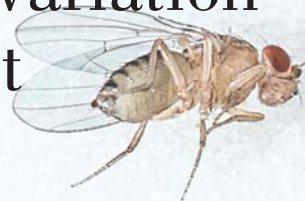


FLASKEHALSE

- når genetisk variation går tabt



Hvor mange individer af en given art skal der egentlig til for, at en population kan opretholde en tilstrækkelig genetisk variation i det lange løb?

Alle højerestående organismer har to kopier af ethvert gen i deres DNA – typisk en kopi fra moderen og en fra faderen. Hvis disse kopier ikke er ens, taler man om genetisk variation indenfor individet. På samme måde kan man tale om genetisk variation mellem individer inden for en art. Og genetisk variation er vigtigt, da det populært sagt er den ressource evolutionen trækker på, når arter løbende tilpasser sig ændringer i miljøet eller nye sygdomme.

Men hvor mange individer af en given art skal der egentlig til for, at en population kan opretholde en tilstrækkelig genetisk variation i det lange løb? Det er et spørgsmål, der både er videnskabeligt og praktisk interessant.

Mange pattedyrarter er nu, eller har været, kraftigt reduceret i populationsstørrelse til under 500 individer. Det skyldes bl.a., at en meget stor del af jordens naturlige habitater er forsvundet, og de habitater, der er tilbage, er kraftigt fragmenterede. Det betyder, at pladskrævende arter som den europæiske bison har haft det svært, fordi populationen bliver isoleret i mindre habitater uden mulighed for at migrere til nye habitater.

Ved Sektion for Genetik, Økologi og Evolution ved Aarhus Universitet har vi ved hjælp af bananfluer af arten *Drosophila melanogaster* undersøgt, hvad "flaskehalse" i populationsstørrelsen betyder for den genetiske variation. Bananfluer er velegnede til en sådan undersøgelse da de, til forskel fra fx bisoner, er nemme at holde i laboratoriet og har en meget kort generationstid (to uger). Derudover er bananfluens genom blevet kortlagt og undersøgt grundigt, hvilket danner et godt grundlag for yderligere undersøgelser.

Fra frugtplantage til flue-DNA

Vi fangede 600 befrugtede hunner fra en naturlig population ved Karensminde frugtplantage i Østjylland og etablerede ud fra disse en laboratoriepopulation. Fra denne etablerede vi 42 nye populationer, som hver især blev holdt på en konstant populationsstørrelse på 10 individer, 50 individer eller 500 individer. Disse populationsstørrelser repræsenterer forskellige flaskehalse.

Vi vedligeholdt bananfluerne ved disse populationsstørrelser i 20 generationer, og i hver femte generation afkodede vi deres DNA. Ud fra det indsamlede DNA-data kunne vi estimere den genetiske variation

i hver enkelt af de 42 populationer i generation 5, 10, 15 og 20. Den genetiske variation måles som den gennemsnitlige parvise forskel mellem DNA-sekvenser i en given population, et mål som ofte kaldes nukleotid-diversitet eller Tajimas π – vi vil dog her holde os til den mere populære term genetisk variation.

Vores resultater viser, at de små populationer (med 10 individer) taber genetisk variation med meget høj rate sammenlignet med de store populationer på 500 individer. De mellemstore populationer (med 50 individer) taber væsentligt mindre genetisk variation end de små populationer i forhold til de store. Men også i de store populationer på 500 individer observerede vi et lille tab af genetisk variation over 20 generationer. Det sætter spørgsmålstegn ved, om selv 500 individer i en population er nok til at bibeholde tilstrækkelig genetisk variation i det lange løb. Det store tab i genetisk variation er således en direkte konsekvens af den lave populationsstørrelse, og for hver generation bliver tabet og dermed konsekvenserne for en given population større. Sammenhængen mellem populationsstørrelse og tab af genetisk variation skyldes, at en lavere populationsstørrel-

Om forfatterne



Mads Frstrup Schou er postdoc og forsker i indavl og miljø interaktioner og i insekters tilpasning til ekstreme temperaturer. mads.schou@bios.au.dk



Jesper Bechsgaard er postdoc og forsker i genetiske effekter af ændringer i parringssystemer hos edderkopper. jesper.bechsgaard@bios.au.dk

Begge ved Sektion for Genetik, Økologi og Evolution, Institut for Bioscience, Aarhus Universitet



Foto: Jesper Buch Rais.

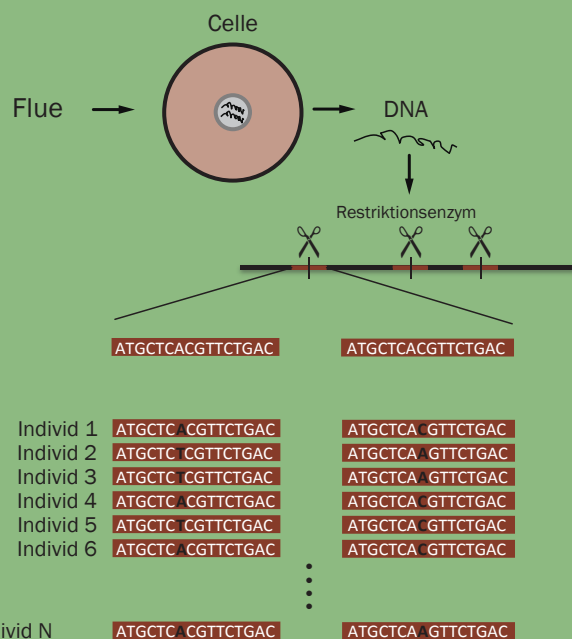
Betydningen af genetisk variation

Genetisk variation er vigtig for overlevelsessevnen og forplantningsevnen (det som tilsammen kaldes fitness) for både individer og arter. Eksempelvis kan det for en række vigtige gener være en fordel for individet at have to forskellige varianter i sin arvemasse. Det gælder fx gener, der er involveret i immunsystemets genkendelse af virus og bakterier, da det øger sandsynligheden for, at immunsystemet vil genkende de indtrængende ballademagere.

I et større perspektiv kan den genetiske variation indenfor en art være altafgørende, hvis miljøet ændrer sig (fx en ny istid) eller hvis nye vira spreder sig. Genetisk variation indenfor arten vil i sådanne tilfælde øge sandsynligheden for, at der findes varianter af gener, som gør arten modstandsdygtig overfor disse trusler. Disse varianter vil så blive selekteret for og sprede sig i arten.

RAD-sekventering

I vores undersøgelser med bananfluer og edderkopper har vi undersøgt den genetiske variation ved hjælp af såkaldt RAD-sekventering. Her bruges et "klippe-enzym" (restriktionsenzym) til at opdele kromosomerne i mindre DNA-strenger, som så sekventeres i hver ende, dvs. vi kortlægger rækkefølgen af basepar.



Der sekventeres cirka 45 basepar i hver ende, og resultatet er dermed, at der bliver sekventeret ca. 90 basepar for hvert sted, hvor enzymet klipper kromosomet. Enzymet klipper kun kromosomet i tilfælde af en bestemt rækkefølge af seks på hinanden efterfølgende baser. Klipningen er dermed tilnærmelsesvis tilfældig hen over kromosomet, og antallet af klip afhænger primært

af kromosomets længde. Fordelen ved RAD-sekventering i forhold til at sekventere hele genomet er, at man

får repræsentative sekvenser spredt ud over hele genomet, samtidig med at datamængden holdes nede.

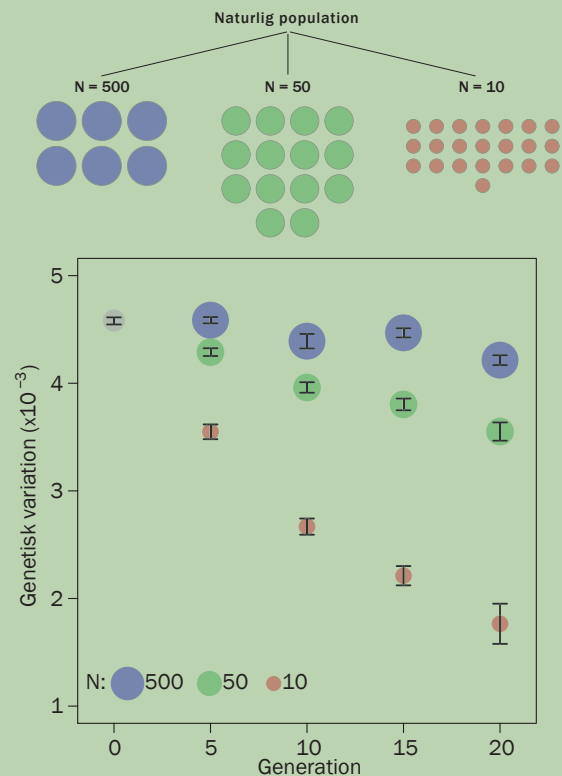


Forsøg med bananfluer

I vores forsøg med bananfluer blev 42 laboratoriepopulationer af *D. melanogaster* holdt ved forskellige faktiske populationstørrelser (N = 10, N = 50 og N = 500) i 20 generationer. Hver population blev holdt med et lige antal hunner og hanner i samtlige generationer. I hver femte generation blev alle 42 laboratoriepopulationer RAD-sekventeret (se boks).

Den genetiske variation blev estimeret som den gennemsnitlige parvise forskel mellem to DNA-sekvenser. Dermed kunne ændringen i den genetiske variation som konsekvens af den faktiske populationstørrelse følges over 20 generationer.

Foto: Lars Aarø.



se fører til større tilfældigheder i overførslen af genetisk variation mellem generationer, dette kaldes en øget tilfældig genetisk drift.

Sociale edderkopper

I forhold til at opretholde genetisk variation er det dog ikke kun den faktiske populationstørrelse – dvs. antallet af individer – der er interessant. Arternes biologi har også betydning, og i nogle ekstreme tilfælde er biologien altafgørende.

Ligesom bananfluer er de fleste edderkoppearter solitære, hvilket betyder at de lever det meste af deres liv alene uden samarbejde med deres artsfæller. For de fleste arter er den eneste afvigelse fra en solitær livsform, at de få gange i deres liv opsøger en mage for at parre sig. Nogle få edderkoppearter (ca. 25 ud af 45.000) har imidlertid udviklet social adfærd, hvilket indebærer at flere hundrede individer lever sammen i reder hele deres liv. Disse edderkopper samarbejder om at bygge et kæm-

pe fangstnet, fange bytte, passe deres unger mm.

Flere faktorer i sociale edderkoppearternes biologi påvirker mængden af genetisk variation negativt:

- den sociale adfærd medfører stærk indavl (individerne i rederne er søskende),
- der er cirka 10 gange så mange hunner som hanner,
- under halvdelen af hunnerne får afkom,
- både reder og hele populationer har det, man kalder en høj turnover-frekvens (dvs. uddør og genetableres fra eksisterende reder/populationer). Det betyder, at den genetiske variation, der findes i de reder/populationer, der uddør, forsvinder.

Alle disse faktorer betyder, at den effektive populationstørrelse, og dermed mængden af genetisk variation indenfor en koloni, reduceres dramatisk i forhold til de solitære arter og i forhold til den faktiske populationstørrelse.

Edderkopper med en ende?

Edderkoppeslægten *Stegodyphus* omfatter ca. 20 arter, hvoraf tre uafhængigt af hinanden har udviklet social adfærd. De sociale arter lever udelukkende i tropiske områder (fx Indien, Sydafrika og Namibia), mens de solitære findes i både tropiske og subtropiske områder. For at bestemme, hvor meget den genetiske variation er reduceret pga. social adfærd i forhold til deres solitære søsterarter, har vi undersøgt DNA-variationen i 10 individer fra hver af 5 populationer i de tre sociale arter samt i deres søsterarter. Effekten af social adfærd viser sig at være yderst dramatisk, idet den genetiske variation er reduceret til ca. 10 % i forhold til deres solitære slægtninge. Det er på trods af, at alle de sociale arter har meget store faktiske populationstørrelser.

Da genetisk variation som nævnt spiller en stor rolle for individers fitness samt arters tilpasningsevne, kan udviklingen af social adfærd hos edderkopper synes at være en

Tilfældig genetisk drift

Fra en generation til den næste er det tilfældigt, hvilken af de to genkopier fra hver enkelt forælder, der overføres til afkommet. Der er altså ligesom ved at spille plat og krone 50 % chance for, at afkommet arver en given genkopi fra en forælder. Som konsekvens af dette vil frekvensen af en given genvariant på tværs af alle individer i forældregenerationen ændre sig en smule i den næste generation. Dette ændrede forhold danner så grundlag for overførslen af genvarianter i næste generation, hvor der igen kan opstå små afvigelser. Denne tilfældige ændring i forholdet mellem genvarianter fra generation til generation kaldes *tilfældig genetisk drift*.

Som bekendt er sandsynligheden for, at det samlede antal plat og krone af flere møntkast afviger stærkt fra netop 50 % af hver, større jo færre møntkast, der er tale om. Omvendt vil fordelingen nærme sig 50 % ved et meget stort antal møntkast. Det gælder derfor, at jo flere individer, der produceres i en generation, jo tættere kommer fordelingen af genvarianter på den fordeling, der var i forældregenerationen.

Den tilfældige genetiske drift forventes således at være større i små populationer end i store, og dermed vil den tilfældige genetiske drift blive større, når naturlige po-

pulationer bliver mindre.

Men den genetiske drift kan også blive større af andre årsager. Det kan være, når parringen ikke er tilfældig i populationen (fx indavl), når der ikke er lige mange individer af hvert køn, eller hvis der er stor variation i antal afkom produceret pr. individ.

Når den tilfældige genetiske drift i en population stiger pga. årsager som de nævnte, siger man, at den effektive populationsstørrelse falder. Det betyder, at antallet af individer, som effektivt bidrager til næste generation, er mindre end den faktiske populationsstørrelse.

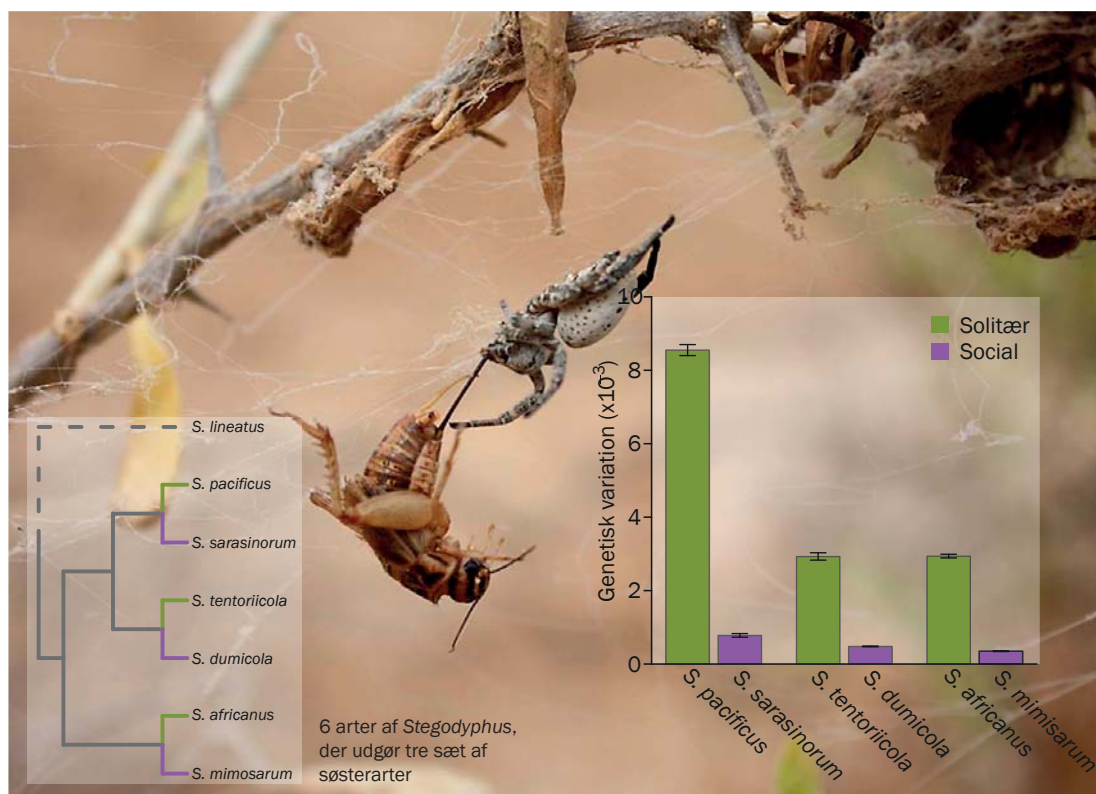


Foto: Christina Holm.

Figuren viser resultater af undersøgelser af edderkopper fra 6 arter af *Stegodyphus*, der i alt udgør tre sæt af søsterarter, hvor den ene art er social og den anden solitær. Der blev til undersøgelsen indsamlet ti individer fra mellem 3 og 5 populationer pr. art. Alle individerne blev

RAD-sekventeret, og den genetiske variation blev estimeret som den gennemsnitlige parvise forskel mellem to DNA-sekvenser. Resultaterne viser en dramatisk reduktion i den genetiske variation i de sociale arter i forhold til deres solitære søsterarter.

Videre læsning

Charlesworth B. 2009. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nat. Rev. Genet.* 10:195–205.

Leffler EM, Bullaughey K, Matute DR, Meyer WK, Ségurel L, Venkat A, Andolfatto P, Przeworski M. 2012. Revisiting an old riddle: what determines genetic diversity levels within species? *PLoS Biol.* 10:e1001388

Reed DH, Frankham R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv. Biol.* 17:230–237

Schou MF, Loeschcke V, Bechsgaard J, Schlötterer C, Kristensen TN. 2017. Unexpected high genetic diversity in small populations suggests maintenance by associative overdominance. *Mol. Ecol.* In press. doi: 10.1111/mec.14262.

Settepani V, Schou MF, Greve M, Grinsted L, Bechsgaard J, Bilde T. 2017. Evolution of sociality in spiders leads to depleted genomic diversity at both population and species levels. *Mol. Ecol.* 26:4197–4210.

www.spiderlab.dk



Foto: Virginia Settepani.

Sociale edderkopper samarbejder om at nedlægge et større bytte.

“evolutionær blindgyde” i det lange løb. Man kan forestille sig, at sådanne sociale systemer opstår igen og igen, men at de relativt hurtigt uddør. Denne tolkning understøttes af det faktum, at der er relativt få arter, der lever på denne måde i

dag. Omvendt opstår sociale arter ikke tilfældigt over hele jorden, men i stedet i habitater, som er stabile over lang tid og som derfor muligvis ikke kræver den store genetiske variation til yderligere tilpasning.

Flere veje til en usikker fremtid

Eksemplerne med bananfluer og edderkopper, som vi har beskrevet i denne artikel, viser, at der er flere veje til en reduceret effektiv populationsstørrelse og dermed til øget genetisk drift og tab af genetisk variation. De sociale edderkopper har meget store faktiske populationsstørrelser, men deres sociale biologi er så ekstrem, at den faktiske populationsstørrelse ingen betydning har for den effektive populationsstørrelse. For disse arter er mangel på genetisk variation et naturligt vilkår, og vi kan kun gisne om, hvorvidt dette er holdbart i længden.

De fleste pattedyrarter har til sammenligning en biologi, som medfører, at den faktiske populationsstørrelse er den primære faktor for bestemmelsen af den effektive populationsstørrelse. Og som vores undersøgelser med bananfluer som modelorganisme viser, fører en lav populationsstørrelse til kraftig reduktion i den genetiske variation og dermed ligeledes til en usikker fremtid. ■

Naturvidenskab på Roskilde Universitet

Bliv studerende for en dag
Se ruc.dk/arrangementer-om-bacheloruddannelser

