

I. Summary

Over the past decades, sexual reproduction has been considered as an act of collaboration and harmony between sexes with the aim of common offspring production. The fundamental change in the perception of the interactions between males and females was already initiated by Charles Darwin, who noticed indiscriminate eagerness to mate in males and discriminating passivity in females to mating. Despite that, the idea of sexual conflict was conceptualized only in the 70s of the last century (Trivers, 1972; Parker, 1979). Today, sexual conflict, broadly defined as differences in evolutionary interests between males and females (Arnqvist and Rowe, 2005), has become a subject of extensive research by evolutionary biologists. Studies have since yielded numerous examples of traits and phenotypic parameters e.g. courtship, mating duration, number of mating partners, number of offspring in a litter, parental care, the optimal value of which is not identical for males and females (Chapman, 2006). An explanation for the widespread occurrence of these differences is rooted in anisogamy, i.e. the difference in the size of male and female gametes, and in the resulting relationship between the number of mating partners and reproductive success (Lehtonen, Parker and Schärer, 2016). In this sense, sexual conflict is a ubiquitous process, expected to occur, at least to some extent, in almost every sexual species. There are two forms of sexual conflict: interlocus sexual conflict (IESC), which is related to the traits in one sex which affect the outcome of an interaction with the other sex (Chapman *et al.*, 2003), and intralocus sexual conflict (IASC), which occurs when the optimal value for the trait expressed in both sexes differs between males and females (Bonduriansky and Chenoweth, 2008).

Interlocus sexual conflict occurs between genes which are expressed only in one sex, but affect the fitness of both sexes in opposite directions. For example, male *Drosophila melanogaster* transfers a mixture of seminal fluid proteins at mating. These proteins, being the products of accessory glands, have a striking effect on male fitness by increasing male sexual competitiveness, but at the same time shortening female lifespan (Chapman *et al.*, 1995). This form of sexual conflict can lead to sexually antagonistic coevolution between male “persistence” and female “resistance” traits, entangling both sexes in an evolutionary arms race (Rice and Holland, 1997; Holland and Rice, 1998).

Intralocus sexual conflict concerns a trait which shares genetic background in both sexes, while the optimal value of this trait is different for males and females (Lande, 1980; Rice and Chippindale, 2001; Connallon and Clark, 2013). The selection affecting one sex moves the

optimal value of the trait under IASC away from the other sex's optimum, and thus reduces its fitness (Lande, 1980; Connallon and Clark, 2013). IASC can be resolved by mechanisms such as sex linkage or the sex-specific expression of autosomal loci (Bonduriansky and Chenoweth, 2008).

Both types of sexual conflict affect a number of relevant evolutionary processes, such as speciation (Gavrilets and Waxman, 2002; Martin and Hosken, 2003), the evolution of life history traits (Wedell, Tregenza and Simmons, 2008), the extinction of populations (Kokko and Rankin, 2006), the molecular evolution of genes and proteins related to reproduction (Begun *et al.*, 2000; Swanson *et al.*, 2001), the evolution of ageing (Bonduriansky *et al.*, 2008) or genomic imprinting (Faria, Varela and Gardner, 2017). Despite this broad importance of sexual conflict, the mechanisms and factors shaping its intensity are currently poorly understood.

Over the last years, evolutionary biologists have been pinpointing the need to understand the relationship between ecological factors and sexual conflict (Fricke *et al.*, 2009; Perry and Rowe, 2015; Kokko and Rankin, 2006). The majority of research on sexual conflicts has been carried out in laboratory conditions, where, for obvious reasons, the effect of external factors is minimized. However, as recent studies have shown, conducting experiments in a slightly more complex environment can cause a significant change in the intensity of sexual conflict (Eldakar *et al.*, 2009; Yun *et al.*, 2017; MacPherson *et al.*, 2018; Malek and Long, 2019). This suggests that the role of sexual conflict may be overestimated in laboratory conditions. Moreover, it has been shown that the traits associated with sexual conflict can be subject to natural selection (Parker, 1979; Rowe *et al.*, 1994; Rice and Holland, 1997; Rowe and Day, 2006; Fricke *et al.*, 2009; Maan and Seehausen, 2011; Arbuthnott *et al.*, 2014), whose strength and direction may vary between populations depending on the local environment. As a consequence, this may lead to divergent evolution of male and female traits associated with sexual conflict between populations experiencing different environmental conditions (Arbuthnott *et al.*, 2014), and in a broader evolutionary perspective, lead to the evolution of reproductive isolation between populations and consequently, to speciation (Gavrilets, 2014).

The increased interest in the dynamics of sexual conflict has provided evidence that its intensity can be affected by environmental factors. Examples include the quality and availability of food resources, the physical structure of the environment, the social structure of the population, temperature, or even the presence of other species (Kokko and Rankin, 2006; Fricke, Bretman and Chapman, 2010; Arbuthnott *et al.*, 2014; Arbuthnott, Agrawal and Rundle, 2014; Berger *et al.*, 2014; Rapkin *et al.*, 2016; Yun *et al.*, 2017; Skwierzyńska, Radwan and

Plesnar-Bielak, 2018; Gomez-Llano, Bensch and Svensson, 2018; MacPherson *et al.*, 2018; García-Roa, Chirinos and Carazo, 2019; Malek and Long, 2019). However, due to the small number of well-studied species, the universality of the conclusions which can be drawn from such studies remains unclear.

The main aim of this PhD thesis was to **test the effects of three selected factors, i.e. the social environment, that is the relatedness of individuals in the population, as well as the quality of diet during development, and the degree of sexual dimorphism on the evolution and intensity of sexual conflict.** The study objects were two mite species of the family Acaridae (Acari: Astigmata), i.e. *Rhizoglyphus robini* (Claparède, 1869) and *Sancassania berlesei* (Michael, 1903). Both types of sexual conflict were documented among Acaridae mites. While IESC is manifested by the male-induced harm toward the female which in both species reduces the female's life expectancy and fecundity (Radwan and Rysińska, 1999; Kolodziejczyk and Radwan, 2003), IASC is associated with a weapon-like trait in *R. robini* males (Plesnar-Bielak *et al.* 2014). In the populations of both species, two male phenotypes co-occur: an aggressive male phenotype, the so-called heteromorphic or fighter morph, with a thick, sharply ended third pair of legs used for fighting for access to females, and a non-aggressive phenotype, that is scambler males with homomorphic legs. Therefore, male-dimorphic Acaridae mites are an ideal object for research on the effects of sexual dimorphism on the intensity of sexual conflict.

The first part of my PhD thesis presents the influence of the relatedness on the evolution of the IESC in *R. robini* (Łukasiewicz, Szubert-Kruszyńska and Radwan, 2017). The effect of kinship on the evolution of altruistic traits (Hamilton, 1964; Gardner and West, 2014) and other social interactions (Hamilton, 1970; West, Pen and Griffin, 2002) is predicted by the kin selection theory. This theory assumes that changes in the allele frequency in the population, in addition to the direct effects on their carriers' fitness, may also be influenced by the efficiency of passing genes by individuals which share the fraction of genes identical by the descent (Hamilton, 1964). Therefore, depending on the degree of relatedness, kin selection may decrease male-induced harm toward the female by relaxing reproductive competition among male relatives and in consequence increase the fitness of the mating partner, as well as the fitness of related individuals (Rankin, 2011; Wild, Pizzari and West, 2011; Pizzari and Gardner, 2012; Faria, Varela and Gardner, 2015; Pizzari, Biernaskie and Carazo, 2015).

This hypothesis has recently been tested in *D. melanogaster*. The relatedness of male *D. melanogaster* was experimentally manipulated by Carazo *et al.* (2014), which showed that females mated with a group of three related males (brothers) had higher fitness than females mated with unrelated males. However, this result has not been replicated in other studies (Chippindale *et al.*, 2015; Hollis, Kawecki and Keller, 2015; Martin and Long, 2015; Le Page *et al.*, 2017), and doubts have been raised whether the conditional response to within-group kinship could have evolved in natural *Drosophila* populations (Chippindale *et al.*, 2015)

Using the experimental evolution approach allowed to test predictions about the effect of relatedness and kin selection on the evolution of IESC. After nine cycles of experimental evolution in groups of kin or unrelated individuals, I tested the effect of **kin selection on (1) female fecundity, (2) the effect of male-induced harm on female fitness, and (3) female resistance to this harm**. It revealed that the evolution in groups of related individuals increased female reproductive output, and this positive effect occurred at least partly due to a decrease in the negative impact of male-induced harm on female fecundity (Łukasiewicz, Szubert-Kruszyńska and Radwan, 2017). The results emphasize the universality of kin selection, which also affects the evolution of inter-sexual interactions.

In the second part of my PhD thesis, I examined the effect of diet quality during development on the intensity of the IESC in *S. berlessei* (Łukasiewicz, 2020). There is a general agreement that the optimal value of many life history traits, including reproductive traits, depend strongly on the condition of individuals (Iwasa, Pomiankowski and Nee, 1991; Rowe and Houle, 1996; Cotton, Fowler and Pomiankowski, 2004). This expectation is based on the assumption that high condition individuals, having access to, for example, better quality environmental resources, can invest more in beneficial traits which are costly to develop and maintain (Rowe and Houle, 1996). For example, the condition of males may affect the number of sperm and the amount of seminal fluid proteins transferred at mating (McGraw *et al.*, 2007; Fricke, Bretman and Chapman, 2008; Wigby *et al.*, 2009, 2016; Perry and Rowe, 2010), and thus contribute to reproductive success (Simmons and Kotiaho, 2002; Wigby *et al.*, 2016). From the female perspective, the duration of mating (Lefranc and Bundgaard, 2000; Byrne and Rice, 2006; Friberg, 2006), as well as resistance to male-induced harm (Linder and Rice, 2005; Long *et al.*, 2009) or the effectiveness of an escape from unwanted copulation (Partridge, Ewing and Chandler, 1987) may depend on female condition. The plasticity of these traits may drastically change the direction and strength of sexual selection (Jennions and Petrie, 1997; Widemo and

Sæther, 1999) and therefore, potentially affect IESC. However, it is not clear to what extent the changes in the intensity of IESC are condition-dependent.

By manipulating the quality of food during development, which determines the condition of individuals, I checked the impact of diet on male reproductive competitiveness and the intensity of IESC. I used adult *S. berlesei* individuals in experiments which tested the following hypotheses: **(1) low juvenile diet quality reduces male competitive abilities, (2) reduced male competitiveness due to low juvenile diet quality decreases the negative impact of male-induced harm on female fitness and (3) low juvenile diet quality reduces female resistance to male harm.** I showed that the quality of the diet applied during the development of male *S. berlesei* affected their reproductive competitiveness. Males treated with low quality food fertilized fewer eggs than control males. Despite the reduced competitiveness, the effect of male-induced harm on female fecundity and lifespan did not differ from that of control males. Finally, the results showed that female resistance to male-induced harm is not alerted by juvenile diet quality (Łukasiewicz, 2020). The results of this part of my PhD thesis suggest that the quality of food resources has no direct costs or benefits to male-female interaction in *S. berlesei* species.

The third and final part of this thesis concerns the impact of alternative reproductive tactics on the intensity of IASC in *R. robini* (Łukasiewicz, Niškiewicz and Radwan, 2020). While elaborate, sexually selected male armaments and ornaments are expensive to produce and maintain, they increase male reproductive success due to their attractiveness to the opposite sex or advantage in reproductive competition with other males (Andersson, 1994; Andersson and Simmons, 2006). The "good genes" hypothesis assumes that these traits, if correlated with the male quality, are an honest signal for the female, ensuring the high fitness of her offspring (Zahavi, 1975; Andersson, 1986; Grafen, 1990; Houle and Kondrashov, 2002). It is suggested, however, that genes encoding such traits may be involved in intralocus sexual conflict (Lande, 1980b; Rice and Chippindale, 2001; Radwan, Engqvist and Reinhold, 2016; Zajitschek and Connallon, 2018) and negatively affect the fitness of daughters of attractive/competitive males (Harano *et al.*, 2010; Plesnar Bielak *et al.*, 2014).

As it has been mentioned above, in the populations of *R. robini* two male phenotypes co-occur, i.e. fighter males with a modified third pair of legs, and scrambler males, which do not have such a modification. These male phenotypes differ in strategies for securing access to females and mating. This sexually selected weapon is expensive to produce, and its expression depends on the condition of the male (Radwan, 1995; Smallegange, 2011). It has been shown

that in accordance with the assumptions of the "good genes" hypothesis, fighter males achieved higher fitness than scrambler males (Radwan and Klimas, 2001). However, there is some evidence that genes responsible for the expression of the fighter phenotype reduce the fitness of their daughters (Plesnar Bielak *et al.*, 2014). In order to clarify the importance of both IASC and "good genes" mechanisms, a simultaneous estimation of the effects of both mechanisms on fitness is needed. Therefore, in this part of my PhD thesis, I performed such a quantification using alternative male morphs in *R. robini*.

I used individuals of *R. robini* collected from the natural population to establish 41 lines derived from monogamous mating of females with either fighter or scrambler males (fighter line, scrambler line, respectively). The lines were maintained by sib-sib mating with the simultaneous selection for a male phenotype, which was the same as the founder male morph. Inbreeding leads to an increase in homozygosity and inbreeding depression attributable mainly to the expression of a large number of partially recessive, mutations of small effect (Charlesworth and Willis, 2009). Therefore, experimental inbreeding can be used to reveal mutation load (e.g. Dugand, Tomkins and Kennington, 2019). After four generations of inbreeding, I used some of the individuals for random crosses between lines derived from the same morph to obtain outbred individuals. Then, I compared the fecundity of inbred females and outbred females derived from fighter or scrambler lines. In order to test whether **fighter lines and scrambler lines differ in inbreeding depression**, I compared the load of deleterious mutations, measured as difference in fecundity of inbred and outbred females, in these lines. In turn, comparing the fecundity of outbred females allowed me to assess whether **fighter lines carry genes with an antagonistic effect on female fitness, i.e. are involved in IASC**.

The results showed that the females from inbred lines selected for the fighter phenotype suffered less from inbreeding depression compared to the females from scrambler inbred lines. This, in line with the "good genes" hypothesis, may indicate higher genetic quality of males in fighter lines. In contrast, comparing the reproductive output of outbred females showed that females derived from fighter lines were less fecund than females from scrambler lines (Łukasiewicz, Niškiewicz and Radwan, 2020), indicating higher IASC in fighter lines. Overall, these results showed that the costs arising from IASC in species with alternative reproductive tactics may outweigh the positive short-term effects of sexual selection.

II. Streszczenie

Przez dziesiątki lat rozmnażanie płciowe było postrzegane jako akt współpracy zmierzającej do wydania na świat wspólnego potomstwa. Fundamentalną zmianę podejścia do interakcji pomiędzy płciami zapoczątkował już sam Karol Darwin, pisząc o uporczywych w swoich dążeniach do kopulacji samcach i stosunkowo biernych pod tym kątem samicach. Mimo to, dopiero badania w latach 70. ubiegłego wieku doprowadziły do konceptualizacji idei konfliktu płciowego (Trivers, 1972; Parker, 1979). Dziś **konflikt płciowy, definiowany jako różnice w interesach ewolucyjnych pomiędzy samcami i samicami** (Arnqvist i Rowe, 2005), jest przedmiotem intensywnych badań biologów ewolucyjnych. Prace z ostatnich dziesięcioleci, dostarczyły wielu przykładów cech i ich parametrów (np. zaloty, czas trwania kopulacji, liczba partnerów płciowych, liczba potomstwa w miocie, opieka rodzicielska), których optymalna wartość nie jest identyczna dla samców i samic (Chapman, 2006). Za przyczynę powszechnego występowania wspomnianych różnic uznaje się anizogamię, czyli różnicę w wielkości gamet samców i samic oraz związek pomiędzy liczbą partnerów a sukcesem rozrodczym (Lehtonen, Parker i Schärer, 2016). Razem sprawia to, że konflikt płciowy jest procesem często spotykanym w świecie zwierząt. Wyróżnia się dwie formy konfliktu płciowego: konflikt międzygenowy (ang. *interlocus sexual conflict*, IESC), dotyczący różnych cech, lub zestawów cech, wpływających na charakter interakcji pomiędzy płciami (Chapman *et al.*, 2003) oraz konflikt wewnątrzgenowy (ang. *intralocus sexual conflict*, IASC), gdy optima ekspresji tej samej cechy różnią się u samców i samic (Bonduriansky i Chenoweth, 2008).

Konflikt płciowy pomiędzy loci dotyczy genów, które ulegając ekspresji tylko u jednej z płci wpływają na dostosowanie zarówno samców jak i samic, ale w przeciwnych kierunkach. Na przykład, samce *Drosophila melanogaster* podczas kopulacji przekazują samicy białka, produkty gruczołów dodatkowych, które zwiększają ich konkurencyjność względem innych samców, ale jednocześnie skracają życie samic (Chapman *et al.*, 1995). Tego rodzaju konflikty mogą prowadzić do antagonistycznej koewolucji płci, wikłając samce i samice w ewolucyjny wyścig zbrojeń (Rice i Holland, 1997; Holland i Rice, 1998), gdzie wykształcenie przez samice kontr-adaptacji mających na celu zniesienie negatywnego wpływu samców na ich dostosowanie, otwiera drogę dla nowych przystosowań samców.

Z konfliktem płciowym wewnątrz locus mamy do czynienia wtedy, gdy cecha ulega ekspresji w oparciu o to samo podłoże genetyczne u obu płci, jednak jej optymalna wartość jest

różna dla samców i samic (Lande, 1980; Rice i Chippindale, 2001; Connallon i Clark, 2013). Dobór działający na cechę u jednej z płci przesuwając wartość tej cechy do wartości różnej od optimum dla drugiej płci, obniżając tym samym dostosowanie osobników drugiej z płci (Lande, 1980; Connallon i Clark, 2013). IASC może zostać rozwiązany w wyniku działania mechanizmów, takich jak sprzężenie cechy z płcią czy ekspresja genów specyficzna dla płci (Bonduriansky i Chenoweth, 2008).

Oba rodzaje konfliktu płciowego wpływają na wiele istotnych procesów ewolucyjnych, takich jak specjacja (Gavrilets i Waxman, 2002; Martin i Hosken, 2003), ewolucja cech historii życiowych (Wedell, Tregenza i Simmons, 2008), prawdopodobieństwo przetrwania lub ekstynkcji populacji (Kokko i Rankin, 2006), molekularna ewolucja genów i białek związanych z rozmnażaniem (Begun *et al.*, 2000; Swanson *et al.*, 2001), ewolucja starzenia się (Bonduriansky *et al.*, 2008) czy imprinting genomowy (Faria, Varela i Gardner, 2017). Pomimo tak dużego znaczenia konfliktu płciowego, mechanizmy i czynniki kształtujące intensywność tego procesu nie są dostatecznie poznane.

Biolodzy ewolucyjni od ponad dekady wskazują na potrzebę zrozumienia związków pomiędzy czynnikami ekologicznymi, a konfliktem płciowym (Fricke *et al.*, 2009; Perry i Rowe, 2015; Kokko i Rankin, 2006). Przeważająca część dotychczasowych badań nad konfliktem płciowym wykonana była w warunkach laboratoryjnych, gdzie z oczywistych przyczyn minimalizowano wpływ czynników zewnętrznych. Jednak, jak pokazują najnowsze badania, przeprowadzenie eksperymentów w nieco bardziej naturalnym środowisku powoduje znaczną zmianę w intensywności konfliktu płciowego (Eldakar *et al.*, 2009; Yun *et al.*, 2017; MacPherson *et al.*, 2018; Malek i Long, 2019). Sugeruje to, że rola tego mechanizmu może być przeszacowana w warunkach laboratoryjnych. Co więcej, pokazano, że cechy związane z konfliktem płciowym mogą podlegać działaniu doboru naturalnego, (Parker, 1979; Rowe *et al.*, 1994; Rice i Holland, 1997; Rowe i Day, 2006; Fricke *et al.*, 2009; Maan i Seehausen, 2011; Arbuthnott *et al.*, 2014), którego siła i kierunek może różnić się pomiędzy populacjami w zależności od środowiska. W konsekwencji może to prowadzić do zróżnicowania cech samców i samic związanych z konfliktem płciowym w populacjach doświadczających różnych warunków środowiska (Arbuthnott *et al.*, 2014). W dalszej perspektywie ewolucyjnej, może to też sprzyjać powstaniu izolacji rozrodczej i prowadzić do specjacji (Gavrilets, 2014).

Wzrost zainteresowania dynamiką konfliktu płciowego przyczynił się do opisanie zależności pomiędzy jego intensywnością a szeregiem czynników, takich jak: jakość

i dostępność zasobów pokarmowych, struktura fizyczna środowiska, struktura socjalna populacji, temperatura czy nawet obecność innych gatunków (Kokko i Rankin, 2006; Fricke, Bretman i Chapman, 2010; Arbuthnott *et al.*, 2014; Arbuthnott, Agrawal i Rundle, 2014; Berger *et al.*, 2014; Rapkin *et al.*, 2016; Yun *et al.*, 2017; Skwierzyńska, Radwan i Plesnar-Bielak, 2018; Gomez-Llano, Bensch i Svensson, 2018; MacPherson *et al.*, 2018; García-Roa, Chirinos i Carazo, 2019; Malek i Long, 2019). Jednak, z uwagi na ograniczoną liczbę gatunków będących obiektem wyżej cytowanych badań, uniwersalność wysnutych wniosków pozostaje kwestią otwartą.

Głównym celem mojej pracy było **przetestowanie wpływu trzech wybranych czynników tj. środowiska socjalnego (pokrewieństwo osobników w populacji), jakości diety w czasie rozwoju, a także stopnia dymorfizmu płciowego, na ewolucję i intensywność konfliktu płciowego**. Do realizacji założonych celów wykorzystałam dwa gatunki roztoczy z rodziny rozkruszkowatych Acaridae tj. *Rhizoglyphus robini* (Claparède, 1869) oraz *Sancassania berlesei* (Michael, 1903), u których udokumentowano oba konflikty płciowe. IESC, zarówno u *R. robini* jak i *S. berlesei*, związany jest z negatywnym oddziaływaniem samców na długość życia i płodność samic (Radwan i Rysińska, 1999; Kolodziejczyk i Radwan, 2003). IASC wiąże się natomiast z występowaniem u samców *R. robini* cechy o charakterze oręża (Plesnar-Bielak i in. 2014). W populacjach obu gatunków współwystępują dwa fenotypy samców tj. agresywne samce tzw. heteromorficzne, z rozbudowaną, ostro zakończoną trzecią parą odnóży, która służy do walk o dostęp do samic, oraz nieagresywne samce z homomorficznymi odnóżami. Z tego powodu rozkruszki są idealnym obiektem do badań nad wpływem dymorfizmu płciowego na intensywność konfliktu płciowego.

Pierwsza część mojej rozprawy doktorskiej dotyczy wpływu pokrewieństwa na ewolucję IESC u *R. robinii* (Łukasiewicz, Szubert-Kruszyńska i Radwan, 2017). Wpływ stopnia pokrewieństwa na ewolucję cech altruistycznych (Hamilton, 1964; Gardner i West, 2014) i innych interakcji socjalnych (Hamilton, 1970; West, Pen i Griffin, 2002) opisują założenia teorii doboru krewniaczego. Teoria ta zakłada, że na zmiany częstości alleli w populacji, oprócz bezpośredniego oddziaływania na dostosowanie ich nosicieli, wpływać może skuteczność przekazywania genów przez osobniki, których frakcja genów jest wspólna ze względu na pochodzenie (Hamilton, 1964). Rozważania teoretyczne z ostatnich kilku lat wskazują na istotną rolę doboru krewniaczego w ewolucji konfliktu płciowego. Modele te przewidują, że w zależności od stopnia pokrewieństwa, dobór krewniaczy może ograniczać

negatywny wpływ samca na dostosowanie samic poprzez obniżenie konkurencji rozrodczej pomiędzy spokrewnionymi samcami. W konsekwencji podwyższa dostosowanie partnerek płciowych i innych osobników spokrewnionych (Rankin, 2011; Wild, Pizzari i West, 2011; Pizzari i Gardner, 2012; Faria, Varela i Gardner, 2015; Pizzari, Biernaskie i Carazo, 2015).

Hipoteza ta została niedawno przetestowana z wykorzystaniem *D. melanogaster*. Carazo i in. (Carazo *et al.*, 2014) eksperymentalnie manipulowali pokrewieństwem grup samców *D. melanogaster* wykazując, że samice pozostające w interakcji z grupą trzech spokrewnionych ze sobą samców (braci) osiągały wyższe dostosowanie niż samice przebywające z samcami niespokrewnionymi. Wyniki te nie zostały jednak powtórzone w innych badaniach (Chippindale *et al.*, 2015; Hollis, Kawecki i Keller, 2015; Martin i Long, 2015; Le Page *et al.*, 2017), co poddało w wątpliwość rolę doboru krewniaczego w kształtowaniu konfliktu płciowego w populacjach *Drosophila* (Chippindale *et al.*, 2015)

Zastosowanie ewolucji eksperymentalnej pozwoliło mi na przetestowanie przewidywań dotyczących wpływu pokrewieństwa i doboru krewniaczego na ewolucję IESC. Po dziewięciu cyklach ewolucji eksperymentalnej wykonałam szereg eksperymentów, w których przetestowałam **wpływ doboru krewniaczego na (1) płodność samic, (2) szkodliwy efekt samców na dostosowanie samic oraz (3) oporność samic na ten wpływ**. Wykazałam, że ewolucja w grupach osobników spokrewnionych doprowadziła do wzrostu płodności samic *R. robinii*, a wzrost ten przynajmniej częściowo wynikał z obniżenia negatywnego wpływu samców na płodność partnerek płciowych (Łukasiewicz, Szubert-Kruszyńska i Radwan, 2017). Uzyskane wyniki podkreślają uniwersalną rolę doboru krewniaczego w ewolucji interakcji międzyosobniczych.

W drugiej części pracy doktorskiej zbadalam wpływ jakości diety w czasie rozwoju na intensywność IESC u *S. berlessei* (Łukasiewicz, 2020). Wiele cech historii życiowych, włączając w to cechy związane z rozmnażaniem, może w znacznym stopniu zależeć od kondycji osobników (Iwasa, Pomiankowski i Nee, 1991; Rowe i Houle, 1996; Cotton, Fowler i Pomiankowski, 2004). Oczekiwanie to opiera się na założeniu, że osobniki o wysokiej kondycji (mające dostęp np. do lepszej jakości zasobów środowiska) powinny charakteryzować się cechami, których ekspresja lub utrzymanie jest kosztowne, jeśli zwiększenie inwestycji w te cechy przynosi im ewolucyjne korzyści (Rowe i Houle, 1996). Na przykład, kondycja samców może wpływać na liczbę przekazywanych plemników i białek w płynach nasiennych (McGraw *et al.*, 2007; Fricke, Bretman i Chapman, 2008; Wigby *et al.*, 2009, 2016; Perry i Rowe, 2010), a dodatkowo warunkować sukces kojarzeniowy (Simmons i Kotiaho, 2002;

Wigby *et al.*, 2016). Od kondycji samic może zaś zależeć czas trwania kopulacji (Lefranc i Bundgaard, 2000; Byrne i Rice, 2006; Friberg, 2006), jak również odporność na negatywny wpływ samców (Linder i Rice, 2005; Long *et al.*, 2009) lub efektywność ucieczki przed niechcianą kopulacją (Partridge, Ewing i Chandler, 1987). Plastyczność tych cech może w drastyczny sposób przyczynić się do zmiany kierunku i siły działania doboru płciowego (Jennions i Petrie, 1997; Widemo i Sæther, 1999), a tym samym wpływać na IESC. Nie wiemy jednak w jakim stopniu kondycja samców i samic będzie zmieniać natężenie konfliktu płciowego.

Manipulując jakością diety w czasie rozwoju, która warunkuje kondycję osobników, sprawdziłam jej wpływ na konkurencyjność rozrodczą samców oraz IESC. Dorosłe osobniki wykorzystałam w eksperymentach, w których testowałam następujące hipotezy: **(1) dieta o obniżonej jakości w czasie rozwoju zmniejsza konkurencyjność samców, (2) obniżona konkurencyjność samców w wyniku zastosowania niskiej jakości diety zmniejsza negatywne oddziaływanie samców względem dostosowania samic oraz (3) dieta o niskiej jakości w czasie rozwoju zmniejsza odporność samic na negatywny wpływ samców.** Wyniki badań wykazały, że jakość diety w czasie rozwoju samców *S. berlesei* wpływa na ich konkurencyjność rozrodczą. Samce, którym podawałam pokarm słabej jakości zapładniały mniej jaj niż samce kontrolne. Pomimo obniżonej konkurencyjności samców, ich wpływ na płodność i długość życia samic nie różnił się od wpływu samców kontrolnych. Wyniki ostatniego eksperymentu pokazały, że znaczący wpływ na płodność samic ma dieta stosowana w czasie rozwoju samic, ale nie samców, a interakcje pomiędzy tymi czynnikami nie były istotnie statystyczne (Łukasiewicz, 2020). Otrzymane wyniki sugerują, że jakość zasobów pokarmowych nie niesie za sobą bezpośrednich kosztów ani korzyści wpływających na interakcje pomiędzy samcami i samicami u *S. berlesei*.

Trzecia i ostatnia część niniejszej pracy prezentuje zależność pomiędzy alternatywnymi taktykami rozrodczymi a intensywnością konfliktu wewnątrz locus u *R. robinii* (Łukasiewicz, Niškiewicz i Radwan, 2020). Wybujale cechy o charakterze oręza lub ornamentów samców, choć kosztowne w produkcji i utrzymaniu, zwiększają ich sukces rozrodczy ze względu na swoją atrakcyjność dla płci przeciwnej lub przewagę w konkurencji rozrodczej z innymi samcami (Andersson, 1994; Andersson i Simmons, 2006). Hipoteza „dobrych genów” zakłada, że cechy te, skorelowane z jakością swoich nosicieli, w uczciwy sposób sygnalizują samicy o wysokiej jakości genetycznej partnera, co zapewni wysokie dostosowanie jej potomstwu (Zahavi, 1975; Andersson, 1986; Grafen, 1990; Houle

i Kondrashov, 2002). Przewiduje się jednak, że geny kodujące takie cechy mogą być uwikłane w konflikt płciowy wewnątrz locus (Lande, 1980b; Rice i Chippindale, 2001; Radwan, Engqvist i Reinhold, 2016; Zajitschek i Connallon, 2018) i negatywnie wpływać na dostosowanie samic – córek atrakcyjnych/konkurencyjnych samców (Harano *et al.*, 2010; Plesnar Bielak *et al.*, 2014).

Rozkruszek hiacyntowy *R. robinii* jest gatunkiem, u którego obserwować można dwa fenotypy samców tj. wspomniane wcześniej samce heteromorficzne tzw. walczące oraz samce niewalczące. Fenotypy te różnią się strategiami zabezpieczenia dostępu do samic i kopulacji. Cecha, o której mowa jest kosztowna w produkcji, a jej ekspresja jest uzależniona od kondycji samca (Radwan, 1995; Smallegange, 2011). Udowodniono, że zgodnie z założeniami hipotezy „dobrych genów”, samce walczące osiągają wyższe dostosowanie w porównaniu z samcami niewalczącymi (Radwan i Klimas, 2001). Istnieją jednak przesłanki wskazujące na powiązanie genów odpowiedzialnych za ekspresję fenotypu walczącego z obniżonym dostosowaniem ich córek (Plesnar Bielak *et al.*, 2014). Aby lepiej zrozumieć jak oba te procesy wpływają na dostosowanie osobników, jest potrzebne niezależne oszacowanie ich efektów w tym samym czasie. Zatem, w tej części badań sprawdziłam, jak selekcja w kierunku alternatywnej taktyki rozrodczej *R. robinii* (tj. fenotypu samca) wpływa na intensywność IASC oraz jednocześnie na przewidywane pozytywne efekty doboru płciowego.

W tym celu wykorzystałam osobniki *R. robinii* zebrane z populacji naturalnej, z okolic Poznania, z których założyłam 41 linii pochodzących z monogamicznych kojarzeń samic z samcami walczącymi oraz niewalczącymi (odpowiednio: linie samców walczących, linie samców niewalczących). Linie utrzymywałam poprzez krzyżowania wsobne, z jednoczesną selekcją na fenotyp samca zgodny z fenotypem samca założyciela. Chów wsobny prowadzi do wzrostu homozygotyczności i depresji inbredowej, a ta z kolei wynika głównie z ekspresji dużej liczby częściowo recesywnych mutacji o małych efektach (Charlesworth i Willis, 2009); pozwala to wykryć obciążenia mutacyjne (e.g. Dugand, Tomkins i Kennington, 2019). Po czterech pokoleniach kojarzeń wsobnych część osobników wykorzystałam do losowych krzyżówek w obrębie linii o tym samym kierunku selekcji w celu uzyskania osobników outbredowych. Następnie porównałam płodność samic – córek samców walczących i niewalczących, w obu procedurach, inbredowej i outbredowej. W celu sprawdzenia czy **linie samców walczących i niewalczących różnią się stopniem depresji inbredowej**, porównałam płodność samic z procedury, w której osobniki były kojarzone wsobnie oraz losowo w obrębie obu linii. Z kolei porównanie płodności samic uzyskanych z krzyżowań losowych posłużyło mi do oceny czy **linie samców walczących i niewalczących różnią się intensywnością IASC**.

Wyniki pokazały, że różnica w płodności samic z procedury outbredowej i inbredowej była mniejsza w liniach selekcyjowanych w kierunku samców walczących w porównaniu z samicami z linii samców niewalczących. Może to świadczyć o niższej depresji inbredowej, a zatem lepszej jakości genetycznej samców w liniach samców walczących. Natomiast porównanie płodności samic pochodzących z kojarzeń losowych pokazało, że samice z linii samców walczących były mniej płodne niż samice z linii samców niewalczących (Łukasiewicz, Niškiewicz i Radwan, 2020). Wyniki te pokazują, że koszty wynikające z IASC u gatunków z alternatywnymi taktykami rozrodczymi, mogą przeważać nad pozytywnymi krótkoterminowymi efektami doboru płciowego.

References

Spis literatury

- Andersson, M. (1986) 'Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: Sexual selection based on viability differences', *Evolution*, 40(4), p. 804. doi: 10.2307/2408465.
- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andersson, M. and Simmons, L. W. (2006) 'Sexual selection and mate choice', *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 296–302. doi: 10.1016/j.tree.2006.03.015.
- Arbuthnott, D. *et al.* (2014) 'The ecology of sexual conflict: Ecologically dependent parallel evolution of male harm and female resistance in *Drosophila melanogaster*', *Ecology Letters*, 17(2), pp. 221–228. doi: 10.1111/ele.12222.
- Arbuthnott, D., Agrawal, A. F. and Rundle, H. D. (2014) 'Remating and sperm competition in replicate populations of *Drosophila melanogaster* adapted to alternative environments', *PLoS ONE*, 9(2). doi: 10.1371/journal.pone.0090207.
- Arnqvist, G. and Rowe, L. (2005) *Sexual Conflict*. Princeton: Princeton University Press.
- Begun, D. J. *et al.* (2000) 'Molecular population genetics of male accessory gland proteins in *Drosophila*', *Genetics*, 156(3), pp. 1879–1888. doi: 10.1534/genetics.103.020883.
- Berger, D. *et al.* (2014) 'Intralocus sexual conflict and environmental stress', *Evolution*, 68(8), pp. 2184–2196. doi: 10.1111/evo.12439.
- Bonduriansky, R. *et al.* (2008) 'Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span', *Functional Ecology*, 22(3), pp. 443–453. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01417.x.
- Bonduriansky, R. and Chenoweth, S. F. (2008) 'Intralocus sexual conflict', *Trends in Ecology and Evolution*, 24(5), pp. 280–288. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04573.x.
- Byrne, P. G. and Rice, W. R. (2006) 'Evidence for adaptive male mate choice in the fruit fly *Drosophila melanogaster*', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1589), pp. 917–922. doi: 10.1098/rspb.2005.3372.
- Carazo, P. *et al.* (2014) 'Within-group male relatedness reduces harm to females in *Drosophila*', *Nature*, 505(7485), pp. 672–675. doi: 10.1038/nature12949.
- Chapman, T. *et al.* (1995) 'Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products.', *Nature*, pp. 241–244. doi: 10.1038/373241a0.
- Chapman, T. *et al.* (2003) 'Sexual conflict', *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1), pp. 41–47. doi: 10.1016/S0169-5347(02)00004-6.

- Chapman, T. (2006) 'Evolutionary conflicts of interest between males and females', *Current Biology*, pp. R744–R754. doi: 10.1016/j.cub.2006.08.020.
- Charlesworth, D. and Willis, J. H. (2009) 'The genetics of inbreeding depression', *Nature Reviews Genetics*, 10(11), pp. 783–796. doi: 10.1038/nrg2664.
- Chippindale, A. K. *et al.* (2015) 'Does kin selection moderate sexual conflict in *Drosophila*?', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1813), p. 20151417. doi: 10.1098/rspb.2015.1417.
- Connallon, T. and Clark, A. G. (2013) 'Evolutionary inevitability of sexual antagonism', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1776). doi: 10.1098/rspb.2013.2123.
- Cotton, S., Fowler, K. and Pomiankowski, A. (2004) 'Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis?', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1541), pp. 771–83. doi: 10.1098/rspb.2004.2688.
- Dugand, R. J., Tomkins, J. L. and Kennington, W. J. (2019) 'Molecular evidence supports a genic capture resolution of the lek paradox', *Nature Communications*, 10(1), p. 1359. doi: 10.1038/s41467-019-09371-y.
- Eldakar, O. T. *et al.* (2009) 'Population structure mediates sexual conflict in water striders', *Science*, 326(5954), p. 816. doi: 10.1126/science.1180183.
- Faria, G. S., Varela, S. A. M. and Gardner, A. (2015) 'Sex-biased dispersal, kin selection and the evolution of sexual conflict', *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10), pp. 1901–1910. doi: 10.1111/jeb.12697.
- Faria, G. S., Varela, S. A. M. and Gardner, A. (2017) 'Sexual selection modulates genetic conflicts and patterns of genomic imprinting', *Evolution*, 71(3), pp. 526–540. doi: 10.1111/evo.13153.
- Friberg, U. (2006) 'Male perception of female mating status: its effect on copulation duration, sperm defence and female fitness', *Animal Behaviour*, 72(6), pp. 1259–1268. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.03.021.
- Fricke, C. *et al.* (2009) 'The conditional economics of sexual conflict', *Biology Letters*, 5(5), pp. 671–674. doi: 10.1098/rsbl.2009.0433.
- Fricke, C., Bretman, A. and Chapman, T. (2008) 'Adult male nutrition and reproductive success in *Drosophila melanogaster*', *Evolution*, 62(12), pp. 3170–3177. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00515.x.
- Fricke, C., Bretman, A. and Chapman, T. (2010) 'Female nutritional status determines the

- magnitude and sign of responses to a male ejaculate signal in *Drosophila melanogaster*', *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1), pp. 157–165. doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01882.x.
- García-Roa, R., Chirinos, V. and Carazo, P. (2019) 'The ecology of sexual conflict: Temperature variation in the social environment can drastically modulate male harm to females', *Functional Ecology*, 33(4), pp. 681–692. doi: 10.1111/1365-2435.13275.
- Gardner, A. and West, S. A. (2014) 'Inclusive fitness: 50 years on', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1642), pp. 20130356–20130356. doi: 10.1098/rstb.2013.0356.
- Gavrilets, S. (2014) 'Is sexual conflict an "Engine of Speciation"?', *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 6(12), p. a017723. doi: 10.1101/cshperspect.a017723.
- Gavrilets, S. and Waxman, D. (2002) 'Sympatric speciation by sexual conflict', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(16), pp. 10533–10538. doi: 10.1073/pnas.152011499.
- Gomez-Llano, M. A., Bensch, H. M. and Svensson, E. I. (2018) 'Sexual conflict and ecology: Species composition and male density interact to reduce male mating harassment and increase female survival', *Evolution*, 72(4), pp. 906–915. doi: 10.1111/evo.13457.
- Grafen, A. (1990) 'Biological signals as handicaps', *Journal of Theoretical Biology*, 144(4), pp. 517–546. doi: 10.1016/S0022-5193(05)80088-8.
- Hamilton, W. D. (1964) 'The genetical evolution of social behaviour. I', *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), pp. 1–16. doi: 10.1016/0022-5193(64)90038-4.
- Hamilton, W. D. (1970) 'Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model', *Nature*, 228(19), pp. 1218–1220. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004.
- Harano, T. *et al.* (2010) 'Intralocus sexual conflict unresolved by sex-limited trait expression', *Current Biology*, 20(22), pp. 2036–2039. doi: 10.1016/j.cub.2010.10.023.
- Holland, B. and Rice, W. R. (1998) 'Perspective: Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance', *Evolution*, 52(1), p. 1. doi: 10.2307/2410914.
- Hollis, B., Kawecki, T. J. and Keller, L. (2015) 'No evidence that within-group male relatedness reduces harm to females in *Drosophila*', *Ecology and Evolution*, 5(4), pp. 979–983. doi: 10.1002/ece3.1417.
- Houle, D. and Kondrashov, A. S. (2002) 'Coevolution of costly mate choice and condition-dependent display of good genes', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1486), pp. 97–104. doi: 10.1098/rspb.2001.1823.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A. and Nee, S. (1991) 'The evolution of costly mate preferences II.

- The “handicap” principle”, *Evolution*, 45(6), pp. 1431–1442. doi: 10.1111/j.1558-5646.1991.tb02646.x.
- Jennions, M. and Petrie, M. (1997) ‘Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences’, *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 72, 283–327. doi: 10.1111/j.1469-185X.1997.tb00015.x
- Kokko, H. and Rankin, D. J. (2006) ‘Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1466), pp. 319–334. doi: 10.1098/rstb.2005.1784.
- Kolodziejczyk, M. and Radwan, J. (2003) ‘The effect of mating frequency on female lifetime fecundity in the bulb mite, *Rhizoglyphus robini* (Acari: Acaridae)’, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(2), pp. 110–115. doi: 10.1007/s00265-002-0557-0.
- Lande, R. (1980) ‘Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters’, *Evolution*, 34(2), pp. 292–305. doi: 10.2307/2407393.
- Lefranc, A. and Bundgaard, J. (2000) ‘The influence of male and female body size on copulation duration and fecundity in *Drosophila melanogaster*.’, *Hereditas*, 132(3), pp. 243–247. doi: 10.1111/j.1601-5223.2000.00243.x.
- Lehtonen, J., Parker, G. A. and Schärer, L. (2016) ‘Why anisogamy drives ancestral sex roles’, *Evolution*, 70(5), pp. 1129–1135. doi: 10.1111/evo.12926.
- Linder, J. E. and Rice, W. R. (2005) ‘Natural selection and genetic variation for female resistance to harm from males’, *Journal of Evolutionary Biology*, 18(3), pp. 568–575. doi: 10.1111/j.1420-9101.2004.00872.x.
- Long, T. A. F. *et al.* (2009) ‘A cost of sexual attractiveness to high-fitness females’, *PLoS Biology*, 7(12), p. e1000254. doi: 10.1371/journal.pbio.1000254.
- Łukasiewicz, A. (2020) ‘Juvenile diet quality and intensity of sexual conflict in the mite *Sancassania berlesei*’, *BMC Evolutionary Biology*, 20(35), pp. 1–11. doi: 10.1186/s12862-020-1599-5.
- Łukasiewicz, A., Niškiewicz, M. and Radwan, J. (2020) ‘Sexually-selected male weapon is associated with lower inbreeding load but higher gender load in the bulb mite’, *Evolution*. doi: 10.1111/evo.14033.
- Łukasiewicz, A., Szubert-Kruszyńska, A. and Radwan, J. (2017) ‘Kin selection promotes female productivity and cooperation between the sexes’, *Science Advances*, 3(3), p. e1602262. doi: DOI: 10.1126/sciadv.1602262.
- Maan, M. E. and Seehausen, O. (2011) ‘Ecology, sexual selection and speciation’, *Ecology Letters*, 14(6), pp. 591–602. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01606.x.

- MacPherson, A. *et al.* (2018) ‘The effects of male harm vary with female quality and environmental complexity in *Drosophila melanogaster*’, *Biology Letters*, 14(8), pp. 6–9. doi: 10.1098/rsbl.2018.0443.
- Malek, H. L. and Long, T. A. F. (2019) ‘Spatial environmental complexity mediates sexual conflict and sexual selection in *Drosophila melanogaster*’, *Ecology and Evolution*, 9(5), pp. 2651–2663. doi: 10.1002/ece3.4932.
- Martin, E. S. and Long, T. A. F. (2015) ‘Are flies kind to kin? The role of intra- and inter-sexual relatedness in mediating reproductive conflict’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1821), p. 20151991. doi: 10.1098/rspb.2015.1991.
- Martin, O. Y. and Hosken, D. J. (2003) ‘Costs and benefits of evolving under experimentally enforced polyandry or monogamy.’, *Evolution; international journal of organic evolution*, 57(12), pp. 2765–2772. doi: 10.1554/03-179.
- McGraw, L. A. *et al.* (2007) ‘Larval rearing environment affects several post-copulatory traits in *Drosophila melanogaster*’, *Biology Letters*, 3(6), pp. 607–610. doi: 10.1098/rsbl.2007.0334.
- Le Page, S. *et al.* (2017) ‘Male relatedness and familiarity are required to modulate male-induced harm to females in *Drosophila*’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860), p. 20170441. doi: 10.1098/rspb.2017.0441.
- Parker, G. A. (1979) ‘Sexual Selection and Sexual Conflict’, in M.S. Blum, N. A. B. (ed.) *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, pp. 123–166. doi: 10.1016/b978-0-12-108750-0.50010-0.
- Partridge, L., Ewing, A. and Chandler, A. (1987) ‘Male size and mating success in *Drosophila melanogaster*: the roles of male and female behaviour’, *Animal Behaviour*, 35(2), pp. 555–562. doi: 10.1016/S0003-3472(87)80281-6.
- Perry, J. C. and Rowe, L. (2010) ‘Condition-dependent ejaculate size and composition in a ladybird beetle.’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1700), pp. 3639–3647. doi: 10.1098/rspb.2010.0810.
- Perry, J. C. and Rowe, L. (2015) ‘The evolution of sexually antagonistic phenotypes’, *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(6), pp. 1–18. doi: 10.1101/cshperspect.a017558.
- Pizzari, T., Biernaskie, J. M. and Carazo, P. (2015) ‘Inclusive fitness and sexual conflict: How population structure can modulate the battle of the sexes’, *BioEssays*, pp. 155–166. doi: 10.1002/bies.201400130.
- Pizzari, T. and Gardner, A. (2012) ‘The sociobiology of sex: Inclusive fitness consequences of

- inter-sexual interactions’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1600), pp. 2314–2323. doi: 10.1098/rstb.2011.0281.
- Plesnar Bielak, A. *et al.* (2014) ‘Selection for alternative male reproductive tactics alters intralocus sexual conflict’, *Evolution*, 68(7), pp. 2137–2144. doi: 10.1111/evo.12409.
- Radwan, J. (1995) ‘Male morph determination in two species of acarid mites’, *Heredity*, 74(6), pp. 669–673. doi: 10.1038/hdy.1995.91.
- Radwan, J., Engqvist, L. and Reinhold, K. (2016) ‘A paradox of genetic variance in epigamic traits: Beyond “good genes” view of sexual selection’, *Evolutionary Biology*, 43(2), pp. 267–275. doi: 10.1007/s11692-015-9359-y.
- Radwan, J. and Klimas, M. (2001) ‘Male dimorphism in the bulb mite, *Rhizoglyphus robini*: fighters survive better’, *Ethology Ecology & Evolution*, 12(1), pp. 69–79. doi: 10.1080/08927014.2001.9522788.
- Radwan, J. and Rysińska, M. (1999) ‘Effect of mating frequency on female fitness in *Caloglyphus berlesei* (Astigmata: Acaridae)’, *Experimental and Applied Acarology*, 23(5), pp. 399–409. doi: 10.1023/A:1006125909154.
- Rankin, D. J. (2011) ‘Kin selection and the evolution of sexual conflict’, *Journal of Evolutionary Biology*, 24(1), pp. 71–81. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02143.x.
- Rapkin, J. *et al.* (2016) ‘Macronutrient intake regulates sexual conflict in decorated crickets’, *Journal of Evolutionary Biology*, 29(2), pp. 395–406. doi: 10.1111/jeb.12794.
- Rice, W. R. and Chippindale, A. K. (2001) ‘Intersexual ontogenetic conflict’, *Journal of Evolutionary Biology*, pp. 685–693. doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00319.x.
- Rice, W. R. and Holland, B. (1997) ‘The enemies within: Intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen’, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, pp. 1–10. doi: 10.1007/s002650050357.
- Rowe, L. and Day, T. (2006) ‘Detecting sexual conflict and sexually antagonistic coevolution’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, pp. 277–285. doi: 10.1098/rstb.2005.1788.
- Rowe, L. and Houle, D. (1996) ‘The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1375), pp. 1415–1421. doi: 10.1098/rspb.1996.0207.
- Rowe, L. *et al.* (1994) ‘Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system’, *Trends in Ecology and Evolution*, 9(8), pp. 289–293.
- Simmons, L. W. and Kotiaho, J. S. (2002) ‘Evolution of ejaculates: patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence in sperm competition traits’, *Evolution*,

- 56(8), pp. 1622–1631. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[1622:EOEPOP]2.0.CO;2.
- Skwierzynska, A. M., Radwan, J. and Plesnar-Bielak, A. (2018) ‘Male-limited secondary sexual trait interacts with environment in determining female fitness’, *Evolution*, 72(8), pp. 1716–1722. doi: 10.1111/evo.13551.
- Smallegange, I. M. (2011) ‘Effects of paternal phenotype and environmental variability on age and size at maturity in a male dimorphic mite’, *Naturwissenschaften*, 98(4), pp. 339–346. doi: 10.1007/s00114-011-0773-4.
- Swanson, W. J. *et al.* (2001) ‘Positive Darwinian selection drives the evolution of several female reproductive proteins in mammals’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(5), pp. 2509–2514. doi: 10.1073/pnas.051605998.
- Trivers, R. L. (1972) ‘Parental investment and sexual selection’, in B. Campbell (ed.) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine-Atherton, Chicago, IL, pp. 136–179.
- Wedell, N., Tregenza, T. and Simmons, L. W. (2008) ‘Nuptial gifts fail to resolve a sexual conflict in an insect’, *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), p. 204. doi: 10.1186/1471-2148-8-204.
- West, S. A., Pen, I. and Griffin, A. S. (2002) ‘Cooperation and competition between relatives.’, *Science*, 296(5565), pp. 72–75. doi: 10.1126/science.1065507.
- Widemo, F. and Sæther, S. A. (1999) ‘Beauty is in the eye of the beholder: Causes and consequences of variation in mating preferences’, *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 26–31. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01531-6.
- Wigby, S. *et al.* (2009) ‘Seminal fluid protein allocation and male reproductive success’, *Current Biology*, 19(9), pp. 751–757. doi: 10.1016/j.cub.2009.03.036.
- Wigby, S. *et al.* (2016) ‘Developmental environment mediates male seminal protein investment in *Drosophila melanogaster*’, *Functional Ecology*, 30(3), pp. 410–419. doi: 10.1111/1365-2435.12515.
- Wild, G., Pizzari, T. and West, S. A. (2011) ‘Sexual conflict in viscous populations: The effect of the timing of dispersal’, *Theoretical Population Biology*, 80(4), pp. 298–316. doi: 10.1016/j.tpb.2011.09.002.
- Yun, L. *et al.* (2017) ‘The physical environment mediates male harm and its effect on selection in females’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1858), p. 20170424. doi: 10.1098/rspb.2017.0424.
- Zahavi, A. (1975) ‘Mate selection-A selection for a handicap’, *Journal of Theoretical Biology*, 53(1), pp. 205–214. doi: 10.1016/0022-5193(75)90111-3.

Zajitschek, F. and Connallon, T. (2018) 'Antagonistic pleiotropy in species with separate sexes, and the maintenance of genetic variation in life-history traits and fitness', *Evolution*, 72(6), pp. 1306–1316. doi: 10.1111/evo.13493.

III. Doctoral dissertation

Rozprawa doktorska

List of original publications:

1. **Lukasiewicz A.**, Szubert-Kruszyńska A., Radwan J., Kin selection promotes female productivity and cooperation between the sexes. *Science Advances* 3 (3), e1602262 (2017).
2. **Lukasiewicz, A.** Juvenile diet quality and intensity of sexual conflict in the mite *Sancassania berlesei*. *BMC Evol Biol* 20, 35 (2020).
3. **Lukasiewicz A.**, Niškiewicz M., Radwan J., Sexually-selected male weapon is associated with lower inbreeding load but higher gender load in the bulb mite. *Evolution*, doi: 10.1111/evo.14033, (2020).