

„Rola hybrydyzacji w ewolucyjnej odpowiedzi na zmiany środowiskowe u przedstawicieli rodzaju *Canis*”
mgr Roya Adavoudi Jolfaei

Niniejsza praca bada wzorce hybrydyzacji w obrębie gatunków z rodzaju *Canis*, obejmując wolno-żyjące psy (*Canis lupus familiaris*), wilki szare (*Canis lupus*) oraz szakale złociste (*Canis aureus*) na obszarze Eurazji. W oparciu o dane obejmujące polimorfizmy pojedynczych nukleotydów w skali całego genomu zbadano czynniki ekologiczne i ewolucyjne kształtujące wzorce hybrydyzacji pomiędzy tymi gatunkami. Choć hybrydyzacja pomiędzy psami domowymi a wilkami była już wcześniej badana, włączenie do analiz szakala złocistego pozwala uzyskać nowe informacje na temat wpływu odległości ewolucyjnej między krzyżującymi się gatunkami na częstość hybrydyzacji i introgresji.

Niniejsza praca przedstawia kompleksową analizę hybrydyzacji w obrębie rodzaju *Canis*, mającą na celu głębsze zrozumienie, w jaki sposób hybrydyzacja działa nie tylko jako źródło przepływu genów między gatunkami, lecz także jako mechanizm lokalnej adaptacji i zmian ewolucyjnych. W tym celu praca realizuje pięć głównych zadań: (1) zbadanie możliwych konsekwencji hybrydyzacji i jej wpływu na gatunki rodzicielskie, (2) znalezienie najlepszego sposobu szacowania proporcji wariantów pochodzących z hybrydyzacji u wilków, szakali i wolno-żyjących psów, (3) oszacowanie częstości hybrydyzacji między badanymi taksonami przy użyciu wybranej metody, (4) ocena roli hybrydyzacji w adaptacji gatunków poprzez identyfikację fragmentów chromosomów podlegających introgresji adaptacyjnej i analizę funkcji genów w nich zawartych, (5) zbadanie wpływu zmiennych środowiskowych na proporcje wariantów pochodzących z hybrydyzacji oraz częstość introgresji adaptacyjnej w populacjach psowatych. Cele te zostały zrealizowane w czterech rozdziałach pracy.

Rozdział 1 przedstawia systematyczny przegląd literatury dotyczącej skutków hybrydyzacji w różnych rzędach i rodzinach ssaków. Nasze wyniki pokazują, że negatywne konsekwencje hybrydyzacji, takie jak wypieranie rodzimego genotypu (występujące w 21% analizowanych prac) czy introgresja alleli pochodzących od zwierząt udomowionych (18%), są opisywane w literaturze znacznie częściej niż pozytywne skutki, takie jak nabycie nowej, adaptacyjnej zmienności genetycznej (8%). Przewaga negatywnych skutków w literaturze może wynikać z faktu, że wiele badań opiera się na neutralnych markerach genetycznych, które mają ograniczoną zdolność do

wykrywania bardziej złożonych procesów, takich jak introgresja adaptacyjna czy specjacja hybrydowa. Z tego względu połączenie analiz loci neutralnych i markerów zlokalizowanych w regionach kodujących może zapewnić pełniejszy i bardziej zrównoważony obraz zjawiska hybrydyzacji, uwzględniający zarówno jego negatywne skutki, jak i korzyści adaptacyjne oraz czynniki determinujące te efekty.

Rozdział 2 realizuje drugie zadanie poprzez ocenę metod rekonstrukcji pochodzenia osobników na poziomie globalnym (tzn. w całych genomach) i lokalnym (w obrębie chromosomów) w kontekście analizy introgresywnej hybrydyzacji pomiędzy trzema gatunkami psowatych, w oparciu o polimorfizmy pojedynczych nukleotydów w skali całego genomu. Wyniki pokazują, że metody analizy hybrydyzacji na poziomie globalnym (np. PCA, ADMIXTURE) zwykle zawyżają poziom hybrydyzacji w porównaniu z metodami lokalnymi (np. LAMP-LD, ELAI, Ghap). Różnice te mogą wynikać z odmiennych założeń metodologicznych, różnic w rodzaju analizowanych danych genetycznych oraz podejścia do brakujących danych. Zidentyfikowano dwa główne czynniki – niską jakość genotypów i genetyczną strukturę populacji – które mogą zwiększać niepewność i zmienność wyników między metodami. Wykazano, że metody globalne, takie jak ADMIXTURE, są bardziej podatne na te zakłócenia. Dlatego zalecamy łączne stosowanie metod lokalnych i globalnych, przy czym wynikom lokalnej analizy pochodzenia powinno się dawać priorytet w celu precyzyjnego oszacowania poziomu introgresji.

Rozdział 3 odnosi się do trzeciego i czwartego zadania, badając konsekwencje ewolucyjne hybrydyzacji u psowatych. Bazując na ustaleniach metodologicznych z poprzedniego rozdziału oraz wysokiej skuteczności metody ELAI w szacowaniu proporcji mieszanego pochodzenia osobników, oszacowano poziomy introgresji między gatunkami. Wyniki wykazały, że hybrydyzacja w obrębie rodzaju *Canis* jest powszechnym zjawiskiem na wielu obszarach ich występowania. Szczególnie wysoką częstość hybrydyzacji stwierdzono na Bałkanach, w Indiach, na Kaukazie oraz w północno-wschodniej Europie – co może być związane ze znacznymi zaburzeniami antropogenicznymi, dużą liczebnością wolno-żyjących psów oraz ekspansją zasięgu szakala złocistego. Zaobserwowaliśmy także wpływ odległości ewolucyjnej między gatunkami na częstość introgresji – udział wariantów pochodzących z introgresji od psów był większy u wilków niż u szakali (6,4% vs. 1,2%). Konsekwencje ewolucyjne hybrydyzacji wskazują, że zarówno dzikie psowate, jak i psy wolno żyjące mogą odnosić korzyści z tego procesu. Introgresja adaptacyjna może umożliwiać dzikim gatunkom

nabywanie od psów alleli zwiększających przystosowanie, m.in. takich, które wzmacniają układ odpornościowy. Może to zwiększać odporność na nowe patogeny, szczególnie w środowiskach, gdzie kontakt między dzikimi psowatymi a psami jest częsty, a patogeny dynamicznie się zmieniają. Z kolei wolno-żyjące psy nabywają więcej korzystnych wariantów genetycznych od wilków, co może wpływać na ich cechy morfologiczne, behawioralne i fizjologiczne. Obok sygnałów pozytywnej selekcji, stwierdzono również ślady selekcji negatywnej w blokach chromosomowych o obniżonym poziomie introgresji u psów i szakali. Wskazuje to, że niektóre warianty genetyczne mogą być dla nich szkodliwe, ale są skutecznie eliminowane z ich puli genowej. Podsumowując, ta praca podkreśla złożony charakter hybrydyzacji i introgresji jako procesów ewolucyjnych, które mogą wprowadzać zarówno korzystne, jak i szkodliwe warianty genetyczne.

Rozdział 4 realizuje ostatnie zadanie pracy poprzez zastosowanie analizy Random Forest (RF) oraz Redundancy Analysis (RDA) w celu identyfikacji kluczowych czynników środowiskowych wpływających na częstość występowania wariantów genetycznych pochodzących od psów w genomach dzikich psowatych. U wilków udział tych wariantów był dodatnio skorelowany z łagodniejszymi zimami, natomiast u szakali obserwowano odwrotną zależność. Obszary o łagodniejszym klimacie mogą sprzyjać większej liczebności wolno-żyjących psów, zwiększając prawdopodobieństwo kontaktu i krzyżowania się z wilkami. Z kolei niższe roczne temperatury mogą skłaniać szakale do zbliżania się do ludzkich osiedli w poszukiwaniu pożywienia, zwiększając prawdopodobieństwo interakcji z psami i tym samym częstość hybrydyzacji. Ponadto, stwierdzono pozytywną korelację między udziałem wariantów genetycznych pochodzących od psów u dzikich psowatych a śladem działalności człowieka (ang. *human footprint*). Obszary silnie przekształcone przez człowieka charakteryzują się większą liczebnością wolno-żyjących psów, co zwiększa szansę kontaktu z dzikimi psowatymi. Dodatkowo wykazano istotne powiązania między loci pochodzącymi od psów będącymi pod wpływem introgresji adaptacyjnej u wilków a zmiennymi środowiskowymi. Geny objęte introgresją adaptacyjną były związane z układem nerwowym, układem odpornościowym oraz metabolizmem. Wyniki te podkreślają znaczenie introgresji adaptacyjnej, która może pomóc wilkom lepiej przystosować się do środowisk zmodyfikowanych przez człowieka, gdzie mogą być narażone na nowe patogeny, stresory środowiskowe i zmiany w dostępności pokarmu. Podkreśla to również

znaczenie hybrydyzacji jako aktywnego procesu ewolucyjnego, który może odgrywać większą rolę w adaptacji niż wcześniej sądzono.

Podsumowując, praca ta przedstawia kompleksową analizę czynników ekologicznych i konsekwencji ewolucyjnych hybrydyzacji między dzikimi psowatymi a psami wolno żyjącymi. Zastosowanie podejścia integrującego analizy genomowe, testy doboru naturalnego i analizy środowiskowe pozwoliło na pogłębione zrozumienie hybrydyzacji nie tylko jako źródła przepływu genów między gatunkami, ale również jako potencjalnego mechanizmu lokalnej adaptacji. Wyniki tej pracy uwypuklają złożony charakter hybrydyzacji i introgresji w procesach ewolucyjnych. Chociaż warianty pod wpływem introgresji adaptacyjnej mogą wspierać lokalne dostosowanie, hybrydyzacja może również wprowadzać warianty szkodliwe, zakłócając lokalnie dostosowane kompleksy genów lub zwiększając podatność na choroby i inne stresory. Wyniki te mają praktyczne znaczenie dla zarządzania populacjami dzikich zwierząt i ochrony przyrody. Kluczowe jest rozróżnianie przypadków, w których hybrydyzacja wspiera potencjał adaptacyjny gatunków, od tych, w których zagraża ich integralności genetycznej – szczególnie w odniesieniu do taksonów obejmujących formy udomowione, takich jak rodzaj *Canis*.