

Autoreferat

1. Imię i Nazwisko

Andre Moura

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe/ artystyczne – z podaniem nazwy, miejsca i roku ich uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej

2010: Doktor Nauk Biologicznych, Durham University, Wielka Brytania. Rozprawa doktorska: “Investigating the relative influence of genetic drift and natural selection in shaping patterns of population structure in Delphinids (*Delphinus delphis*; *Tursiops spp.*)”. Promotor: Prof. A. Rus Hoebel.

2006: Magister w specjalizacji “Bioróżnorodność i Zasoby Genetyczne”, Uniwersytet w Porto, Portugalia. Praca magisterska pt. “Using recombinant haplotypes to study the marbled newt (*Triturus marmoratus*) hybrid zone in the Iberian Peninsula”. Promotor: Prof. Nuno Ferrand de Almeida.

2004: Licencjat Biologii, specjalizacja Biologia Morza, Uniwersytet Azorski, Portugalia.

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych

2018-obecnie: Starszy Wykładowca/Adiunkt, School of Life Sciences, University of Lincoln, Wielka Brytania

2014 – 2018: Wykładowca/Adiunkt, School of Life Sciences, University of Lincoln, Wielka Brytania

2012 – 2013: Wykładowca/Nauczyciel akademicki, School of Life Sciences, University of Lincoln, Wielka Brytania (kontrakt z płatnością za każdą godzinę wykładów)

2012 – 2013: stanowisko typu postdoc, School of Biological and Biomedical Sciences, Durham University, Wielka Brytania; praca w projekcie "Population genomics of the killer whale; RAD-Seq SNP discovery towards the assessment of population structure at functional genes"

2011 – 2012: Popularyzator Nauki (Science Explainer), centrum edukacji naukowej International Centre for Life, Newcastle-upon-Tyne, Wielka Brytania

2007 – 2011: Studia doktoranckie, School of Biological and Biomedical Sciences, Durham University, Wielka Brytania

2005 – 2006: Pracownik techniczny odpowiedzialny za sekwencjonowanie DNA, Research Centre in Biodiversity and Genetic Resources (CIBIO), Porto, Portugalia

2005 – 2006: Pracownik techniczny w projekcie “Using Recombination in the Temporal Analysis of Introgression in Iberian Peninsula Vertebrates” Research Centre in Biodiversity and Genetic Resources (CIBIO), Porto, Portugalia

4. Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. 2016 r. poz. 882 ze zm. w Dz. U. z 2016 r. poz. 1311.):

a) tytuł osiągnięcia naukowego/artystycznego

Genetyczna rekonstrukcja procesów mikroewolucyjnych inicjujących specjację u rodziny Delphinidae

b) Lista publikacji wchodzących w skład osiągnięcia

1. Moura, Andre E.; Janse van Rensburg, Charlene; Pilot, Malgorzata; Tehrani, Arman; Best, Peter B.; Thornton, Meredith; Plön, Stephanie; de Bruyn, P. J. Nico; Worley, Kim C.; Gibbs, Richard A.; Dahlheim, Marilyn E.; Hoelzel, A. Rus (2014) Killer whale nuclear genome and mtDNA reveal widespread population bottleneck during the last glacial maximum. *Molecular Biology and Evolution*, 31 (5). pp. 1121-1131. ISSN 0737-4038. IF - 9.105; Punkty MNiSW – 45; Liczba cytowań – 32
2. Moura, Andre E.; Kenny, John G.; Chaudhuri, Roy R.; Hughes, Margaret A.; Welch, Andreanna J.; Reisinger, Ryan R.; de Bruyn, P. J. Nico; Dahlheim, Marilyn E.; Hall, Neil; Hoelzel, A. Rus (2014) Population genomics of the killer whale indicates ecotype evolution in sympatry involving both selection and drift. *Molecular Ecology*, 23 (21). pp. 5179-5192. ISSN 0962-1083. IF – 6.494; Punkty MNiSW – 40; Liczba cytowań – 27
3. Moura, Andre E.; Kenny, John G.; Chaudhuri, Roy R.; Hughes, M. A.; Reisinger, R. R.; de Bruyn, P. J. N.; Dahlheim, Marilyn E.; Hall, Neil; Hoelzel, A. Rus (2015) Phylogenomics of the killer whale indicates ecotype divergence in sympatry. *Heredity*, 114 (1). pp. 48-55. ISSN 0018-067x. IF – 3.805; Punkty MNiSW – 35; Liczba cytowań – 26
4. Gaspari, Stefania; Scheinin, Aviad; Holcer, Draško; Fortuna, Caterina; Natali, Chiara; Genov, Tilen; Frantzis, Alexandros; Chelazzi, Guido; Moura, Andre E. (2015) Drivers of population structure of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the eastern Mediterranean Sea. *Evolutionary Biology*, 42 (2). pp. 177-190. ISSN 0071-3260. IF – 2.267; Punkty MNiSW – 25; Liczba cytowań – 17
5. Hoelzel, A. Rus; Moura, Andre E. (2015) Resource specialisation and the divergence of killer whale populations. *Heredity*, 115. pp. 93-95. ISSN 0018-067X. IF – 3.805; Punkty MNiSW – 35; Liczba cytowań – 3
6. Hoelzel, A. Rus; Moura, Andre E. (2016) Killer whales differentiating in geographic sympatry facilitated by divergent behavioural traditions. *Heredity*, 117. pp. 481-482. ISSN 0018-067X. IF – 3.801; Punkty MNiSW – 35; Liczba cytowań – 1
7. Ball, Laura; Shreves, Kypher; Pilot, Malgorzata; Moura, Andre E. (2017) Temporal and geographic patterns of kinship structure in common dolphins (*Delphinus delphis*) suggest site fidelity and female-biased long-distance dispersal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71 (8). ISSN 0340-5443. IF – 2.473; Punkty MNiSW – 30; brak cytowań
8. Gray, H.; Nishida, S.; Welch, A. J.; Moura, Andre E.; Tanabe, S.; Kiani, M. S.; Culloch, R.; Möller, L.; Natoli, A.; Ponnampalam, L. S.; Minton, G.; Gore, M.; Collins, T.; Willson, A.; Baldwin, R.; Hoelzel, A. Rus (2018) Cryptic lineage differentiation among Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in the

northwest Indian Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 122. pp. 1-14. ISSN 1055-7903. IF – 4.412; Punkty MNiSW – 30; Liczba cytowań – 1

Sumaryczny *Impact Factor* wymienionych publikacji: 36.162

Sumaryczna liczba punktów MNiSW wymienionych publikacji: 275

Sumaryczna liczba cytowań wymienionych publikacji: 107

Informacja o moim wkładzie w powstanie każdej z powyższych prac znajduje się w dokumentacji habilitacji (załącznik 4). Oświadczenia współautorów, określające indywidualny wkład każdego z nich w powstanie poszczególnych prac, znajdują się w załączniku nr 5.

c) omówienie celu naukowego/artystycznego ww. pracy/prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania.

Wstęp

Teoria specjacji wskazuje na kilka mechanizmów, które mogą ograniczyć przepływ genów między populacjami pomimo braku barier geograficznych, co może być pierwszym etapem specjacji. Do tych mechanizmów należy dobór różnicujący stymulowany przez różnice w lokalnych warunkach środowiskowych, zanik rozpoznawania osobników z odrębnej populacji jako partnerów seksualnych oraz czasoprzestrzenna segregacja aktywności w środowisku (Via, 2001). Organizmy zamieszkujące środowisko morskie, charakteryzujące się niewielką liczbą silnych barier geograficznych, stanowią cenne modele do badania mechanizmów, które zapoczątkowują specjację. Ogromna różnorodność gatunkowa w środowiskach morskich pomimo rzadkości fizycznych barier dla dyspersji organizmów stanowi niewyjaśnioną jak dotąd sprzeczność nazywaną Paradoxem Specjacji Morskiej (Bierne et al., 2003).

Badania nad specjacją w środowiskach morskich są nieliczne w porównaniu z badaniami nad specjacją w środowiskach lądowych (Miglietta et al., 2011). Większość istniejących badań sugeruje, że prądy morskie oraz zróżnicowanie właściwości wody morskiej (np. jej temperatury i zasolenia) może ograniczać dyspersję równie efektywnie jak fizyczna bariera (Palumbi, 1992). Większość tych badań była skupiona na gatunkach charakteryzujących się dyspersją na niewielkie odległości geograficzne lub u których mobilna forma (np. stadium larwalne) ma krótki okres rozwoju. Są to często gatunki ektotermiczne, których temperatura ciała zależy od temperatury środowiska. U takich gatunków różnice środowiskowe stanowią naturalne bariery dla dyspersji. Nie jest jednak jasne, jak takie różnice mogą wpływać na zwierzęta endotermiczne.

Walenie posiadają cechy fizjologiczne, które umożliwiają im przebywanie w różnorodnych środowiskach. Gruba warstwa specyficznej tkanki tłuszczowej o silnych właściwościach izolacyjnych (Hashimoto et al., 2015) umożliwia waleniom tolerowanie różnych środowisk morskich, od wód tropikalnych po polarne, zaś zdolność do koncentracji moczu (Suzuki i Ortiz, 2015) umożliwia im zasiedlanie zarówno silnie zasolonych mórz jak i basenów słodkowodnych (Jefferson et al., 2015). Walenie są również zdolne do długodystansowej dyspersji, lecz mimo posiadania cech, które powinny ograniczać różnicowanie się populacji, charakteryzują się one stosunkowo szybkim tempem specjacji. Na przykład delfiny oceaniczne należące do rodziny Delphinidae reprezentują około 40 gatunków (dokładna liczba jest przedmiotem dyskusji), których najbliższy wspólny przodek jest datowany na około 10 milionów lat temu (McGowen, 2011). Z tego względu są one interesującym modelem do badań nad mechanizmami inicjującymi proces specjacji.

Badania nad różnymi gatunkami waleni wskazują na korelację między rozmieszczeniem genetycznie odrębnych populacji a zróżnicowaniem środowisk. Dlatego adaptacja do odmiennych warunków środowiskowych jest często sugerowana jako mechanizm promujący zróżnicowanie genetyczne między populacjami u gatunków waleni (np. Mendez et al., 2010). Specjacja w wyniku ograniczenia przepływu genów jest stopniowym procesem i dlatego badania dobrze zdefiniowanych gatunków dają wgląd w końcowe etapy procesu specjacji. Badania te pozwalają na wyjaśnienie, jakie mechanizmy zapewniają utrzymanie izolacji genetycznej, ale są mniej przydatne do zrozumienia mechanizmów, które doprowadziły do ograniczenia przepływu genów na wczesnych etapach specjacji (Norris & Hull, 2012). Procesy mikroewolucyjne prowadzące do zróżnicowania między populacjami na wczesnych etapach specjacji są słabo poznane, szczególnie w przypadku waleni, które są trudne do obserwacji i od których trudno jest pozyskać próbki tkanek do analizy DNA.

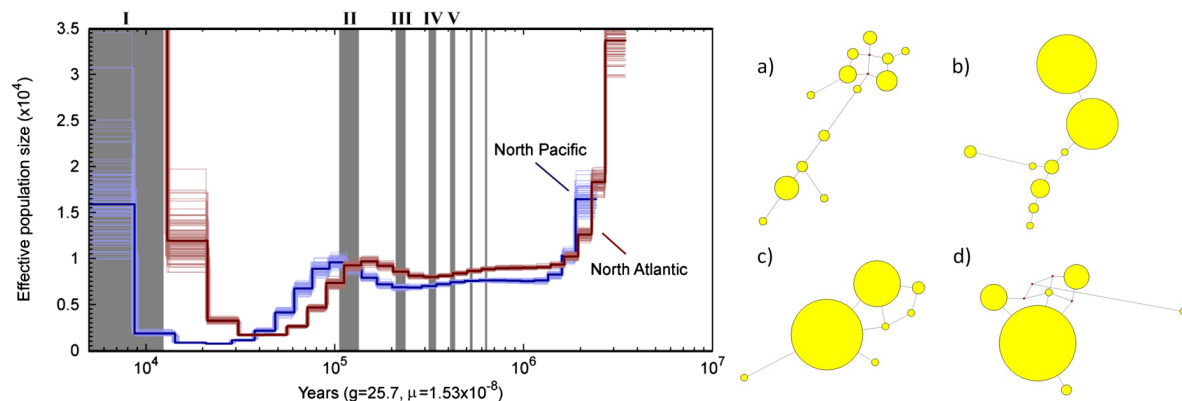
Prace wchodzące w skład opisanego tu osiągnięcia wykorzystują analizy genetyczne (oparte o klasyczne metody genetyki molekularnej oraz metody sekwencjonowania “następczej generacji”) w celu rekonstrukcji czasu i miejsca dywergencji między populacjami na początkowych etapach specjacji i identyfikacji czynników behawioralnych i ekologicznych oraz historycznych zmian środowiskowych, które mogły zapoczątkować ten proces. Prace te porównują grupy taksonomiczne o różnym stopniu zróżnicowania, od odrębnych gatunków i silnie różniących się ekotypów w obrębie gatunku po ekotypy o niepewnym statusie i grupy społeczne w obrębie panmiktycznych populacji o szerokim zasięgu geograficznym, używając jako gatunki modelowe orki (*Orcinus orca*), delfiny butlonose (*Tursiops spp.*) i delfiny pospolite (*Delphinus delphis*).

Wyniki

Badania nad strukturą filogeograficzną globalnej populacji orek (*Orcinus orca*)

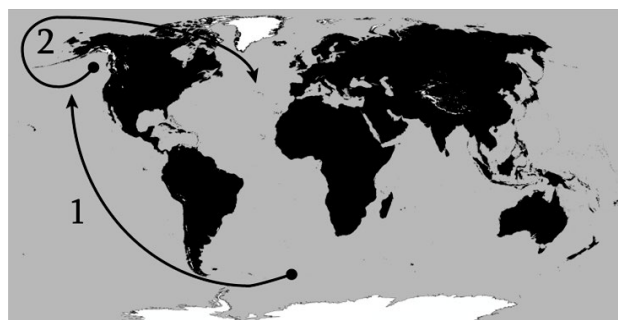
Orki (*Orcinus orca*) mają szeroki zasięg geograficzny obejmujący wszystkie oceany świata. Grupy orek różnią się znacznie pod względem zachowania, morfologii, rodzaju pokarmu, rodzaju wokalizacji i miejsca występowania. Grupy te nazywane są ekotypami i nie są uznawane za odrębne gatunki (Committee on Taxonomy, 2018). Ekotypy występujące w Północnym Pacyfiku wykazują największe zróżnicowanie, mogą być uznawane za podgatunki (Committee on Taxonomy, 2018) i prawdopodobnie są na początkowym etapie procesu specjacji (Moura et al., 2015).

Prezentowane tutaj badania, oparte na analizie zmienności w obrębie całego genomu orek, pokazały, że czas dywergencji między poszczególnymi ekotypami odpowiada okresem silnych zmian środowiskowych i że dywergencja była związana ze zmianami rozmieszczenia geograficznego. Analiza zmienności genomu jądrowego oraz mitochondrialnego DNA między populacjami orek o globalnym rozmieszczeniu reprezentującymi różne ekotypy pokazała, że populacje z południowego Oceanu Indyjskiego (w okolicach wybrzeża Republiki Południowej Afryki) charakteryzują się największą różnorodnością genetyczną (Moura et al., 2014a). Ten region Oceanu Indyjskiego charakteryzował się wysoką produktywnością w okresie Plejstocenu, podczas gdy inne regiony globalnego oceanu doświadczyły spadków produktywności w tym okresie (Moura et al., 2014a). Rekonstrukcja długoterminowych zmian w efektywnej wielkości populacji (N_e) wskazała na silne zmiany liczebności populacji orek z Północnego Pacyfiku i Północnego Atlantyku w Późnym Plejstocenie, podczas okresów przejściowych między dwoma ostatnimi zlodowaceniami a interglacjalami (Rycina 1; Moura et al., 2014a).



Rycina 1. Wyniki analiz zmienności genetycznej światowej populacji orki (*Orcinus orca*) z pracy **Moura et al. (2014a)**. **Lewy panel** – Rekonstrukcja długoterminowych zmian w efektywnej wielkości populacji (N_e) w oparciu o zmienność całego genomu jądrowego dwóch osobników reprezentujących populacje z Atlantyku i Pacyfiku. Gruba niebieska i czerwona linia wskazują na zmiany N_e w dwóch populacjach, zaś cienkie linie wskazują na błąd oszacowania N_e w oparciu o analizę bootstrap powtórzoną 1000 razy. Szare kolumny oznaczają czas interglacjałów. **Prawy panel** – sieci haplotypów mtDNA orki z różnych regionów: a) południowy Ocean Indyjski, b) Antarktyka, c) Północny Atlantyk, d) Północny Pacyfik. Wszystkie regiony z wyjątkiem południowego Oceanu Indyjskiego wskazują na dominację liczebną jednego lub dwóch haplotypów mtDNA, co sugeruje, że te populacje doświadczyły niedawnej ekspansji demograficznej.

Rekonstrukcja rozmieszczenia ancestralnych populacji poszczególnych ekotypów orki w oparciu o zmienność w obrębie całego genomu jądrowego (analizowaną metodą RADseq) wskazała na migracje orki z południowego Oceanu Indyjskiego do Północnego Pacyfiku w późnym Plejstocenie lub w Holocenie (**Moura et al., 2015**). Analiza ta pokazała również, że populacje orki z Północnego Atlantyku prawdopodobnie powstały w wyniku z kolonizacji z Północnego Pacyfiku poprzez Ocean Arktyczny w okresie ograniczonego zasięgu paku lodowego umożliwiającego dyspersję (Rycina 1). Podobny kierunek kolonizacji został odtworzony dla wielu innych gatunków morskich o szerokich zasięgach geograficznych, sugerując, że Północny Pacyfik jest źródłem bioróżnorodności organizmów morskich na półkuli północnej (Vermeij et al., 2018).



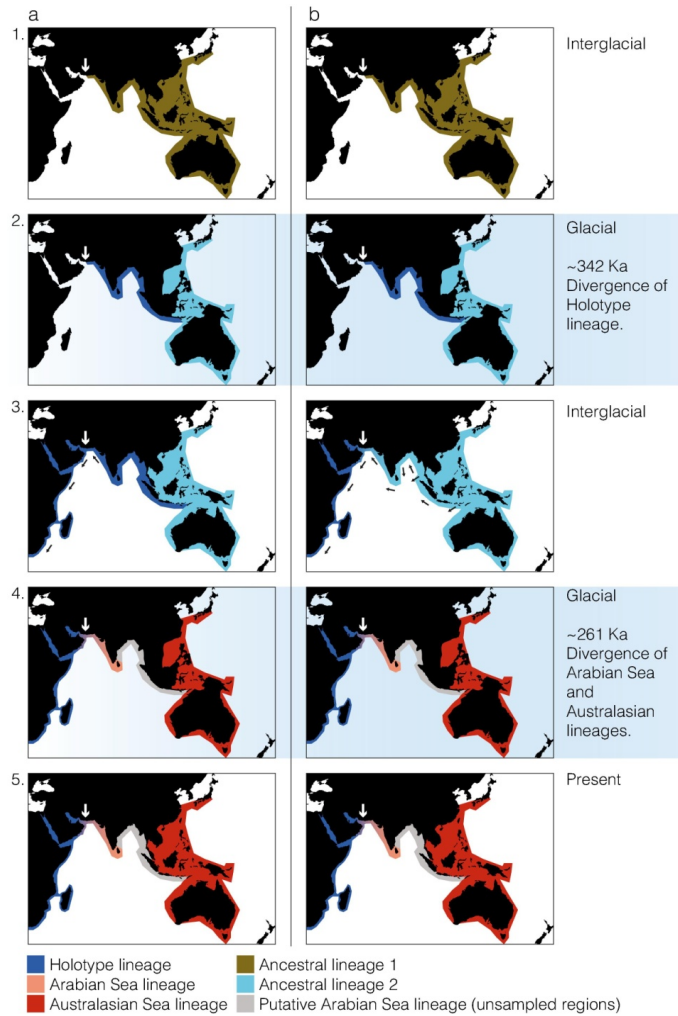
Rycina 2. Drogi ekspansji geograficznej ekotypów orki, odtworzone za pomocą rekonstrukcji rozmieszczenia ancestralnych populacji w oparciu o zmienność w obrębie całego genomu jądrowego analizowaną metodą RADseq (**Moura et al., 2015**).

Badania nad strukturą filogeograficzną delfinów butlonosych (*Tursiops spp.*)

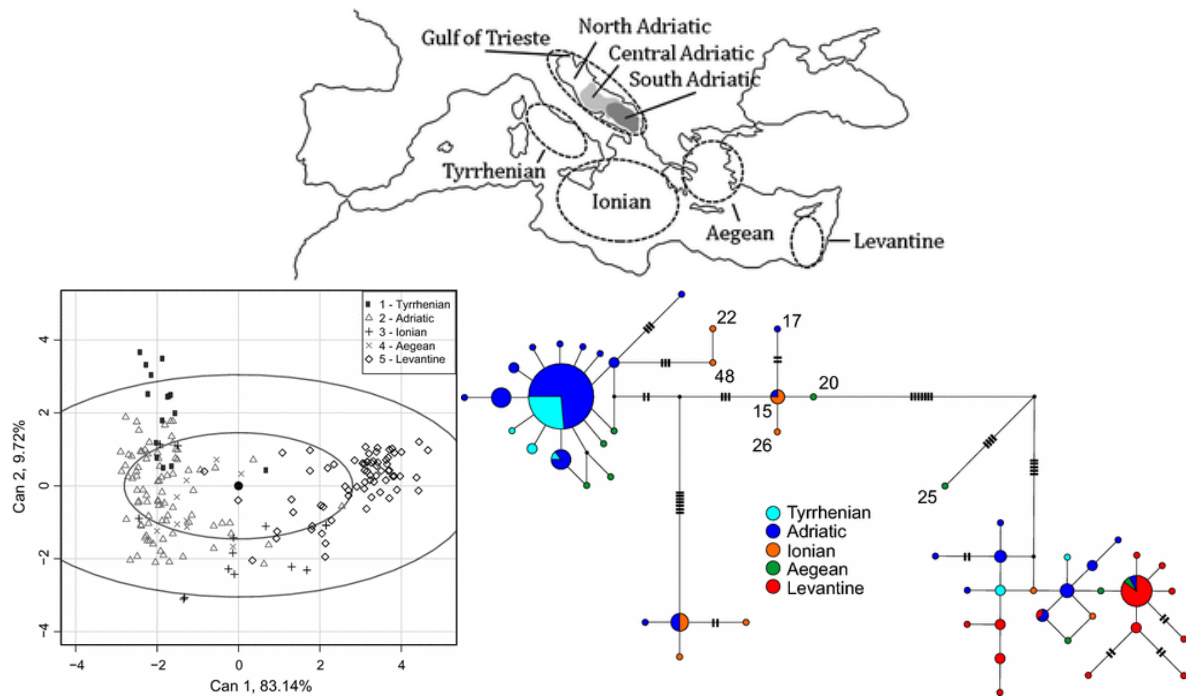
Podobnie jak orki, delfiny butlonose (*Tursiops spp.*) mają globalne rozmieszczenie geograficzne oraz kilka dobrze opisanych ekotypów (Moura et al., 2013b). Rodzaj *Tursiops* jest podzielony na dwa uznane gatunki (Committee on Taxonomy, 2018) oraz trzeci zaproponowany gatunek (Moura et al., 2013b), który nie został jeszcze oficjalnie uznany (Committee on Taxonomy, 2018). Teledetekcja satelitarna pokazała, że delfiny z rodzaju *Tursiops* mogą pokonywać tysiące mil morskich podczas dyspersji (Wells et al., 1999). Mimo to, poszczególne gatunki z tego rodzaju charakteryzują się genetycznym zróżnicowaniem między populacjami odległymi od siebie o mniej niż 100 km (Moura et al., 2013b). Badania oparte o analizę całych genomów mitochondrialnych pokazały, że dywergencja między gatunkami, a także między ekotypami w obrębie gatunku, miała miejsce podczas interglacjałów Plejstocenu (Moura et al., 2013b).

Analiza filogeograficzna delfinów butlonosych z Oceanu Indyjskiego (*Tursiops aduncus*) pokazała, że czas dywergencji między odrębnymi liniami ewolucyjnymi tego gatunku odpowiadał okresowi, w którym nastąpiły zmiany kształtu linii brzegowej tego oceanu ze względu na fluktuacje poziomu morza (Gray et al., 2018). Podniesienie się poziomu morza w okresach interglacjalnych prowadziło do powstania połączenia morskiego między Oceanem Indyjskim a Pacyfikiem w regionie Wallacea (Indonezja), które umożliwiało delfinom butlonosym z Pacyfiku kolonizację Oceanu Indyjskiego, gdzie pojawiały się nowe siedliska przybrzeżne (Rycina 3). W okresach glacialnych spadek poziomu morza zamykał połączenie morskie w regionie Wallacea, w wyniku czego dyspersja do Oceanu Indyjskiego z Pacyfiku była możliwa jedynie trasą wokół Australii, co znacznie ograniczało przepływ genów między delfinami z tych regionów. Ten proces spadku i wzrostu poziomu morza powtarzał się kilkakrotnie w okresie Plejstocenu, prowadząc do wielokrotnych migracji delfinów butlonosych z Pacyfiku do Oceanu Indyjskiego, co wyjaśnia obecność kilku odrębnych linii ewolucyjnych tego gatunku w Oceanie Indyjskim (Gray et al., 2018).

Obserwowany związek między kolonizacją nowych środowisk a tworzeniem się nowych populacji był również obserwowany u Północnoatlantyckich delfinów butlonosych (*Tursiops truncatus*). Delfiny butlonose z Morza Śródziemnego, należące do gatunku *Tursiops truncatus*, prawdopodobnie pochodzą z kolonizacji z Atlantyku, która miała miejsce podczas jednego z dwóch ostatnich interglacjałów (Gaspari et al., 2015). Wyniki naszych badań sugerują, że rosnący poziom morza w okresie interglacjalnym doprowadził do utworzenia nowych przybrzeżnych siedlisk w Morzu Śródziemnym, które zostały skolonizowane przez delfiny butlonose migrujące z Atlantyku. Ponieważ ta kolonizacja miała miejsce w późniejszym okresie w porównaniu z kolonizacją Oceanu Indyjskiego przez delfiny butlonose z Pacyfiku, proces tworzenia się nowych linii ewolucyjnych w Morzu Śródziemnym jest na wcześniejszym etapie. Dlatego zamiast odrębnych, silnie zróżnicowanych linii ewolucyjnych, w Morzu Śródziemnym występuje kilka odrębnych geograficznie populacji zamieszkujących wody przybrzeżne na obszarach, w których znajdują się odpowiednie siedliska dla tego gatunku. Populacje te są połączone przepływem genów o różnej intensywności, w wyniku czego śródziemnomorskie delfiny butlonose stanowią metapopulację (Rycina 4; Gaspari et al., 2015). Badania te sugerują również, że przepływ genów między przybrzeżnymi populacjami może odbywać się za pośrednictwem innej populacji o większym zasięgu geograficznym, zamieszkującej wody pelagiczne, która charakteryzuje się bliższym podobieństwem genetycznym do populacji atlantyckiej.



Rycina 3. Rekonstrukcja procesów biogeograficznych prowadzących do zróżnicowania genetycznego linii ewolucyjnych delfina butlonosego *Tursiops aduncus* w Oceanie Indyjskim (Gray et al., 2018). Czarne strzałki symbolizują możliwe trasy dyspersji, podczas gdy biała strzałka pokazuje obszar wspólnego występowania różnych linii ewolucyjnych. Dwa alternatywne scenariusze, a i b, obejmują serię ekspansji na wschód podczas okresów interglacjalnych, które były możliwe dzięki otwarciu połączenia morskiego w regionie Wallacea, położonym między Australią a Azją Południowo-Wschodnią.



Rycina 4. Wyniki analizy filogeograficznej delfinów butlonosych (*Tursiops truncatus*) z Morza Śródziemnego (Gaspari et al., 2015). **Górny panel** – Mapa pokazująca rozmieszczenie badanych populacji. **Dolny lewy panel** – Graf pokazujący zróżnicowanie genetyczne między badanymi osobnikami (reprezentującymi różne populacje) oszacowane w oparciu o analizę mikrosatelitów. Graf ten pokazuje, że populacje z obszarów przybrzeżnych wykazują znaczną odrębność genetyczną, podczas gdy populacja pelagiczna z Morza Jońskiego wykazuje mniejsze zróżnicowanie genetyczne, sugerując przepływ genów między tą populacją a populacjami przybrzeżnymi. **Dolny prawy panel** – Sieć haplotypów mitochondrialnego DNA delfinów butlonosych z Morza Śródziemnego. W pelagicznej populacji z Morza Jońskiego różne haplotypy należące do kilku kładów występują z podobną frekwencją. Natomiast w większości populacji przybrzeżnych jeden lub dwa haplotypy występują z wysoką frekwencją, co sugeruje niedawną ekspansję geograficzną.

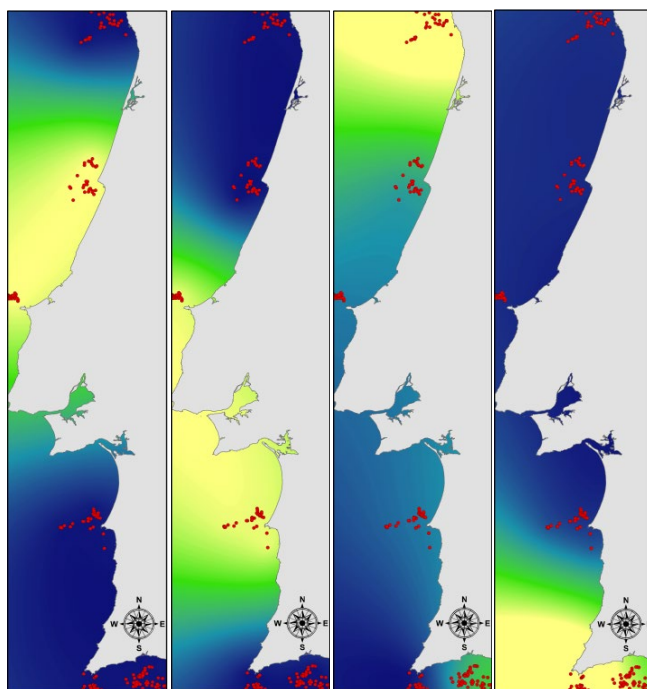
Mimo że meta-populacja delfinów butlonosych w Morzu Śródziemnym ma obecnie stabilną strukturę, zmiany warunków środowiskowych mogą doprowadzić do wymierania lokalnych populacji, zwiększyć izolację między pozostałymi populacjami i przyczynić się do rosnącego zróżnicowania genetycznego między nimi, co może stanowić początek procesu specjacji (Norris i Hull, 2012). Wniosek ten jest zgodny z wynikami badań historycznych populacji atlantyckich delfinów butlonosych w oparciu o znaleziska archeologiczne na wybrzeżach Wielkiej Brytanii, które pokazały, że badane osobniki wykazują niewielkie podobieństwo genetyczne do przedstawicieli tego samego gatunku zamieszkujących obecnie ten region (Nichols et al., 2007).

Analiza wpływu filopatрии oraz lokalnych adaptacji na zróżnicowanie genetyczne między populacjami na przykładzie dwóch gatunków: delfina zwyczajnego i orki

Wcześniej omawiane badania pokazały, że dyspersja do nowych środowisk umożliwia różnicowanie się populacji. Może to mieć miejsce tylko w przypadku, gdy osobniki wykazują pewien stopień filopatрии związany z adaptacją do lokalnych warunków środowiskowych. Różnice w stopniu filopatрии między populacjami mogą tłumaczyć, dlaczego jeden gatunek może wykazywać silne zróżnicowanie genetyczne w pewnych regionach o niewielkim

zasięgu geograficznym, zaś inny gatunek może być panmityczny w tym samym regionie. Delfin pospolity ma szeroki zasięg geograficzny, podobnie jak delfin butlonosy, lecz wszystkie populacje światowe należą do jednego gatunku, *Delphinus delphis* (Committee on Taxonomy, 2018). Populacje tego gatunku wykazują zróżnicowanie typów morfologicznych (np. Pinela et al., 2011), które jednak występuje tylko w lokalnej skali. Delfin pospolity charakteryzuje się panmiksją w wodach przybrzeżnych wokół Europy (Moura et al., 2013a), w przeciwieństwie do delfina butlonosego, który wykazuje zróżnicowanie genetyczne w tym samym regionie (Gaspari et al., 2015). Zakładając, że stopień filopatрии ma silny wpływ na genetyczną strukturę populacji, można oczekiwać, że te dwa gatunki powinny się różnić pod tym względem.

W celu przetestowania tej hipotezy wykonana została praca skupiona na sposobie dyspersji delfina zwyczajnego wzdłuż wybrzeży Portugalii (Ball et al., 2017). Praca ta była oparta o analizę genotypów loci mikrosatelitarnych uzyskanych w oparciu o tkanki pochodzące z biopsji pobranych od delfinów z sześciu regionów wybrzeża Portugalii zebranych w ciągu trzech kolejnych lat w ramach wcześniejszego projektu badawczego (Moura et al., 2013a). Analiza pokrewieństwa między badanymi osobnikami pokazała, że grupy społeczne delfinów składają się głównie z osobników niespokrewnionych (nie licząc matek z dziećmi). Jednak rozmieszczenie spokrewnionych osobników było ograniczone przestrzennie do jednego lub dwóch regionów geograficznych. Ponadto blisko spokrewnione osobniki (np. rodzice-dzieci, rodzeństwo, pół-rodzeństwo) były obecne w tych samych lokalizacjach w różnych latach (Rycina 5; Ball et al., 2017).



Rycina 5. Rozmieszczenie czterech przykładowych grup krewniaczych delfina zwyczajnego zidentyfikowanych w wodach przybrzeżnych Portugalii (Ball et al., 2017). Linia brzegowa Portugalii ma długość około 900 km, a taka odległość jest znacznie mniejsza niż potencjalny dystans dyspersji tego gatunku. Czerwone punkty reprezentują miejsca, w których zostały pobrane biopsje od delfinów badanych w tej pracy. Skala kolorów od żółtego do granatowego pokazuje rozmieszczenie geograficzne grup krewniaczych. Kolor żółty reprezentuje wysoką frekwencję osobników z danej grupy krewniaczej, zaś kolor granatowy – niską frekwencję. Rycina przedstawia cztery przykłady grup krewniaczych znalezionych w tej pracy.

Te wyniki sugerują, że panmiksja obserwowana u tego gatunku w Północnym Atlantyku nie jest skutkiem braku filopatrii, lecz musi mieć inną przyczynę. Filopatria delfinów pospolitych występuje bez grupowania się krewnych w grupy społeczne i wynika prawdopodobnie z większego sukcesu łowieckiego na znanych terenach, związanego ze znajomością sezonowych zmian rozmieszczenia ofiar. Długodystansowa dyspersja prawdopodobnie ma miejsce tylko w przypadku lokalnego spadku zagęszczenia lub dostępności ofiar (**Ball et al., 2017**). Ponieważ rozmieszczenie głównych ofiar delfina zwyczajnego (sardynek *Sardina pilchardus*) charakteryzuje się sezonowymi fluktuacjami (Moura et al., 2012), długodystansowa dyspersja może być stosunkowo częsta, prowadząc do panmiksji w dużej skali geograficznej (**Ball et al., 2017**).

Opisane powyżej badania pokazują, że zdolność waleni do dyspersji na długie dystanse nie jest przeszkodą dla genetycznego różnicowania się populacji. Przeciwnie, zróżnicowanie genetyczne u waleni kształtuje się ze względu na fakt, że duża mobilność umożliwia im kolonizację nowych siedlisk, w miarę jak stają się one dostępne w wyniku zmian poziomu morza i innych zmian środowiskowych. Sukces takich kolonizacji jest zależny od dostępności ofiar, co tłumaczy, dlaczego odrębne genetycznie populacje często różnią się również pod względem rodzaju pokarmu.

W Północnym Pacyfiku, “rezydujący” ekotyp orki żywi się prawie wyłącznie rybami łososiowatymi, podczas gdy “tranzytowy” ekotyp żywi się prawie wyłącznie ssakami morskimi. Te ekotypy są również odrębne genetycznie (**Moura et al., 2014b**) i prawdopodobnie są na początkowym etapie procesu prowadzącego do specjacji, mimo że przebywają one w tych samych regionach morza w sezonie letnim (**Moura et al., 2015**). Z kolei orki z Północnego Atlantyku nie wykazują silnego zróżnicowania pokarmu między grupami, które żywią się zarówno rybami łososiowatymi jak i ssakami morskimi. Poziom zróżnicowania genetycznego między tymi populacjami jest również niższy (**Hoelzel & Moura, 2015**).

Można oczekiwać, że silna specjalizacja pokarmowa obserwowana w populacjach z Północnego Pacyfiku związana jest z lokalnymi adaptacjami tych populacji. W celu przetestowania tej hipotezy, populacje orki reprezentujące różne ekotypy zostały zgenotypowane w około 5000 loci rozmieszczonych w obrębie całego genomu jądrowego. Te dane zostały wykorzystane do identyfikacji loci znajdujących się pod wpływem doboru naturalnego. Dla loci położonych w obrębie lub w pobliżu genów, które znajdowały się pod wpływem silnego doboru różnicującego między ekotypami, zidentyfikowano najczęstsze kategorie funkcjonalne, w tym trawienie, metabolizm, rozwój i reprodukcję. Te kategorie sugerują, że presja selekcyjna wskutek specjalizacji pokarmowej doprowadziła do zróżnicowania genów regulujących trawienie i metabolizm, jak również genów odpowiedzialnych za różnice w wielkości ciała i w zachowaniach związanych z rozrodem (**Moura et al., 2014b**).

Po wykształceniu się lokalnych adaptacji pod wpływem doboru różnicującego, przepływ genów między ekotypami jest ograniczony głównie przez ich segregację czasoprzestrzenną wynikającą z użytkowania ofiar o różnych rytmach okołodobowych oraz o zróżnicowanym sezonowo rozmieszczeniu. Orki z Północnego Pacyfiku różnią się również zachowaniami społecznymi oraz charakteryzują się różnymi “dialektami”, czyli utrwalonymi sposobami wokalizacji, co w połączeniu z segregacją czasoprzestrzenną może ograniczać ich interakcje i w wyniku tego ograniczać przepływ genów (**Hoelzel & Moura, 2016**). Ta hipoteza została potwierdzona w badaniach innych autorów, które pokazały, że modele matematyczne zakładające lokalną specjalizację pokarmową dziedziczną między pokoleniami prowadziły do szybkiego zróżnicowania między grupami pomimo braku izolacji geograficznej (Whitehead & Ford, 2018).

Podsumowanie

Przedstawione powyżej badania przyczyniły się do poszerzenia wiedzy o mechanizmach prowadzących do zapoczątkowania procesu specjacji u mobilnych zwierząt morskich na przykładzie waleni z rodziny delfinowatych (Delphinidae). Było to możliwe dzięki włączeniu do programu badawczego analiz zmienności genetycznej między grupami delfinów będącymi na różnych etapach różnicowania się linii ewolucyjnych, od grup społecznych w obrębie panmiktycznej populacji przez ekotypy do gatunków. Mimo że izolacja geograficzna może ograniczyć przepływ genów między populacjami (co miało miejsce w przypadku delfinów butlonosych z Oceanu Indyjskiego), jej skuteczność jako bariery zależy od charakterystyki ekologicznej gatunku. Łąd stanowi częściej silną barierę dla przepływu genów w porównaniu z cechami oceanograficznymi (np. prądami morskimi), gdyż jest on stabilny przez wystarczająco długi okres czasu, aby mogło dojść do specjacji wyłącznie wskutek dryfu genetycznego. Jednak w środowiskach morskich takie bariery są stosunkowo rzadkie i mniej trwałe niż w przypadku środowisk lądowych ze względu na oscylacje klimatyczne (powodujące np. zmiany w profilu linii brzegowej wskutek zmian poziomu morza). Zatem inne procesy oddziałujące na populacje poza dryfem genetycznym, takie jak lokalne adaptacje, mogą przyspieszyć tempo zmian genetycznych, aż osiągną one stadium, w którym pojawią się inne izolujące mechanizmy (pre- lub post-zygotyczne). Inne mechanizmy takie jak segregacja czasoprzestrzenna lub zróżnicowanie behawioralne również mogą ograniczyć przepływ genów w sposób wystarczający do zapoczątkowania procesu specjacji. Z tego względu do zapoczątkowania specjacji są prawdopodobnie potrzebne zarówno lokalne adaptacje jak i zewnętrzne mechanizmy izolujące populacje. Indywidualne przypadki specjacji prawdopodobnie mieszczą się w kontinuum pomiędzy procesem spowodowanym jedynie przez dryf genetyczny, gdzie izolacja (geograficzna, czasowa lub behawioralna) zapobiega krzyżowaniu się osobników z różnych populacji, a procesem spowodowanym jedynie przez dobór naturalny, gdzie izolacja wynika z niższego dostosowania hybryd.

Podejście badawcze opracowane w zaprezentowanych tu publikacjach było później stosowane w pracach innych autorów, skupionych na identyfikacji czynników prowadzących do zróżnicowania genetycznego populacji waleni (np. Morin et al., 2015, 2018; Foote et al., 2016; Warren et al., 2017). Ważna rola ekspansji geograficznej w kształtowaniu zróżnicowania między ekotypami orzek została potwierdzona w pracy Morin et al. (2015). Badania innych morskich kręgowców charakteryzujących się długodystansową dyspersją (kaszalota *Physeter macrocephalus* i tuńczyka *Thunnus albacares*) pokazały, że zróżnicowanie między populacjami tych gatunków ukształtowało się w trakcie ekspansji geograficznych (Alexander et al., 2016; Barth et al., 2017). Inne badania pokazały, że proces specjacji u innych gatunków waleni był również zapoczątkowany w trakcie kolonizacji nowych siedlisk w okresach zmian klimatycznych (Segura-García et al., 2016). Rola doboru naturalnego w początkowych etapach specjacji została potwierdzona w pracy, która pokazała działanie doboru na geny związane z trawieniem białek, co doprowadziło do zróżnicowania między ekotypami orzek (Foote et al., 2016). Te przykłady pokazują wpływ prac wchodzących w skład osiągnięcia na postęp wiedzy o procesie specjacji u ssaków morskich.

Praktyczne zastosowania wyników badań

Zagrożenia antropogeniczne dla dzikich zwierząt związane są często z jakąś formą zmian środowiskowych, np. z antropogenicznymi przekształceniami krajobrazu, zmianą klimatu, lub eksploatacją gatunku lub jego ofiar przez człowieka. Przedstawione tu badania mogą przyczynić się do poprawienia precyzji modeli przewidujących zmiany zachodzące u gatunków dzikich zwierząt w odpowiedzi na antropogeniczne zmiany środowiskowe.

U zwierząt charakteryzujących się długodystansową dyspersją, takich jak walenie, prawdopodobna reakcja na zmiany środowiskowe to zmiana rozmieszczenia geograficznego, związana z kolonizacją nowych środowisk i zmianami rodzaju pokarmu. Zmiana pokarmu szczytowych drapieżników może zapoczątkować kaskady troficzne. Taki proces został opisany w Północnym Pacyfiku, gdzie orki należące do "tranzytowego" ekotypu zaczęły się odżywiać wydrami morskimi wskutek spadku liczebności dużych walenii, które były ich głównym pokarmem; ta zmiana doprowadziła do kaskady troficznej (Springer et al., 2003). Wyniki prac wchodzących w skład opisanego tutaj osiągnięcia pokazują, że orki przetrwały zmiany środowiskowe w przeszłości dzięki zmianom rodzaju ofiar i kolonizacji nowych środowisk, można się zatem spodziewać, że współczesne zmiany środowiskowe mogą również doprowadzić do takich zmian ekologicznych w populacjach orek.

Z tego względu potencjał adaptacyjny poszczególnych populacji powinien być brany pod uwagę przy planowaniu ochrony gatunkowej walenii. Populacje orek i innych walenii, które charakteryzują się silną specjalizacją pokarmową, są bardziej zagrożone wyginięciem z powodu spadku liczebności preferowanej ofiary w porównaniu z populacjami charakteryzującymi się większą różnorodnością ofiar. W przypadku wyginięcia populacji, jej siedlisko może zostać skolonizowane przez inną populację, która nie będzie jednak miała specyficznych przystosowań do lokalnych warunków środowiskowych. Na przykład, spadek liczebności pelagicznych ryb żyjących w ławicach wskutek intensywnych odłowów spowodował drastyczny spadek liczebności populacji śródziemnomorskiego delfina pospolitego (Bearzi et al., 2006), mimo że ten gatunek jest najliczniejszym waleniem we wschodnim Atlantyku (Moura et al., 2017). Delfin pospolity ma stosunkowo wąską niszę ekologiczną (Moura et al., 2012; Marçalo et al., 2018) i dlatego rekolonizacja Morza Śródziemnego przez ten gatunek będzie możliwa dopiero po odbudowaniu się populacji jego ofiar. Wiedza ta może być wykorzystana w modelach przewidujących efekty zmian zachodzących w środowisku morskim na gatunki walenii. Prace wchodzące w skład opisywanego osiągnięcia zostały wykorzystywane w publikacjach dotyczących ochrony populacji badanych gatunków: orek z Północnego Pacyfiku (Wiles, 2016), delfinów pospolitych z Morza Śródziemnego (Natoli et al., 2016) oraz delfinów butlonosych z Adriatyku (Sala et al., 2016).

Badania wchodzące w skład opisanego tutaj osiągnięcia były finansowane przez Natural Environment Research Council (NERC, Wielka Brytania), Portugalską Fundację na rzecz Nauki i Technologii (FCT), Environment Society of Oman, the Rufford Small Grants for Nature Conservation, Darwin Initiative, WWF Pakistan, oraz Japońskie Ministerstwo Edukacji, Kultury, Sportu, Nauki i Technologii (MEXT).

Literatura (prace wchodzące w skład osiągnięcia są wyróżnione grubym drukiem)

Alexander, A., Steel, D., Hoekzema, K., Mesnick, S. L., Engelhaupt, D., Kerr, I., ... Baker, C. S. (2016). What influences the worldwide genetic structure of sperm whales (*Physeter macrocephalus*)? *Molecular Ecology*, 25, 2754–2772.

Ball, L., Shreves, K., Pilot, M., & Moura, A. E. (2017). Temporal and geographic patterns of kinship structure in common dolphins (*Delphinus delphis*) suggest site fidelity and female-biased long-distance dispersal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 123.

Barth, J. M. I., Damerou, M., Matschiner, M., Jentoft, S., & Hanel, R. (2017). Genomic differentiation and demographic histories of Atlantic and Indo-Pacific yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) populations. *Genome Biology and Evolution*, 9, 1084–1098.

- Bearzi, G., Politi, E., Agazzi, S., & Azzellino, A. (2006). Prey depletion caused by overfishing and the decline of marine megafauna in eastern Ionian Sea coastal waters (central Mediterranean). *Biological Conservation*, 127, 373–382.
- Bierne, N., Bonhomme, F., & David, P. (2003). Habitat preference and the marine-speciation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 1399–1406.
- Committee on Taxonomy (2018). *List of marine mammal species and subspecies*. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org, consulted on 29-3-2019.
- Fernández, R., Santos, M. B., Pierce, G. J., Llavona, Á., López, A., Silva, M. A., ... Piertney, S. B. (2011). Fine-scale genetic structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Atlantic coastal waters of the Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*, 670, 111–125.
- Footo, A. D., Vijay, N., Ávila-Arcos, M. C., Baird, R. W., Durban, J. W., Fumagalli, M., ... Wolf, J. B. W. (2016). Genome-culture coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes. *Nature Communications*, 7, 11693.
- Gaspari, S., Scheinin, A., Holcer, D., Fortuna, C., Natali, C., Genov, T., ... Moura, A. E. (2015). Drivers of population structure of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Eastern Mediterranean Sea. *Evolutionary Biology*, 42, 177–190.**
- Gray, H. W. I., Nishida, S., Welch, A. J., Moura, A. E., Tanabe, S., Kiani, M. S., ... Hoelzel, A. R. (2018). Cryptic lineage differentiation among Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in the northwest Indian Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 122, 1–14.**
- Hashimoto, O., Ohtsuki, H., Kakizaki, T., Amou, K., Sato, R., Doi, S., ... Endo, H. (2015). Brown adipose tissue in cetacean blubber. *PLoS One*, 10, e0116734.
- Hoelzel, A. R., & Moura, A. E. (2015). Resource specialisation and the divergence of killer whale populations. *Heredity*, 115, 93–95.**
- Hoelzel, A. R., & Moura, A. E. (2016). Killer whales differentiating in geographic sympatry facilitated by divergent behavioural traditions. *Heredity*, 117, 481–482.**
- Hoelzel, A. R., Potter, C. W., & Best, P. B. (1998). Genetic differentiation between parapatric 'nearshore' and 'offshore' populations of the bottlenose dolphin. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265, 1177–1183.
- Jefferson, T. A., Webber, M. A., Pitman, R. L., & Gorter, U. (2015). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Academic Press.
- Kingston, S. E., Adams, L. D., & Rosel, P. E. (2009). Testing mitochondrial sequences and anonymous nuclear markers for phylogeny reconstruction in a rapidly radiating group: molecular systematics of the Delphininae (Cetacea: Odontoceti: Delphinidae). *BMC Evol Biol*, 9, 245.
- Marçalo, A., Nicolau, L., Giménez, J., Ferreira, M., Santos, J., Araújo, H., ... Pierce, G. J. (2018). Feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in Western Iberian waters: has the decline in sardine (*Sardina pilchardus*) affected dolphin diet? *Marine Biology*, 165, 44.
- McGowen, M. R. (2011). Toward the resolution of an explosive radiation: a multilocus phylogeny of oceanic dolphins (Delphinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 345–357.
- Mendez, M., Rosenbaum, H. C., Subramaniam, A., Yackulic, C., & Bordino, P. (2010).

- Isolation by environmental distance in mobile marine species: molecular ecology of franciscana dolphins at their southern range. *Molecular Ecology*, 19, 2212–2228.
- Miglietta, M. P., Faucci, A., & Santini, F. (2011). Speciation in the sea: overview of the symposium and discussion of future directions. *Integrative and Comparative Biology*, 51, 449–455.
- Morin, P. A., Foote, A. D., Baker, C. S., Hancock-Hanser, B. L., Kaschner, K., Mate, B. R., ... Alexander, A. (2018). Demography or selection on linked cultural traits or genes? Investigating the driver of low mtDNA diversity in the sperm whale using complementary mitochondrial and nuclear genome analyses. *Molecular Ecology*, 27, 2604–2619.
- Morin, P. A., Parsons, K. M., Archer, F. I., Ávila-Arcos, M. C., Barrett-Lennard, L. G., Dalla Rosa, L., ... Foote, A. D. (2015). Geographical and temporal dynamics of a global radiation and diversification in the killer whale. *Molecular Ecology*, 24, 3964–3979.
- Moura, A. E., Janse van Rensburg, C., Pilot, M., Tehrani, A., Best, P. B., Thornton, M., ... Hoelzel, A. R. (2014a). Killer whale nuclear genome and mtDNA reveal widespread population bottleneck during the last glacial maximum. *Molecular Biology and Evolution*, 31, 1121–1131.**
- Moura, A. E., Kenny, J. G., Chaudhuri, R., Hughes, M. A., Welch, A., Reisinger, R. R., ... Rus Hoelzel, A. (2014b). Population genomics of the killer whale indicates ecotype evolution in sympatry involving both selection and drift. *Molecular Ecology*, 23, 5179–5192.**
- Moura, A. E., Kenny, J. G., Chaudhuri, R. R., Hughes, M. A., Reisinger, R. R., de Bruyn, P. J. N., ... Hoelzel, A. R. (2015). Phylogenomics of the killer whale indicates ecotype divergence in sympatry. *Heredity*, 114, 48–55.**
- Moura, A. E., Natoli, A., Rogan, E., & Hoelzel, A. R. (2013a). Atypical panmixia in a European dolphin species (*Delphinus delphis*): implications for the evolution of diversity across oceanic boundaries. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 63–75.
- Moura, A. E., Nielsen, S. C. A., Vilstrup, J. T., Moreno-Mayar, J. V., Gilbert, M. T. P., Gray, H., ... Hoelzel, A. R. (2013b). Recent diversification of a marine genus (*Tursiops spp.*) tracks habitat preference and environmental change. *Systematic Biology*, 62, 865–877.
- Moura, A. E., Sillero, N., & Rodrigues, A. (2012). Common dolphin (*Delphinus delphis*) habitat preferences using data from two platforms of opportunity. *Acta Oecologica*, 38, 24–32.
- Moura, A. E., Silva, S. E., SPEA, Correia, A. M., Sousa-Pinto, I., Gil, Á., ... Sillero, N. (2017). Mamíferos marinhos. In J. Bencatel, F. Álvares, A. E. Moura, & A. M. Barbosa (Eds.), *Atlas de Mamíferos de Portugal* (1st ed., pp. 153–199). Portugal: Universidade de Évora.
- Natoli, A., Birkun, A., Aguilar, A., Lopez, A., & Hoelzel, A. R. (2005). Habitat structure and the dispersal of male and female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 1217–1226.
- Natoli, A., Moura, A. E., & Hoelzel, A. R. (2016). Conservation genetics of the short-beaked common dolphin (*Delphinus delphis*) in the Mediterranean Sea: state of the art and future research. In *1st International Workshop on Mediterranean common dolphin*. Ischia, Italy.

- Nichols, C., Herman, J., Gaggiotti, O. E., Dobney, K. M., Parsons, K., & Hoelzel, A. R. (2007). Genetic isolation of a now extinct population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274, 1611–1616.
- Nishida, S., Goto, M., Pastene, L. A., Kanda, N., & Koike, H. (2007). Phylogenetic relationships among cetaceans revealed by Y-chromosome sequences. *Zoological Science*, 24, 723–732.
- Norris, R. D., & Hull, P. M. (2012). The temporal dimension of marine speciation. *Evolutionary Ecology*, 26, 393–415.
- Palumbi, S. R. (1992). Marine speciation on a small planet. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 114–118.
- Pinela, A. M., Borrell, A., & Aguilar, A. (2011). Common dolphin morphotypes: niche segregation or taxonomy? *Journal of Zoology*, 284, 239–247.
- Sala, A., Bonanomi, S., Colombelli, A., Filidei, E. J., Fortuna, C., Gaspari, S., ... Vallini, C. (2016). *Valutazione delle catture accidentali di specie protette nel traino pelagico BYCATCH 2014-2015 [Ocena przypadkowych odłowów chronionych gatunków podczas połowów pelagicznych] (D.M. 68/14, Cap. 7043, Es. 2014), Relazione finale.*
- Segura-García, I., Gallo, J. P., Chivers, S., Díaz-Gamboa, R., & Hoelzel, A. R. (2016). Post-glacial habitat release and incipient speciation in the genus *Delphinus*. *Heredity*, 117, 400–407.
- Springer, A. M., Estes, J. A., Vliet, G. B. van, Williams, T. M., Doak, D. F., Danner, E. M., ... Pfister, B. (2003). Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean: an ongoing legacy of industrial whaling? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 12223–12228.
- Suzuki, M., & Ortiz, R. (2015). Water Balance. In M. A. Castellini & J.-A. Mellish (Eds.), *Marine mammal physiology: requisites for ocean living* (pp. 137–166). CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Vermeij, G. J., Banker, R., Capece, L. R., Hernandez, E. S., Salley, S. O., Padilla Vriesman, V., & Wortham, B. E. (2018). The coastal North Pacific: origins and history of a dominant marine biota. *Journal of Biogeography*, 46, 1–18.
- Via, S. (2001). Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 381–390.
- Warren, W. C., Kuderna, L., Alexander, A., Catchen, J., Pérez-Silva, J. G., López-Otín, C., ... Wise, J. P. (2017). The novel evolution of the sperm whale genome. *Genome Biology and Evolution*, 9, 3260–3264.
- Wells, R. S., Rhinehart, H. L., Cunningham, P., Whaley, J., Baran, M., Koberna, C., & Costa, D. P. (1999). Long distance offshore movements of bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 15, 1098–1114.
- Whitehead, H., & Ford, J. K. B. (2018). Consequences of culturally-driven ecological specialization: killer whales and beyond. *Journal of Theoretical Biology*, 456, 279–294.
- Wiles, G. J. (2016). *Periodic status review for the killer whale in Washington*. Olympia, Washington.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo - badawczych

Moja praca naukowa skupiona jest na ekologii i ewolucji ssaków. Moje badania, prowadzone z zastosowaniem interdyscyplinarnych metod, obejmują następującą tematykę:

Analiza struktury populacji i historycznych zmian demograficznych u dzikich zwierząt w oparciu o dane genetyczne

Jestem autorem kilku prac, w których metody genetyczne były stosowane do analizy struktury populacji i historycznych zmian demograficznych w populacjach dzikich ssaków. Jedną z moich prac wykazała, że populacja delfina pospolitego (*Delphinus delphis*) jest panmiktyczna w obrębie wód wokół całej Europy, co kontrastuje z innymi gatunkami waleni w tym regionie (Moura et al., 2013a). Praca ta pokazała również, w oparciu o symulacje bajesowskie, że spadek liczebności populacji tego gatunku w Morzu Śródziemnym był najlepszym wytłumaczeniem dla obserwowanej zmienności genetycznej (Moura et al., 2013a). Koordynowałem również prace nad badaniami zmian genetycznej struktury populacji śródziemnomorskich delfinów pręgobokich (*Stenella coeruleoalba*) w czasie i przestrzeni (Gaspari et al., 2019). Te badania były oparte o duże archiwum próbek DNA pokrywające całe Morze Śródziemne i większość lat między 1988 a 2008. Wynik tej pracy pokazały, że wskaźniki zmienności genetycznej różniły się istotnie między latami, lecz nie między regionami Morza Śródziemnego. Praca ta pokazała również, że zmiany te są skorelowane z udokumentowanymi epidemiami morbiliwirusa w tym morzu, pokazując, że lokalne zmiany demograficzne mogą powodować istotne zmiany w genetycznej zmienności populacji w stosunkowo krótkim czasie (Gaspari et al., 2019).

Jestem również współautorem publikacji dotyczącej genetyki populacji psowatych. Jedną z prac analizowała genetyczną strukturę populacji i strukturę pokrewieństwa w watach wilków w Bułgarii, co było częścią prac prowadzących do opracowania planu gospodarowania bułgarską populacją wilka (Moura et al., 2014a). Uczestniczyłem również w badaniach nad strukturą filogeograficzną wolno-żyjących psów w Eurazji (Pilot et al. 2015), które pokazały, że te psy są genetycznie odrębne od psów rasowych i że współczesne psy pochodzą z ekspansji geograficznej z Azji Wschodniej w kierunku Europy.

Czynniki kształtujące rozmieszczenie geograficzne ssaków morskich

Jedną z moich prac skupiona była na modelowaniu rozmieszczenia geograficznego delfina pospolitego (*Delphinus delphis*) w północno-wschodnim Atlantyku przy użyciu wieloletnich danych o obserwacjach tego gatunku (Moura et al., 2012). Dane te były gromadzone oportunistycznie przez firmy turystyczne organizujące wycieczki morskie w celu obserwacji waleni oraz w ramach cenzusu ptaków morskich wykonywane w ramach projektu LIFE finansowanego przez Unię Europejską. Dane o rozmieszczeniu tego gatunku zostały porównane z danymi środowiskowymi z tego samego regionu, uzyskanymi przy użyciu Systemów Informacji Geograficznej (GIS). Praca ta zademonstrowała użyteczność oportunistycznie pozyskanych danych w modelowaniu rozmieszczenia gatunków trudnych do obserwacji, takich jak walenie. Podejście to było zastosowane w wielu późniejszych pracach. Analiza rozmieszczenia delfina pospolitego pokazała, że jest ono silnie skorelowane z rozmieszczeniem obszarów morskich o wysokiej produktywności (Moura et al., 2012). Ten wynik sugerował, że - wbrew wcześniejszym opiniom - delfin pospolity charakteryzuje się silną specjalizacją pokarmową w drobnych rybach epipelagicznych występujących w ławicach, takich jak sardynki (*Sardina pilchardus*). Zostało to potwierdzone przez późniejsze badania innych autorów skupione na analizach pokarmu tego gatunku (Spitz et al., 2010; Marçalo et al., 2018).

Praca nad rozmieszczeniem delfina pospolitego została później poszerzona o inne gatunki waleni. Wynikiem tej pracy był atlas rozmieszczenia waleni w portugalskiej strefie ekonomicznej Atlantyku (Moura et al., 2017). Strefa ta obejmuje dużą część północno-wschodniego Atlantyku, włączając wody wokół wysp Azorskich oraz Madeiry. Atlas ten powstał w wyniku kompilacji danych o rozmieszczeniu waleni zgromadzonych w ciągu 30 lat, pochodzące z różnorodnych źródeł takich jak dzienniki pokładowe statków, firmy turystyczne organizujące wycieczki morskie w celu obserwacji waleni i dane od obserwatorów pracujących na komercyjnalnych statkach rybackich.

Analiza doboru naturalnego w populacjach ssaków

Jestem autorem kilku prac skupionych na analizie doboru naturalnego u ssaków przy użyciu metod genetycznych. Jedną z tych prac pokazała, że geny znajdujące się pod wpływem doboru różnicującego między gatunkami waleni mogą być również pod wpływem doboru między populacjami jednego gatunku zamieszkującymi różne środowiska. Na przykład siódmy egzon genu kodującego β -kazeinę (białko mleka) charakteryzuje się istotnie większą liczbą mutacji niesynonimicznych między gatunkami waleni w porównaniu do innych ssaków. Ten sam gen charakteryzuje się również istotnie większą liczbą mutacji niesynonimicznych w europejskiej populacji delfina pospolitego, co sugeruje, że dobór naturalny przyspiesza tempo zmian w tym białku zarówno na poziomie populacji jednego gatunku, jak też na poziomie całego infrarzędu *Cetacea* (Moura et al., 2013).

Analiza globalnej populacji orka (*Orcinus orca*) oparta o analizę loci reprezentujących cały genom jądrowy zidentyfikowała geny pod wpływem doboru naturalnego, których funkcje były zgodne z różnicami ekologicznymi między ekotypami orka (Moura et al., 2014). Na przykład geny związane z metabolizmem i trawieniem białek były pod silnym wpływem doboru różnicującego, co jest zgodne ze zróżnicowaniem pokarmu między ekotypami (ryby lososiowate, ssaki morskie lub ryby pelagiczne). Uczestniczyłem również w badaniach nad zróżnicowaniem genetycznym między populacjami wolno-żyjących psów a psami rasowymi, wynikającym ze zróżnicowania presji doboru naturalnego i doboru sztucznego. Badania te wskazały na działanie doboru różnicującego na geny związane z rozwojem komórek grzebienia neuronalnego, wpływające na kształtowanie się różnorodnych cech morfologicznych, fizjologicznych i behawioralnych podczas rozwoju embrionalnego (Pilot et al., 2016).

Wpływ czynników ekologicznych na zróżnicowanie morfologiczne waleni

Nowy kierunek moich badań, zapoczątkowany w 2016, wykorzystuje morfometrię geometryczną do analizy wpływu zróżnicowania warunków środowiskowych i diety na wewnątrzgatunkowe zróżnicowanie morfologiczne czaszek waleni. W tym celu zgromadzone zostały dane morfometryczne dla kilku gatunków delfinów w oparciu o kolekcje muzealne pochodzące między innymi z Muzeum Historii Naturalnej w Londynie, Narodowego Muzeum Szkocji, Smithsonian Museum w Nowym Jorku oraz Japońskiego Narodowego Muzeum Natury i Nauki. Badania te pokazały, że kształt czaszek delfinów butlonosych zamieszkujące wody pelagiczne różni się znacząco od kształtu czaszek delfinów butlonosych zamieszkujących wody przybrzeżne, oraz że populacje zamieszkujące wody przybrzeżne są również zróżnicowane między sobą. Z kolei populacje pelagiczne są mniej zróżnicowane między sobą pod względem kształtu czaszek. Może to wynikać z adaptacji środowiskowych, w tym adaptacji do różnych rodzajów pokarmu. Ten projekt jest w trakcie realizacji; jego

część została opisana w pracy magisterskiej zrealizowanej pod moją opieką (Oxford-Smith, 2016).

References

- Marçalo, A., Nicolau, L., Giménez, J., Ferreira, M., Santos, J., Araújo, H., ... Pierce, G. J. (2018). Feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in Western Iberian waters: has the decline in sardine (*Sardina pilchardus*) affected dolphin diet? *Marine Biology*, 165, 44.
- Moura, A. E., Kenny, J. G., Chaudhuri, R., Hughes, M. A., Welch, A., Reisinger, R. R., ... Rus Hoelzel, A. (2014). Population genomics of the killer whale indicates ecotype evolution in sympatry involving both selection and drift. *Molecular Ecology*, 23, 5179–5192.
- Moura, A. E., Natoli, A., Rogan, E., & Hoelzel, A. R. (2013). Evolution of functional genes in cetaceans driven by natural selection on a phylogenetic and population level. *Evolutionary Biology*, 40, 341–354.
- Moura, A. E., Sillero, N., & Rodrigues, A. (2012). Common dolphin (*Delphinus delphis*) habitat preferences using data from two platforms of opportunity. *Acta Oecologica*, 38, 24–32.
- Moura, A. E., Silva, S. E., SPEA, Correia, A. M., Sousa-Pinto, I., Gil, Á., ... Sillero, N. (2017). Mamíferos marinhos. In J. Bencatel, F. Álvares, A. E. Moura, & A. M. Barbosa (Eds.), *Atlas de Mamíferos de Portugal* (1st ed., pp. 153–199). Portugal: Universidade de Évora.
- Oxford-Smith, N. (2016). *Variation in cranial morphology between coastal and pelagic ecotypes of Common bottlenose dolphins (Tursiops spp.)*. University of Lincoln, MBio thesis supervised by Andre E. Moura and Marcelo Rutta.
- Pilot, M., Malewski, T., Moura, A. E., Grzybowski, T., Oleński, K., Kamiński, S., ... Bogdanowicz, W. (2016). Diversifying selection between pure-breed and free-breeding dogs inferred from genome-wide SNP analysis. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 6, 2285–2298.
- Spitz, J., Mourocq, E., Leauté, J.-P., Quéro, J.-C., & Ridoux, V. (2010). Prey selection by the common dolphin: fulfilling high energy requirements with high quality food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 390, 73–77.

