

GENOMIKA DOBORU PŁCIOWEGO ROZKRUSZKA HIACYNTOWEGO, *RHIZOGLYPHUS ROBINI*

Sebastian Chmielewski

STRESZCZENIE

Dobór płciowy, działający na cechy związane z konkurencją rozrodczą, często prowadzi do ewolucji rozbudowanych trzeciorzędowych cech płciowych pełniących funkcję ornamentów zwiększających atrakcyjność ich właścicieli lub broni używanej w rywalizacji między osobnikami tej samej płci. Dobór płciowy kształtuje zmienność genetyczną, która jest głównym czynnikiem determinującym istotne procesy ewolucyjne, takie jak adaptację, specjację czy ekstynkcję. Ten rodzaj doboru może zwiększać dostosowanie populacji, jeśli silna konkurencja o partnerów do rozrodu premiuje osobniki o wysokiej jakości osobnika, które mogą przeznaczyć zasoby na kosztowne pod względem energetycznym zachowania reprodukcyjne lub silniejszą ekspresję trzeciorzędowych cech płciowych. Zatem dobór płciowy może wzmocnić selekcję alleli pozytywnych i eliminację szkodliwych. Aczkolwiek, poprzez silny dobór kierunkowy ograniczający dostęp do rozrodu jedynie do najbardziej konkurencyjnych osobników, dobór płciowy redukuje efektywną wielkość populacji (N_e), zmniejszając efektywność selekcji. Wpływ doboru płciowego na ilość zmienności genetycznej w populacjach naturalnych, przekładającej się na ich potencjał ewolucyjny jest więc trudny do przewidzenia. Z jednej strony, poprzez wzmożony dobór płciowy oraz zmniejszenie N_e , dobór ten powinien redukować zmienność genetyczną w populacji. Z drugiej strony, najnowsze modele genetyczne przewidują, że dobór płciowy zamiast zmniejszać, może przyczyniać się do utrzymywania zmienności genetycznej przez proces nazywany antagonizmem płciowym, w którym allel korzystny dla jednej płci zmniejsza przystosowanie płci przeciwnej, utrzymując polimorfizm w danym locus. Jednakże dowody na wpływ doboru płciowego na ilość i charakter zmienności genetycznej są bardzo ubogie. Badania opisane w niniejszej rozprawie wypełniają tę lukę poprzez zastosowanie narzędzi genomowych w celu zrozumienia jak dobór płciowy kształtuje zmienność genetyczną u rozkruszka hiacyntowego *Rhizoglyphus robini*- ważnego gatunku modelowego w badaniach nad doбором płciowym. Populacje tego gatunku podlegają silnemu doborowi płciowemu, obejmującemu zarówno walki o dostęp do samic, jak również intensywną konkurencję plemników o gamety samic. Pierwszy z tych czynników doprowadził do ewolucji alternatywnych taktyk rozrodczych, z agresywnymi samcami walczącymi posiadającymi oręż w formie zgrubiałej trzeciej pary odnóży oraz z samcami niewalczącymi, unikającymi bezpośredniego starcia z innymi samcami.

W rozdziale pierwszym skonstruowaliśmy mapę genetyczną rozkruszka hiacyntowego, która pozwoliła nam na złożenie genomu tego gatunku do skali chromosomalnej, pozwalając na lepsze poznanie architektury genetycznej morfu samca *R. robini*, jak również na przeprowadzenie skanów genomowych w poszukiwaniu regionów odpowiadających na selekcję, co opisano w rozdziale 2 i 3. Ponadto holocentryczne chromosomy tego gatunku pozwoliły nam na przetestowanie roli centromerów w kształtowaniu różnic między płciami w rozmieszczeniu rekombinacji mejotycznej. Pomimo zwiększonego ryzyka aneuploidii związanego z rekombinacją w pobliżu centromeru, u wielu taksonów obserwuje się zwiększone tempo crossing-over u samic, podczas gdy u samców jest ono zazwyczaj wyższe na końcach chromosomów. Według jednej z głównych hipotez tłumaczących ten paradoks, taki rozkład rekombinacji może być

mechanizmem obronnym przed samolubnymi elementami genetycznymi wywołującymi odchylenie mejotyczne, które manipulują centromerami aby zwiększyć swoje szanse na segregację do oocytów, a nie do degenerujących ciałek kierunkowych. Zgodnie z tą hipotezą odkryliśmy, że u rozkruszka hiacyntowego rozkład rekombinacji jest podobny u samic i samców, a tempo rekombinacji wzrastało w kierunku końców chromosomów u obu płci. Dodatkowo stwierdziliśmy, że częstość rekombinacji samic była dwa razy wyższa niż u samców, a lokalne tempo rekombinacji było pozytywnie skorelowane z ilością sekwencji powtórzonych i negatywnie z gęstością genów.

W drugim rozdziale przeprowadziliśmy eksperyment typu 'ewoluuj i resekwencjonuj', w którym zmienialiśmy natężenie doboru płciowego przez manipulację stosunkiem płci przy jednoczesnym utrzymaniu równej proporcji samców walczących i niewalczących. Manipulacja ta nie wywołała wyraźnej różnicy w zmienności genetycznej pomiędzy liniami z przewagą samic i samców. Zaobserwowaliśmy zmniejszenie różnorodności genetycznej w obu procedurach, ale linie z przewagą samców wykazały mniejszą utratę zmienności nukleotydowej w miejscach synonimowych. Chociaż manipulacja proporcją płci spowodowała niską zmianę częstości alleli w wielu miejscach genomowych, zidentyfikowaliśmy duże haplotypy, które odpowiedziały na selekcję tylko w jednej z procedur. Nie znaleźliśmy jednak dowodów na to, że podwyższenie intensywności doboru płciowego poprzez zwiększenie proporcji samców w stosunku do samic wpływa na ilość niesynonimowej zmienności genetycznej segregującej w populacji.

Rozdział trzeci opisuje architekturę genetyczną leżącą u podstaw determinacji morfu samca u *R. robbini*. Przeprowadziliśmy eksperyment typu Pool-GWAS, w którym porównaliśmy sekwencje genomowe pomiędzy pulami DNA samców walczących i niewalczących. Związek zidentyfikowanego rejonu genetycznego został dodatkowo potwierdzony analizą linii wsobnych, w których został utrwalony alternatywny morf samca. Obie metody wskazały na istotne powiązanie morfu z regionem o długości 3,5 Mb położonego na końcu chromosomu siódmego. Aby scharakteryzować ten region, wykorzystaliśmy sekwencje ogólnogenomowe roztoczy wykorzystanych do konstrukcji mapy genetycznej. Wykazaliśmy, że rejon ten wykazuje cechy typowe dla supergenów, takie jak zredukowane tempo rekombinacji między alternatywnymi allelami, istotną dywergencję między haplotypami specyficznymi dla morfu oraz znaczące wzbogacenie w transpozony. Te cechy są prawdopodobnie wynikiem zahamowanej rekombinacji, która utrzymuje adaptatywne zestawy alleli korzystne dla alternatywnych taktyk rozrodcze. Ekspresja morfu była ponadto związana z setkami SNPów rozproszonymi w całym genomie, które były wzbogacone w allele o niskiej częstości u samców niewalczących, przypuszczalnie będących szkodliwymi mutacjami. Ostatni wynik jest zgodny uwarunkowaniem ekspresji trzeciorzędowych cech płciowych od kondycji, co czyni je wiarygodnymi wskaźnikami jakości genetycznej.

Podsumowując, niniejsza praca doktorska dostarcza istotnych informacji na temat genomowych podstaw doboru płciowego i determinacji morfu samców u *R. robbini*. Odkrycia dotyczą roli doboru płciowego w kształtowaniu zmienności genetycznej, będącej jest kluczowym czynnikiem w zarządzaniu naturalnymi populacjami, zwłaszcza tymi zagrożonymi wyginięciem.

Słowa kluczowe: dobór płciowy, alternatywne taktyki rozrodcze, mapowanie genetyczne, GWAS, supergen