

Геномика гибридов (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 25 января 2024 г., принята к публикации 29 февраля 2024 г.

Аннотация. Широко распространённая в природе гибридизация между видами имеет самые разнообразные последствия, а гибридные зоны давно рассматриваются, как «окна в эволюционные процессы». Открытие и понимание роли гибридизации привело к большому успеху в изучении проблем эволюции и видообразования. Существенный вклад в выяснение роли, которую играла гибридизация в эволюции современных и исчезнувших таксонов, вносят геномные исследования. Основываясь на геномных данных, в работе кратко рассматриваются современные методы обнаружения гибридов, различные аспекты формирования и динамики гибридных геномов при отдельных скрещиваниях и в зонах межвидовой гибридизации, а также генетические и эволюционные последствия естественной гибридизации, отмечаются актуальные задачи дальнейших исследований.

Ключевые слова: геномика, гибридный геном, гибридные зоны, видообразование.

Hybrid genomics (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 January 25, 2024; accepted February 29, 2024

Abstract. Widespread in nature, hybridization between species has a wide range of consequences, and hybrid zones have long been viewed as “windows into evolutionary processes”. The discovery and understanding of the role of hybridization has led to tremendous success in the study of evolution and speciation. Genomic studies make a major contribution to elucidating the role of hybridization in the evolution of modern and extinct taxa. Based on genomic data, the article briefly reviews modern methods for detecting hybrids, various aspects of the formation and dynamics of hybrid genomes during separate crosses and in the interspecific hybridization zones, as well as the genetic and evolutionary consequences of natural hybridization, and highlights current tasks for further research.

Key words: genomics, hybrid genomes, hybridization zones, speciation.

Введение

Гибридизация между видами представляет собой обычное явление, широко распространенное на древе жизни, с большим диапазоном расхождений в частоте между таксонами, охватывающее разные временные масштабы, и есть убедительные свидетельства того, что гибриды существовали миллионы лет назад (Moran et al. 2021). У человека около 2–5% генома произошло от древней примеси с неандертальцами и денисовцами (более подробно см. Челомина, 2022), а у других таксонов, таких как некоторые виды бабочек, воробьёв, цихлид и др., более 10% геномов получены в результате древней гибридизации, при этом частично такой генетический обмен отражает процесс адаптивной интрогрессии (Moran et al. 2021). Гибридизация, более характерная для видов с внешним оплодотворением, чаще встречается у растений, где она отмечена у 25% видов, тогда как у животных она обнаружена только у 10% видов (Runemark et al. 2019). Открытие и понимание роли гибридизации, когда в одном организме происходит объединение генов, принадлежащих разным таксонам, привело к значительным успехам в изучении проблем эволюции

и видообразования. Такой тип видообразования называют сетчатым (ретикулярным), или гибридогенным, когда родственные отношения между таксонами могут быть представлены в виде сети, а не дерева. Эволюционная значимость естественной гибридизации чаще всего обсуждается в контексте филогенетического распространения и адаптивной природы, а одним из ключевых вопросов является её влияние на специфические фенотипы. Формулируя эволюционные последствия естественной гибридизации, М. Арнольд (Arnold 1992) отмечает, что, как крайние варианты, возможны либо слияние гибридизующих форм, либо усиление репродуктивных барьеров через ассортативное скрещивание (1); возможно получение более или менее приспособленных генотипов, позволяющих интрагрессивным формам распространяться в новые места обитания (2); гибридные особи могут оказаться предпочтительно привлекательными по отношению к паразитическим видам, что ограничивает их адаптацию к родительским особям (3); и, наконец, естественная гибридизация может приводить к формированию гибридных видов, включая партеногенез, гибридогенез или гомоплоидное (диплоидное) видообразование (4). Таким образом, генетический обмен между видами может рассматриваться как весомый фактор увеличения разнообразия с внедрением адаптивных вариантов через границы видов, включая быстрое видообразование, либо как угроза природному биоразнообразию, вплоть до поглощения одного вида другим (рис. 1). Большой вклад в исследования свойств генома гибридов, микро- и макроэволюционных последствий естественной гибридизации вносят полигеномные исследования, позволяющие прояснить роль, которую она играла в эволюции современных и исчезнувших таксонов.

В данной работе приведен краткий обзор современной литературы по геномным исследованиям гибридов, включая методы их идентификации, а также генетические и эволюционные последствия естественной гибридизации при отдельных скрещиваниях и в зонах естественной межвидовой гибридизации. В частности, рассматриваются различные аспекты формирования, развития и стабилизации гибридных геномов

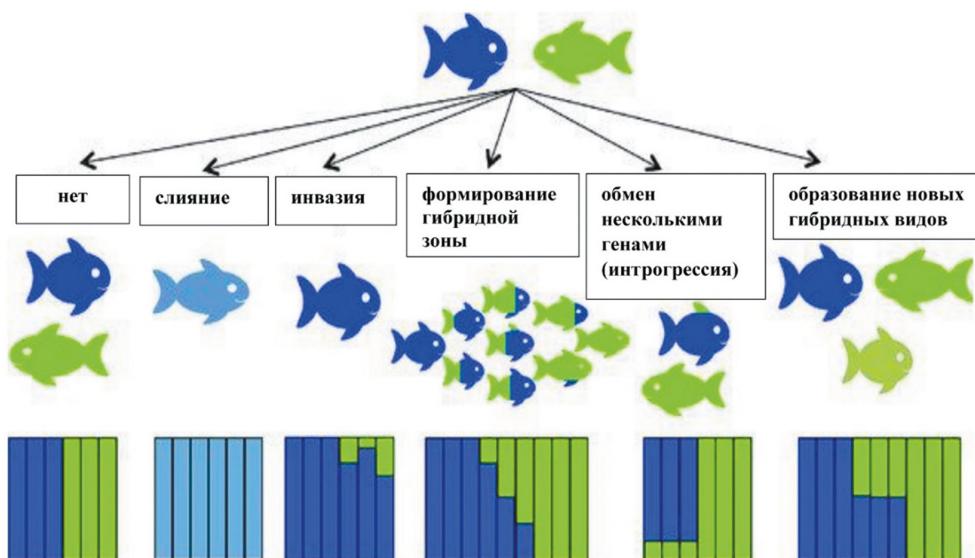


Рис. 1. Потенциальные эволюционные результаты гибридизации (по: Runemark et al. 2019, с изменениями).

Fig. 1. Potential evolutionary outcomes of hybridization (from: Runemark et al. 2019, with modifications).

у аллополиплоидов и гомоплоидов, а также такие движущие силы изменчивости гибридного генома (известные как геномный и транскриптомный «шок»), как нарушение эпигенетического ландшафта, увеличение активности мобильных элементов, широкий спектр геномных мутаций и изменение профилей экспрессии генов. Приведены примеры, показывающие, что гибридные зоны являются ценным средством для понимания многих аспектов биоразнообразия, от основ видовых отличий и формирования репродуктивных барьеров до того, как виды реагируют на окружающую среду. Обозначены дальнейшие перспективы исследования гибридных геномов.

Методы обнаружения гибридных геномов

Существует много подходов к выявлению гибридов, оптимальных к определенным моделям исследований. Для близкородственных таксонов рекомендуются подходы геномной кластеризации, в таких программных обеспечениях, как STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) и ADMIXTURE (Alexander et al. 2009). Они определяют количество генетических групп анализируемого набора данных и место в них для каждой особи. Например, ADMIXTURE использовали при изучении гибридной зоны между домашним и португальским воробьями в Италии (Elgvin et al. 2017). Для определения интродуктивных областей генома, направления и количественной оценки потока генов используют филогенетические методы (Pease, Hahn 2015). Недавно с помощью этого подхода были получены убедительные доказательства гибридного происхождения азиатских черных медведей (*Ursus thibetanus* G. Cuvier, 1823) (рис. 2) (Zou et al. 2022), а также обнаружено древнее гибридное происхождение группы макак (*Macaca* Lacépède, 1799) (Zhang et al. 2023).

Для набора данных с большим количеством таксонов хорошо подходят методы построения графов, дающие оценки дрейфа и интродукции; из-за межпопуляционного обмена генами простые дихотомические деревья могут давать неверное представление об истории популяций (Pickrell, Pritchard 2012). Метод моделирования графов успешно применялся для определения событий генетической примеси в древних и современных популяциях тигра *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758) (Sun et al. 2023). По отношению к небольшим наборам таксонов подходит демографическое моделирование (Pinho, Hey 2010). С помощью такого подхода было подтверждено гибридное происхождение перуанских популяций морского котика *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) (рис. 3) (Lopes et al. 2023).

Среди других методов часто используется статистика Паттерсона (Patterson et al. 2012; Martin et al. 2015), широко известная как тест ABBA-BABA, которая позволяет выявить интродукцию, несмотря на неполную сортировку линий (incomplete lineage sorting, ILS). Однако устойчивая в широком диапазоне генетических расстояний эта статистика может быть чувствительна к размеру популяции. Программа NewHybrids (Anderson, Thompson 2002), дающая оценки апостериорной вероятности попадания генетически отобранных особей в определенную категорию, эффективна в обнаружении недавней гибридизации. HyDe – это пакет программного обеспечения, который обнаруживает гибридизацию в наборах филогеномных данных (Blischak et al. 2018). Сравнение методов показало, что оценки для разных пропорций родительского вклада с помощью HyDe являются исключительно высокоточными и надежными, тогда как STRUCTURE и ADMIXTURE не всегда позволяют идентифицировать гибриды, особенно если родительские вклады асимметричны. HyDe и статистика Паттерсона эффективны для обнаружения гибридизации во всех сценариях, кроме случаев с высоким показателем ILS (Kong, Kubatko 2021).

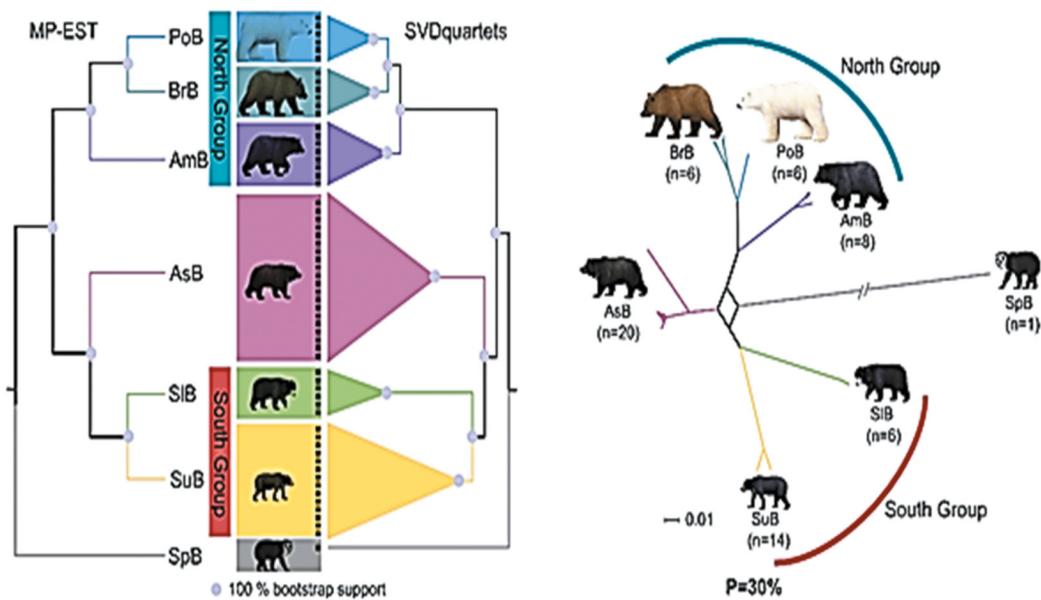


Рис. 2. Филогенетические отношения шести видов *Ursinae* (слева; имеет 100% поддержку для всех ветвей межвидового уровня; в качестве внешней группы использован очковый медведь) и филогенетический сетевой анализ с пороговым уровнем 30% (справа; показывает сетчатую эволюционную историю азиатского черного медведя). PoB – белый медведь; BrB – бурый медведь; AmB – американский черный медведь; AsB – азиатский черный медведь; Sub – солнечный медведь; SIB – медведь-ленивец (по: Zou et al. 2022).

Fig. 2. Phylogenetic relationships of six species of Ursinae (left; has 100% support for all interspecific-level clades; spectacled bear is used as outgroup) and phylogenetic network analysis with a 30% threshold (right; shows the net evolutionary history of the Asian black bear). PoB: polar bear; BrB: brown bear; AmB: American black bear; AsB: Asian black bear; Sub: sun bear; SIB: sloth bear (from: Zou et al. 2022).

Для анализа гибридных зон выделяют три типа современных категорий геномных данных (Gompert et al. 2017): 1 – большой (от тысяч до сотен тысяч) набор одногулеотидных полиморфизмов (single nucleotide polymorphisms, SNP), который анализируется без эталонного генома, или с использованием генома низкого качества; в эту категорию входит секвенирование с сокращенным представлением (более подробно см. Челомина 2021, 2023); 2 – большие наборы SNP, которые были сопоставлены с эталонным геномом; и 3 – данные ресеквенирования всего генома, приведённые в соответствие с высококачественным эталонным геномом. Использование разных категорий данных позволяет точно оценить не только такие ключевые показатели, как гибридные индексы, пропорции примесей, среднюю степень интрагрессии, но также границы предковых блоков и распределение сигналов интрагрессии по геному, и такую дополнительную информацию, как скорости рекомбинации и модели генов (Gompert et al. 2017).

Формирование гибридного генома: аллополиплоиды и гомоплоиды

Аллополиплоидию, когда гибридные геномы имеют по одному полному набору хромосом от каждого родителя, и гомоплоидию, при которой гибридные геномы представляют мозаику геномов родительских видов без увеличения числа хромосом, признают основными вариантами геномов гибридных видов (Runemark et al. 2019).

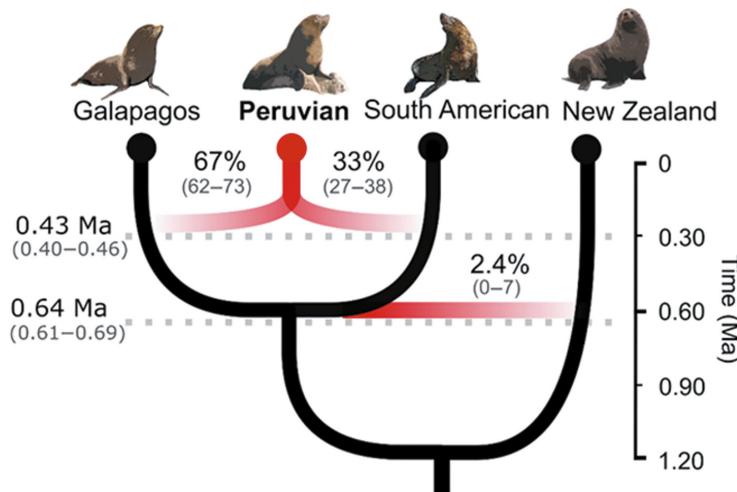


Рис. 3. Предполагаемые демографические параметры котиков (*Arctocephalus* É. Geoffroy Saint-Hilaire et F. Cuvier, 1826). Время расхождения в миллионах лет (слева) и процент предков (над ветвями); под цифрами указаны доверительные интервалы (по: Lopes et al. 2023).

Fig. 3. Estimated demographic parameters of seals (*Arctocephalus* É. Geoffroy Saint-Hilaire et F. Cuvier, 1826). Divergence time in millions of years (left) and percentage of ancestors (above branches); confidence intervals are indicated below the numbers (from Lopes et al. 2023).

Доля интрагрессивного материала, унаследованного гибридами, сильно отличается между видами, составляя 50% во многих полиплоидных таксонах после первоначального события гибридизации. У некоторых гомоплоидных гибридов также обнаружен равный вклад родительских геномов, но в других случаях он крайне различен, и у некоторых видов (например, у рыб-меченосцев *Xiphophorus* Heckel, 1848 и итальянских воробьёв *Passer italiae* Vieillot, 1817) существуют популяции с очень разными пропорциями родительских геномов (Elgvin et al 2017; Runemark et al. 2018, 2019).

Критериями гомоплоидного гибридного видеообразования считаются: (1) наличие репродуктивной изоляции между двумя родительскими таксонами; (2) свидетельства генетической смеси двух родительских линий; а также (3) доказательства возникновения репродуктивных барьеров в результате гибридизации (Wang et al. 2022; Bock et al. 2023). От интрагрессии такой тип видеообразования отличается тем, что он приводит к стабильной линии как к отдельной таксономической единице. Гомоплоидия является важным механизмом, генерирующим новые виды, и все чаще признаётся распространённым явлением как у растений, так и у животных. Вместе с тем эволюционные последствия гомоплоидной гибридизации часто остаются малоизученными, и не всегда удается подтвердить гомоплоидное видеообразование. Например, геномные исследования продемонстрировали гибридное происхождение оксфордской амброзии (крестовик весенний или крестовник оксфордский) *Senecio squalidus* L., 1753, медуницы *Pulmonaria helvetica* Bolliger, 1982, двух из трёх хорошо изученных гомоплоидных гибридных видов подсолнечника *Helianthus annuus* L., 1753, но не смогли подтвердить предполагаемого гомоплоидного видеообразования у ириса *Iris hexagona* Walter, 1788 и флоксов *Phlox* L., 1753 (цит. по: Bock et al. 2023).

Геномное секвенирование и популяционный анализ выявили также «тупиковую», т. е. без инициации видеообразования, гомоплоидную гибридизацию у актинидий *Actinidia Lindl.*, 1836. Результаты показали, что *A. zhejiangensis* C. F. Liang, 1982 в основном представляют собой гибриды F1 между *A. hemsleyana* Dunn, 1908 и *A. eriantha* Benth., 1861, а межвидовой поток генов начался около 1 млн л. н., подразумевая как сильные генетические барьеры, так и продолжающуюся гибридизацию (Yu et al. 2023). Роль гомоплоидного видеообразования у животных широко обсуждается, но подтверждённых геномными данными случаев немного. Например, секвенирование геномов с сокращенным представлением обнаружило, что перуанский морской котик является видом со смешенным геномом, возникшим около 400 000 л. н. в результате гибридизации двух видов морских котиков, южноамериканского *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) и галапагосского *A. galapagoensis* Heller, 1904, посредством гомоплоидного гибридного видеообразования (Lopes et al. 2023). Этот же тип видеообразования выявлен при ресеквенировании геномов 44 особей родов *Carpinus* L., 1753 и *Ostrya* Scop., 1760. Исследование подчёркивает вероятность событий гомоплоидного гибридного видеообразования между предками современных родов на начальных этапах их расхождения, что, вероятно, привело к сетчатой филогении на более высоких таксономических уровнях (Wang et al. 2022).

Аллополиплоидное видеообразование чаще встречается у растений, чем у животных, при этом из-за различий в числе хромосом аллополиплоиды могут быть сразу изолированы от родительских видов, а для изучения ранних стадий аллополиплоидизации часто используются синтетические аллополиплоиды растений. Как и при аутополиплоидии, аллополиплоидный геном после дупликации подвергается диплоидизации, в результате которой теряется большая часть последовательностей (преимущественно некодирующая ДНК, в основном – тандемные повторы) (Runemark et al. 2019). В кодирующей части генома крупные реорганизации недопустимы, и со временем каждый ген помимо консервации (сохранения функций) имеет возможность реализовать несколько эволюционных сценариев, включая два варианта функциональной дивергенции: субфункционализацию, когда каждый паралог сохраняет определённую часть функции родительского гена (как следствие – расширение адаптивного потенциала), и неофункционализацию – приобретение принципиально новых функций, а также псевдогенезацию, т. е. полную утрату функций и превращение в псевдоген, часто из-за эпигенетических изменений генома (Chen, Ni 2006; Chaudhary et al. 2009; Eduard et al. 2012; Yoo et al. 2013). Скорости структурно-функциональной дивергенции значительно варьируют между видами, но в целом субфункционализацию рассматривают как наиболее раннее событие, а со временем возрастает вероятность неофункционализации и псевдогенезации (Adams, Wendel, 2005). Согласно геномным данным, у гексаплоидной пшеницы (вероятный результат перекрёстного опыления *Triticum aestivum* L. (1753), дикими травами) псевдогенезации подверглись 38% экспрессирующихся генов (Eduard et al. 2012), а у полиплоидной резуховидки Таля *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., 1842, долгое время считавшейся классическим диплоидом, сохранилось только 30% дуплицированных генов после последнего события дупликации примерно 86 млн л. н. (Bowers et al. 2003), и около 62% пар генов этого растения подверглись функциональной диверсификации (Blanc, Wolf 2004). Генетические исследования аллотетраплоида *Tragopogon mirus* Ownbey, 1950 семейства астровых показали, что субфункционализация ряда генов произошла всего за 40 поколений (Buggs et al. 2010). Показательно, что потеря дубликатов не является случайной, и гены, сохранившиеся после одного цикла

дупликации, имеют большую вероятность сохраняться при последующем цикле дупликации (Seoighe, Gehring 2004).

Дупликация генома, связанная с аллополиплоидией, позволяет наборам хромосом от разных видов сохраняться как отдельные «субгеномы» во время последующих мейозов, а хромосомное распределение и время вставок транспозонов служат историческим индикатором хромосом. Новые, разработанные на основе геномных данных, подходы позволяют надёжно идентифицировать субгеномы у аллоплоидов растений и животных, а также определить порядок гибридизации диплоидов-предшественников с организмами более высокой пloidности (Session, Rokhsar 2023). Считается, что «в более высоком полиплоиде (который может возникнуть в результате гибридизации предшественников различной пloidности) субгеном, добавленный последним, должен: (1) обладать более высоким сохранением генов (смешённое фракционирование), поскольку другой, полиплоидный предшественник уже утратит избыточные гены, и (2) более устойчивую экспрессию генов (доминирование генома), поскольку у другого полиплоидного предшественника экспрессия оставшихся избыточных генов будет ниже, чем у диплоидного предшественника» (Session, Rokhsar 2023). Субгеномы могут развиваться асимметрично с образованием «доминантных» и «подчинённых» субгеномов, причём последние имеют более высокую плотность мобильных элементов (Runemark et al. 2019; Session, Rokhsar 2023). У октоплоидной земляники один из четырёх геномов является доминантным, и его гены экспрессируются чаще. Кроме того, определённые черты этого растения, как, например, устойчивость к болезням, контролируются доминантным субгеномом (Edger et al. 2019).

Аллоплоидные и гомоплоидные гибриды часто имеют нарушение регуляции фертильности. Аллополиплоидия влияет на прохождение хромосомных спариваний и поэтому может вызвать бесплодие из-за дефектных гамет у гибридов (Bashir et al. 2018). Интересный пример (без получения полногеномных данных) был недавно описан для зелёных лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843, известным признаком которых является гибридогенез. Обитающие в долине р. Днестр лягушки комплекса *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) состоят из двух родительских видов: прудовой *P. lessonae* (Camerano, 1882) и озёрной *P. ridibundus* (Pallas, 1771) лягушек, а также их гемиклонального гибрида *P. esculentus*, и все они являются диплоидами. Оказалось, что в популяциях *P. esculentus* численность самцов сильно (90%) превышала численность самок, половина изученных гибридных самцов была стерильной, а большинство фертильных гибридных самцов продуцировали сперму с геномом *P. lessonae*. Более того, несколько гибридных самцов дали смесь сперматозоидов с геномами *P. lessonae* и *P. ridibundus* (амфиспермия), и только один самец – с геномом *P. ridibundus* (Litvinchuk et al. 2023).

В гибридном геноме одновременно взаимодействуют многие факторы, поэтому его эволюция необычайно динамична, и наблюдения показывают, что в целом у гибридов действует отбор против второстепенного родителя, т. е. от которого гибриды получают меньшую часть своего генома в наиболее функционально важных геномных областях (Morgan et al. 2021). Гибридная дисфункция, известная как «несовместимость Добжанского-Мюллера или Бейтсона-Добжанского-Мюллера», часто возникает в результате эпистатических взаимодействий между генами, когда ранние комбинации аллелей в разных локусах объединяются и взаимодействуют, снижая приспособленность. В соответствии с этой моделью локусы, полученные от второстепенного родителя, с большей вероятностью обнаружат несовместимости в других

частях генома, что приводит к глобальному отбору против происхождения от второстепенного родителя (Moran et al. 2021; Rosser et al. 2022).

Изменения гибридного генома: геномный и транскриптомный «шок»

Гибридизация, при которой происходит слияние дивергировавших геномов с различными адаптациями и несовместимыми комбинациями генов, инициирует цепь событий, которые Б. МакКлинток назвала «геномным шоком» (McClintock 1984). Согласно (это предлог, запятыми не отделяется) гипотезе геномного шока к последствиям гибридизации относится увеличение активности мобильных генетических элементов (последовательностей ДНК, способных перемещаться по геному), нарушение эпигенетического ландшафта, вариации в структуре хромосом и повышенная нуклеотидная вариабельность, изменение числа копий генов и количества повторяющейся ДНК, а также трансформация профилей экспрессии генома. Из них в качестве основной причины дестабилизации гибридного генома рассматривают нарушение эпигенетического контроля, сопровождающееся активацией мобильных элементов (Shapiro 2023).

Нестабильность генома у гибридов за счет всплесков транспозиции продемонстрирована на многих видах. Например, показано, что у дрозофил (род *Drosophila* Fallén, 1823) гибридизация реактивирует мобильные элементы, которые эффективно подавлялись в геномах родительских видов (Guerreiro 2014). При этом нарушается эпигенетический контроль, управляемый пиРНК (класс малых интерферирующих РНК), которые обычно подавляют передвижение мобильных элементов в зародышевой линии (Gamez-Visairas et al. 2020). Исследования геномов лягушек рода *Xenopus* Wagler, 1827 также позволили предположить, что мобильные элементы (ДНК-транспозоны) и их пиРНК могут сильно влиять на эволюцию аллотетраплоидного генома после межвидовой гибридизации (Suda et al. 2022). Данные секвенирования генома дрожжей с длительным чтением показали, что большинство ретротранспозонов с длинными концами (long terminal repeat retrotransposons, LTR-RT) были вставлены в геном после гибридизации, и их количество широко варьирует (от 0 до 87), увеличиваясь с повышением уровня геномной примеси (Tusso et al. 2022). Во вновь синтезированных алло- и аутотетраплоидных геномах картофеля *Solanum tuberosum* L., 1753 копии LTR-RT активировались преимущественно в гибиде (29 копий), в аллотетраплоидных линиях активации не наблюдалось, а в аутотетраплоидных линиях активировалась только одна копия (Gantuz et al. 2022). Вместе с тем есть данные, что после аллополиплоидизации пролиферация может быть ограничена всего несколькими мобильными элементами, а в некоторых случаях она вообще не обнаруживается. Таким образом, геномный ответ на полиплоидизацию является высокоспецифичным, причём геномный дисбаланс мобильных элементов может влиять на взаимодействия субгеномов и их эпигенетический контроль (Gantuz et al. 2022). Показательно, что у межродовых гибридов (встречаются значительно реже межвидовых) некоторых рыб вблизи мобильных элементов располагались сайты, подвергшиеся интрагрессии (Nedoluzhko et al. 2022).

Эпигенетические модификации, прежде всего метилирование ДНК, считаются важным фактором регуляции многих клеточных функций, включая fertильность. Среди межвидовых гибридов морских гребешков – гермафродитного *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819) и *A. purpuratus* (Lamarck, 1819) – более высокие уровни метилирования были выявлены у стерильных особей по сравнению с fertильными, особенно в одной из хромосом отцовского родителя. Всего было обнаружено 3619

дифференциально метилированных генов (ДМГ), и авторы полагают, что эти ДМГ могут вызывать гибридную стерильность различными путями, как, например, ингибирование оогенеза и созревания яиц, а также индукция апоптоза (Yu et al. 2023). У тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793 общий уровень метилирования ДНК был значительно ниже в гибридных скрещиваниях, чем в родительских, и отрицательно коррелировал с ростом (Yang, Li 2022); у гибридных форм сои *Glycine max* (L.) Merr., 1917 перепрограммирование метилирования ДНК оказалось связанным с фенотипической изменчивостью и гетерозисом (Chen et al. 2022), а сбалансированная геномная диверсификация у аллотетраплоидов арабидопсиса (или резуховидки, род *Arabidopsis* Heynh. (1842)) сопровождалась конвергентными и согласованными изменениями в метилировании ДНК между двумя субгеномами (Jiang et al. 2021).

В гибридных геномах часто возникают структурные варианты (structural variants, SV), которые могут непосредственно вызывать репродуктивную изоляцию с последующим видообразованием. Например, инверсии могут способствовать видообразованию за счёт уменьшения рекомбинаций между локусами, в частности, отвечающих за репродуктивную изоляцию, а крупные транслокации напрямую вызывают гибридную стерильность из-за неправильной сегрегации во время мейоза (Bock et al. 2023). Полногеномное секвенирование с использованием технологии длительного чтения позволило выявить более 100000 SV для двух гибридизующих видов бабочек рода *Lycaeides* Hübner, 1819 с достоверными различиями в моделях интрагрессии в зоне гибридизации. В целом, гибриды продемонстрировали направленный сдвиг в сторону одного из предков, особенно выраженный для Z-сцепленных SV и инверсий, содержащих множество генов. Таким образом, SV могут иметь очень сильное влияние на гибридную приспособленность, способствуя репродуктивной изоляции (Zhang et al. 2023).

Гибридизация, помимо крупных геномных перестроек, может изменять частоту соматических мутаций и вызвать их «взрывное» накопление. Для объяснения данного феномена предложены разные теории, например, что причиной может быть глобальное разрушение у гибридов, коадаптированных в родительских геномах белковых комплексов, или локально повышенная частота мутаций вокруг гетерозиготных локусов (Bashir et al. 2023). В любом случае повышенная генетическая изменчивость полезна для создания адаптивных инноваций новых гибридных видов (Shapiro 2023). Возможность отличий в скоростях мутаций у гибридов и родительских видов была впервые показана на табаке (род *Nicotiana* L., 1753) (цит. по: Bashir et al. 2023).

Активация мобильных элементов может также привести к крупным изменениям в функционировании генома с нарушением паттернов экспрессии у гибридных видов – так называемый «транскрипционный шок». Экспрессия генов менее строго регулируется непосредственно после гибридизации, новые модели экспрессии возникают и стабилизируются в течение десятков поколений (Runemark et al. 2019), а для стабилизации генома и совместимости транскрипции требуется корректировка эпигеномного ландшафта (Shin et al. 2022). Однако несмотря на важность понимания механизмов эволюции полиплоидии, знания о полногеномных эффектах экспрессии у зарождающихся аллополиплоидов весьма ограничены. Известно, например, что в геноме *xBrassicoraphanus* Sageret, синтетического аллотетраплоида репы огородной *Brassica rapa* L., 1753 и редьки посевной *Raphanus sativus* L., 1753, родительские хромосомы сохраняются без перестройки, но происходит реконфигурация

транскрипционной сети, и, в частности, мобильные элементы от *B. rapa* транскрипционно подавляются за счёт усиления метилирования ДНК (Shin et al. 2022). Интересно, что в ходе изучения экспрессии у реципрокных межвидовых гибридов лучепёрых рыб-меченосцев рода *Xiphophorus* обнаружено расширение семейств генов и положительно отобранные гены, связанные с живорождением, при этом положительно отобранные семейства генов были значительно обогащены неполиморфными мобильными элементами (Lu et al. 2023).

При аллополиплоидизации часто прослеживается отклонение от аддитивной экспрессии, при которой эффекты тождественных генов суммируются. Неаддитивная регуляция генов контролируется в процессе развития, что может приводить к субфункционализации дублирующих генов (Wang et al. 2023). Кардинальные изменения в неаддитивной регуляции генов наблюдали у аллотетраплоидов арабидопсиса. Отклонение экспрессии (для примерно 5–6% генов) от среднего родительского значения были обнаружены в двух независимо полученных синтетических аллотетраплоидах. Оказалось, что >65% неаддитивно экспрессируемых генов в аллотетраплоидах репрессированы, а >94% репрессированных генов в аллотетраплоидах соответствуют генам, которые экспрессируются на более высоких уровнях у *Arabidopsis thaliana*, по сравнению с *A. arenosa* (L.) Lawalrée, 1960. В целом, комбинация двух дивергентных геномов арабидопсиса (резуховидки) индуцирует неаддитивную регуляцию генов по всему геному, обеспечивая таким образом молекулярную основу для вариаций *de novo* и для эволюции аллополиплоидов (Wang et al. 2006). Неаддитивная экспрессия стресс-чувствительных белков может способствовать гетерозису у гибридов и, возможно, гибридных культур резуховидки (June et al. 2023). У гибридной сои были в большом количестве обнаружены неаддитивные сайты дифференциального метилирования (в основном были гиперметилированы), которые принимали участие в разных биологических процессах, включая регуляцию транскрипции и гормональной функции (Chen et al. 2022).

Стабилизация гибридного генома

В целом, в плане генетических последствий гибридизации выделены новые принципы, применимые к большому количеству случаев, когда отбор в среднем действует против гибридизации, но которые могут не соответствовать системам, где гибридизация глобально нейтральна или выгодна. Они включают: (1) сочетание быстрого (десятки поколений) и медленного (сотни и тысячи поколений, в зависимости от общей скорости рекомбинации) удаления чужеродных предковых элементов, стабилизирующего смешанные геномы; (2) снижение скорости интрагрессии в функционально важных областях генома; и (3) стабилизацию генома, в которой ключевую роль играет рекомбинационный ландшафт (например, различные корреляции между скоростью рекомбинации и плотностью генов) (Runemark et al. 2019).

Сразу после прекращения гибридизации между гибридным и родительскими таксонами начинается процесс «стабилизации генома», когда некоторые пути интрагрессии удаляются отбором против несовместимостей, а другие, напротив, фиксируются (рис. 4). Время стабилизации широко варьирует, занимая сотни и тысячи поколений; например, 400 поколений в геномах грибов *Zymoseptoria Quaedvlieg et Crous*, 2011, 2500 в гибридных геномах рыб-меченосцев *Xiphophorus* и 5000 у гибридных итальянских воробьёв *Passer italiae* (цит. по: Runemark et al. 2019). Скорость локальной рекомбинации важна для вероятности события интрагрессии, потому что в случае широко распространенных несовместимостей интрагрессированные аллели

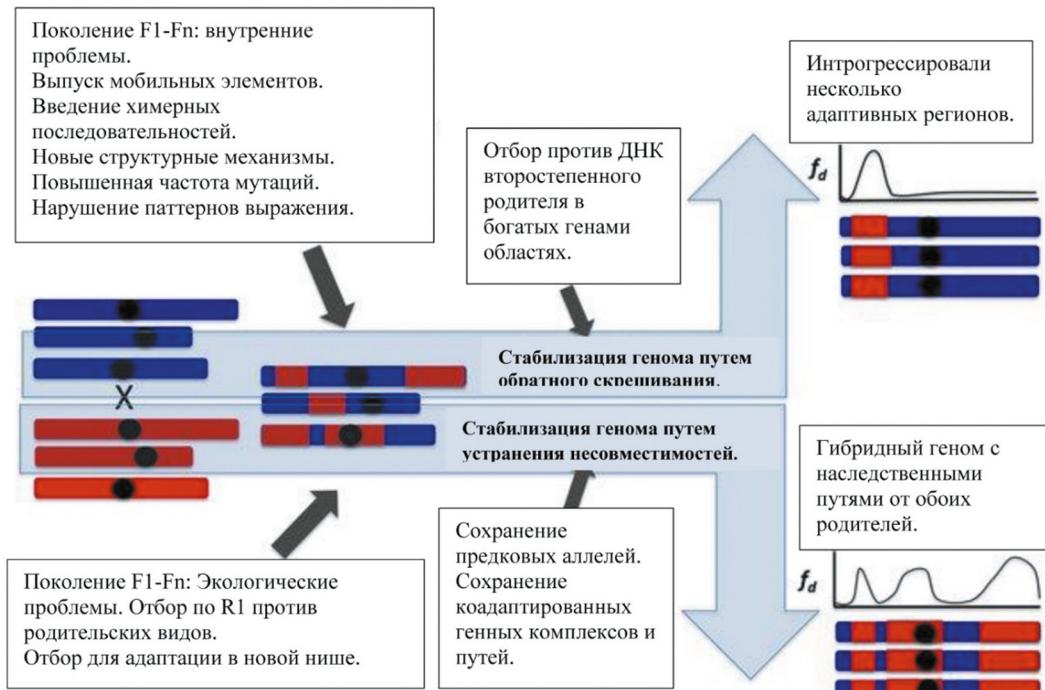


Рис. 4. Процесс стабилизации генома при гибридном видообразовании и интргессии (по: Runemark et al. 2019, с изменениями).

Fig. 4. The process of genome stabilization during hybrid speciation and introgression (from: Runemark et al. 2019, with modifications).

с большей вероятностью рекомбинируют вдали от несовместимостей в областях с частой рекомбинацией. Процесс фиксации родительских аллелей может замедлить ассоциативное сверхдоминирование (когда гибриды с гаплотипами от обоих родителей имеют более высокую приспособленность по сравнению с гибридами, имеющими гаплотип одного родителя), наиболее сильное в областях низкой рекомбинации (Runemark et al. 2019). Считается, что в природе полная геномная несовместимость, определяющая невозможность скрещивания, достигается в среднем за 3 млн л. (Futuyma 1998), а решающее значение для понимания факторов, определяющих геномную архитектуру репродуктивной изоляции в процессе видообразования, имеет изучение геномной дивергенции (Caeiro-Dias et al. 2023).

Репродуктивная изоляция формируется постепенно, по мере накопления вредных эпистатических взаимодействий между независимыми локусами (несовместимость Бейтсона-Добжанского-Мюллера), либо из-за возникающих по всему геному несовместимостей генов многих несвязанных локусов, в то время как барьерные локусы появляются позже в процессе видообразования (Caeiro-Dias et al. 2023). Отсутствие гетероморфных половых хромосом приводит к более медленному накоплению репродуктивной изоляции. Правило Дж. Холдейна гласит, что «когда в потомстве F1 двух разных рас животных один пол отсутствует, редок или бесплоден, этот пол является гетерозиготным» (цит. по: Runemark et al. 2019). У чешуекрылых, например, гибридная стерильность возникает в результате множественных и сложных эпистатических взаимодействий, часто (согласно правилу Холдейна) с участием половой хромосомы (Rosser et al. 2022), а предотвращение потока генов между родственными таксонами при гибридной стерильности способствует видообразованию (Blanckaert,

Payseur 2021; Valiskova et al. 2022). К сожалению, идентификация локусов репродуктивной изоляции до сих пор остаётся сложной задачей, однако геномные исследования ясно показали, что постоянная изменчивость играет огромную роль в видообразовании, особенно на ранних этапах, тогда как новые мутации важны на поздних стадиях процесса (Bock et al. 2023).

Популяционная геномика гибридных зон

Гибридные зоны – географические регионы, где происходит гибридизация и генетическое смешение расходящихся групп – давно рассматриваются, как «природные лаборатории эволюционных исследований и окна в эволюционные процессы» (Barton, Hewitt 1985; Harrison 1993). Поскольку гибридные зоны содержат больше гетерозиготных особей, их отличительной чертой является атипичное неравновесие по сцеплению (linkage disequilibrium, LD) между локусами, в том числе физически не связанными (Gompert et al. 2017). Ледниковый период плейстоцена создал очаги гибридных зон, а климат и география формировали их динамику в пространстве и времени. Полагают, что чаще гибридные зоны возникают в результате вторичного контакта разошедшихся линий с формированием как широких, так и узких регионов контакта и гибридизации (Bolte et al. 2023). Гибридные зоны могут сильно различаться по возрасту и стабильности, а состав современных гибридных зон может представлять собой смесь локусов и особей, отражающую события как недавней, так и более древней гибридизации. При этом гибридные зоны с балансом между расселением особей и отбором против гибридов (зоны напряжения) перемещаются в районы с низкой популяционной плотностью (Barton, Hewitt 1985; Gompert et al. 2017). Растущее число примеров перемещения гибридных зон подразумевает, что это явление, вероятно, гораздо более распространено, чем предполагалось раньше (Kalaentzis et al. 2023). Предложено множество моделей для объяснения гибридных зон и управляющих ими эволюционных процессов (Nikolakis et al. 2022). Например, модель зоны напряжения (почти не зависящая от окружающей среды) предполагает, что гибридизация, прежде всего, приводит к вредной несовместимости и далее к снижению приспособленности или к нежизнеспособности гибридов; согласно модели ограниченного превосходства гибридов и экотональной модели (гибридная зона, возникающая над градиентом окружающей среды), приспособленность гибридов зависит от окружающей среды; а геноцентрические модели рассматривают локус/локусы, которые могут способствовать репродуктивной изоляции (так называемые «барьерные локусы») с акцентом на одном гене или признаке. Однако в любом случае в пределах одной гибридной зоны действуют несколько селективных процессов, которые могут взаимодействовать между собой, снижая или усиливая эффекты каждого из них (Nikolakis et al. 2022). Таким образом, гибридные зоны являются полезными инструментами для понимания генетических основ видовых отличий, важных для поддержания репродуктивной изоляции и могут дать представление о реакции видов на природные и антропогенные изменения (Wagner et al. 2020).

Один из наиболее известных примеров естественной гибридизации – скрещивание серой *Corvus cornix* (Linnaeus, 1758) и чёрной *C. corone* (Linnaeus, 1758) ворон с протяжёнными зонами вторичного контакта и гибридизации в Западной Европе и Восточной Азии. Широко распространённые и хорошо известные, эти виды считаются одними из самых умных животных в мире, с коэффициентом энцефализации, как у приматов (Emery, Clayton 2004). До недавнего времени у них не было известно

видоспецифичных генов и экологической дифференцировки, они легко скрещивались между собой, но хорошо различались по окраске и поведению. В результате сравнительного геномного анализа было обнаружено, что практически все генетические различия между серой и чёрной воронами сконцентрированы на небольшом участке хромосомы 18. Эта часть хромосомы длиной 1.95 млн п. н. в своё время подверглась инверсии, поэтому при скрещивании она не рекомбинирует с гомологичными участками близкородственных видов. На инвертированном участке сконцентрированы гены окраски оперения туловища, гены зрительного восприятия и гены гормональной регуляции поведения (идентифицирован 81 сайт с фиксированными заменами примерно в 40 генах), чего оказалось достаточным для формирования и поддержания видовой самостоятельности (Poelstra et al. 2014).

Геномные исследования гибридной зоны чёрной и серой ворон обнаружили также, что ассортативное спаривание и эпистатическая архитектура признаков спаривания вызывают сложное движение гибридной зоны (Knief et al. 2019; Metzler et al. 2021). При этом умеренная степень ассортативного спаривания вызывала пре- и постзиготическую изоляцию посредством положительного частотно-зависимого отбора, а эпистаз между двумя локусами индуцировал перемещение гибридной зоны в пользу аллелей, передающих тёмное оперение, с последующим сдвигом в противоположном направлении в пользу фенотипов серого окраса поколений после вторичного контакта (Metzler et al. 2021). Более 68% изменчивости оперения было связано с эпистазом между геном NDP (Norrie Disease Protein, белок болезни Норри) и областью ~ 2.8 Mb на хромосоме 18 с подавленной рекомбинацией, при этом оба локуса пигментации показали признаки дивергентного отбора против интрогрессии. В целом, лишь малая часть локусов оказалась способной эффективно управлять предзиготической изоляцией и защищать фенотипическую дивергенцию от потока генов. Интересно, что скрининг локусов геномных аутсайдеров в независимых контактных зонах в Азии указал на некоторые из тех же самых генов, которые действуют в системах, модифицирующих паттерны пигментации (рис. 5) (Knief et al. 2019).

В Северной Америке известна гибридная зона черношапочных *Poecile atricapillus* (Linnaeus, 1766) и каролинских *Poecile carolinensis* (Audubon, 1834) синиц, смещающаяся на север в ответ на повышение зимних температур, но которая не увеличивается в ширину, что указывает на сильный отбор против синиц со смешанными геномами. Согласно геномным данным гибриды птиц имеют более высокий уровень основного обмена, чем любой из родительских видов, и страдают от дефицита пространственной памяти и способности решения проблем. Таким образом, метаболические и когнитивные нарушения у гибридных синиц могут действовать как сильные механизмы постзиготической изоляции в этой движущейся гибридной зоне, т. е. могут быть вовлечены в отбор против гибридов (Wagner et al. 2020).

В основе репродуктивной изоляции в гибридной зоне североамериканской иволги Балтимора *Icterus galbula* (Linnaeus, 1758) и иволги Буллока *I. bullockii* (Swainson, 1827) (рис. 6) лежит сложная геномная архитектура. В масштабе всего генома выявлено несколько предполагаемых барьеров для репродукции, включая повышенные пики дивергенции, большую предполагаемую инверсию на Z-хромосоме и сложные взаимодействия между генами-кандидатами путей меланогенеза.

В целом, данные предполагают относительно быстрое накопление барьеров между видами и демонстрируют сложный путь процесса видеообразования (Walsh et al. 2023). Исследование шести гибридных зон, образованных семью видами ящериц рода *Podarcis* Wagler, 1830, обитающих на Пиренейском полуострове, показывает,

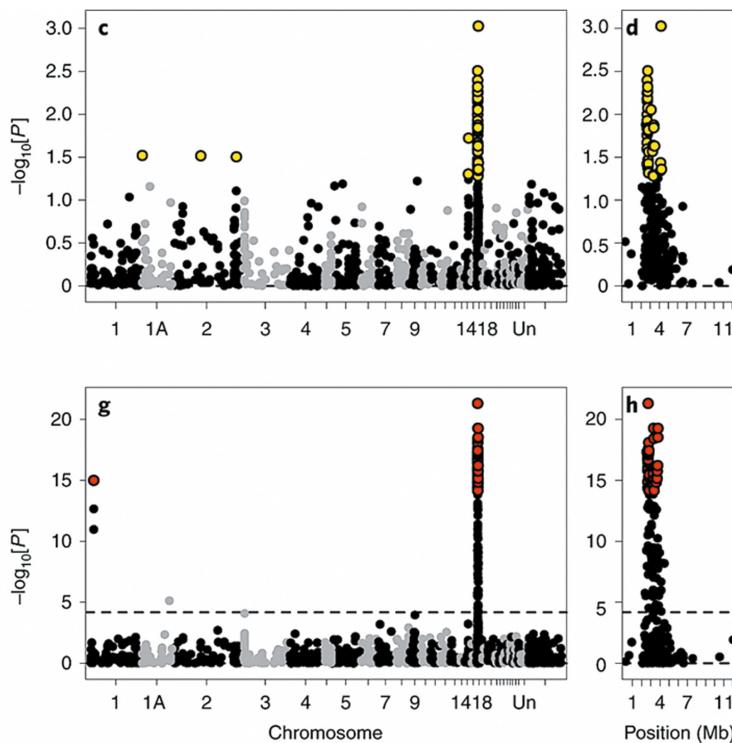


Рис. 5. Анализ геномных клинов центральной и южной гибридной зоны чёрной и серой ворон для 1111 SNP в геноме (с и г) и для области выброса на хромосоме 18 (chr18) (д и г). Пунктирные линии представляют порог полногеномной значимости (по: Knief et al. 2019).

Fig. 5. Analysis of genomic clines of the central and southern hybrid zone of hooded crow and carrion crow for 1111 SNPs in the genome (c and g) and for the outlier region on chromosome 18 (chr18) (d and h). Dashed lines represent the genome-wide significance threshold (from: Knief et al. 2019).

что адаптивная интровергессия является ключевым механизмом, формирующим разнообразие главного комплекса гистосовместимости (Major Histocompatibility Complex, МНС). Поскольку адаптивная интровергессия включает вновь приобретенные признаки, дающие явные преимущества в приспособленности, МНС представляется особенно интересным в плане изучения из-за его необычайного полиморфизма, роли в адаптивном иммунном ответе, а также важности для биологии сохранения (Gaczorek et al. 2023).

Геномные данные, полученные на многочисленных примерах, свидетельствуют, что гибридизация между разными линиями происходит регулярно и приводит к некоторой степени интровергессии, причём в процессе видообразования некоторые области генома становятся устойчивыми к потоку генов раньше других – образование так называемых «островов» дифференциации. К таким давно признанным областям относятся половые хромосомы, играющие непропорционально большую роль в процессе видообразования птиц. Например, использование геномного подхода для изучения ландшафта дифференциации между гибридизирующими подвидами острохвостой амадины *Poephila acuticauda* (Gould, 1840) из семейства вьюрковых

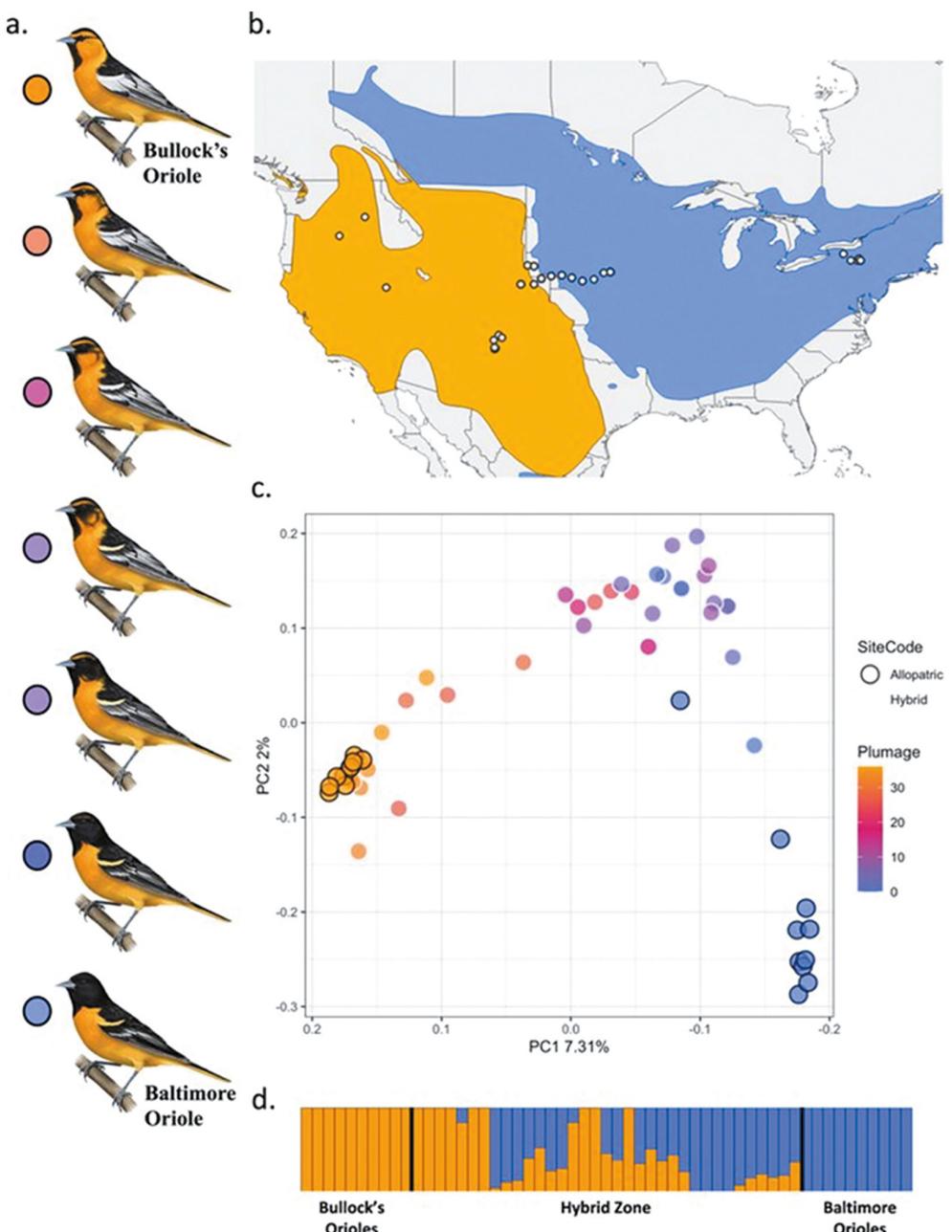


Рис. 6. Географическая (б), фенотипическая (а) и геномная (с, д) изменчивость балтиморской иволги и иволги Буллока (по: Walsh et al. 2023).

Fig. 6. Geographical (b), phenotypic (a) and genomic (c, d) variation in Baltimore and Bullock's orioles (from Walsh et al. 2023).

ткачиков (Estrildidae) показало, что репродуктивную изоляцию в зоне гибридизации птиц обеспечивают инверсии половых хромосом, тогда как аутосомная дифференциация между подвидами минимальна. Таким образом, Z-хромосома и цвет клюва (большая часть генов-кандидатов находится на хромосоме 8, а остальные – на Z-хромосоме) способствуют репродуктивной изоляции, установленной между этой парой подвидов (Hooper et al. 2019). Важная роль Z-хромосомы в репродуктивной изоляции

предполагается также для зоны гибридизации ящериц *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) и *P. carbonelli* Pérez-Mellado, 1981 (Caeiro-Dias et al. 2023).

При изучении гибридной зоны между бабочками-парусниками *Papilio syfanius* Oberthür, 1886 и *P. maackii* Ménétrries, 1859 было обнаружено смешение темпов эволюции. В этом случае геномные области, наиболее затронутые потоком генов, развиваются с одинаковой скоростью между видами, в то время как геномные области с сильной репродуктивной изоляцией развиваются с видоспецифичной скоростью. Следовательно, репродуктивная изоляция поддерживает не только геномную дифференциацию, но и скорость накопления дифференциации, т. е. асимметричные темпы эволюции обеспечивают дополнительные «метки» локусов, вовлеченных в репродуктивную изоляцию (Xiong et al. 2022). В гибридной зоне между двумя таксонами бабочек-голубянок (род *Lycaeides*) с помощью полногеномного секвенирования с длительным чтением было выявлено, что структурные варианты, особенно делеции, могут способствовать видеообразованию, непосредственно вызывая репродуктивную изоляцию или подавляя рекомбинацию в больших областях генома (Zhang et al. 2023).

Интересную модель для изучения представляют гремучие змеи (Crotalinae), поскольку у них в природе распространена гибридизация между отдаленно родственными видами, а лабораторные скрещивания дают жизнеспособное потомство. В совокупности это предполагает неполные механизмы изоляции, поэтому изучение геномных интрагрессий может дать ценную информацию о механизмах и процессах, лежащих в основе частичной репродуктивной изоляции. Исследование интрагрессии в гибридной зоне между двумя видами гремучих змей – степной (зелёный гремучник) *Crotalus viridis* (Rafinesque, 1818) и карликовой (жёлтая гремучая змея) *Crotalus oreganus concolor* Woodbury, 1929 – нашли доказательства того, что геномная несовместимость и другие мультилокусные процессы влияют на приспособленность гибридов. В частности, обнаружены доказательства геномных паттернов интрагрессии, которые различаются в зависимости от участка генома; найдены закономерности, согласующиеся с таким моделями, как зоны напряжения, или такими, где мультилокусные процессы управляются внешними факторами. В целом, система находится на стадии накопления мультилокусных эффектов, и, по-видимому, имеют место антагонистические геномные взаимодействия, т. е. как за, так и против смешанных генотипов внутри гибридной зоны (Nikolakis et al. 2022). Интересно, что яды, продуцируемые этими видами (которые разошлись в плиоцене, около 3–5.2 млн л. н.), хорошо отличаются. Яд карликовой змеи характеризуется наличием гетеродимерного нейротоксического компонента, а яд степной змеи состоит в основном из литических компонентов. Недавно было показано, что яды гибридов этих гремучих змей представляют собой уникальную комбинацию признаков, проявление которых, по-видимому, ограничено гибридной зоной, и высказано предположение, что скрещивание видов может привести к появлению новых фенотипов яда с уникальными действиями (Smith et al. 2023).

Гибридизация, особенно отдалённая, может вызывать нарушение ядерно-цитоплазматических взаимодействий и приводить к ядерно-цитоплазматической несовместимости. Вместе с тем при изучении гибридизации и видеообразования внимание на ядерно-цитоплазматических взаимодействиях обычно не акцентируется, но имеются исключения. Например, в гибридной зоне колокольчиков-эндемионов *Hyacinthoides hispanica* (Mill.) Rothm., 1944 и *H. non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm., 1753 на севере Испании обнаружили, что ядерно-цитоплазматическая несовместимость не предотвращает интрагрессию нейтральных маркеров по всему геному, хотя,

по-видимому, исключает перемещение некоторых аллелей и скоординированность между клеточными компартментами, а высокая приспособленность межвидовых скрещиваний согласуется с продолжающимся потоком генов (Marquardt et al. 2022). Как показали исследования геномов цитрусовых, эволюционные конфликты, возникающие из-за ядерно-цитоплазматических взаимодействий, способны оказывать стойкое воздействие на генетику и селекцию и могут служить основой цитоплазматической мужской стерильности. Полногеномное исследование ассоциаций (genome-wide association study, GWAS) выявило три ядерных гена, кодирующих белки пентатрикопептидного повтора (pentatricopeptide repeat proteins, PPR), которые способствуют ядерно-цитоплазматическим взаимодействиям у представителей рода *Citrus* L., 1753 (Wang et al. 2022).

Изучение гибридных зон полезно для понимания видеообразования и того, как виды реагируют на окружающую среду, позволяя иногда делать прогностические выводы. При этом гибридизация и видеообразование в морских экосистемах менее изучены по сравнению с пресноводными или наземными экосистемами. Морские звёзды являются ключевыми видами в приливно-отливной зоне Северной Атлантики. Исследование двух близкородственных видов морских звёзд, *Asterias rubens* Linnaeus, 1758 и *A. forbesi* (Desor, 1848), различающихся по ширине своей экологической ниши, предполагает важную роль экологического отбора в поддержании гибридной зоны. Известно, что на распределение геномных вариантов морских звёзд влияет окружающая среда, которую будет крайне важно учитывать по мере изменения климата (Giakoumis et al. 2023). Комплекс *Mytilus edulis* включает три близкородственных вида мидий, обитающих в северном полушарии: *M. edulis* Linnaeus, 1758, *M. trossulus* Gould, 1850 (регионы с холодным и умеренным климатом) и *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819 (более тёплые регионы). В местах, где их распространение перекрываетя, происходит гибридизация, и образуются гибридные зоны, которые характеризуются разными экологическими условиями и степенью межвидового потока генов и примесей. Исследования мозаичной гибридной зоны *M. galloprovincialis* и *M. edulis* на юго-западе Англии подтвердили её долгосрочную (в течение 35 лет наблюдений) стабильность, несмотря на более высокую жизнеспособность *M. galloprovincialis*. Стабильность совпадает с резким изменением температуры, позволяя предположить, что «эти гибридные популяции могут противостоять последствиям глобального потепления». Однако один локус SNP, связанный с трансмембранным сигнальным белком Notch (принимает участие в латеральном ингибиции и эмбриогенезе), продемонстрировал заметно отличающийся паттерн изменчивости, возможно, связанный с адаптацией *M. galloprovincialis* к более холодным водам (Diz et al. 2023).

Гибридизацию обычно изучают в контексте пар видов, но в природе существуют гораздо более сложные системы межвидовой гибридизации и интродукции. В некоторых случаях один вид может выступать в качестве «канала/моста» для потока генов между двумя другими видами (например, у отдельных карпообразных (Cypriniformes), бабочек-нимфалид (Nymphalidae), дарвиновских выюрков (Geospizinae)), в других случаях некоторые виды могут функционировать как «интродуктивные центры», скрещиваясь со многими не гибридизирующими между собой видами (например, кряква (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758), обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758) и серебристая чайка (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763)), обыкновенный фазан и серебристая чайка) и, наконец, иногда несколько видов могут гибридизовать между собой, как, например, это происходит в роде настоящих быков *Bos* Linnaeus, 1758 (цит. по: Natola et al. 2022). С помощью методов популяционной

геномики изучалась зарождающаяся гибридная зона, которая включает две сталкивающиеся гибридные зоны трёх видов дятлов-сосунов *Sphyrapicus* Baird, 1858: красногрудого *S. ruber* (Gmelin J. F., 1788), красношапочного *S. nuchalis* Baird, 1858 и желто-брюхого *S. varius* (Linnaeus, 1766). Гибридизация в этой трёхвидовой гибридной зоне оказалась более обширной, чем в обеих межвидовых гибридных зонах. Поток генов среди всех представителей рода предполагает возникновение интрагрессии до образования трёхвидовой гибридной зоны, что может быть результатом «мостовой гибридизации», бродяжничества или других трёхвидовых взаимодействий. Таким образом, история взаимодействия трёх видов дятлов, видимо, значительно сложнее, чем предполагали ранее, и, кроме того, она может представлять распространённую биологическую закономерность, присущую другим таксонам (Natola et al. 2022).

Геномная революция привела к стремительному росту массива данных, демонстрирующих огромное скрытое биоразнообразие. Его изучение имеет важное научное значение и необходимо для практического применения в сфере охраны природы, биологического контроля и т. д. (Kalaentzis et al. 2023). Одним из перспективных направлений геномных исследований является использование гибридных зон для проверки статуса криптических видов, т. е. классифицируемых как один вид из-за высокого морфологического сходства. Такой анализ позволяет непосредственно проверить, возникли ли барьеры для потока генов между предполагаемыми криптическими видами, и насколько они сильны. Перспективность подхода была недавно проиллюстрирована при анализе гибридной зоны полосатых тритонов рода *Ommatotriton* Gray, 1850 в Анатолии: полученные данные убедительно подтвердили ранее предполагаемый видовой статус *O. nesterovi* (Litvinchuk, Zuiderwijk, Borkin, et Rosanov, 2005) и *O. ophryticus* (Berthold, 1846) (Kalaentzis et al. 2023).

Заключение

Массово распространённая в природе гибридизация имеет широкий спектр последствий. Однако несмотря на постоянный рост полногеномных данных многие вопросы о свойствах гибридного генома и эффектов гибридизации остаются нераскрытыми. В задачи будущих исследований входит установление времени стабилизации гибридного генома (одинаково ли оно у гомоплоидных и аллополиплоидных гибридов) и существования/отсутствия тенденции к возврату в сторону одного из родителей у гомоплоидных гибридов; выявление отличий в создании новых фенотипов у аллополиплоидов по сравнению с автополиплоидами; определение влияния отбора на совместимость при формировании гибридного генома и т. д. (Runemark et al. 2019). Согласно недавно проведённым исследованиям анализ гибридных зон может быть использован для проверки статуса морфологически слабо различимых видов (Kalaentzis et al. 2023). Наименее изученным вопросом, решение которого ускорит как фундаментальные, так и прикладные исследования, являются молекулярные механизмы, задействованные в создании гибридного генома (Bashir et al. 2018). Таким образом, в целом, помимо фундаментальной биологии, дальнейшие исследования гибридных геномов необходимы для лучшего понимания потенциала гибридизации в целях сохранения биоразнообразия и эффективного управления природными ресурсами, а также оптимизации сельскохозяйственного производства.

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 environmental of Natural Areas* 10(4): 64–87. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2022_4_7

Челомина Г. Н. 2023. Филогеномика (краткий обзор) // *Биота и среда природных территорий*. Т. 11. № 2. С. 83–99. (**Chelomina G. N.** 2022. Phylogenomics (short review). *Biota and environmental of Natural Areas* 11(2): 83–99. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_2_6

Adams K. L., Wendel J. F. 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current opinion in plant biology* 8(2): 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.001>

Alexander D. H., J. Novembre, Lange K. 2009. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research* 19: 1655–1664. <http://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.094052.109>

Anderson E. C., Thompson E. A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160(3): 1217–1229. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1217>

Arnold M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 237–261. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001321>

Bashir T., Chandra Mishra R., Hasan M. M., Mohanta T. K., Bae H. 2018. Effect of hybridization on somatic mutations and genomic rearrangements in plants. *International journal of molecular sciences* 19(12): 3758. <https://doi.org/10.3390/ijms19123758>

Blanc G., Wolfe K. H. 2004. Functional divergence of duplicated genes formed by polyploidy during *Arabidopsis* evolution. *The Plant Cell* 16(7): 1679–1691. <https://doi.org/10.1105/tpc.021410>

Blanckaert A., Payseur B. A. 2021. Finding hybrid incompatibilities using genome sequences from hybrid populations. *Molecular Biology and Evolution* 38(10): 4616–4627. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab168>

Blischak P. D., Chifman J., Wolfe A. D., Kubatko L. S. 2018. HyDe: a python package for genome-scale hybridization detection. *Systematic Biology* 67: 821–829. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy023>

Bock D. G., Cai Z., Elphinstone C. et al. 2023. Genomics of plant speciation. *Plant Communications* 4(5):100599. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2023.100599>

Bolte C. E., Phannareth T., Fitzpatrick M. C., Holliday J., Keller S. R., Hamilton J. A. 2023. Climate and geography shape hybrid zone dynamics across space and time: insights from *Populus trichocarpa* x *P. balsamifera*. *BioRxiv*: 2023–07. <https://doi.org/10.1101/2023.07.17.549358>

Bowers J. E., Chapman B. A., Rong J., Paterson A. H. 2003. Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events. *Nature* 422(6930): 433–438. <https://doi.org/10.1038/nature01521>

Caeiro-Dias G., Brelsford A., Meneses-Ribeiro M., Crochet P. A., Pinho C. 2023. Hybridization in late stages of speciation: Strong but incomplete genome-wide reproductive isolation and ‘large Z-effect’ in a moving hybrid zone. *Molecular Ecology* 32(15): 4362–4380. <https://doi.org/10.1111/mec.17035>

Chan S. H., Nguyen A. T. D., Zhou Y. 2022. Population genomics supports multiple hybrid zone origins of socially hybridogenetic lineages of *Pogonomyrmex harvester* ants. *Evolution* 76(5): 1016–1032. <https://doi.org/10.1111/evo.14481>

Chaudhary B., Flagel L., Stupar R. M. et. al. 2009. Reciprocal Silencing, Transcriptional Bias and Functional Divergence of Homeologs in Polyploid Cotton (*Gossypium*). *Genetics* 182(2): 503–517. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.102608>

Chen L., Zhu Y., Ren X. et al. 2022. Heterosis and differential DNA methylation in soybean hybrids and their parental lines. *Plants* 11(9): 1136. <https://doi.org/10.3390/plants11091136>

Chen Z. J., Ni Z. 2006. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays* 28(3): 240–252. <https://doi.org/10.1002/bies.20374>

Diz A. P., Skibinski D. O. 2023. Patterns of admixture and introgression in a mosaic *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus edulis* hybrid zone in SW England. *Molecular Ecology* 33(3): e17233 <https://doi.org/10.1111/mec.17233>

Edger P., Poorten T., VanBuren R. et al. 2019. Origin and evolution of the octoploid strawberry genome”. *Nature Genetics* 51(3): 541–547. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0356-4>

Akhunov E. D., Sunish Sehgal, Hanquan Liang et al. 2013. Comparative Analysis of Syntenic Genes in Grass Genomes Reveals Accelerated Rates of Gene Structure and Coding Sequence Evolution in Polyploid Wheat. *Plant Physiology* 161(1): 252–265. <https://doi.org/10.1104/pp.112.205161>

Elgvin T., Trier C., Tørresen O. et al. 2017. The genomic mosaicism of hybrid speciation. *Science Advances* 3 (6): e1602996. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602996>

Emery N. J., Clayton N. S. 2004. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* 306(5703): 1903–1907. <https://doi.org/10.1126/science.1098410>

Gaczorek T. S., Chechetkin M., Dudek K. et al. 2023. Widespread introgression of MHC genes in Iberian *Podarcis* lizards. *Molecular Ecology* 32(14): 4003–4017. <https://doi.org/10.1111/mec.16974>

Gantuz M., Morales A., Bertoldi M. V., Ibañez V. N., Duarte P. F., Marfil C. F., Masuelli R. W. 2022. Hybridization and polyploidization effects on LTR-retrotransposon activation in potato genome. *Journal of plant research* 135(1): 81–92. <https://doi.org/10.1007/s10265-021-01354-9>

Giakoumis M., Pinilla-Buitrago G. E., Musher L. J., Wares J. P., Baird S. J., Hickerson M. J. 2023. Evidence of introgression, ecological divergence and adaptation in *Asterias* sea stars. *Molecular Ecology* 32(20): 5541–5557. <https://doi.org/10.1111/mec.17118>

Gompert Z., Mandeville E. G., Buerkle C. A. 2017. Analysis of population genomic data from hybrid zones. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 207–229. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022652>

Guerreiro M. P. G. 2014. Interspecific hybridization as a genomic stressor inducing mobilization of transposable elements in *Drosophila*. *Mobile genetic elements* 4(4): e34394. <https://doi.org/10.4161/mge.34394>

He G., He H., Deng X. W. 2013. Epigenetic variations in plant hybrids and their potential roles in heterosis. *Journal of Genetics and Genomics* 40(5): 205–210. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2013.03.011>

Hooper D. M., Griffith S. C., Price T. D. 2019. Sex chromosome inversions enforce reproductive isolation across an avian hybrid zone. *Molecular Ecology* 28(6): 1246–1262. <https://doi.org/10.1111/mec.14874>

Jiang X., Song Q., Ye W., Chen Z. J. 2021. Concerted genomic and epigenomic changes accompany stabilization of *Arabidopsis* allopolyploids. *Nature Ecology & Evolution* 5: 1382–1393. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01523-y>

June V., Xu D., Papoulias O., Bourtz D., Marcotte E. M., Chen Z. J. 2023. Protein nonadditive expression and solubility contribute to heterosis in *Arabidopsis* hybrids and allotetraploids. *Frontiers in Plant Science* 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1252564>

Kalaentzis K., Arntzen J. W., Avcı A. et al. 2023. Hybrid zone analysis confirms cryptic species of banded newt and does not support competitive displacement since secondary contact. *Ecology and Evolution* 13(9): e10442. <https://doi.org/10.1002/ece3.10442>

Knief U., Bossu C. M., Saino N. et al. 2019. Epistatic mutations under divergent selection govern phenotypic variation in the crow hybrid zone. *Nature Ecology & Evolution* 3(4): 570–576. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0847-9>

Kong S., Kubatko L. S. 2021. Comparative performance of popular methods for hybrid detection using genomic data. // *Systematic Biology* 70(5): 891–907. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa092>

Litvinchuk S. N., Matiushova M. I., Bezman-Moseyko O. S., Lada G. A., Skorinov D. V., Rosanov J. M., Borkin, L. J. 2023. Distribution, Population Systems, and Peculiarities of Hybrid Gametogenesis in Water Frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in the Dniester River Valley (Moldova). *Russian Journal of Herpetology* 30(2): 88–100. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2023-30-2-88-100>

Lopes F., Oliveira L. R., Beux Y. et al. 2023. Genomic evidence for homoploid hybrid speciation in a marine mammal apex predator. *Science Advances* 9(18): eadf6601. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adf6601>

Lu Y., Rice E., Du K. et al. 2023. High resolution genomes of multiple *Xiphophorus* species provide new insights into microevolution, hybrid incompatibility, and epistasis. *Genome Research* 33(4): 557–571. <https://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.277434.122>

Marquardt J., Blanckaert A., Nichols R. A. et al. 2022. Cyto-nuclear incompatibilities across a bluebell hybrid zone in northern Spain do not prevent genome-wide introgression of neutral markers. *Evolutionary journal of the Linnean Society* 1(1): kzac00. <https://doi.org/10.1093/evolinnean/kzac003>

Martin S. H., Davey J. W., Jiggins C. D. 2015. Evaluating the use of ABBA–BABA statistics to locate introgressed loci. *Molecular biology and evolution* 32(1): 244–257. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu269>

McClintock B. 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226(4676): 792–801 <https://doi.org/10.1126/science.1573926>

Metzler D., Knief U., Peñalba J. V., Wolf J. B. 2021. Assortative mating and epistatic mating-trait architecture induce complex movement of the crow hybrid zone. *Evolution* 75(12): 3154–3174. <https://doi.org/10.1111/evo.14386>

Moran B. M., Payne C., Langdon Q., Powell D. L., Brandvain Y., Schumer M. 2021. The genomic consequences of hybridization. *eLife* 10: e69016. <https://doi.org/10.7554/eLife.69016>

Natola L., Seneviratne S. S., Irwin D. 2022. Population genomics of an emergent tri-species hybrid zone. *Molecular Ecology* 31(20): 5356–5367. <https://doi.org/10.1111/mec.16650>

Nedoluzhko A., Sharko F., Tsygankova S. et al. 2022. Intergeneric hybridization of two stickleback species leads to introgression of membrane-associated genes and invasive TE expansion. *Frontiers in Genetics* 13: 863547. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.863547>

Nikolakis Z. L., Schield D. R., Westfall A. K. et al. 2022. Evidence that genomic incompatibilities and other multilocus processes impact hybrid fitness in a rattlesnake hybrid zone. *Evolution* 76(11): 2513–2530. <https://doi.org/10.1111/evo.14612>

Patterson N., Moorjani P., Luo Y. et al. 2012. Ancient admixture in human history. *Genetics* 192(3): 1065–1093. <https://doi.org/10.1534/genetics.112.145037>

Pease J. B., Hahn M. W. 2015. Detection and polarization of introgression in a five-taxon phylogeny. *Systematic biology* 64(4): 651–662. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv023>

Pickrell J., Pritchard J. 2012. Inference of population splits and mixtures from genome-wide allele frequency data. *PLoS Genetics* 8: e1002967. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002967>

Pinho C., Hey J. 2010. Divergence with gene flow: models and data. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 41: 215–230. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144644>

Poelstra J. W., Vijay N., Bossu C. M. et al. 2014. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science* 344(6190): 1410–1414. <https://doi.org/10.1126/science.1253226>

Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2): 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>

Rosser N., Edelman N. B., Queste L. M., Nelson M., Seixas F., Dasmahapatra K., Mallet J. 2022. Complex basis of hybrid female sterility and Haldane's rule in *Heliconius* butterflies: Z-linkage and epistasis. *Molecular Ecology* 31(3): 959–977. <https://doi.org/10.1111/mec.16272>

Runemark A., Trier C., Eroukhmanoff F. et al. 2018. Variation and constraints in hybrid genome formation. *Nature Ecology & Evolution* 2(3): 549–556. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0437-7>

Runemark A., Vallejo-Marin M., Meier J. I. 2019. Eukaryote hybrid genomes. *PLoS Genetics* 15(11): e1008404. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008404>

Seoighe C., Gehring C. 2004. Genome duplication led to highly selective expansion of the *Arabidopsis thaliana* proteome. *Trends in Genetics* 20(10): 461–464. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2004.07.008>

Session A. M., Rokhsar D. S. 2023. Transposon signatures of allopolyploid genome evolution. *Nature Communications* 14(1): 3180. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38560-z>

Shapiro J. A. 2023. Engines of innovation: biological origins of genome evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 139(4): 441–456. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac041>

Shin H., Park J. E., Park H. R. et al. 2022. Admixture of divergent genomes facilitates hybridization across species in the family Brassicaceae. *New Phytologist* 235(2): 743–758. <https://doi.org/10.1111/nph.18155>

Smith C. F., Nikolakis Z. L., Perry B. W. et al. 2023. The best of both worlds? Rattlesnake hybrid zones generate complex combinations of divergent venom phenotypes that retain high toxicity. *Biochimie* 213: 176–189. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2023.07.008>

Suda K., Hayashi S. R., Tamura K., Takamatsu N., Ito M. 2022. Activation of DNA transposons and evolution of piRNA genes through interspecific hybridization in *Xenopus* Frogs. *Frontiers in Genetics* 13: 766424. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.766424>

Sun X., Liu Y. C., Tiunov M. P. et al. 2023. Ancient DNA reveals genetic admixture in China during tiger evolution. *Nature ecology & evolution* 7(11): 1914–1929. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02185-8>

Tusso S., Suo F., Liang Y., Du L. L., Wolf J. B. 2022. Reactivation of transposable elements following hybridization in fission yeast. *Genome Research* 32(2): 324–336. <https://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.276056.121>

Valiskova B., Gregorova S., Lustyk D., Šimeček P., Jansa P., Forejt J. 2022. Genic and chromosomal components of Prdm9-driven hybrid male sterility in mice (*Mus musculus*). *Genetics* 222(1): iyac116. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyac116>

Wagner D. N., Curry R. L., Chen N., Lovette I. J., Taylor S. A. 2020. Genomic regions underlying metabolic and neuronal signaling pathways are temporally consistent in a moving avian hybrid zone. *Evolution* 74(7): 1498–1513. <https://doi.org/10.1111/evo.13970>

Walsh J., Billerman S. M., Butcher B. G., Rohwer V. G., Toews D. P., Vila-Coury V. 2023. A complex genomic architecture underlies reproductive isolation in a North American oriole hybrid zone. *Communications Biology* 6(1): 154. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04532-8>

Wang J., Tian L., Lee H. S. et al. 2006. Genome-wide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids. *Genetics* 172(1): 507–517. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.047894>

Wang N., Li C., Kuang L. et al. 2022. Pan-mitogenomics reveals the genetic basis of cytonuclear conflicts in citrus hybridization, domestication, and diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(43): e2206076119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2206076119>

Wang Z., Kang M., Li J. et al. 2022. Genomic evidence for homoploid hybrid speciation between ancestors of two different genera. *Nature Communications* 13(1): 1987. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29643-4>

Westram A. M., Faria R., Johannesson K., Butlin R. 2021. Using replicate hybrid zones to understand the genomic basis of adaptive divergence. *Molecular Ecology* 30(15): 3797–3814. <https://doi.org/10.1111/mec.15861>

Xiong T., Li X., Yago M., Mallet J. 2022. Admixture of evolutionary rates across a butterfly hybrid zone. *eLife* 11: e78135. <https://doi.org/10.7554/eLife.78135>

Yang H., Li Q. 2022. The DNA methylation level is associated with the superior growth of the hybrid crosses in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 547:737421. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737421>

Yoo M.-J., Szadkowski E., Wendel J. F. 2013. Homoeolog expression bias and expression level dominance in allopolyploid cotton. *Heredity* 110: 171–180. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.94>

Yu T., Ning J., Chen M. et al. 2023. Potential Involvement of DNA Methylation in Hybrid Sterility in Hermaphroditic *Argopecten* Scallops. *Marine Biotechnology* 25:701–717. <https://doi.org/10.1007/s10126-023-10233-4>

Yu X., Qin M., Qu M. et al. 2023. Genomic analyses reveal dead-end hybridization between two deeply divergent kiwifruit species rather than homoploid hybrid speciation. *The Plant Journal* 115(6): 1528–1543. <https://doi.org/10.1111/tpj.16336>

Zhang B. L., Chen W., Wang Z. et al. 2023. Comparative genomics reveals the hybrid origin of a macaque group. *Science Advances* 9(22): eadd3580. <https://doi.org/0.1126/sciadv.add3580>

Zhang L., Chaturvedi S., Nice C. C., Lucas L. K., Gompert Z. 2023. Population genomic evidence of selection on structural variants in a natural hybrid zone. *Molecular Ecology* 32(6): 1497–1514. <https://doi.org/10.1111/mec.16469>

Zou T., Kuang W., Yin T. 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>