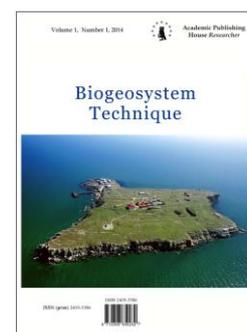


Copyright © 2014 by Academic Publishing House *Researcher*

Published in the Russian Federation
Biogeosystem Technique
Has been issued since 2014.
ISSN: 2409-3386
Vol. 2, No. 2, pp. 125-132, 2014

DOI: 10.13187/bgt.2014.2.125

www.ejournal19.com

The Science and the Problems of Development

UDC 5751:001

Genomics and Geobiosystems

Valery I. Glazko

Russian state agrarian University – Moscow agricultural Academy named after K.A. Timiryazev;
Russian Federation
Moscow, 127550, Timiryazevskaya str., 49
E-mail: vigvalery@gmail.com

Abstract

Data of possibilities of modern population genomics in resolving of the problems for reconstruction of the ways of the agricultural animal species distribution, target genes to natural selection with the aim of the adaptive potential increase of agriecosystems were discussed.

Keywords: genomics; geoinformation systems (GIS); population genetics; ecological factors.

Введение

Первая попытка дать теоретическое обоснование эффективности использования генетических маркеров или сигналей в генетике, селекции и экологии сделана А.С. Серебровским в работе "Генетический анализ" [3, 4]. Им были разработаны основные понятия и методология исследований в области геногеографии. Свое развитие это направление в дальнейшем получило во множестве работ, поиски связей между эколого-географическими условиями воспроизводства популяций, действием факторов естественного отбора и пространственным распределением аллельных вариантов разных генов получило название экологической генетики. У сельскохозяйственных видов животных оно достаточно подробно рассматривается в монографии: Раушенбах Ю.О. «Экогенез домашних животных» [2].

Популяционная геномика

Геномные сканирования – главный признак современной популяционной геномики. За несколько лет существенно расширился набор биологических систем, в которых выполнялись исследования геномного разнообразия в разных условиях сред обитания [21]. Логика такого геномного сканирования заключается в том, что аллели в нейтральных областях геномов будут свободно перемещаться от популяции к популяции через генный поток, в то время как по генетическим элементам – мишеням естественного отбора, будет наблюдаться существенное геномное расхождение в разных средах обитания. Геномное сканирование может варьировать от использования пары сотен маркеров до истинного геномного сканирования, путем полного секвенирования геномов.

Огромные возможности генных и геномных методов в настоящее время позволяют идентифицировать гены, вовлеченные в адаптации, участвующие в формировании популяционно-генетических особенностей многочисленных биологических систем. Один из следующих ключевых шагов в эволюционной биологии будет определение, как географические ландшафты и экологические особенности влияют в распределение этого функционального адаптивного генетического потенциала [16].

В 2003 году вышли три статьи, существенные для интеграции экологии, эволюции и популяционной генетики. Лукарт и соавторы [18] определили область популяционной геномики как «одновременное исследование многочисленных участков или областей генома в целях лучшего понимания роли эволюционных процессов, влияющих на изменения в геномах и популяциях». Федер и Мичелл-Олдс [11] обозначили синтетическую дисциплину Экологическая и Эволюционная Функциональная Геномика (Ecological and Evolutionary Functional Genomics) или EEFG. Главная задача EEFG состоит в том, чтобы использовать все генетические и геномные инструменты для выявления тонких функциональных генетических изменений, вовлеченных в эволюцию адаптаций. Современная экологическая геномика родилась из сплава методов популяционной генетики и покрывающей экологические ландшафты карт географических информационных систем (GIS) [19]. Ландшафтная генетика к настоящему времени, прежде всего, сосредоточилась на выяснении вопросов о том, как различные ландшафты влияют на генный поток нейтральных генетических вариантов, обычно с целью идентификации популяций, находящихся под угрозой исчезновения с целью их сохранения.

Кроме трудностей в определении функционального значения мутаций, вовлеченных в адаптацию, при использовании только геномного сканирования, есть некоторые основные проблемы самого геномного сканирования, которые часто игнорируются. Структура популяции – основная проблема. Когда популяционная структура сложна, как это часто бывает для оседлых организмов с дискретными популяциями, очень трудно выявить локусы, фиксация по которым находится выше общего усредненного блока фиксированных аллелей в разных популяциях. Далее, демографические истории популяций очень трудно определить. Отсутствие информации о событиях прохождения популяцией в прошлом сокращений численности и данных об особенностях иерархической популяционной структуры может вносить существенные искажения в анализ геномных отличий между популяциями [10]. В результате таких оценок может сформироваться представление о высокой гетерогенности геномов и ложное представление о глубоких геномных дифференциациях. Таким образом, дефицит данных по демографической истории популяций, а не существенное влияние отбора, может лежать в основе от 5 до 10 % ошибок в утверждениях о выделенных геномных отличиях, найденных в результате геномных сканирований [21].

Ландшафтная геномика

Наиболее успешные исследования по ландшафтной геномике и по EEFG сначала включают в себя идентификацию генов, вовлеченных в расхождение, связанное с популяционно-генетической адаптацией, а затем установление пространственного распределения функциональных аллельных вариантов через мультипопуляционные исследования. Самые большие из таких успехов достигнуты в исследованиях популяций рыбы колюшки [8, 5] и видов мелких мышевидных грызунов, *Peromyscus* [24, 25]. В обоих исследованиях гены, вовлеченные в адаптацию к очень разным условиям среды обитания, были определены как гены – кандидаты контроля наблюдаемых отличий и клонированы. После генной идентификации выполнялся популяционно-генетический анализ для определения географического распределения аллелей, вовлеченных в формирование экотип-специфических особенностей. Этот подход позволил исследователям отличать фенотипы, возникающие повторно на основании тех же аллелей, от параллельных фенотипов, которые появляются в результате новых мутаций.

Исследования в полевых условиях после генной идентификации могут использоваться для подтверждения адаптивного значения определенных фенотипов. В случае колюшки такие исследования позволили оценить распределения аллелей (естественных мутантов) гена контроля чешуи *eda* и преимущественную частоту встречаемости некоторых из

аллельных вариантов, что позволило исследователям выяснить, поддерживаются ли отдельные аллели в пресноводной среде обитания [5].

Выполнен анализ главных генов количественных признаков (Quantity Trait Locus – QTL) по приспособленности экотипов к прибрежным и внутренним зонам обитания у растений [17]. Выделены три QTL по солевой устойчивости, ранее выявленные в лаборатории, отличающиеся по обеспечению повышенной приспособленности к высокому уровню засоления в прибрежных и внутренних материковых районах. Полученные результаты наглядно свидетельствуют о том, что разные локусы ответственны за адаптацию к одному и тому же экологическому фактору (в данном случае – к засолению) в разных условиях обитания. Далее, если адаптивные аллели действительно могут быть условно нейтральны в определенных средах обитания, тогда их распространение может обеспечиваться однонаправлено потоком генных обменов между популяциями из разных сред. Необходимо большее количество полевых исследований для того, чтобы определить, в какой степени в природных популяциях отбор определяет пространственное распределение адаптивных аллелей.

Начиная с работы Манел и др. [19], имелось множество попыток совмещения многослойных карт GIS с популяционно-генетическими картами. Разработано много методов для оценки популяционно-генетической структуры (рассмотрены в [13]), и как на нее могут влиять особенности ландшафта, как правило, ориентированные на нейтральную генетическую изменчивость. Исследование распределений нейтральных генетических изменений может позволить определить закономерности и процессы влияния ландшафтной генетики на генный поток, и как ландшафтная генетика способствует распределению адаптивных аллелей. Включение ландшафтной генетики могло бы иметь огромное значение для эволюционной биологии. Изучение генетики адаптаций обычно сосредотачивается на одиночных экологических факторах, поскольку рассматривается вдоль градиентов отдельных признаков, или через сравнение фенотипов в двух средах обитания (например, побережье против внутренних материковых областей). Естественные ландшафты много более гетерогенны. Кроме того, распределение адаптивных аллелей может находиться под влиянием многих экологических факторов.

Ландшафтная (или экологическая) геномика – формирующаяся область, которая соединяет много типов данных, собранных из разных источников, метеорологической информации и геологических карт. Эти многомерные данные наслаиваются друг на друга, что позволяет проводить комплексные исследования. Генетические данные могут быть также включены как отдельный слой, который может использоваться для понимания механизмов распределения нейтральных генетических изменений и генных потоков [1, 6, 15]. Сравнения между географическими распределениями нейтральных аллелей и аллелей, предположительно вовлекаемых в локальную адаптацию, может использоваться для выявления факторов и направлений действия естественного отбора.

Джуст и др. [14] недавно разработали методологию для использования GIS для сравнения географических и генетических данных в целях выявления связей распределения аллелей со специфическими экологическими факторами. В то время как такие разработки являются существенным шагом вперед, необходим всесторонний анализ и развитие методов учета пространственного распределения аллелей относительно распределения экологического разнообразия и барьеров к распространению генного потока. Большие надежды связывают с тем, что многомерная географическая информация, объединенная с популяционно-генетическими моделями, может обеспечить более обоснованные исследования естественного отбора на ландшафтном уровне. Далее, полевые исследования для ‘обоснования правдивости’ гипотезы, также как предварительное определение их условий, очень важны для любых ландшафтных исследований и такие условия должны быть тщательно рассмотрены прежде, чем популяции отбираются для анализа.

В последние годы получены ряды данных с использованием методов ландшафтной геномики, позволившие получить новую информацию о путях расселения сельскохозяйственных видов животных, позволяющие исследовать связь между особенностями генетической структур пород и внутрипородных групп, и особенностями эколого-географических регионов их расселения [22]. Статистический анализ позволил выявить существенную корреляцию между генетическими дистанциями, рассчитанными на

основании распределения аллельных вариантов и географическими расстояниями между исследованными группами животных разных пород. Кроме того, кластерный анализ показал, что породы по генетической структуре сгруппированы согласно географическому происхождению, за исключением греческой породы скопелос.

Сохранение генетических ресурсов

Во времена быстрых глобальных и непредвиденных экологических изменений необходимо развитие жизнеспособной политики сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных видов животных, основанной на глобальном их анализе. Большинство местных пород адаптированы к особенностям среды обитания и локальным условиям производственной системы, однако они быстро исчезают. В то же время, именно они представляют важный генофондный ресурс для решения возникающих новых селекционных задач и проблем адаптации к новым экологическим условиям. В этой связи, на основании оценок полиморфизма и генотипов 105 микросателлитных локусов, выполнен сравнительный анализ генетических структур 16 пород крупного рогатого скота, покрывающих географический район от средиземноморского центра доместикации, от Анатолии, через балканский и альпийский регионы, на Северо-Запад Европы [20]. В анализ включены заводские, коммерческие породы, находящиеся под влиянием интенсивного искусственного отбора и местные породы, воспроизводящиеся по традиционным схемам размножения. Обнаружено, что наибольшее генетическое разнообразие наблюдается у древних местных пород, связанных с подольским отродьем серого степного скота в районах Анатолии, и породами балканских областей, по сравнению с альпийскими и северо-западными европейскими породами. В традиционных породах сохраняется наибольшее количество редких аллельных вариантов, отражающие исходно их большую эффективную численность. Полученные данные свидетельствуют об особой важности сохранения местных, генетически гетерогенных пород, близких к исходным центрам доместикации животных, с позиций необходимости разработки глобальной и долгосрочной стратегии сохранения генетических ресурсов животных не только для крупного рогатого скота, но также и для других сельскохозяйственных видов.

Известно, что в будущих десятилетиях условия для производства продовольствия, особенно для молочного животноводства, будут существенно меняться в случае прогнозируемых климатических изменений, в частности, повышения температуры. Особенно это актуально для молочного животноводства Австралии. В этом регионе достаточно давно известно, что племенная ценность животных, оцениваемая, в том числе, и по продуктивности потомков, в молочном скотоводстве может существенно меняться в зависимости от температурного режима их содержания. В целях поиска возможных генетических механизмов адаптации животных молочных пород к повышенным температурам в Австралии были выполнены геномные исследования в разных регионах Австралии, отличающихся по метеорологическим данным [12]. При потеплении климата предполагается, что в связи с дефицитом воды будут также возрастать и энергетические затраты на получение молочной продукции. В целях поиска молекулярно-генетических маркеров, ассоциированных с устойчивостью к высоким температурам общих характеристик молочной продуктивности, выполнен анализ результатов геномного сканирования с использованием оценок генотипов по нескольким тысячам сайтов мононуклеотидного полиморфизма (SNP) с данными по устойчивости молочного производства и его приспособляемости к разным условиям окружающей среды. Были объединены данные по молочному производству, метеорологии и множественными генотипами у родителей и дочерей, дающих молоко в широком диапазоне производственных условий в Австралии. Диапазоны молочного производства в Австралии варьируют от полностью пастбищных систем, до основанных только на откормочных площадках, и от тропического до умеренного климата. В работе использовались три группы данных – записи о суточном удое в первую лактацию 62343 голштинофризских коров – потомков 798 быков, такие же записи о суточном удое 35293 коров джерсейской породы, дочерей 364 джерсейских быков, и база данных австралийского геоинформационного проекта (Квинслендское управление Министерства по вопросам охраны окружающей среды и ресурсов – Queensland Department of Environment and Resource Management DataDrill), в котором объединены карты по

температуре и влажности по всей Австралии. Эти данные позволяли вычислять индекс температуры и влажности в дни доения коров и оценивать для них влияние на продуктивность и потребление корма в условиях высокой температуры. В предыдущих работах этих же авторов было показано, что по изменению частоты дыхания стрессорирующие эффекты обнаруживаются у животных молочных пород, когда индекс температуры/влажности превышает 60 единиц. Далее авторы сравнили чувствительность дочерей конкретных быков по изменению удою и потребления кормов в зависимости от индекса температуры/влажности. На следующем этапе 798 голштино-фризских быков и 364 джерсейских быков были генотипированы с использованием ДНК матриц (Illumina BovineSNP50 beadchip), включающих 56000 SNP. Выполнен анализ ассоциаций между генетически сцепленными SNP и чувствительностью дочерей быков по молочной продуктивности к изменениям индекса влажности/температуры и выделены районы, фланкированные SNP, полиморфизм которых статистически достоверно ассоциирован с такой изменчивостью. Наиболее выраженная такая связь у обеих исследованных пород обнаруживалась в районах хромосом 9 и 29. Далее, с использованием данных ГенБанка, была выяснена локализация в этих районах структурных генов.

Один из таких маркеров, наиболее тесно связанный с чувствительностью молочной продуктивности к индексу влажности/температуры, был локализован на хромосоме 29 в районе расположения фактора роста фибробластов 4 (FGF 4). Этот ген участвует в регуляции контроля выхода в апоптоз клеток эпителия молочной железы в процессах ее развития и инволюции после прекращения лактации. Интересно, что у человека описана экспрессия этого же гена, кроме эпителия молочной железы, еще и в эпителии яичек, в которых его транскрипция существенно увеличивается при повышении температуры и предполагается, что этот ген выполняет протекторную роль для половых клеток, защищая их от повреждающих эффектов гипертермии. Наиболее отчетливо ассоциированный ген – кандидат с изменчивостью по чувствительности животных к разным индексам влажность/температура обнаруживается на хромосоме 9 в районе локализации гена фермента глицерол-3-фосфатдегидрогеназы-1 (G3PD-1), участвующего в углеводном и липидном метаболизме и являющемся ключевым геном энергообеспечения клеток. Известно, что у мышей с нормальной активностью этого фермента длительная углеводная диета приводит к гипергликемии, гиперинсулинемии и островковой гиперплазии в поджелудочной железе, в отличие от мышей, мутантных по этому гену, у которых нет таких проявлений, зато увеличивается чувствительность к инсулину. Учитывая тот факт, что чувствительность к инсулину существенно отличается у коров, различающихся по ответу по молочной продукции на уровень кормления, авторы этого исследования предполагают, что SNP мутации в этом гене – кандидате (G3PD-1) или в областях, связанных с регуляцией его экспрессии, могут приводить к изменению инсулиновой чувствительности и, в свою очередь, к изменениям молочной продуктивности в ответ на уровень потребления корма у коров. Таким образом, в результате выполненных исследований с использованием геномного сканирования и GIS технологий авторам удалось выявить два гена – кандидата контроля изменчивости по молочной продуктивности в ответ на изменения влажности/температуры у животных двух специализированных молочных пород крупного рогатого скота.

Первые сельскохозяйственные системы, основанные на выращивании хлебных злаков, бобов, и одомашненного скота сформировались в пределах Юго-западной Азии примерно 11 000 лет до Рождества Христова (В.Р.) [1, 2]. 6000 лет до В.Р. сформировался агропасторализм, который в результате неолитической сельскохозяйственной революции стала главной системой производства пищевых продуктов всюду по доисторической Европе, распространяясь со средиземноморского севера в Великобританию, Ирландию, и Скандинавию; на юг в Северную Африку; и на восток в Западную и Среднюю Азию. В работе Чеса и др. [7, 23, 26] для исследований происхождения и расселения овец использовали генотипирование семейства эндогенных ретровирусов (ERVs) в качестве генетических маркеров. Исследованные образцы включали также уриалов (*Ovis vignei*) и европейского и азиатского муфлонов (*Ovis orientalis musimon*, *Ovis orientalis ophion*, и *Ovis orientalis orientalis*). Большинство изученных пород были местными, исторически связанными с определенными географическими районами, и не подвергавшимися интенсивным программам разведения, типичным для коммерческих пород. В работе для визуализации

географического расселения овец построена географическая карта представленности овец с инсерциями разных вариантов ERV enJSRV6, что позволило авторам реконструировать морскую торговлю и колонизацию как главный фактор распространения овец в Средиземноморье.

Заключение

Таким образом, полученные в последние годы принципиально новые экспериментальные возможности позволяют выяснять, какие геномные участки вовлечены в адаптацию к различным условиям среды обитания. Однако до сих пор неизвестно, как происходит смена приспособленности отдельных локусов в разных местах ландшафта, как географические барьеры влияют на распространение адаптивных аллелей по сравнению с нейтральными аллелями, и является ли дифференциация между экотипами результатом фиксации адаптивных аллелей или итогом накопления небольших изменений в частотах аллелей во многих локусах. Возможно, что методы геномного сканирования и генный подход не адекватны в связи со сложностью адаптаций в ландшафтном масштабе, поскольку они смещены в сторону выявления аллелей с большими эффектами, фиксированными у различных таксономических групп. Недавние исследования по популяционной генетике человека [9] позволяют оценить, что можно обнаружить в результате ландшафтной эволюционной геномики. Несомненно, полное понимание адаптации в ландшафтном масштабе – монументальная задача даже для одной популяции. Сформированная средой обитания адаптация почти неизменно вовлекает разнообразные фенотипичные изменения, каждое из которых имеет сложную генетическую обусловленность. Эта сложность еще увеличивается, если к ней добавляется ландшафтный уровень экологических изменений. Понимание адаптации на уровне естественного ландшафта может быть особенно трудным для полигенных признаков, по которым адаптация происходит через небольшие аллельные сдвиги по многим локусам. Тем не менее, даже в этом случае имеется несколько хороших примеров успешного соединения данных о распределении функциональной наследственной изменчивости и выраженных ландшафтных особенностей [8, 24, 25]. Чем больше генетических систем включаются в анализ в геномную эру, тем более будет понятно, как мозаика естественного ландшафта формирует геномы бесконечно разнообразных организмов.

Примечания:

1. Глазко В.И. Влияние факторов отбора на ряды гомологической изменчивости у с.-х. видов животных // Изв. ТСХА 2007. Вып. 5. С. 142–148.
2. Раушенбах Ю.О. Экогенез домашних животных. М.: Наука, 1985. 199 с.
3. Серебровский А.С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных // Науч. слово. 1928. № 8. С. 7–42.
4. Серебровский А.С. Генетика и животноводство // Классики советской генетики. Л.: Наука. 1968. С. 325–354.
5. Barrett, R. D. H., Rogers, S. M. & Schluter, D. Natural selection on a major armor gene in threespine stickleback // Science. 2008. Vol.322. P. 255–257.
6. Charlesworth B., Nordborg M., Charlesworth D. The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity in subdivided populations // Genet. Res. 1997. Vol.70. P. 155–174.
7. Chessa B., Pereira F., Arnaud F. et al. Revealing the History of Sheep Domestication Using Retrovirus Integrations // Science. 2009. Vol. 324. P. 532–536
8. Colosimo P. F. et al. Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles // Science. 2005. Vol. 307. P. 1928–1933.
9. Coop G. et al. The role of geography in human adaptation // PLoS Genet. 2009. Vol.5. P. e1000500
10. Excoffier L., Hofer T., Foll, M. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population // Heredity. 2009. Vol. 103. P. 285–298.
11. Feder M. E., Mitchell-Olds T. Evolutionary and ecological functional genomics // Nat. Rev. Genet. 2003. Vol. 4. P. 651–657.

12. Hayes B. J., Bowman P. J., Chamberlain A. J. et al. A Validated Genome Wide Association Study to Breed Cattle Adapted to an Environment Altered by Climate Change // PLoS ONE. 2009. Vol. 4. Issue 8. P. e6676.
13. Holderegger R., Wagner H.H. Landscape genetics // Bioscience. 2008. Vol. 58. P. 199-207.
14. Joost S., Bonin A., Bruford M. W. et al. A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation // Mol. Ecol. 2007. Vol. 16. P. 3955-3969.
15. Kozak K. H., Graham C. H., Wiens J. J. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology // Trends Ecol. Evol. 2008. Vol. 23. P. 141-148.
16. Lowry D. B. Landscape evolutionary genomics// Biol. Lett. 2010. Vol. 6. P. 502-504
17. Lowry D. B., Hall M. C., Salt D. E. et al. Genetic and physiological basis of adaptive salt tolerance divergence between coastal and inland *Mimulus guttatus* // New Phytol. 2009. Vol. 183. P. 776-788.
18. Luikart G., England P. R., Tallmon D. et al. The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing // Nat. Rev.Genet. 2003. Vol. 4. P. 981-994.
19. Manel S., Schwartz M. K., Luikart G et al. 2003 Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // Trends Ecol. Evol. 2003. Vol. 18. P. 189-197.
20. Manel S., Schwartz M. K., Luikart G. et al. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // Trends Ecol. Evol. 2003. Vol.18. P. 189-197.
21. Medugorac I., Medugorac A., Russ I. et al. Genetic diversity of European cattle breeds highlights the conservation value of traditional unselected breeds with high effective population size // Molecular Ecology. 2009. Vol. 18. P. 3394-3410
22. Nosil P., Funk D. J., Ortiz-Barrientos D. Divergent selection and heterogeneous genomic divergence // Mol. Ecol. 2009. Vol. 18. P. 375-402
23. Pariset L., Cuteri A., Ligda C. et al. and ECONOGENE Consortium Geographical patterning of sixteen goat breeds from Italy, Albania and Greece assessed by Single Nucleotide Polymorphisms // BMC Ecology 2009. Vol. 9, No. 20. P. 9-19.
24. Slatkin M., Wiehe T. Genetic hitch-hiking in a subdivided population//Genet. Res. 1998. Vol. 71. P. 155-160.
25. Steiner C. C., Weber J. N., Hoekstra, H. E. Adaptive variation in beach mice produced by two interacting pigmentation genes // PLoS Biol. 2007. Vol. 5. e219.
26. Storz, J. F., Kelly, J. K. Effects of spatially varying selection on nucleotide diversity and linkage disequilibrium: insights from deer mouse globin genes // Genetics. 2008. Vol. 180. P. 367-379.
27. Via S., West J. The genetic mosaic suggests a new role for hitchhiking in ecological speciation//Mol. Ecol. 2008. Vol. 17. P. 4334-4345.

References:

1. Glazko VI. Influence factors of bidders for homologous series of variability in agricultural animal species // Math. TAA. 2007. Vol. 5. pp 142-148.
2. Rauschenbach JO. Ecogenesis of livestock. M.: Nauka, 1985. 199 p.
3. Serebrovskii AS Gene-geography and the gene pool of agricultural animals // Sci. word. 1928. № 8. C. 7-42.
4. Serebrovskii AS. Genetics and livestock // Classics of Soviet Genetics. L.: Science. 1968. C. 325-354.
5. Barrett, R. D. H., Rogers, S. M. & Schluter, D. Natural selection on a major armor gene in threespine stickleback//Science 2008. Vol.322. P. 255-257.
6. Charlesworth B., Nordborg M., Charlesworth D. The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity in subdivided populations//Genet. Res. 1997. Vol.70. P. 155-174.
7. Chessa B., Pereira F., Arnaud F. et al. Revealing the History of Sheep Domestication Using Retrovirus Integrations//Science. 2009. Vol. 324. P. 532 536
8. Colosimo P. F. et al. Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles // Science. 2005. Vol. 307. P. 1928-1933.
9. Coop, G. et al. The role of geography in human adaptation // PLoS Genet. 2009. Vol.5. P. e1000500
10. Excoffier L., Hofer T., Foll, M. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population // Heredity. 2009. Vol. 103. P. 285-298.

11. Feder M. E., Mitchell-Olds T. Evolutionary and ecological functional genomics // *Nat. Rev. Genet.* 2003. Vol. 4. P. 651–657.
12. Hayes B. J., Bowman P. J., Chamberlain A. J. et al. A Validated Genome Wide Association Study to Breed Cattle Adapted to an Environment Altered by Climate Change // *PLoS ONE.* 2009. Vol. 4. Issue 8. P. e6676.
13. Holderegger R., Wagner H.H. Landscape genetics // *Bioscience.* 2008. Vol. 58. P. 199-207.
14. Joost S., Bonin A., Bruford M. W. et al. A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation // *Mol. Ecol.* 2007. Vol. 16. P. 3955–3969.
15. Kozak K. H., Graham C. H., Wiens J. J. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology // *Trends Ecol. Evol.* 2008. Vol. 23. P. 141–148.
16. Lowry D. B. Landscape evolutionary genomics // *Biol. Lett.* 2010. Vol. 6. P. 502-504.
17. Lowry D. B., Hall M. C., Salt D. E. et al. Genetic and physiological basis of adaptive salt tolerance divergence between coastal and inland *Mimulus guttatus* // *New Phytol.* 2009. Vol. 183. P. 776–788.
18. Luikart G., England P. R., Tallmon D. et al. The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing // *Nat. Rev. Genet.* 2003. Vol. 4. P. 981–994.
19. Manel S., Schwartz M. K., Luikart G. et al. 2003 Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // *Trends Ecol. Evol.* 2003. Vol. 18. P. 189–197.
20. Manel S., Schwartz M. K., Luikart G. et al. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // *Trends Ecol. Evol.* 2003. Vol. 18. P. 189–197.
21. Medugorac I., Medugorac A., Russ I. et al. Genetic diversity of European cattle breeds highlights the conservation value of traditional unselected breeds with high effective population size // *Molecular Ecology.* 2009. Vol. 18. P. 3394–3410
22. Nosil P., Funk D. J., Ortiz-Barrientos D. Divergent selection and heterogeneous genomic divergence // *Mol. Ecol.* 2009. Vol. 18. P. 375–402
23. Pariset L., Cuteri A., Ligda C. et al. and ECONOGENE Consortium Geographical patterning of sixteen goat breeds from Italy, Albania and Greece assessed by Single Nucleotide Polymorphisms // *BMC Ecology* 2009. Vol. 9, No. 20. P. 9-19.
24. Slatkin M., Wiehe T. Genetic hitch-hiking in a subdivided population // *Genet. Res.* 1998. Vol. 71. P. 155–160.
25. Steiner C. C., Weber J. N., Hoekstra, H. E. Adaptive variation in beach mice produced by two interacting pigmentation genes // *PLoS Biol.* 2007. Vol. 5. e219.
26. Storz, J. F., Kelly, J. K. Effects of spatially varying selection on nucleotide diversity and linkage disequilibrium: insights from deer mouse globin genes // *Genetics.* 2008. Vol. 180. P. 367–379.
27. Via S., West J. The genetic mosaic suggests a new role for hitchhiking in ecological speciation // *Mol. Ecol.* 2008. Vol. 17. P. 4334–4345.

УДК 575

Геномика и геобиосистемы

Виктор Иванович Глазко

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева,
Российская Федерация
E-mail: vigvalery@gmail.com

Аннотация. Рассматриваются возможности современной популяционной геномики в решении проблем реконструкции путей распространения генетических потоков животных сельскохозяйственных видов, выявления генов – мишеней действия факторов естественного отбора в целях увеличения адаптивного потенциала агроэкосистем.

Ключевые слова: геномика; геоинформационные системы (GIS); популяционная генетика; экологические факторы.