 124: 815–822. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.02.001>
- Cui R., Schumer M., Kruesi K., Walter R., Andolfatto P., Rosenthal G. G.** 2013. Phylogenomics reveals extensive reticulate evolution in *Xiphophorus* fishes. *Evolution* 67(8): 2166–2179. <https://doi.org/10.1111/evo.12099>
- De Moya R. S., Yoshizawa K., Walden K. K., Sweet A. D., Dietrich C. H., Kevin P. J.** 2021. Phylogenomics of parasitic and nonparasitic lice (Insecta: Psocodea): combining sequence data and exploring compositional bias solutions in next generation data sets. *Systematic Biology* 70(4): 719–738. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa075>
- Dong W., Liu Y., Li E., Xu C., Sun J., Li W.** et al. 2022. Phylogenomics and biogeography of Catalpa (Bignoniaceae) reveal incomplete lineage sorting and three dispersal events. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 166: 107330. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107330>
- dos Reis M., Inoue J., Hasegawa M., Asher R. J., Donoghue P. C., Yang Z.** 2012. Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1742): 3491–3500. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0683>
- Drukewitz S. H., von Reumont B. M.** 2019. The Significance of Comparative Genomics in Modern Evolutionary Venomics. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 163. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00163>
- Eisen J. A.** 1998. Phylogenomics: improving functional predictions for uncharacterized genes by evolutionary analysis. *Genome Research* 8(3): 163–167. <https://doi.org/10.1101/gr.8.3.163>
- Eisen J. A., Kaiser D., Myers R. M.** 1997. Gastrogenomic delights: a movable feast. *Nature medicine* 3(10): 1076. <https://www.nature.com/articles/nm1097-1076>
- Gilbert C., Schaack S., Pace J. K., Brindley P. J., Feschotte C.** 2010. A role for host-parasite interactions in the horizontal transfer of transposons across phyla. *Nature* 464: 1347–1350. <https://www.nature.com/articles/nature08939>
- Harris B. J., Harrison C. J., Hetherington A. M., Williams T. A.** 2020. Phylogenomic evidence for the monophyly of bryophytes and the reductive evolution of stomata. *Current Biology* 30(11): 2001–2012. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.048>
- Hime P. M., Lemmon A. R., Lemmon E. C. M., Prendini E., Brown J. M., Thomson R. C.** et al. 2021. Phylogenomics reveals ancient gene tree discordance in the amphibian tree of life. *Systematic Biology* 70(1): 49–66. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa034>
- Kabayashi C., Kakehashi R., Sato Y., Mizuno H., Tanabe H.** et al. 2022. Geography-dependent horizontal gene transfer from vertebrate predators to their prey. *Molecular Biology and Evolution* 39(4): msac052. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac052>

- Kaneko-Ishino T., Ishino F.** 2012. The role of genes domesticated from LTR retrotransposons and retroviruses in mammals. *Frontiers in Microbiology* 3: 2–11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00262>
- Kim S., Cho Y. S., Kim H. M., Chung O., Kim H., Jho S.** et al. 2016. Comparison of carnivore, omnivore, and herbivore mammalian genomes with a new leopard assembly. *Genome Biology* 17(1): 1–12. <https://genomebiology.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13059-016-1071-4>
- Krug P. J., Caplins S. A., Algosó K., Thomas K., Valdés Á. A., Wade R.** et al. 2022. Phylogenomic resolution of the root of Panpulmonata, a hyperdiverse radiation of gastropods: new insight into the evolution of air breathing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289(1972): 20211855. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1855>
- Li K., Yan F., Duan Z., Adelson D. L., Wei C.** 2022. Widespread of horizontal gene transfer events in eukaryotes. *bioRxiv* 2022-07. <https://doi.org/10.1101/2022.07.26.501571>
- Liu D., Bischerour J., Siddique A., Buisine N., Bigot Y., Chalmers R.** 2007. The human STMAR protein preserves most of the activities of the ancestral Hs-mar1 transposase. *Molecular and Cell Biology* 27: 1125–1132. <https://doi.org/10.1128/MCB.01899-06>
- Martinez J., Klason L., Welch J. J., Jiggins F. M.** 2021. Life and death of selfish genes: comparative genomics reveals the dynamic evolution of cytoplasmic incompatibility. *Molecular Biology and Evolution* 38(1): 2–15. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa209>
- Martinson E. O., Martinson V. G., Edwards R., Werren J. H.** 2016. Laterally transferred gene recruited as a venom in parasitoid wasps. *Molecular Biology and Evolution* 33(4): 1042–1052. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv348>
- McGowen M. R., Tsagkogeorga G., Álvarez-Carretero S., Dos Reis M., Struebig M.** et al. 2020. Phylogenomic resolution of the cetacean tree of life using target sequence capture. *Systematic Biology* 69(3):479–501. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz068>
- Milián-García Y., Amato G., Gatesy J., Hekkala E., Rossi N., Russello M.** 2020. Phylogenomics reveals novel relationships among Neotropical crocodiles (*Crocodylus* spp.). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 152: 106924. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106924>
- Montague M. J., Li G., Gandolfi B., Khan R., Aken B. L.** et al. 2014. Comparative analysis of the domestic cat genome reveals genetic signatures underlying feline biology and domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(48): 17230–17235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410083111>
- Moran Y., Genikhovich G., Gordon D., Wienkoop S., Zenkert C.** et al. 2012. Neurotoxin localization to ectodermal gland cells uncovers an alternative mechanism of venom delivery in sea anemones. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1732): 1351–1358. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1731>
- O'Brien S. J., Stanyon R.** 1999. Ancestral primate viewed. *Nature* 402(6760): 365–366. <https://www.nature.com/articles/46450>
- Prasad A., Chirom O., Prasad M.** 2021. Insect herbivores benefit from horizontal gene transfer. *Trends in Plant Science* 26(11): 1096–1097. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.07.012>
- Schaack S., Gilbert C., Feschotte C.** 2010. Promiscuous DNA: horizontal transfer of transposable elements and why it matters for eukaryotic evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 537–546. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.06.001>
- Song H., Béthoux O., Shin S., Donath A., Letsch H., Liu S.** et al. 2020. Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera. *Nature Communications* 11(1): 4939. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18739-4>
- Thomas M. C., Macias F., Alonso C., López M. C.** 2010. The biology and evolution of transposable elements in parasites. *Trends in Parasitology* 26: 350–362. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.04.001>
- Undheim E. A., Jenner R. A.** 2021. Phylogenetic analyses suggest centipede venom arsenals were repeatedly stocked by horizontal gene transfer. *Nature Communications* 12(1): 818. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21093-8>
- Van Damme K., Cornetti L., Fields P. D., Ebert D.** 2022. Whole-genome phylogenetic reconstruction as a powerful tool to reveal homoplasy and ancient rapid radiation in waterflea evolution. *Systematic Biology* 71(4): 777–787. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syab094>

- Walsh A. M., Kortschak R. D., Gardner M. G., Bertozzi T., Adelson D. L.** 2013. Widespread horizontal transfer of retrotransposons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(3): 1012–1016. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205856110>
- Wang H., Sun S., Ge W., Zhao L., Hou B., Wang K.** et al. 2020. Horizontal gene transfer of Fhb7 from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science* 368(6493): eaba5435. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aba5435>
- Wijayawardena B. K., Minchella D. J., DeWoody J. A.** 2013. Hosts, parasites, and horizontal gene transfer. *Trends in Parasitology* 29: 329–338. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2013.05.001>
- Wu Y., Yan Y., Zhao Y., Gu L., Wang S., Johnson D. H.** 2021. Genomic bases underlying the adaptive radiation of core landbirds. *BMC Ecology and Evolution* 21: 162. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01888-5>
- Young A. D., Gillung J. P.** 2020. Phylogenomics – principles, opportunities and pitfalls of big-data phylogenetics. *Systematic Entomology* 45(2): 225–247. <https://doi.org/10.1111/syen.12406>
- Zeng X., Lin J.** 2017. Factors influencing horizontal gene transfer in the intestine. *Animal Health Research Reviews* 18(2): 153–159. <https://doi.org/10.1017/S1466252317000159>
- Zhang C., Zhang T., Luebert F., Xiang Y., Huang C. H., Hu Y.** et al. 2020. Asterid phylogenomics/phylotranscriptomics uncover morphological evolutionary histories and support phylogenetic placement for numerous whole-genome duplications. *Molecular Biology and Evolution* 37(11): 3188–3210. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa160>
- Zhou C., Jin J., Peng C., Wen Q., Wang G., Wei W.** et al. 2019. Comparative genomics sheds light on the predatory lifestyle of accipitrids and owls. *Scientific Reports* 9(1): 2249. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38680-x>
- Zhou H., Hu Y., Ebrahimi A., Liu P., Woeste K., Zhao P., Zhang S.** 2021. Whole genome-based insights into the phylogeny and evolution of the Juglandaceae. *BMC Ecology and Evolution* 21(1): 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01917-3>
- Zhu Q., Mai U., Pfeiffer W., Janssen S., Asnicar F., Sanders J. G.** et al. 2019. Phylogenomics of 10,575 genomes reveals evolutionary proximity between domains Bacteria and Archaea. *Nature Communications* 10(1): 5477. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13443-4>
- Zou T., Kuang W., Yin T., Frantz L., Zhang C., Liu J.** et al. 2022. Uncovering the enigmatic evolution of bears in greater depth: The hybrid origin of the Asiatic black bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(31): e2120307119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2120307119>