

AUTOREFERAT

dr Zofia Prokop
Instytut Nauk o Środowisku
Wydział Biologii
Uniwersytet Jagielloński

Kraków, luty 2019

1. Imię (imiona) i nazwisko: **Zofia Maria Prokop**
2. Uzyskane dyplomy i stopnie naukowe
 - **2005: mgr biologii.** Praca „QTL analysis of fertility and its plasticity to temperature in *Caenorhabditis elegans*” przygotowana pod kierunkiem prof. Jacka Radwana (Instytut Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński, Kraków, Polska); badania przeprowadzone na Uniwersytecie Wageningen w Holandii, pod kierunkiem dr. Jana Kammengi.
 - **2011: doktor nauk biologicznych.** Praca doktorska: „Testing ‘good genes’ hypothesis using experimental and meta-analytic approach” przygotowana pod kierunkiem prof. Jacka Radwana (Instytut Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński, Kraków, Polska).
3. Doświadczenie zawodowe
 - **2004-2005: pracownik techniczny** w Instytucie Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk (Kraków, Polska)
 - **2005-2006: research fellow** na University of Leeds (Leeds, Wielka Brytania)
 - **2011-2014: asystent** w Instytucie Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego (Kraków, Polska)
 - **2013-2014:** 6-miesięczny staż naukowy na Uniwersytecie Zachodniej Australii (Perth, Australia), finansowany z *Europejskiego Stypendium Go8*.
 - **2014:** 1 miesięczny staż naukowy na Uniwersytecie Otago (Dunedin, Nowa Zelandia)
 - **2014-obecnie: adiunkt** w Instytucie Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego (Kraków, Polska).
4. Osiągnięcie naukowe w rozumieniu art. 16 ust. 2 ustawy o stopniach naukowych oraz o tytule naukowym i stopniach i tytule w dziedzinie sztuki z 14 marca 2003 r. (Dz. U. 2016, poz. 882, ze zmianami opisanymi w Dzienniku U. 2016, pozycja 1311).
 - a. Tytuł osiągnięcia naukowego: **Dobór płciowy – mechanizmy działania i konsekwencje populacyjne.**
 - b. Autorzy, tytuły, lata publikacji i nazwy czasopism

Tabela 1 zawiera wykaz czterech publikacji stanowiących moje *osiągnięcie naukowe* wraz z określeniem mojego wkładu i udziału procentowego dla każdej z prac, a także *Impact Factor* (wg roku publikacji) i punktację MNiSW (aktualną) czasopism oraz liczbę cytowań wg Web of Science.

Tabela 1. Zestawienie publikacji wchodzących w skład osiągnięcia habilitacyjnego.

N	Publikacja	MNiSW	IF	Cytacje
1	<u>PROKOP, Z. M.</u>, PRUS, M. A., GACZOREK, T. S., SYCHTA, K., PALKA, J. K., PLESNAR-BIELAK, A., SKARBOŃ, M. (2017) Do males pay for sex? Sex-specific selection coefficients suggest not. Evolution, 71(3): 650-661. <i>Mój wkład obejmował: - opracowanie koncepcji badań, - zdobycie funduszy na badania, zaplanowanie eksperymentów, - utworzenie i zarządzanie zespołem osób wykonujących badania, - nadzorowanie wszystkich etapów badań, - analizę danych i stworzenie modelu matematycznego wspierającego ich interpretację, - interpretację wyników, - napisanie manuskryptu, - ustosunkowanie się do recenzji.</i> <i>Mój udział procentowy szacuję na 60%</i>	40	3,818	4
2	PLESNAR-BIELAK, A., WOCH, K.R., MAŁSZYCKI, M.A., ALKHAWLANY, A.T.H., HOŁYSZ, A., ASSIS CORREIA, J.F., TURK, N., UGRIN, M., KRAMARZ, P., <u>PROKOP, Z.M.</u> (2017) Larval and adult nutrition effects on reproductive traits in the red flour beetle. Journal of Zoology, 302(2): 79-87. <i>Mój wkład obejmował: - opracowanie koncepcji badań, - zdobycie funduszy na badania, - przewodniczenie w planowaniu eksperymentu, - zarządzanie zespołem osób wykonujących badania, - współudział w nadzorowaniu wszystkich etapów badań, - wiodący udział w analizie danych, interpretacji wyników, napisaniu manuskryptu i ustosunkowaniu się do recenzji.</i> <i>Mój udział procentowy szacuję na 45%</i>	35	1,955	2
3	<u>PROKOP, Z.M.</u>, HLEBOWICZ, K., GACZOREK, T.S., ANTOŁ, W.M., MARTIN, O.Y., GAGE, M.J.G., MICHALCZYK, Ł. (early online access) No evidence for short-term purging benefits of sexual selection in inbred red flour beetle populations. Journal of Zoology, 10.1111/jzo.12633. <i>Mój wkład obejmował: - udział w opracowaniu koncepcji badań i zaplanowaniu eksperymentów, - współudział w wykonaniu eksperymentów, - analizę danych, - opracowanie koncepcji symulacji wspierających interpretację wyników, - interpretację wyników, - napisanie Wstępu, części Metod, Wyników i Dyskusji wchodzących w skład manuskryptu, - ustosunkowanie się do recenzji.</i> <i>Mój udział procentowy szacuję na 50%</i>	35	1,955	0

4	PROKOP, ZOFIA M., DROBNIAK, SZYMON M. (2016) Genetic variation in male attractiveness: It is time to see the forest for the trees. Evolution , 70(4): 913-921.	40	4,201	8
---	---	----	-------	---

Mój wkład obejmował: - opracowanie koncepcji pracy, - wykonanie przeglądu literatury, - współudział w opracowaniu modelu analitycznego, - napisanie większości manuskryptu, - ustosunkowanie się do recenzji.
Mój udział procentowy szacuję na 65%

c. Cel naukowy wyżej wymienionych prac wraz z opisem uzyskanych wyników i możliwych zastosowań.

"Sex transforms life. It affects morphology and behavior. (...) The adolescent metamorphosis we each experience once, and thereafter view with amazement, in the relative calm of adulthood, has swept through nature on a grand scale, culminating in orchid flowers and peacock tails." (West-Eberhard 2003)

Rozmnażanie płciowe jest płodną matką ewolucyjnych pytań. Przede wszystkim - jego dominacja wśród eukariontów stanowi jedną z nadal nierozwiązanych zagadek w biologii ewolucyjnej: ze względu na liczne koszty, seks wydaje się zdecydowanie zbyt powszechny, niż powinien być. Co więcej, powstanie rozmnażania płciowego zapoczątkowało kolejne procesy, w tym: dobór i konflikt płciowy, ewolucję anizogamii, oddzielnych płci i szerokiej gamy strategii reprodukcyjnych. Zjawiska te mają ogromny wpływ na ewolucję życia na Ziemi. Ponadto, na zasadzie sprzężeń zwrotnych typowych dla złożonych procesów biologicznych, zjawiska te mogą również silnie wpływać na ewolucyjne losy samego rozmnażania płciowego.

Ewolucyjne przyczyny rozmnażania płciowego, procesy z niego wynikające, a także sprzężenia zwrotne między jednym a drugim, były głównym przedmiotem moich dotychczasowych badań. W obrębie tego szerokiego zakresu tematycznego, moje zainteresowania koncentrowały się w szczególności wokół doboru płciowego. Dobór płciowy wynika z międzyosobniczych różnic w liczbie kojarzeń i zapłodnionych gamet (Darwin 1859) i jest uważany za jedną z najpotężniejszych i najpowszechniejszych sił ewolucyjnych (Andersson 1994, Kotiaho i Puurtinen 2007). W populacjach organizmów rozmnażających się płciowo, często może stanowić główną składową ogólnej selekcji (Sharp i Agrawal 2013). Dobór płciowy może działać na samce, samice, a także na hermafrodyty rozmnażające się przez krzyżowanie (Shuker 2010); jednak skutek anizogamii zazwyczaj jest silniejszy u samców (Janicke i wsp. 2016).

Fakt, że dobór płciowy działa zasadniczo silniej na samce, ma szereg konsekwencji. Po pierwsze, postulowano, że dobór płciowy może zwiększyć średnie dostosowanie populacji poprzez ułatwienie usuwania szkodliwych alleli wpływających nie tylko na konkurencyjność

seksualną samców, ale także na płodność samic (przegląd w Whitlock i Agrawal 2009). Co ważne, jak wynika z kilku modeli teoretycznych (Manning 1984, Agrawal 2001, Siller 2001) może to prowadzić do łagodzenia, a nawet kompensowania kosztów rozmnażania płciowego - pod warunkiem, że dobór na samce nie tylko dyskryminuje te same szkodliwe mutacje, co dobór działający u samic, ale robi to bardziej rygorystycznie. W publikacji [1] (liczby w nawiasach kwadratowych odnoszą się do publikacji wymienionych w tabeli 1) z przedstawionej serii, zastosowaliśmy indukowaną mutagenezę u trojszyków gryzących (*Tribolium castaneum*) do przetestowania tego właśnie założenia, które, pomimo wielkiego teoretycznego znaczenia, bardzo rzadko do tej pory było weryfikowane empirycznie. Znaleźliśmy wyraźne dowody na działanie doboru przeciwko indukowanym mutacjom zarówno u samców jak i u samic, jak również trend wskazujący, że dobór płciowy stanowił około 50% ogólnej selekcji zachodzącej u samców. Nie znaleźliśmy jednak dowodów na to, że dobór działa na samce silniej niż na samice; przeciwnie - zaobserwowany trend, choć statystycznie nieistotny, przebiegał w przeciwnym kierunku. Tak więc nasze dane nie potwierdzają hipotezy, że dobór działający na samce przyczynia się do ewolucyjnego utrzymania rozmnażania płciowego. Niemniej jednak, u gatunków o takim trybie rozmnażania, dobór płciowy może nadal znacząco pozytywnie wpływać na genetyczną kondycję populacji (Jarzębowska i Radwan 2010, Lumley i wsp. 2015) - pod warunkiem, że w znacznym stopniu dyskryminuje te same allele, które są również szkodliwe dla samic.

Z czego mógłby wynikać taki zbieżny dla płci kierunek selekcji? „Wymiennik genetyczny” łączący dostosowanie samców i samic, może polegać na efektywności zdobywania i przetwarzania zasobów potrzebnych do alokacji w cechy zwiększające dostosowanie (Rowe i Houle 1996, Tomkins et al 2004, Whitlock i Agrawal 2009). Na efektywność tą powinna wpływać, najprawdopodobniej, większość kodującego genomu, ponieważ prawie każda cecha organizmu (a więc - prawie każdy locus genetyczny) powinna przynajmniej w pewnym stopniu wpływać na sprawność, z jaką organizm pozyskuje i/lub przetwarza zasoby ze środowiska. W tym ujęciu, zdecydowana większość mutacji kształtujących dostosowanie działałaby za pośrednictwem wpływu na pulę dostępnych zasobów, powszechnie określaną w literaturze mianem „kondycji”. Koncepcja „kondycji” należy do najważniejszych w dziedzinie badań nad doborem płciowym, a także w kilku innych dziedzinach badań ewolucyjnych i ekologicznych, w tym teorii historii życiowych (van Noordwijk i de Jong, 1986, Reznick i wsp. 2000). Kondycja pozostaje jednak nieuchwytna i prawie niemożliwa do zmierzenia w praktyce, przynajmniej u ogromnej większości gatunków. W niedawnym krytycznym przeglądzie n.t. stosowania koncepcji kondycji w badaniach ewolucyjnych, Clancey i Byers (2014) napisali: *“Over the past four decades, as the use of the term condition has become more frequent, the meaning of the term has become increasingly vague. (...) when condition is defined according to Rowe & Houle (1996) as ‘the pool from which resources are allocated for use in reproduction,’ it includes too many aspects and therefore is impossible to measure (Kotiaho et al. 2001). According to this definition, an individual’s ‘resource pool’ would include many attributes, such as fat, muscle, skeletal and connective tissue, immunological capacity, learning ability, and experience. To*

measure these attributes simultaneously within an individual would be impossible in most cases."

Co więcej, pula dostępnych zasobów nie jest statyczną właściwością, ale raczej dynamicznie zmieniającym się stanem organizmu. W każdym konkretnym punkcie życia zależy ona od kombinacji czynników, zarówno bieżących, jak i przeszłych, i zarówno wewnętrznych (genotyp, wcześniejsza historia rozwoju), jak i zewnętrznych (środowiskowych). Tak więc, aby zrozumieć związki pomiędzy dostosowaniem samców i samic, konieczna wydaje się dekonstrukcja ogólnego pojęcia kondycji na jego bardziej konkretne składowe i zależności możliwe do badania w praktyce, co w przyszłości powinno umożliwić dokonanie syntezy.

Jedną ze składowych koncepcji kondycji jest kwestia tego, w jaki sposób dostęp do zasobów na różnych etapach cyklu życiowego kształtuje dostosowanie obu płci. W **publikacji [2]** przyjrzelśmy się temu zagadnieniu, badając, w jaki sposób warunki żywieniowe (bogata lub uboga dieta) na młodocianym i dorosłym etapie życia wpływają na kluczowe cechy reprodukcyjne u samców (sukces kojarzeniowy) i samic (płodność) *T. castaneum* oraz czy wpływ diety na te cechy wynika pośrednio z jej wpływu na rozmiar ciała. U obu płci stwierdziliśmy silny efekt diety larwalnej: osobniki rozwijające się na bogatej pożywce osiągały wyższą płodność (samice) i sukces kojarzeniowy (samce). Jednak u samic efekt ten był modulowany przez warunki żywieniowe w późniejszym okresie życia: szkodliwy wpływ niedożywienia larw był złagodzony (choć nie w pełni skompensowany) przez poprawę warunków dietetycznych na etapie dorosłym. U samców natomiast nie stwierdzono żadnego wpływu 'dorosłej' diety. Co ciekawe, wpływ diety na cechy rozrodcze obu płci był w dużej mierze niezależny od masy ciała, co sugeruje, że dieta kształtowała cechy rozrodcze poprzez wpływ raczej na skład niż na wielkość ciała osobników dorosłych.

W **publikacji [3]** badaliśmy wpływ doboru płciowego na dostosowanie małych populacji. Jeśli, jak proponuje opisany powyżej scenariusz teoretyczny, kierunek netto doboru płciowego działającego na samce jest taki sam jak kierunek doboru działającego na samice, wówczas dobór płciowy powinien zwiększać dostosowanie populacji (Whitlock i Agrawal 2009). W populacjach, których wielkość szybko spada (tzw. wąskie gardło), dobór płciowy w szczególności powinien wzmocnić oczyszczanie (*purging*) - tj. usuwanie szkodliwych alleli recesywnych, eksponowanych w homozygotach wskutek kojarzenia się blisko spokrewnionych osobników - łagodząc w ten sposób depresję wsobną i poprawiając kondycję populacji na przestrzeni pokoleń (Jarzębowska i Radwan 2010). W dwóch niezależnych eksperymentach nie znaleźliśmy dowodów na działanie takiego procesu w populacjach *T. castaneum* poddanych silnemu ograniczeniu liczebności. Przy użyciu symulacji komputerowych pokazaliśmy ponadto, że dobór płciowy może w rzeczywistości mieć obosieczny wpływ na oczyszczanie - odpowiadający mechanizmom dobrych genów vs. kompatybilnych genów (Puurtinen et al. 2009). O ile pierwszy mechanizm powinien ułatwiać usuwanie szkodliwych alleli recesywnych z populacji, ten drugi może sprzyjać raczej ich ukrywaniu w heterozygotach.

Publikacja [4] dotyczyła jednej z głównych sił odpowiedzialnych za dobór płciowy, a mianowicie wybiórczości samic. Poprzez wpływ na to, które samce uzyskują więcej kojarzeń, samice stwarzają presje selekcyjne kształtujące samcze fenotypy, prowadząc do ewolucji niesamowitej różnorodności cech ornamentalnych - często bardzo rozbudowanych - w wielu gatunkach zwierząt (Andersson 1994). Jednak presje selekcyjne odpowiedzialne za ewolucję wybiórczości samic nadal stanowią jedną z nierozwiązanych zagadek w biologii. W **publikacji [4]** argumentujemy, iż jedną z przyczyn tego stanu rzeczy jest fakt, iż wybór partnera odbywa się na podstawie ewaluacji wielowymiarowego (wielocechowego) fenotypu u osobników przeciwnej płci, podczas gdy większość badań empirycznych i teoretycznych próbujących wyjaśnić ewolucję wyboru koncentruje się na pojedynczych cechach, takich jak rozmiar czy intensywność koloru określonego elementu ciała. Przy pomocy prostego modelu analitycznego pokazujemy, że takie podejście może prowadzić do nieprawidłowych oszacowań siły doboru wpływającego na wybiórczość samic. Obciążenie (*bias*) wzrasta wraz ze wzrostem liczby cech przyczyniających się do atrakcyjności. Jego skala, a także kierunek (tj. to czy przeszacowujemy, czy też nie doszacowujemy siły selekcji na wybiórczość, badając pojedyncze „atrakcyjne” cechy zamiast ogólnej atrakcyjności) zależy od struktury macierzy wariancji-kowariancji tych cech. W związku z tym twierdzimy, że badania koncentrujące się na pojedynczych cechach nie są w stanie doprowadzić do rozwiązania tajemnicy wybiórczości samic i omawiamy szereg kwestii metodologicznych, które mogą pomóc w osiągnięciu tego celu.

Literatura

Agrawal, A.F., 2001. Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction. *Nature*, 411(6838), p.692.

Andersson, M.B., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.

Clancey, E. and Byers, J.A., 2014. The definition and measurement of individual condition in evolutionary studies. *Ethology*, 120(9), pp.845-854.

Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection. *Murray, London*.

Janicke, T., Häderer, I.K., Lajeunesse, M.J. and Anthes, N., 2016. Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom. *Science advances*, 2(2), p.e1500983.

Jarzebowska, M. and Radwan, J., 2010. Sexual selection counteracts extinction of small populations of the bulb mites. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(5), pp.1283-1289.

Kotiaho, J.S., 2000. Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(3), pp.188-194.

Lumley, A.J., Michalczyk, Ł., Kitson, J.J., Spurgin, L.G., Morrison, C.A., Godwin, J.L., Dickinson, M.E., Martin, O.Y., Emerson, B.C., Chapman, T. and Gage, M.J., 2015. Sexual selection protects against extinction. *Nature*, 522(7557), p.470.

Manning, J.T., 1984. Males and the advantage of sex. *Journal of Theoretical Biology*, 108(2), pp.215-220.

Kotiaho, J.S. and Puurtinen, M., 2007. Mate choice for indirect genetic benefits: scrutiny of the current paradigm. *Functional Ecology*, 21(4), pp.638-644.

Puurtinen, M., Ketola, T. and Kotiaho, J.S., 2009. The good-genes and compatible-genes benefits of mate choice. *The American Naturalist*, 174(5), pp.741-752.

Reznick, D., Nunney, L. and Tessier, A., 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(10), pp.421-425.

Rowe, L. and Houle, D., 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263(1375), pp.1415-1421.

Sharp, N.P. and Agrawal, A.F., 2013. Male-biased fitness effects of spontaneous mutations in *Drosophila melanogaster*. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 67(4), pp.1189-1195.

Shuker, D.M., 2010. Sexual selection: endless forms or tangled bank?. *Animal Behaviour*, 79(3), pp.e11-e17.

Siller, S., 2001. Sexual selection and the maintenance of sex. *Nature*, 411(6838), p.689.

Tomkins, J.L., Radwan, J., Kotiaho, J.S. and Tregenza, T., 2004. Genic capture and resolving the lek paradox. *Trends in ecology & evolution*, 19(6), pp.323-328.

Van Noordwijk, A.J. and de Jong, G., 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128(1), pp.137-142.

West-Eberhard, M.J., 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.

Whitlock, M.C. and Agrawal, A.F., 2009. Purging the genome with sexual selection: reducing mutation load through selection on males. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(3), pp.569-582.

5. Opis innych osiągnięć naukowych

Okres przed doktoratem

Ukończyłam studia magisterskie na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi w 2005 roku, uzyskując stopień magistra biologii. Pracę magisterską pt. „QTL analysis of fertility and its plasticity to temperature in *Caenorhabditis elegans*” napisałam pod kierunkiem prof. Jacka Radwana na

podstawie wyników badań przeprowadzonych podczas mojego rocznego pobytu na uniwersytecie w Wageningen (Holandia). Badania te stanowiły część większego projektu dotyczącego genetycznych podstaw plastyczności fenotypowej w cechach historii życia, czego efektem była publikacja [5] (**liczby w nawiasach kwadratowych odnoszą się do publikacji wymienionych w tabeli 2**). Podczas moich studiów magisterskich, byłam również zaangażowana w projekt badający zależność cech selekcionowanych płciowo od wieku samców u rozkruszków hiacyntowych (*Rhizoglyphus robini*), który zaowocował dwiema publikacjami [6, 7].

Studia doktoranckie w Instytucie Nauk o Środowisku (Uniwersytet Jagielloński), pod kierunkiem prof. Jacka Radwana, rozpoczęłam w 2007 roku. W mojej rozprawie zajmowałam się badaniem doboru płciowego, w szczególności - testowaniem hipotezy „dobrych genów”, mającej na celu wyjaśnienie zjawiska wybiórczości seksualnej samic.

Preferencje samic wobec określonych fenotypów samczych cech morfologicznych, behawioralnych, czy chemicznych stwierdzono u wielu taksonów zwierzęcych, ale pytanie o mechanizmy ewolucyjne odpowiedzialne za ich pochodzenie, rozprzestrzenianie się i utrzymanie w populacjach, pozostaje bez satysfakcjonującej odpowiedzi. Hipoteza dobrych genów sugeruje, że samice przy wyborze partnera kierują się cechami, które sygnalizują genetyczną jakość samców. A zatem preferencje ewoluują, ponieważ potomstwo wybrednych samic dziedziczy allele nadające wysokie dostosowanie ojcom. Ta hipoteza, sformułowana po raz pierwszy ponad cztery dekady temu, zaowocowała ogromną liczbą prac badawczych w dziedzinie doboru płciowego, ale nadal pozostaje kwestią kontrowersji. W szczególności, do tej pory nie rozwiązano dwóch kluczowych kwestii: czy wybiórczość samic rzeczywiście prowadzi do wyższego dostosowania potomstwa oraz jakie są mechanizmy utrzymujące zmienność genetyczną w męskich cechach płciowych.

W moim doktoracie starałam się przetestować kilka przewidywań wypływających z hipotezy dobrych genów.

Pierwsze dwa rozdziały mojej pracy doktorskiej napisałam na podstawie eksperymentów przeprowadzonych z użyciem much tyczkookich z gatunku *Teleopsis dalmanni*. Badania te były finansowane przez grant promotorski uzyskany z Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego. Eksperymenty miały na celu przetestowanie hipotezy przechwyty genowego (*genic capture*), postulującej mechanizm umożliwiający zarówno utrzymywanie się zmienności genetycznej w cechach płciowych, jak i genetycznej korelacji między nimi a dostosowaniem. Hipoteza ta wiąże bowiem ekspresję cech płciowych samców z liczbą szkodliwych mutacji w ich genomach. W pierwszym rozdziale pracy opisałam pośredni test przewidywań hipotezy – przez analizę depresji wsobnej w ornamencie samców (rozstaw oczu); praca ta zaowocowała publikacją [8]. W rozdziale 2 testowałam hipotezę przechwyty genowego bezpośrednio, manipulując poziomem obciążenia szkodliwymi mutacjami (mutagenezy indukowanej promieniowaniem jonizującym). W obu rozdziałach, dla porównania efektów mierzyłam także cechy morfologiczne nie selekcionowane płciowo, a w rozdziale 2 – dodatkowo dwie cechy historii życia (płodność samców i samic). W wynikach obu

badan nie znalazłam poparcia dla testowanej hipotezy. Depresja wsobna w rozstawie oczu samców była niska i mieściła się w zakresie charakteryzującym cechy morfologiczne. Rozstaw oczu okazał się ponadto niewrażliwy na wzrost obciążenia mutacjami indukowanymi, podobnie jak nie-płciowe cechy morfologiczne - ale w odróżnieniu od cech historii życiowych, które wykazywały tendencję do zmniejszania się wraz ze wzrostem obciążenia.

Mój trzeci rozdział powstał w oparciu o metaanalizę podsumowującą wyniki badań na wielu gatunkach kręgowców i bezkręgowców, mierzących związki między cechami związanymi z męską atrakcyjnością a komponentami dostosowania potomstwa. Celem była tutaj ewaluacja empirycznych przesłanek dotyczących korzyści genetycznych wynikających z wybiórczości samic. Metaanaliza, która ostatecznego kształtu [9] nabrała już po obronie doktoratu, wykazała dowody na dziedziczność cech związanych z atrakcyjnością samców oraz na korelację między tymi cechami a cechami fizjologicznymi – jednak brak dowodów na korelację z cechami historii życiowych.

Rozdział czwarty koncentrował się na hipotezie, iż jakość genetyczna samców, a dokładniej – ich gamet spada z wiekiem, wskutek nagromadzenia się szkodliwych mutacji w komórkach linii płciowej, w związku z czym samice powinny preferować kojarzenia z młodszymi samcami. Nasze poprzednie badania na rozkruszkach hiacyntowych [6, 7] wykazały, że stare samce płodzą gorsze jakościowo córki niż młode samce. Wyniki badań przedstawionych w rozdziale czwartym, a następnie opublikowanych w pracy [10], potwierdziły obniżony sukces kojarzeniowy starych samców. Jednak efektu tego nie można było przypisać dyskryminacji ze strony samic, ponieważ nie zaobserwowaliśmy żadnych różnic w zachowaniu samic w odpowiedzi na próby kopulacji podejmowane przez stare vs. młode samce. Co ciekawe, w 93% obserwowanych prób kopulacji, podejmowanych przez samce, samice pozostawały pasywne. To sugeruje, że samice rozkruszków, kiedy już zostaną zlokalizowane przez samca, mają niewielką kontrolę nad kopulacją. Stare samce wykazywały natomiast niższą aktywność w poszukiwaniu partnerek, a podejmowane przez nie próby kopulacji miały niższy wskaźnik sukcesu niż te podejmowane przez młode samce. Ogółem sugeruje to, iż mniejszy sukces kopulacyjny starych samców jest wynikiem ich niższej sprawności, a nie dyskryminacji ze strony samic.

Podsumowując, badania prowadzone przeze mnie w ramach pracy doktorskiej dały początek trzem publikacjom [8-10]. Część z nich sfinansowana była przez grant promotorski pt. *Testowanie hipotezy "Dobrych genów" u muchy Teleopsis dalmanni (Diopsidae) przy użyciu mutacji indukowanych*, który z pomocą mojego opiekuna napisałam i otrzymałam z Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego podczas pierwszego roku doktoratu (w 2008 r.).

Ponadto, oprócz prac związanych z rozprawą doktorską, brałam udział również w innych projektach naukowych:

- i. podczas drugiego roku doktoratu (w r. 2009) wraz ze współautorami napisałam i otrzymałam z MNiSW grant własny pt. *Dobór płciowy adaptacja do nowych warunków termicznych u rozkruszka hiacyntowego Rhizoglyphus robini - mechanizmy fenotypowe i podłoże genetyczne*

- ii. uczestniczyłam w badaniach prowadzonych przez mojego wieloletniego współpracownika Łukasza Michalczyka nad taksonomią niesporczaków, czego efektem była publikacja [11].

Moje osiągnięcia naukowe zostały docenione przez Fundację na Rzecz Nauki Polskiej, która w 2010 roku przyznała mi prestiżowe stypendium START dla młodych naukowców.

Po uzyskaniu stopnia doktora:

Moje badania po uzyskaniu stopnia doktora koncentrowały się głównie na przyczynach rozmnażania płciowego, procesach z niego wynikających i sprzężeniach zwrotnych między jednym a drugim. W szczególności, pomijając prace wchodzące w skład *Osiągnięcia*, w moich badaniach można wyróżnić dwa główne nurty.

Pierwszy, dotyczący wpływu systemu reprodukcyjnego na funkcjonowanie i ewolucję populacji w warunkach stresu środowiskowego, zaowocował publikacjami [12] i [13], jak również jest głównym przedmiotem moich bieżących badań. W publikacji [12] wykorzystaliśmy ewolucję eksperymentalną, aby zbadać wpływ systemu kojarzeń (poligamia vs. eksperymentalnie wymuszona monogamia) na ewolucję populacji rozkruszków hiacyntowych – gatunku o naturalnie poligamicznym systemie kojarzeń - w warunkach stresowo podwyższonej temperatury. Dostosowanie populacji, w których wymusiliśmy monogamię, spadło dramatycznie, prowadząc ostatecznie do wyginięcia wszystkich sześciu z nich w ciągu 17 pokoleń od momentu wprowadzenia stresu termicznego. Natomiast wszystkie populacje poligamiczne przeżyły, a także, jak wskazały testy dostosowania wykonane po 14-tym pokoleniu ewolucji, zaczęły adaptować się do podwyższonej temperatury. Te wyniki pokazują, że system kojarzeń może mieć decydujący wpływ na podatność na ekstynkcję oraz możliwości adaptacji w obliczu zmiany środowiska. W publikacji [13] przeanalizowaliśmy bezpośrednie skutki stresującego podwyższonej temperatury otoczenia na dostosowanie nicieni *Caenorhabditis elegans* rozmnażających się przez samozapłodnienie vs. krzyżowanie (gatunek ten naturalnie rozmnaża się głównie poprzez samozapłodnienie, natomiast populacje obligatoryjnie krzyżujące się można uzyskać przy pomocy mutacji blokującej produkcję plemników u hermafrodyt). Nasze wyniki wykazały, że stres termiczny obniża dostosowanie osobników rozmnażających się przez krzyżowanie znacznie bardziej, niż tych samozapładniających. Pokazuje to, że oprócz częstości rekombinacji (Otto 2009), na różnice w potencjale adaptacyjnym populacji o odmiennych systemach rozrodczych wpływać mogą także różnice w sile presji selekcyjnych wywołanych przez identyczne zmiany środowiskowe.

Drugi nurt moich badań [publikacje 14-16] dotyczy genetycznych i fenotypowych różnic między płciami oraz ich skutków, w tym – konfliktu płciowego. W publikacji [14] wykorzystaliśmy eksperymentalną ewolucję rozkruszków hiacyntowych, aby zbadać, czy konflikt płciowy promuje izolację rozrodczą między populacjami (mierzona kompleksowo, na poziomie mechanizmów zarówno pre- jak i post-zygotycznych), ale nie znaleźliśmy na to

przełanek. W publikacji [15] badaliśmy zróżnicowanie ekspresji genów między płciami i morfami samców, również u rozkruszków hiacyntowych. W populacjach tego gatunku współistnieją dwa typy samców: uzbrojone i agresywne samce walczące oraz nieuzbrojone samce niewalczące, budową ciała bardziej zbliżone do samic. Różnica w poziomie dymorfizmu płciowego okazała się być skorelowana z różnicami w ekspresji genów. Co więcej, wykazaliśmy, że (i) geny o ekspresji zróżnicowanej między płciami ewoluują szybciej niż geny o podobnym poziomie ekspresji u obu płci, oraz (ii) geny o ekspresji podwyższonej u samców ewoluują szybciej niż geny o ekspresji podwyższonej u samic, co sugeruje, że dobór płciowy, działający silniej na samce, przyspiesza tempo ewolucji molekularnej. W publikacji [16] użyliśmy meta-analizy do zbadania wielkości, kierunku oraz czynników wpływających na różnice międzypłciowe w odporności immunologicznej, które uważane są za jeden z ważnych czynników kształtujących zmienność poziomów infekcji w populacjach. Na podstawie 124 prac uwzględnionych w meta-analizie stwierdziliśmy, że średnio samice wykazują silniejszą odpowiedź immunologiczną niż samce; efekt ten był silniejszy (i) u dorosłych niż u młodych zwierząt i (ii) u owadów niż u innych grup taksonomicznych; ogółem jednak różnice te były niewielkie i stały się nieistotne statystycznie po uwzględnieniu filogenezy. Wyniki te kwestionują popularną hipotezę o powszechnie większej odporności u samic oraz roli testosteronu w kształtowaniu tych różnic.

Badania po doktoracie prowadziłam głównie w ramach pięciu kierowanych przeze mnie projektów badawczych przyznanych przez MNiSW i NCN, trzech już zakończonych i dwóch trwających. Pierwszy z nich dotyczył roli doboru płciowego w adaptacji, badanej na poziomie fenotypowym i genetycznym u roztoczy *Rhizoglyphus robini* (2010-14 MNiSW grant N303 529438) - wyniki podano w [12, 14 i 15]. Kolejny projekt testował wpływ interakcji genotyp-środowisko na sukces reprodukcyjny samców trojszyka gryzącego *Tribolium castaneum* (2012-15, grant NCN 2011/03/B/NZ8/00033). Dwa artykuły opublikowane w wyniku tego projektu [2 i 4] stanowią część mojego *Osiągnięcia*; trzeci maszynopis będący wynikiem tego projektu wysłaliśmy do recenzji w *Journal of Evolutionary Biology*. W skład *Osiągnięcia* wchodzi również artykuł [1] zawierający wyniki grantu Luventus Plus otrzymanego z MNiSW (2013-15, IP2012 044872), którego celem było testowanie hipotezy przechwyty genowego. Jeden trwający projekt (2014-, grant NCN nr 2013/09/B/NZ8/03317), w którym badamy wpływ systemu rozrodczego na powtarzalność ewolucji, zaowocował do tej pory jedną publikacją [13], jedną mamy obecnie w rewizji a dwie kolejne - w przygotowaniu. W 2018 roku otrzymałam grant NCN Sonata Bis na zbadanie wpływu systemu rozrodczego na adaptację w zróżnicowanych warunkach środowiskowych. Ten grant pozwolił mi skonsolidować i zabezpieczyć funkcjonowanie mojej grupy badawczej. Obecnie przygotowujemy dwie publikacje na podstawie rozpoczętych prac.

Ważnym aspektem mojej pracy po doktoracie była międzynarodowa współpraca w ramach grupy roboczej „Advancing knowledge of evolutionary and ecological immunology,” finansowanej przez *National Evolutionary Synthesis Center* (USA) i kierowanej przez dr. Clinta Kelly z *Université du Québec à Montréal*. Ta współpraca zaowocowała meta-analizą [16] opublikowaną w ubiegłym roku w *Ecology Letters*.

W ramach pobocznych projektów uczestniczyłam również w badaniach z zakresu taksonomii niesporczaków, prowadzonych przez mojego wieloletniego współpracownika, dr. hab. Łukasza Michalczyka, co zaowocowało publikacjami [17 i 18]. Moja rola polegała na opracowaniu i wdrożeniu metod analitycznych (analiz statystycznych i symulacji komputerowych) stosowanych w tych badaniach.

Moje osiągnięcia naukowe zostały docenione przez Minister Nauki i Szkolnictwa Wyższego, która w 2015 roku przyznała mi prestiżowe Stypendium dla Wybitnych Młodych Naukowców.

6. Opis innych działań związanych z karierą akademicką

Oprócz badań aktywnie angażuję się również w inne działania akademickie, w szczególności:

i. **Akademicką działalność dydaktyczną.** Od początku moich studiów doktoranckich byłam zaangażowana w prowadzenie kilku kursów; początkowo były to zajęcia praktyczne, a od momentu rozpoczęcia pracy na stanowisku *asystenta* - zarówno praktyczne, jak i wykłady. Prowadzone przeze mnie zajęcia dotyczyły głównie metod statystycznych, zachowania zwierząt (etologia i ekologia behawioralna) i ewolucji. Byłam, jak dotąd, opiekunką trzech prac magisterskich i trzech licencjackich, obronionych z sukcesem; obecnie prowadzę kolejne dwie magistrantki. Współprowadzę obecnie, jako promotorka pomocnicza, czworo doktorantów.

Ponadto, przetłumaczyłam na język polski trzy rozdziały podręcznika akademickiego "Ewolucja" Douglasa Futuymy.

ii. **Recenzowanie artykułów naukowych.** Oprócz recenzowania manuskryptów dla kilku innych czasopism, od końca 2015 roku jestem członkinią Rady Redakcyjnej (*Editorial Board*) czasopisma *Journal of Evolutionary Biology*.

iii. **Działalność popularyzatorską.** Najistotniejszą częścią mojej działalności popularyzatorskiej jest udział w założeniu (pod koniec 2016 r.) i od tego czasu - współprowadzenie Nauki dla Przyrody – forum zrzeszającego polskich naukowców z różnych dziedzin i jednostek, mającego na celu wspieranie ochrony przyrody w Polsce w oparciu o rzetelną i aktualną wiedzę. Moje główne obowiązki to redagowanie większości materiałów publikowanych na stronie naukadlaprzyrody.pl, współprowadzenie portalu Wierzę w Białowieżę – Nauka dla Przyrody (<https://m.facebook.com/wierzewbialowieze/>) na Facebooku, współorganizowanie spotkań i warsztatów, prowadzenie listy mailingowej, współautorstwo niektórych materiałów publikowanych na stronie oraz okazjonalne wypowiedzi dla mediów.

Zofia Procy