



UNIWERSYTET IM. ADAMA MICKIEWICZA W POZNANIU  
WYDZIAŁ BIOLOGII

Alicja Laska

Specialization trade-offs and ecology of dispersal in phytophagous  
mites

---

*Kompromisy ewolucyjne w kontekście specjalizacji i dyspersji  
u roślinożernych roztoczy*

Summary

*Streszczenie*

Poznań, 2022

## Streszczenie

---

Cechy historii życia związane są z kompromisami ewolucyjnymi [1]. Wysoka płodność ujemnie skorelowana jest z długością życia [2]. Wysoki stopień specjalizacji żywicielskiej z jednej strony umożliwia skuteczną eksploatację żywiciela, z drugiej zaś, ogranicza liczbę możliwych gospodarzy [3]. Wysoka zdolność do dyspersji ogranicza zasoby możliwe do wykorzystania na reprodukcję [4]. Ewolucyjne kompromisy są wszechobecne i wynikają z ograniczonych zasobów i negatywnych korelacji genetycznych między cechami [1]. Były one wielokrotnie przedmiotem studiów teoretycznych [5, 6] jak i eksperymentalnych [7–9]. Nadal jednak badania wyjaśniające mechanizmy leżące u podstaw kompromisów ewolucyjnych są niewystarczające do pełnego zrozumienia zjawisk takich jak specjalizacja żywicielska i dyspersja [10].

W przypadku organizmów roślinożernych, dla których środowiskiem życia są odpowiednie gatunki roślin żywicielskich, poziom specjalizacji żywicielskiej bezpośrednio determinuje dostępność środowisk nadających się do kolonizacji. Generaliści są przystosowani do eksploatacji wielu gatunków roślin żywicielskich, przez co mają większą szansę na znalezienie odpowiedniego środowiska. Skuteczność dyspersji specjalistów jest natomiast zależna od występowania na danym terenie konkretnego gatunku rośliny żywicielskiej. Z drugiej strony, specjaliści na odpowiednim dla nich żywicielu osiągają wyższe dostosowanie w porównaniu z generalistami zasiedlającymi tę samą roślinę [4]. Takie ograniczenia (kompromisy ewolucyjne) są wszechobecne w przyrodzie, a ich zrozumienie, jest niezbędne do wyjaśniania ewolucji cech historii życiowych. **W mojej pracy doktorskiej odpowiadam na pytania dotyczące kosztów i zysków wynikających z adaptacji żywicielskiej i dyspersji u obligatoryjnie roślinożernych organizmów.** Kompromisy ewolucyjne związane z procesem specjalizacji żywicielskiej były szeroko dyskutowane w środowisku naukowym. Wielokrotnie zakładano, że specjalizacja do jednego żywiciela wiąże się z kosztami eksploatacji innych żywicieli oraz z ograniczoną dyspersją i ograniczonym poszerzaniem zasięgów [11, 12]. Jednakże zarówno modele teoretyczne, jak i eksperymenty laboratoryjne wykazywały, że zależności między komponentami dostosowania mierzonymi na różnych żywicielach mogą być także dodatnie lub nieistotne [7, 12–14]. Biorąc pod uwagę wyniki tych badań, część naukowców zakwestionowała rolę kompromisów w procesie adaptacji do żywicieli [7, 15, 16]. Inni zaś [17] zasugerowali, że jeśli specjalizacja żywicielska związana jest z kompromisami, to wyjaśnienie ich możliwe będzie poprzez badanie polifagicznych

organizmów eksperymentalnie przystosowywanych do różnych gatunków ich naturalnych żywicieli.

Poziom specjalizacji żywicielskiej wpływa również na skuteczność procesu dyspersji, a w związku z tym na wielkość środowisk możliwych do skolonizowania. Jest to szczególnie istotne w przypadku dyspersji biernej, podczas której rozprzestrzeniane organizmy nie mają wpływu na miejsce osiedlenia się [4]. Ograniczona dostępność środowisk możliwych do zasiedlenia oraz brak możliwości ich wyboru podczas dyspersji wiąże się z powstaniem odpowiednich adaptacji umożliwiających skuteczne przemieszczanie się.

**Celem badań prowadzonych w ramach mojej rozprawy doktorskiej było wyjaśnienie mechanizmów specjalizacji żywicielskiej oraz dyspersji w kontekście kosztów adaptacji, czyli w kontekście potencjalnych kompromisów ewolucyjnych.** W pracy doktorskiej podjęłam ten aktualny problem badawczy przy użyciu obligatoryjnie roślinożernego, polifagicznego roztocza, należącego do szpecieli, *Aceria tosichella* (wheat curl mite, WCM) jako systemu badawczego. Gatunek ten ulega głównie dyspersji biernej z wiatrem. Dane literaturowe sugerują, że w przypadku szpecieli, dyspersja jest związana ze „wstawaniem” (czyli przyjmowaniem pionowej pozycji ciała i unoszeniem odnóży) oraz tworzeniem zgrupowań (tzw. łańcuszków) osobników przemieszczających się razem i wspólnie kolonizujących nowe siedliska [18]. Istnieją przesłanki, że również WCM wykazuje takie, ułatwiające przemieszczanie się z wiatrem, przed-dyspersyjne zachowania [18]. Mechanizmy leżące u podstaw skutecznego przemieszczania się zależą często od występowania wielu złożonych interakcji pomiędzy fenotypem (np. zachowaniem oraz morfologią) osobników ulegających dyspersji a czynnikami środowiska (np. prędkością wiatru). Jednym z bardziej znanych sposobów na zwiększenie zdolności do dyspersji jest wykazywanie określonego zachowania w obecności czynnika dyspersyjnego występującego w odpowiednim natężeniu [19].

**Zagadnienia związane z wpływem czynników środowiskowych oraz właściwości fenotypowych (adaptacji morfologicznych i behawioralnych) na zdolność do dyspersji WCM zbadalam w pierwszej części mojej rozprawy doktorskiej [Laska i in. 2019; 20].** Wykonałam eksperymenty polegające na eksponowaniu populacji eksperymentalnych, umieszczonych w tunelu wiatrowym pod mikroskopem stereoskopowym z kamerą, na stały wiatr w zakresie od 0,2 do 5,7 m/s (w interwałach średnio 0,2 m/s) i obserwacji zachowania oraz morfologii szpecieli. Eksperyment był nagrywany, a nagrane w każdej prędkości wiatru filmy (łącznie 56 nagrań; ~3000 osobników) analizowałam pod kątem: (a) wystąpienia

zachowań świadczących o aktywności osobników: wstawanie oraz tworzenie łańcuszków; (b) morfologii osobników wykazujących dany typ zachowania: poprzez pomiar długości i szerokości ciała osobników aktywnych oraz, jako kontroli, losowo wybranych osobników nieaktywnych. Długość i szerokość ciała pozwalają określić jego wielkość i kształt; (c) częstości dyspersji osobników aktywnych (wykazujących zachowania o których mowa w punkcie (a) oraz nieaktywnych. Podczas eksperymentu kontrolowane było zagęszczenie populacji. Analiza zebranych danych, pozwoliła na przetestowanie interakcji pomiędzy zachowaniem, morfologią a zdolnością do dyspersji w różnych prędkościach wiatru.

Wyniki pozwoliły mi odpowiedzieć na następujące pytania:

1. Czy na podjęcie dyspersji wpływa ekspresja zachowań takich jak wstawanie i tworzenie łańcuszków?
2. Czy zdolność do podjęcia dyspersji jest związana z rozmiarem lub kształtem ciała?
3. Czy na podjęcie dyspersji mają wpływ interakcje między morfologią, prędkością wiatru oraz wykazywaniem poszczególnych zachowań?

Badania wykazały, że dyspersja bierna WCM jest związana z interakcją pomiędzy zachowaniem (tworzeniem łańcuszków), morfologią (osobniki podejmujące dyspersję są bardziej wydłużone) a prędkością wiatru. Dyspersja w łańcuszkach zachodzi 26 razy częściej niż dyspersja pojedynczych osobników. Optymalna prędkość wiatru do dyspersji w łańcuszkach to około 4 m/s.

Dodatkowym czynnikiem, który może modulować zdolność osobników do rozprzestrzeniania się jest heterozygotyczność [21]. Badania wykazują, że osobnikami ulegającymi dyspersji mogą być te o średnio niższej heterozygotyczności w porównaniu z rezydentami, lub odwrotnie: zdolność do dyspersji może być skorelowana z wyższą heterozygotycznością emigrantów w porównaniu z osobnikami osiadłymi [21]. Stąd, system determinacji płci, wpływający na heterozygotyczność w populacji, ma kluczowe znaczenie dla osobników ulegających dyspersji. U organizmów haplodiploidalnych, u których z jaja niezapłodnionego rozwija się samiec, a z jaja zapłodnionego rozwija się samica, dyspersja pojedynczej dziewiczej samicy umożliwia rozwój całej populacji w nowym miejscu. Niezapłodniona samica składa jaja haploidalne, a rozwinięte z nich samce dostarczają nasienia do zapłodnienia kolejnych jaj produkowanych przez tę samicę. W takim wypadku cała populacja rozwinięta z jednej dziewiczej samicy (czyli gdy zarówno samce jak i samice, rozwijają się z tego samego

materiału genetycznego) będzie cechować się niższą zmiennością genetyczną w porównaniu z populacjami rozwijającymi się z kilku lub kilkunastu osobników ulegających wspólnie dyspersji i kolonizujących razem nową lokalizację [22]. W populacji rozwiniętej z jednej niepłodzonej samicy, w wyniku efektu założyciela, mamy do czynienia z wysokim stopniem wsobności i niską zmiennością genetyczną [23]. To wszystko może skutkować niższym dostosowaniem populacji w nowych lub zmiennych warunkach środowiska oraz większym narażeniem populacji na ekstynkcję. Przypadki założenia nowej populacji z jednej niepłodzonej samicy znane są przede wszystkim u organizmów rozprzestrzenianych biernie z wiatrem, które nie kontrolują przebiegu procesu przemieszczania się, jak np. roślinożerne roztocze: przędziorki i szpeciele [4]. Pojawia się więc pytanie, czy u haplodiploidalnych organizmów, u których na skutek dyspersji istnieje możliwość założenia populacji z pojedynczej samicy, zostały wykształcone mechanizmy zwiększające zmienność genetyczną populacji w nowym środowisku? Taki mechanizm mógłby polegać na tym, że dyspersji ulegają jedynie samice zaplemnione lub zapłodnione, co zmniejsza stopień homozygotyczności i wsobności założonych przez nie populacji. Jednak do tej pory nie wykazano eksperymentalnie czy istnieją mechanizmy pozwalające na unikanie homozygotyczności w populacjach organizmów haplodiploidalnych, takich jak WCM. **Celem podjętych przeze mnie badań w ramach drugiej części rozprawy doktorskiej było uzupełnienie tej luki. Zbadalam zdolności do dyspersji i możliwości kolonizacyjne WCM w zależności od stopnia heterozygotyczności populacji rodzicielskiej [Laska i in. 2022; 24].**

Wyniki uzyskane zostały poprzez testowanie zdolności dyspersyjnych i kolonizacyjnych trzech eksperymentalnych populacji WCM różniących się stopniem heterozygotyczności, potwierdzonym poprzez analizę *loci* mikrosatelitarnych. Hodowla o najwyższej różnorodności genetycznej została założona z osobników pochodzących z dziewięciu populacji WCM zebranych ze stanowisk w całej Polsce. Hodowla o średniej zmienności genetycznej została założona w 2012 roku z osobników pochodzących z jednego stanowiska w Polsce. Hodowla charakteryzująca się najniższym stopniem zmienności została uzyskana poprzez dziesięciokrotne krzyżowanie wsobne (matka-syn) osobników pochodzących z populacji o średniej zmienności. Osobniki z eksperymentalnych populacji rodzicielskich eksponowano na wiatr o optymalnej prędkości do dyspersji (wyznaczonej w toku pierwszego eksperymentu będącego częścią niniejszej rozprawy). Następnie sprawdzano stadium rozwojowe i płeć osobników, które uległy dyspersji oraz liczbę osobników osiadłych na roślinach żywicielskich. W przypadku gdy dyspersji uległy samice testowano również ich zdolności reprodukcyjne,

poprzez policzenie złożonych przez nie jaj. Pokolenie F1 (pierwsze pokolenie kolonizatorów na nowej roślinie żywicielskiej) hodowano do stadium dorosłego, aby oznaczyć jego płeć na podstawie analizy preparatów trwałych. Badania pozwoliły kompleksowo odpowiedzieć na pytania z zakresu ekologii i ewolucji przystosowań do nowego żywiciela oraz do dyspersji w kontekście kolonizacji nowych siedlisk, takie jak:

1. Które stadia rozwojowe i osobniki której płci ulegają dyspersji?
2. Jaka jest proporcja płci potomstwa osobników ulegających dyspersji?
3. Czy i w jaki sposób stadium i płeć osobników ulegających dyspersji zależy od stopnia heterozygotyczności badanych populacji?
4. Czy haplodiploidalne roślinożerne roztocze wykształciły mechanizmy odpowiadające za unikanie wsobności i wysokiej homozygotyczności w populacjach rozwijających się na nowo zasiedlonej roślinie żywicielskiej?

Badania wykazały, że dyspersji z wiatrem ulegają głównie zapłodnione samice, a proporcja płci potomstwa zmienia się na korzyść samic wraz ze wzrostem heterozygotyczności populacji. Dodatkowo, stosunek płci potomstwa jest zależny od liczby zniesionych przez samicę jaj, im jest ich więcej, tym częściej pojawiają się samce. Mechanizm taki może być odpowiedzialny za wysoką inwazyjność roztocza i jego zdolność do szybkiej kolonizacji nowych siedlisk.

WCM jest kompleksem odrębnych genetycznie biotypów różniących się specyficnością żywicielską [25]. Badany przeze mnie biotyp, MT-1, zasiedla sezonowo zmienne środowisko, bytując głównie na roślinach uprawnych, co sugeruje, że gatunek ten rekolonizuje je na nowo każdego roku. Dlatego też, zrozumienie skłonności i zdolności dyspersyjnych, a także stopnia specjalizacji żywicielskiej tego roztocza są tak istotne. Pomimo iż WCM odpowiada za ogromne straty w uprawie pszenicy na świecie [26], wcześniej nie wyjaśniono mechanizmów specjalizacji żywicielskiej oraz dyspersji u tego roztocza. **Trzecia część rozprawy jest efektem kompleksowych badań nad przystosowaniem WCM do przetrwania w warunkach czasowo zmiennego środowiska [Laska i in. 2021; 27].** Badałam (i) tempo wzrostu populacji wyjściowej WCM w środowisku optymalnym i suboptymalnym po dwóch trzech oraz czterech pokoleniach oraz (ii) skłonność i zdolność do dyspersji poprzez mierzenie akceptacji żywicielskiej i emigracji ze środowiska optymalnego do optymalnego i suboptymalnego. (iii) Populację wyjściową poddałam ewolucji eksperymentalnej, w trakcie której testowałam przeżywalność linii ewolucyjnych w stałym (optymalnym lub

suboptymalnym) i zmiennym (naprzemiennie optymalnym i suboptymalnym) środowisku. (iv) Na podstawie danych pochodzących z badań terenowych, przedstawiłam dynamikę zasiedlania żywiciela optymalnego i suboptymalnego w czasie, uwzględniając sezon występowania zbóż (optymalne środowisko dla WCM), jak i miesiące po żniwach i poprzedzające kolejne uprawy.

Badania pozwoliły odpowiedzieć na następujące pytania:

1. Jakie są różnice w dostosowaniu, akceptacji i emigracji w środowiskach optymalnych i suboptymalnych dla WCM?
2. Jak kształtuje się przeżywalność i jakie są zdolności adaptacyjne do środowisk suboptymalnych, w przypadku, gdy środowisko optymalne jest czasowo niedostępne?
3. Jaka jest rola środowisk suboptymalnych w przetrwaniu populacji zasiedlających środowiska zmienne w czasie?

Jednym z najważniejszych efektów prowadzonych badań jest wkład w zrozumienie dynamiki ujście-źródło (source-sink dynamics), poprzez wykazanie jak ważne są siedliska suboptymalne dla przetrwania populacji, szczególnie w przypadku organizmów zasiedlających zmienne czasowo środowiska, takie jak agrocenozy. Wykazałam, że WCM nie adaptuje się do środowiska suboptymalnego, wykorzystując je jako rezerwuuar podtrzymujący populację do czasu pojawienia się środowiska optymalnego, a dyspersja w kierunku środowiska suboptymalnego zachodzi rzadziej niż w kierunku optymalnego żywiciela. Badania terenowe wykazały, że środowiska suboptymalne zasiedlone są tylko w przypadku gdy środowisko optymalnego jest niedostępne (w okresie od żniw do pojawienia się upraw w kolejnym roku). Zrozumienie mechanizmów kolonizacji siedlisk, jest kluczowe dla wyjaśniania zmian zasięgów gatunków oraz, co istotne, może prowadzić do lepszego zarządzania uprawami i stosowania nowych sposobów walki biologicznej w przypadku pasożytów istotnych ekonomicznie gatunków roślin.

**Podsumowując**, pomimo ogromnego znaczenia ekonomicznego roztocza WCM, mechanizmy jego specjalizacji żywicielskiej i dyspersji nie zostały wcześniej zbadane. Wyjaśnienie kompromisów między wysoką i niską specjalizacją żywicielską oraz mechanizmów dyspersji jest kluczowe również do zrozumienia zmian zakresów żywicieli i zasięgów gatunków jak i ich potencjału dyspersyjnego i inwazyjnego. W obliczu aktualnych zmian środowiskowych oraz coraz poważniejszych konsekwencji ekspansji gatunków inwazyjnych, kompleksowe poznanie

mechanizmów leżących u podstaw dyspersji oraz wyjaśnienie skuteczności procesu kolonizowania nowych siedlisk jest jednym z głównych wyzwań biologii. Moja rozprawa doktorska dostarczyła wiedzy o możliwościach adaptacyjnych WCM do nowych żywicieli, co pomogło w zrozumieniu mechanizmów rozszerzania zasięgów oraz potencjału inwazyjnego tego roztocza.

## Bibliografia

1. Stearns, S. C. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.* 3, 259–268 (1989).
2. Stearns, S. C. Stephen C. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press (1992).
3. Fritz, R. S. & Simms, E. L. Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics. University of Chicago Press (1992).
4. Bonte, D. et al. Costs of dispersal. *Biol. Rev.* 87, 290–312 (2012).
5. Via, S. & Lande, R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution.* 39, 505–522 (1985).
6. Diehl, S. An Evolutionary and Applied Perspective of Insect Biotypes. *Annu. Rev. Entomol.* 29, 471–504 (1984).
7. Futuyma, D. J. & Philippi, T. E. Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila pometaria* (Lepidoptera: geometridae). *Evolution.* 41, 269–279 (1987).
8. Via, S. Specialized host plant performance of pea aphid clones is not altered by experience host specificity performance host choice. *Ecology* 72, 1420–1427 (1991).
9. Messina, F. J. & Durham, S. L. Loss of adaptation following reversion suggests trade-offs in host use by a seed beetle. *J. Evol. Biol.* 28, 1882–1891 (2015).
10. Gompert, Z. & Messina, F. J. Genomic evidence that resource-based trade-offs limit host-range expansion in a seed beetle. *Evolution* 70, 1249–1264 (2016).
11. Futuyma, D. J. & Moreno, G. The Evolution of Ecological Specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19, 207–233 (1988).
12. Jaenike, J. Host Specialization in Phytophagous Insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 243–273 (1990).
13. Rausher, M. D. Tradeoffs in performance on different hosts: Evidence from within- and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*. *Evolution.* 38, 582–595 (1984).
14. Hare, J. D. & Kennedy, G. G. Genetic variation in plant-insect associations: survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. *Evolution.* 40, 1031–1043 (1986).
15. Butlin, R. A new approach to sympatric speciation. *Trends Ecol. Evol.* 2, 310–311 (1987).
16. Bernays, E. & Graham, M. On the Evolution of Host Specificity in Phytophagous Arthropods. *Ecology* 69, 886–892 (1988).
17. Joshi, A. & Thompson, J. N. Trade-Offs and the Evolution of Host Specialization. *Evol. Ecol.* 9, 82–92 (1995).
18. Michalska, K., Skoracka, A., Navia, D. & Amrine, J. W. Behavioural studies on eriophyoid mites: an overview. *Exp. Appl. Acarol.* 51, 31–59 (2010).



19. Clotuche, G., Navajas, M., Mailleux, A.C., Hance, T. Reaching the Ball or Missing the Flight? Collective Dispersal in the Two-Spotted Spider Mite *Tetranychus urticae* PLoS One 8, e77573 (2013).
20. Laska, A., Rector, B. G., Skoracka, A., Kuczyński, L. Can your behaviour blow you away? Contextual and phenotypic precursors to passive aerial dispersal in phytophagous mites. Anim. Behav. 155, 141–151 (2019).
21. Shafer, A. B. A., Poissant, J., Cote, S. D. & Coltman, D. W. Does reduced heterozygosity influence dispersal? A test using spatially structured populations in an alpine ungulate. Biol. Lett. 7, 433–435 (2011).
22. Dlugosch, K. M. & Parker, I. M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. Mol. Ecol. 17, 431–449 (2008).
23. Lande, R. Genetics and demography in biological conservation. Science 241, 1455–60 (1988).
24. Laska, A., Przychodzka, A., Puchalska, E., Lewandowski, M., Karpicka-Ignatowska, K., Skoracka, A. Mechanisms of dispersal and colonisation in a wind-borne cereal pest, the haplodiploid wheat curl mite. Sci. Rep. 12, 551 (2022).
25. Skoracka, A., Kuczyński, L., Szydło, W. & Rector, B. The wheat curl mite *Aceria tosichella* (Acari: Eriophyoidea) is a complex of cryptic lineages with divergent host ranges: Evidence from molecular and plant bioassay data. Biol. J. Linn. Soc. 109, 165–180 (2013).
26. Navia, D., Ochoa, R., Welbourn, C. & Ferragut, F. Adventive eriophyoid mites: a global review of their impact, pathways, prevention and challenges. Exp. Appl. Acarol. 51, 225–255 (2010).
27. Laska, A., Magalhães, S., Lewandowski, M., Puchalska, E., Karpicka-Ignatowska, K., Radwańska, A., Meagher, S., Kuczyński, L., Skoracka, A. A sink host allows a specialist herbivore to persist in a seasonal source. Proc. Roy. Soc. B. 288, 20211604 (2021).