

AUTOREFERAT

Karolina Kuszewska

Uniwersytet Jagielloński
Instytut Nauk o Środowisku
ul. Gronostajowa 7, 30-387 Kraków

Kraków, Styczeń 2019

1. Imię i Nazwisko

Karolina Kuszewska

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

2013: Doktor Nauk Biologicznych, Instytut Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego, wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński

Tytuł pracy: Wpływ rójki na strategie rozrodcze i długość życia robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)

Dyscyplina: Biologia

Promotor : prof. dr hab. Michał Wojciechowski

2006: Magister biologii, Instytut Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego, wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński

Tytuł pracy : Przyczyny zmian liczebności motyli *Maculinea teleius* i *M. nausithous* na wybranych łąkach w Krakowie na przestrzeni 20 lat

Specjalizacja: biologia środowiskowa

Promotor: prof. dr hab./ . Michał Wojciechowski

2004: Licencjat z geografii, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński

Tytuł pracy: Diagnoza stanu środowiska przyrodniczego gminy Bliżyn

Promotor: dr hab. Wiesław Ziaja

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych/ artystycznych

2012 – aktualnie - Praca w Instytucie Nauk o Środowisku UJ na stanowisku **Asystent Naukowy**

2018 - umowa o dzieło (4,5 miesiąca) Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie w ramach projektu NCN

2017 - umowa o dzieło (6 miesięcy) Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie w ramach projektu NCN

2016 – umowa o dzieło (5 miesięcy) Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie w ramach projektu NCN

2010 – 2012 - Praca w Instytucie Nauk o Środowisku UJ na stanowisku **Samodzielny Biolog**

2005-2015 – czasowe umowy zlecenia i umowy o dzieło (od 1 miesiąca do 6 miesięcy) w Instytucie Nauk o Środowisku UJ w ramach różnych projektów naukowych

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.):

Na osiągnięcie naukowe składa się cykl pięciu publikacji poświęcony podziałowi pracy u owadów socjalnych, w których pszczoła miodna (*Apis mellifera* L.) została użyta jako modelowy organizm. Łączny „impact factor” (IF zgodny z rokiem publikacji wg *Web of Science*™ *Core Collection*) wynosi IF 14,705, łączny 5-letni IF 15,662, a łączna liczba punktów MNiSW – 190. Wkład i udział procentowy w poszczególnych pracach podano przy każdej publikacji, natomiast oświadczenia współautorów publikacji zawarte są w Załączniku 5.1-5.5. Podkreśleniem oznaczeni są współautorzy będący studentami a kursywą doktoranci (według statusu na czas publikacji pracy).

a) tytuł osiągnięcia naukowego:

Reprodukcyjny i niereprodukcyjny podział pracy u owadów socjalnych na przykładzie pszczoły miodnej

b) (autor/autorzy, tytuł/tytuły publikacji, rok wydania, nazwa wydawnictwa, recenzenci wydawniczy)

Impact Factor (IF) podano według danych z roku publikacji pracy (IF_{ROK}, IF₂₀₁₇ – ponieważ na stronie web of science jest to najświeższa informacja) oraz aktualny 5-letni IF (IF₅). Punkty MNiSW podano według znajdujących się na stronie ministerstwa z początku 2019 roku.

- 1. Kuszewska K., Woyciechowski M.** 2014. Risky robbing is a job for short-lived and infected worker honeybees. *Apidologie* 45, 537-544.

IF₂₀₁₄= 1,676; IF₂₀₁₇ = 2,856; IF₅= 2,633; MNiSW= 40

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na częściowym zaplanowaniu doświadczeń, wykonaniu wszystkich doświadczeń polegających na przygotowaniu rodzin pszczoł do eksperymentu, zebraniu próbek biologicznych oraz ich analizie pod mikroskopem, wykonaniu analiz statystycznych. Brałam zasadniczy udział w przygotowaniu każdej z kolejnych wersji manuskryptu (napisanie tekstu, przygotowanie rycin, zbiór literatury niezbędny do dyskusji wyników) oraz pełniłam obowiązki autora korespondencyjnego: złożyłam manuskrypt do druku i zajęłam się dalszymi etapami związanymi z jego publikacją (ustosunkowanie się do uwag recenzentów, korespondencja z redaktorem czasopisma, zatwierdzenie ostatecznej wersji). Mój udział procentowy szacuję na 70%.

- 2. Kuszewska K., Miler K., Rojek W., Woyciechowski M.** 2017. Honeybee workers with higher reproductive potential live longer lives. *Experimental Gerontology*, 98, 8-12.

IF₂₀₁₇ = 3,224; IF₂₀₁₇ = 3,224; IF₅ = 3,802; MNiSW = 35

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na zaplanowaniu doświadczeń, nadzorowaniu przebiegu eksperymentu i wykonaniu części doświadczeń polegających na zebraniu próbek biologicznych oraz analizie próbek pod mikroskopem, wykonaniu analiz statystycznych. Brałam zasadniczy udział w przygotowaniu każdej z kolejnych wersji manuskryptu (napisanie tekstu, przygotowanie rycin, zbiór literatury niezbędny do dyskusji wyników) oraz pełniłam obowiązki autora korespondencyjnego: złożyłam manuskrypt do druku i zajęłam się dalszymi etapami związanymi z jego publikacją (ustosunkowanie się do uwag recenzentów, korespondencja z redaktorem czasopisma, zatwierdzenie ostatecznej wersji). Mój udział procentowy szacuję na 80%.

- 3. Kuszewska K., Wąclawska A., Woyciechowski, M.** 2018. Reproduction of rebel workers in honeybee (*Apis mellifera*) colonies. *Apidologie*, 49(2), 162-171.

IF₂₀₁₇ = 2,856 ; IF₂₀₁₇ = 2,856; IF₅ = 2,633; MNiSW= 40

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na częściowym zaplanowaniu doświadczeń, wykonaniu części doświadczeń polegających na przygotowaniu rodzin pszczelich do eksperymentu, zebraniu próbek biologicznych oraz ich analizie pod mikroskopem, wykonaniu analiz statystycznych. Brałam zasadniczy udział w przygotowaniu każdej z kolejnych wersji manuskryptu (napisanie tekstu, przygotowanie rycin, zbiór literatury niezbędny do dyskusji wyników) oraz pełniłam obowiązki autora korespondencyjnego: złożyłam manuskrypt do druku i zajęłam się dalszymi etapami związanymi z jego publikacją (ustosunkowanie się do uwag recenzentów, korespondencja z redaktorem czasopisma, zatwierdzenie ostatecznej wersji). Mój udział procentowy szacuję na 70%.

- 4. Kuszewska K., Miler K., Woyciechowski M.** 2018. Honeybee rebel workers invest less in risky foraging than normal workers. *Scientific Reports*, 8(1), 9459.

IF₂₀₁₇ = 4,122; IF₂₀₁₇ = 4,122; IF₅ = 4,609; MNiSW = 40

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na zaplanowaniu doświadczeń, wykonaniu części doświadczeń polegających na przygotowaniu rodzin pszczelich do eksperymentu, zebraniu próbek biologicznych oraz ich analizie pod mikroskopem, wykonaniu analiz statystycznych. Brałam zasadniczy udział w przygotowaniu każdej z kolejnych wersji manuskryptu (napisanie tekstu, przygotowanie rycin, zbiór literatury niezbędny do dyskusji wyników) oraz pełniłam obowiązki autora korespondencyjnego: złożyłam manuskrypt do druku i zajęłam się dalszymi etapami związanymi z jego publikacją (ustosunkowanie się do uwag recenzentów, korespondencja z redaktorem czasopisma, zatwierdzenie ostatecznej wersji). Mój udział procentowy szacuję na 70%.

5. **Kuszewska K., Miler K., Rojek W., Ostap-Cheć M., Woyciechowski M.** 2018. Rebel honeybee workers have a tendency to become intraspecific reproductive parasites. *Ecology and Evolution*. DOI: 10.1002/ece3.4647

IF₂₀₁₇ = 2,340; IF₂₀₁₇ = 2,340; IF₅ = 2,409; MNiSW = 35

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na zaplanowaniu doświadczeń, wykonaniu części doświadczeń polegających na zebraniu próbek biologicznych oraz ich analizie pod mikroskopem, wykonaniu analiz statystycznych. Brałam zasadniczy udział w przygotowaniu każdej z kolejnych wersji manuskryptu (napisanie tekstu, przygotowanie rycin, zbiór literatury niezbędny do dyskusji wyników) oraz pełniłam obowiązki autora korespondencyjnego: złożyłam manuskrypt do druku i zajęłam się dalszymi etapami związanymi z jego publikacją (ustosunkowanie się do uwag recenzentów, korespondencja z redaktorem czasopisma, zatwierdzenie ostatecznej wersji). Mój udział procentowy szacuję na 80%.

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

(liczby w nawiasach (P1 – P5) odnoszą się do moich publikacji wymienionych w punkcie 4b)

Podział pracy u owadów eusocjalnych jest jednym z kluczowych wyzwań ekologii behawioralnej (Oster and Wilson 1978; Seeley 1978; Robinson 1992; Gordon 1996) między innymi dlatego, że strategia ta jest spotykana niemal u wszystkich owadów społecznych i jest ściśle związana z ewolucją tych układów. Podział pracy u owadów może dotyczyć reprodukcji, dzieje się to wtedy gdy część osobników całkowicie lub częściowo zaprzestaje swojej reprodukcji (robotnice), podczas gdy inna grupa osobników zajmuje się głównie składaniem jaj (królowe lub matki u pszczoł). U owadów eusocjalnych możemy także mówić o kolejnym poziomie podziału pracy, który nazwany został niereprodukcyjnym podziałem pracy i charakteryzuje się tym, że robotnice wykonują w gnieździe różne zadania, m. in.: opiekują się matką i jej potomstwem, chronią gniazdo przed intruzami oraz zbierają pożywienie. W zależności od badanego gatunku niereprodukcyjny podział pracy może zależeć od morfologicznego polietyzmu, w tym przypadku różne zadania wykonywane są przez osobniki charakteryzujące się różnym kształtem lub/i wielkością, lub od polietyzmu wiekowego gdzie różne prace wykonywane są przez osobniki będące w różnym wieku. Celem osiągnięcia naukowego było zbadanie różnych biologicznych aspektów podziału pracy, zarówno reprodukcyjnego jak i niereprodukcyjnego, u owadów socjalnych wykorzystując w tym celu modelowy organizm jakim jest pszczoła miodna, oraz zbadanie powiązań i zależności pomiędzy tymi dwoma rodzajami podziału pracy. Pszczoła miodna jest doskonałym gatunkiem do tego typu badań ponieważ jest (1) łatwym w hodowli gatunkiem (2) modelowym w wielu badaniach dotyczących zarówno biologii owadów socjalnych jak i owadów zapylających, (3) u

którego występuje zarówno reprodukcyjny (matka i robotnice) jak i niereprodukcyjny, oparty na polietyzmie wiekowym podział, pracy.

U pszczoły miodnej robotnice na początku swojego życia pracują w bezpiecznym gnieździe, a następnie około 18-28 dnia życia podejmują się ryzykownej pracy poza gniazdem (Winston 1987). Wiele prac skupia się na fizjologicznych zmianach, związanych ze zmianą środowiska pracy, wiadomo więc że rozpoczęcie pracy poza gniazdem wiąże się z przyspieszonym starzeniem (Page Jr and Peng 2001), ze zmianami niektórych gruczołów (Hrassnigg and Crailsheim 1998) oraz hormonów (Robinson 1992) jak i ze spadkiem odporności (Amdam et al. 2005). W ostatnim czasie zaczęło pojawiać się także coraz więcej prac, w których starano się wyjaśnić w jaki sposób podział pracy oparty na polietyzmie wiekowym mógł ewoluować. Sugerowano, że taki podział pracy związany jest z możliwościami uczenia się robotnic, które wielokrotnie powtarzając dane zadanie stają się efektywniejszymi pracownikami. Jednak, wydaj się, że najlepsze tłumaczenie wykonywania różnych zadań przez osobniki będące w różnym wieku związane jest przede wszystkim z oczekiwaną długością życia robotnic (oczekiwanym dalszym trwaniem życia). Na oczekiwaną dalszą długość życia wpływa nie tylko wiek osobników, ale także ich kondycja zdrowotna. Robotnice zaatakowane przez różnego rodzaju patogeny lub okaleczone będą mieć krótszą oczekiwaną długość życia niż będące w tym samym wieku zdrowe osobniki. Przedstawiona przez Woyciechowskiego i Kozłowskiego (1998) hipoteza „podziału pracy przez podział ryzyka” (ang. division of labour by division of risk) zwraca uwagę na to, że bezpieczne prace związane z mniejszym ryzykiem śmierci powinny być wykonywane przez robotnice, które w danym momencie mają długą oczekiwaną długość życia, czyli przez młode i zdrowe osobniki. Natomiast robotnice mające w danym momencie krótką oczekiwaną długość życia (stare lub/i chore) powinny podejmować się bardziej niebezpiecznych zadań. Uważa się, że największą korzyścią z takiej strategii jest przedłużenie średniej długości życia wszystkich robotnic w gnieździe, co z kolei przekłada się na dostosowanie całej rodziny (Jeanne 1986; Tofilski 2002, 2009). Hipoteza ta została potwierdzona w badaniach, które wykonano na mrówkach (Moroń et al. 2008) i na pszczołach miodnej (Woyciechowski and Moroń 2009). W obu przypadkach osobniki, którym sztucznie skrócono oczekiwaną długość życia (chore lub okaleczone) rozpoczynały niebezpieczną pracę zbieraczek znacznie wcześniej w swoim życiu niż osobniki pochodzące z grup kontrolnych. Hipoteza ta została także potwierdzona w czasie rewersji behawioralnej – gdy robotnice z różnych powodów muszą powrócić do pracy w gnieździe, w tym przypadku częściej powracały osobniki o dłuższej oczekiwanej długości życia niż te, którym sztucznie skrócono długość życia (Kuszewska and Woyciechowski 2013). Kolejne laboratoryjne badania pokazały, że mrówki charakteryzujące się krótszą oczekiwaną długością życia częściej podejmują się zadań w bardziej niebezpiecznym środowisku, gdy mają większą szansę na spotkanie konkurencji, gdy temperatura otoczenia znacznie odbiega od optymalnej oraz gdy muszą szukać pokarmu z dala od gniazda (Moroń et al. 2012).

Ze względu na to, że we wszystkich wcześniejszych badaniach oczekiwana długość życia została sztucznie skrócona i niewiele było wiadomo o tym czy w naturalnym środowiskuzwierzęta różniące się oczekiwaną długością życia także wykonują bardziej niebezpieczne prace wykonałam badania, których wyniki są przedstawione w mojej pierwszej pracy włączonej do osiągnięcia naukowego pt. **„Risky robbing is a job for short-lived and**

infected worker honeybees” (P1). W badaniach tych wyłapywałam osobniki w podobnym wieku, których praca różniła się znacząco ryzykiem, a mianowicie jedną grupę stanowiły pszczoły zbieraczki (zbierające nektar i pyłek) i była to grupa wykonująca mniej ryzykowne zadania, natomiast drugą grupę stanowiły rabujące pszczoły, których praca obarczona jest większym ryzykiem głównie ze względu na walkę ze strażniczkami w gnieździe, co może narażać je na zranienie a nawet śmierć. Wyłapane pszczoły podzieliłam na dwie grupy, z których jedna posłużyła do oszacowania w laboratorium ich długości życia, a w drugiej grupie sprawdzałam stopień zapasożycenia *Nosema* sp., popularnym pasożytem pszczół. Wyniki pokazały, że rabujące pszczoły były częściej i bardziej zapasożyczone oraz charakteryzowały się krótszym życiem w stosunku do pszczół zbierających pokarm. W związku z tym wyniki potwierdziły przewidywania hipotezy „podziału pracy przez podział ryzyka” w warunkach naturalnych.

Kolejny aspekt, który wydał mi się ciekawy i związany był z podziałem pracy, dotyczył zależności pomiędzy trzema czynnikami oczekiwaną długością życia, reprodukcyjnym oraz niereprodukcyjnym podziałem pracy. Przesłanki do tego, że oba rodzaje podziału pracy u owadów socjalnych mogą być ze sobą połączone i że także reprodukcyjny podział pracy może być w jakimś stopniu powiązany z oczekiwaną długością życia, pochodziły z moich wcześniejszych badań, w których testowałam hipotezę „podziału pracy przez podział ryzyka” u pszczół, które zostały przymuszone do rewersji behawioralnej (Kuszewska and Woyciechowski 2013). Oprócz wyników pokazujących, że znacznie chętniej do bezpiecznej pracy w gnieździe powracają osobniki z dłuższą oczekiwaną długością życia, udało mi się także pokazać, że pszczoły podejmujące się bezpiecznej pracy w gnieździe mają mocniej aktywowane jajniki, niż robotnice które kontynuowały pracę zbieraczek (Kuszewska and Woyciechowski 2013). Taki rezultat skłonił mnie do postawienia hipotezy, że osobniki różniące się pomiędzy sobą potencjałem reprodukcyjnym, mają także różną oczekiwaną długość życia. Hipoteza ta została przetestowana w mojej drugiej pracy włączonej do osiągnięcia naukowego pt. **„Honeybee workers with higher reproductive potential live longer lives” (P2).** W badaniach tych użyłam dwóch grup pszczół podobnych genetycznie, ale różniących się pomiędzy sobą potencjałem reprodukcyjnym – normalnych robotnic i robotnic rebelianckich. Rebeliantki to robotnice wychowywane bez matki, co w naturze zdarza się zawsze tuż po rójce - jedynym naturalnym sposobem podziału rodziny pszczelej (Woyciechowski and Kuszewska 2012). Rozwijające się w tym krótkim okresie larwy przygotowują się do własnej reprodukcji m.in. mają jajniki zbudowane z większej liczby rureczek jajnikowych kosztem zredukowanych gruczołów gardzielowych produkujących zwykle pokarm dla swojej matki i jej potomstwa. Bezpośrednim powodem wyewoluowania takiej samolubnej strategii u robotnic jest spadek pokrewieństwa w rodzinie po tym jak stara matka jest zastąpiona swoją córką, co oznacza, że robotnice, które pochodzą od starej matki będą wychowywać nie siostry i braci a siostrzenice i siostrzeńców, z którymi łączy je dwukrotnie niższe pokrewieństwo niż z rodzeństwem. (Woyciechowski and Kuszewska 2012). Zwiększony potencjał reprodukcyjny rebelianckich robotnic w stosunku do normalnych robotnic, łatwość ich wychowania (wystarczy tylko podzielić rodzinę pszczelą na dwie części – jedną bez matki, a drugą z matką i do każdej z tak przygotowanych części włożyć plastry wraz ze złożonymi przez matkę jajami) oraz podobieństwo genetyczne do normalnych robotnic pochodzących z tej samej rodziny

spowodowały, że grupa ta stała się idealna do przetestowania postawionej w pracy **(P2)** hipotezy. W badaniach porównywano ze sobą długość życia normalnych pszczół i rebeliantek w naturalnych warunkach w gnieździe pszczelim jak także i w warunkach laboratoryjnych - w klatach pozostawionych w inkubatorze. Dodatkowo, u pszczół trzymanyh w warunkach laboratoryjnych sprawdzono także potencjał reprodukcyjny (mierzony liczbą owarioli w jajnikach) każdego osobnika zarówno z grupy rebelianckich jak i normalnych robotnic oraz skorelowano ten wynik z ich długością życia. Wyniki pokazały, że rebelianckie robotnice charakteryzujące się wyższym potencjałem reprodukcyjnym dłużej żyły w stosunku do normalnych robotnic charakteryzujących się niższym potencjałem reprodukcyjnym i to zarówno w naturalnych warunkach w gnieździe jak i w laboratorium. Najciekawsze jednak wydają się wyniki, które pokazują że długość życia pozytywnie korelowała z liczbą owarioli w jajnikach i wyniki te były istotne dla obu badanych grup robotnic. Podsumowując postawiona przeze mnie hipoteza o tym że oczekiwana długość życia jest powiązana z potencjałem reprodukcyjnym u robotnic została potwierdzona.

Wcześniejsze badania pokazały także, że rebeliantki w dorosłym życiu częściej aktywują swoje jajniki zarówno wtedy gdy dorosłe życie spędzają w rodzinie z matką, jak i w rodzinie bez matki (Woyciechowski and Kuszewska 2012). Aktywacja jajników u robotnic w rodzinie bez matki jest zjawiskiem powszechnym wśród pszczół (Winston 1987), natomiast aktywacja jajników u robotnic w rodzinie z matką jest zjawiskiem nieoczekiwanym ze względu na wytwarzanie przez matkę feromonów stopujących oogenezę u innych osobników (Page and Robinson 1994). Aktywowanie jajników u rebelianckich robotnic w rodzinie z matką, niekoniecznie jednak oznacza, że mają one większe szanse na odchowanie swojego potomstwa (właściwie tylko samców ponieważ rebeliantki, tak jak wszystkie inne robotnice są w stanie składać tylko niezapłodnione jaja, z których rozwijają się trutnie), ponieważ ich jaja mogą być niszczone przez inne robotnice w czasie patrolowania gniazda bądź mogą być słabej jakości i wyklute z nich larwy mogą zamierać w trakcie rozwoju. Możliwość realnej reprodukcji może natomiast przedkładać się na inwestycje zasobów i czasu w wykonywanie całkiem innych prac wewnątrz gniazda niż zazwyczaj robią to normalne robotnice. W związku z tym w następnej pracy stanowiącej moje osiągnięcie naukowe pt. **„Reproduction of rebel workers in honeybee (*Apis mellifera*) colonies” (P3)**, chciałam sprawdzić czy potencjał reprodukcyjny rebelianckich robotnic, przedkłada się na ich rzeczywistą reprodukcję. W tym celu wykonałam eksperyment na ośmiu rodzinach pszczelich, w którym użyłam wychowanych wcześniej rebeliantek i normalnych robotnic. Odchowane robotnice (obie grupy) pochodziły z rasy pszczół *Apis mellifera carnica*, która charakteryzuje się czarnym kolorem kutikuli. Natomiast dorosłe robotnice z obu grup trafiły do rodzin w których matka pochodziła z rasy pszczół charakteryzującej się żółtą barwą kutikuli – *Apis mellifera ligustica*. Rebeliantki i normalne robotnice, które pochodziły z tej samej rodziny, trafiły w dorosłym życiu do różnych rodzin. Zabieg ten miał celu po pierwsze: rozróżnienie poprzez kolor kutikuli samców będących synami robotnic od synów matki pszczelej, po drugie miał zminimalizować możliwość pomyłki w rozróżnieniu synów pochodzących od normalnych i rebelianckich robotnic. Rodziny pszczele zostały rozstawione w pasiece, co uniemożliwiło mieszanie się osobników pomiędzy rodzinami, także wejścia do rodzin pszczelich zostały zabezpieczone specjalną kratą uniemożliwiającą wylot i mieszanie się trutni pomiędzy rodzinami. Wyniki przeprowadzonego

eksperymentu pokazały, że w gniazdach gdzie znajdowały się rebelianckie robotnice liczba trutni pochodzących od robotnic była znacznie wyższa, niż w gniazdach w których przebywały tylko normalne robotnice. Oznacza to że rebelianckie robotnice znacznie częściej stają się „matkami” znajdujących się w rodzinach trutni i w związku z tym część czasu przeznaczony na wykonywanie w gnieździe różnych prac powinny przeznaczyć na reprodukcję. Odpowiedź na taką sugestię można znaleźć w mojej czwartej pracy pt. **„Honeybee rebel workers invest less in risky foraging than normal workers” (P4)**, w której sprawdzałam jakich zadań w gnieździe podejmują się rebelianckie robotnice charakteryzujące się wyższym potencjałem reprodukcyjnym i dłuższym życiem w porównaniu do normalnych robotnic. Podobnie jak, we wcześniejszych pracach na początku eksperymentu odchowałam normalne i rebelianckie robotnice. Następnie, w pierwszym dniu życia zaznaczyłam odrębnymi kolorami wszystkie osobniki z obu grup i wpuściłam je do ich rodzimych rodzin. Gdy większość osobników z obu grup rozpoczęła pracę zbieraczek (zweryfikowane przez obserwację i zliczanie wylatujących znakowanych robotnic) rozpoczęłam eksperyment behawioralny. W tym celu wyłapywałam powracające do gniazda normalne i rebelianckie robotnice i sprawdzałam jaki rodzaj pokarmu (pożytku) przynoszą, a mianowicie czy jest to nektar, czy pyłek. Gdy robotnice przynosiły pyłek, sprawdzałam jego masę, natomiast gdy przynosiły nektar mierzyłam jego objętość i procent cukru zawartego w roztworze zebranego nektaru. Następnego dnia po badaniach behawioralnych wykonałam ostatni etap eksperymentu, który miał na celu oszacowanie, która z dwóch grup eksperymentalnych robotnic (normalne vs. rebeliancki) wcześniej rozpoczęła pracę zbieraczek. Pszczoły ulowe i pszczoły, które rozpoczęły pracę zbieraczek zostały szybko rozdzielone poprzez przeniesienie uli eksperymentalnych w nowe miejsce, a w starym miejscu postawienie nowych pustych korpusów ulowych – tym sposobem zbieraczki wlatywały do pustych korpusów pozostawionych na starym miejscu, natomiast pszczoły ulowe wciąż można było wyłapać w eksperymentalnych ulach postawionych w nowym miejscu. Tego samego dnia wieczorem wszystkie pszczoły ulowe i zbieraczki zostały wyłapane, co pozwoliło oszacować udział zbieraczek w danej grupie (normalne vs. rebelianckie robotnice) w ich 25 dniu życia. Uzyskane wyniki potwierdziły, że niereprodukcyjny podział pracy u pszczół jest powiązany z ich potencjałem reprodukcyjnym i długością życia. Rebeliancki (większy potencjał reprodukcyjny, dłuższe życie), później w swoim życiu podejmowały się niebezpiecznej pracy zbieraczek oraz częściej preferowały zbieranie nektaru niż pyłku w porównaniu do normalnych robotnic. Co więcej, zbierały więcej nektaru i o wyższej zawartości cukru niż normalne robotnice, natomiast jeśli decydowały się przynosić pyłek to jego masa nie różniła się od masy pyłku zbieranego przez normalne robotnice. Podsumowując rebeliancki unikają (zaczynają później w swoim życiu) wykonywanie niebezpiecznych zadań takich jak praca na zewnątrz gniazda czy zbieranie pyłku (tutaj ryzyko związane jest z tym że może zabraknąć energii na powrót do gniazda, co w przypadku nektaru jest zjawiskiem rzadszym ponieważ robotnice mogą użyć zebrany przez siebie nektar jako dodatkowe źródło energii). Wynik ten jest zgodny z przewidywaniami hipotezy „podziału pracy przez podział ryzyka” gdyż zakłada ona że osobniki z dłuższą oczekiwaną długością życia powinny unikać ryzykownych prac. Co więcej, wynik ten są też zgodne z inną hipotezą RCWH (Reproductive Conflict and Work Hypothesis; Schmid-Hempel 1990), która zakłada, że robotnice mające większy potencjał reprodukcyjny (tak jak rebeliancki) powinny unikać jak najdłużej ryzykownych prac takich jak np. praca zbieraczek, czy zbieranie pyłku (spomiędzy prac preferowanych przez zbieraczki) i czekać jak

najdłużej na korzystną okazję do składania swoich jaj. Wyniki zaprezentowane w mojej pracy **(P4)** pozwalają na połączenie w jedną całość zależności pomiędzy długością życia a reprodukcyjnym i niereprodukcyjnym podziałem pracy u pszczoł.

Ostatnia praca stanowiąca mój dorobek naukowy pt. „**Rebel honeybee workers have a tendency to become intraspecific reproductive parasites**” **(P5)**, bada tendencję do reprodukcyjnego pasożytnictwa gniazdowego u robotnic pszczoły miodnej w zależności od ich indywidualnego potencjału reprodukcyjnego. Wcześniejsze prace pokazywały, że pszczoły mogą się gubić pomiędzy rodzinami (Chapman et al. 2010), oraz że zagubione robotnice miały częściej aktywowane jajniki niż robotnice, które pozostawały w swoim własnym gnieździe (Yagound et al. 2017). Aktywacja jajników u pszczoł znalezionych w obcych rodzinach, może być związana z ich tendencją do pasożytnictwa, chociaż nie można wykluczyć, że robotnice znalazły się w obcych rodzinach przez przypadek, a do aktywacji jajników doszło ze względu na niedopasowanie sygnału hamującego oogenezę (w rodzinach z matką) lub ze względu na brak takiego sygnału (w rodzinach bez matki). Wcześniejsze badania zatem nie dawały jasnej odpowiedzi na pytanie co jest przyczyną, a co skutkiem. W moje pracy sprawdziłam czy robotnice odznaczające się wyższym potencjałem reprodukcyjnym (mierzonym liczbą owarioli, które determinowane są na poziomie larwalnym) częściej znajdowane są w obcych rodzinach i czy wykazują tam skłonności do składania swoich jaj. Do badań użyłam normalnych i rebelianckich robotnic, odchowanych w tych samych rodzinach pszczelich, zaznaczyłam je w pierwszym dniu ich dorosłego życia i wypuściłam do rodzimych kolonii. Gdy pszczoły miały 15 dni życia, przeszukałam całą pasiekę i wyłapałam wszystkie pszczoły z obu grup, zaznaczając czy pszczołę złapano w swojej czy w obcej rodzinie, oraz zaznaczając status obcej rodziny (to czy była to rodzina z matką czy bez matki). Wyniki pokazały, że pszczoły charakteryzujące się większym potencjałem reprodukcyjnym (rebeliantki) częściej przelatują do obcych rodzin i jeśli mają wybór preferują rodziny, w których nie ma matki gdzie szanse na własną reprodukcję są wysokie. Co więcej, okazało się, że robotnice, które przelatywały do obcych rodzin, w których nie było matki, miały najwięcej owarioli w jajnikach i najbardziej rozwinięte jajniki, najmniej owarioli w jajnikach i najslabiej rozwinięte jajniki miały pszczoły, które pozostawały w swoim własnym gnieździe, natomiast pszczoły przelatujące do obcych gniazd z matką, miały oba te parametry na średnim poziomie. Oznacza to, że potencjał reprodukcyjny (liczba owarioli) może wpływać na zachowanie robotnic i stymuluje robotnice do rozpoczęcia życia w obcym gnieździe jako pasożyt społeczny.

Reasumując uważam, że moje prace stanowią istotny wkład w zrozumienie mechanizmów i ewolucji podziału pracy u pszczoły miodnej. Pokazują także w jaki sposób podział pracy, zarówno ten reprodukcyjny jak i niereprodukcyjny, jest powiązany z oczekiwaną długością życia owadów. Pomimo tego, że wszystkie prace skupiły się na testowaniu podziału pracy u pszczoły miodnej, wyniki mogą także posłużyć do lepszego zrozumienia tego biologicznego fenomenu u innych owadów socjalnych, wśród których robotnice mogą odznaczać się różnym potencjałem rozrodczym i u których występuje niereprodukcyjny podział pracy oparty na polietyzmie wiekowym. Wszystkie publikacje stanowiące osiągnięcie naukowe **P1-P5** powstały w Instytucie Nauk o Środowisku UJ i wszystkie są częścią projektów finansowanych przez NCN, których byłam/jestem kierownikiem. Praca **P1** powstała w ramach projektu NCN (grant własny) „Powrót do bezpiecznych zadań a oczekiwana długość życia

robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)”. Prace **P2-P4** w ramach projektu NCN (Opus 7) pt. „Wpływ warunków wychowu larw na niereprodukcyjny podział pracy u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)”, natomiast praca **P5** powstała w ramach projektu NCN (Opus 12) pt. „Wpływ warunków wychowu larw na rozwój reprodukcyjnego pasożytnictwa wewnątrzgatunkowego oraz potencjał uczenia się u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)”. Niektóre zadania laboratoryjne będące częścią moich prac (P2-P4) były częściowo wykonywane przez znajdujących się pod moją merytoryczną opieką studentów i doktorantów (zatrudnionych w moich projektach badawczych) a ich ciężka praca oraz zaangażowanie zostały nagrodzone współautorstwem w publikacjach.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo – badawczych

Liczby w nawiasach odnoszą się do moich publikacji wymienionych w punkcie IIA Załącznika 3; publikacje P1-P2 zostały opublikowane przed otrzymaniem stopnia naukowego doktora w tym P1 weszła w skład rozprawy doktorskiej, a P3-P11 zostały opublikowane po uzyskaniu stopnia doktora i oprócz P4 wszystkie inne są wynikiem badań prowadzonych po uzyskaniu stopnia doktora.

a) okres przed doktoratem

Moją przygodę z nauką rozpoczęłam na studiach biologiczno-geograficznych na Uniwersytecie Jagiellońskim. Kierunek tych studiów pozwolił mi spojrzeć z szerszej perspektywy na zjawiska zachodzące w przyrodzie, ponieważ oprócz kursów związanych bezpośrednio z biologią, odbyłam także podstawowe kursy z geografii. Zwieńczeniem pierwszego etapu moich studiów było wykonanie w 2004 roku pracy licencjackiej w Instytucie Geografii i Gospodarki Przestrzennej UJ pod opieką dr hab. (obecnie prof. dr hab.) Wiesława Ziaj pt. „**Diagnoza stanu środowiska przyrodniczego gminy Bliżyn**”. Następnie rozpoczęłam studia magisterskie (na tym samym kierunku studiów) i moje zainteresowania powędrowały w kierunku zachowania i biologii owadów. Pracę magisterską pt. „**Przyczyny zmian liczebności motyli *Maculinea teleius* i *M. nausithous* na wybranych łąkach w Krakowie na przestrzeni 20 lat**” wykonywałam w Instytucie Nauk o Środowisku UJ pod okiem prof. dr hab. Michała Woyciechowskiego. Praca ta obejmowała dane o liczebności motyli z rodzaju *Maculinea* oraz dane dotyczące mrówek będących gospodarzem dla tych motyli, które zebrałam w ciągu dwóch sezonów letnich (2004-2005). Zebrane przeze mnie dane porównywałam z danymi zebranymi w latach 80-tych i na tej podstawie mogłam oszacować czy i w jakim kierunku zachodzą zmiany w populacjach badanych motyli i ich żywiciela. Badania te były wykonywane w ramach 5-tego ramowego projektu MacMan. W czasie studiów ukończyłam także kurs pedagogiczny, który dał mi uprawnienia do nauczania biologii w szkołach podstawowej, gimnazjum i szkole średniej oraz aktywnie brałam udział w Festiwalach Nauki.

Bezpośrednio po studiach magisterskich rekrutowałam się na studia doktoranckie na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi UJ. Moim opiekunem naukowym został prof. dr hab. Michał Woyciechowski, w tym czasie rozpoczęłam także moją przygodę z pszczołami, która uwieńczona została pracą doktorską pt. „**Wpływ rójki na strategię rozrodcze i długość życia robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)**”. W swoich badaniach skupiałam się na biologii

pszczoły miodnej po rójce, która jest naturalną formą podziału rodziny pszczołej. Sama rójka powoduje duże zmiany w rodzinie pszczołej, wylot roju oznacza albowiem, że w gnieździe (macierzaku) znajduje się część robotnic, a także jaja, larwy i poczwarki, które do czasu pojawienia się nowej matki są czasowo osierocone. Młoda matka pojawia się w gnieździe dopiero po kilku dniach (a nawet kilkunastu dniach) co jest równe długości życia robotnic w tej części sezonu, a to oznacza że przez jakiś czas w gnieździe nie ma nowych jaj i nowych robotnic. W związku z tym jedną z części mojego doktoratu była próba odpowiedzi na pytanie w jaki sposób pszczoły zapełniają tę powstałą lukę pokoleniową. W tym celu przeprowadziłam eksperymenty, w których sprawdzałam czy obecność matki (lub jej brak) może wpływać na długość życia pszczół, oraz czy obecność czerwiu lub jego brak może wpływać na długość życia robotnic. Niestety w doktoracie, nie udało mi się odpowiedzieć na to pytanie a rezultaty w przypadku obu eksperymentów dawały niejednoznaczne wyniki. W tym miejscu chciałabym jeszcze zwrócić uwagę, że badania wykonane w tej części pracy doktorskiej są podobne (dotyczą długości życia) do tych znajdujących się w drugiej pracy w moim osiągnięciu naukowym (P2) i ze względu na to że może to budzić wątpliwości, chciałabym już z góry wyjaśnić tę kwestię. Eksperymenty do doktoratu związane z długością życia wykonywałam w 2007 i 2008 i w żadnym z powyższych eksperymentów, nie sprawdzałam czy osobniki różnią się potencjałem reprodukcyjnym, w związku z tym nie mogę uważać żadnej z tych grup za rebelianckie robotnice. Co więcej, same rebeliantki zostały po raz pierwszy opisane w 2012 roku a eksperymenty, które empirycznie potwierdzały ich istnienie wykonano w 2010 roku. Natomiast badania załączone do mojego osiągnięcia naukowego (P2) zostały wykonane w 2015 roku (opublikowane w 2017) i w tym przypadku obie grupy robotnic – normalne i rebeliantki – zostały poddane preparacji aby nie tylko sprawdzić jak potencjał reprodukcyjny wpływa na długość życia, ale przede wszystkim by mieć pewność, że w eksperymencie porównywane są ze sobą te dwie różniące się strategią życiową grupy robotnic.

Drugi problem poruszony w mojej pracy doktorskiej testował przewidywania wynikające z teorii Hamiltona (Hamilton 1964) (zwanej także teorią dobru krewniaczego), która wyjaśnia ewolucję układów eusocjalnych wśród zwierząt jak i innych zachowań altruistycznych. Hamilton uważał, że jednym z istotnych czynników wpływających na ewolucję takich układów był wysoki stopień pokrewieństwa pomiędzy osobnikami i że ważnym powodem, dla którego układy eusocjalne powstały niezależnie wiele razy u błonkówek jest sposób determinacji płci tych owadów. Samce rozwijają się bowiem z niezapłodnionych jaj (haploidalne), zaś samice z jaj zapłodnionych (diploidalne). W efekcie siostry pochodzące od jednej matki i tego samego ojca są ze sobą bliżej spokrewnione (0,75) niż matka z córką (0,5), co prowadziło do częstszych niż w innych grupach zwierząt zachowań altruistycznych pomiędzy siostrami. Wspomniana wcześniej rójka, wiąże się nie tylko z luką pokoleniową ale także prowadzi do zmiany pokrewieństwa w rodzinie pszczołej, a mianowicie stara matka jest zastąpiona swoją córką, co oznacza, że robotnice, które pochodzą od starej matki będą wychowywać nie siostry i braci a siostrzenice i siostrzeńców, z którymi łączy je dwukrotnie niższe pokrewieństwo niż z rodzeństwem. Zgodnie z teorią dobru krewniaczego taka zmiana w pokrewieństwie powinna generować konflikt i wywołać zmiany w strategii życiowej i rozrodczej robotnic. Wyniki moich badań potwierdziły przewidywania hipotezy, robotnice, które jako larwy wychowywały się bez matki rozwijały się w robotnice, które nastawione były na własną reprodukcję, a mianowicie miały jajniki zbudowane z większej liczby rureczek

jajnikowych kosztem zredukowanych gruczołów gardzielowych produkujących zwykle pokarm dla matki i jej potomstwa. Ta część wyników została opublikowana w czasopiśmie *Current Biology* (**P1**; „**Swarming generates rebel workers in honeybee**”) w 2012 roku, a nowo odkryta sub-kasta robotnic została nazwana „rebelianckimi robotnicami” (ang. Rebel workers). Czwarty eksperyment wchodzący w skład mojego doktoratu dotyczył odpowiedzi na pytanie w jakim wieku larwy są w stanie potencjalnie zmienić swoje strategie życiowe i rozwinąć się w bardziej samolubne rebelianckie robotnice. Wyniki pokazały, że aby larwy mogły zmienić swoją strategię życiową i rozwinąć się w rebelianckie robotnice tylko wtedy, gdy zostały osierocone (wychowywały się w gnieździe bez matki) przed 3. dniem swojego życia. Natomiast te larwy, które zostały osierocone przez 3 ostatnie dni swojego rozwoju oraz wychowywały się cały czas w obecności matki srają się zwyczajnymi robotnicami. Oznacza to, że informacja o braku matki w początkowych dniach rozwoju larwy (pierwsze dwa dni po wykluciu z jaja) ma istotny wpływ na podjęcie w dorosłym życiu odpowiedniej strategii życiowej. Wyniki te zostały opublikowane w pracy pt „**Age at which larvae are orphaned determines their development into typical or rebel workers in the honeybee (*Apis mellifera* L.)**.” (**P4**), która została opublikowana już po obronie mojej pracy doktorskiej.

Podczas studiów doktoranckich byłem kierownikiem w dwóch grantach. Pierwszy z nich był finansowany przez NCN (grant własny – który został złożony jeszcze do MNiSW, natomiast w międzyczasie doszło do powołania NCN i ostatecznie był on finansowany przez tę Instytucję) pt „**Powrót do bezpiecznych zadań a oczekiwana długość życia robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)** „. W czasie tego projektu rozpoczęłam badania, nad wpływem oczekiwanej długości życia na niereprodukcyjny podział pracy u owadów socjalnych, a sam projekt został zaowocował dwoma pracami opublikowanymi w czasopiśmie z listy filadelfijskiej, pierwsza z prac była opublikowana przed obroną doktoratu (**P2**) druga natomiast została wykonana już po obronie doktoratu i jest pierwszą pracą stanowiącą moje naukowe osiągnięcie habilitacyjne (P1 w punkcie osiągnięcie naukowe). Ostatnia praca wykonana w czasie tego projektu była pracą przeglądową i została opublikowana w polskim czasopiśmie *Kosmos* (pt „**Strategie rozrodcze robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)**”). Drugi projekt, którego byłem kierownikiem, finansowany był przez MNiSW z programu „Iuventus Plus” („**Rebeliantki wśród robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.) – wpływ pokarmu na podejmowanie przez robotnice odmiennych strategii życiowych**”), otrzymałam w 2013 i dużą część jego zadań wykonywałam już po ukończeniu doktoratu. Oprócz wykonywania badań w swoich projektach badawczych, w czasie doktoratu wykonywałam też drobne prace badawcze w ramach różnych projektów europejskich (ALARM; EuMon; STEP), w których byłam też zatrudniana, początkowo na umowę zlecenie, a później jako samodzielny biolog na ½ etatu. Udział w europejskich projektach i prowadzenie własnych projektów dało mi możliwość uczestniczenia w licznych konferencjach krajowych i zagranicznych na których wygłosiłam dziewięć referatów i przedstawiłam jeden poster. Moje osiągnięcia naukowe zostały zauważone przez Fundację na rzecz Nauki Polskiej (FNP) i w 2013 roku zostałam beneficjentką stypendium START.

W czasie moich studiów doktoranckich uczestniczyłam także w międzynarodowych kursach - **Social Evolution and Kin Selection** organizowanym przez IUSSI International Union for the Study of Social Insect i Uniwersytet w Kopenhadze oraz **Child Nutrition and Cooking** –

organizowanym przez Stanford University. Prowadziłam także wiele zajęć dydaktycznych między innymi ćwiczenia z Ekologii, Genetyki, Ewolucjonizmu, Mikrobiologii, Biologii Owadów Socjalnych oraz wykłady z Biologii Owadów Socjalnych. Brałam także aktywny udział w projektach i warsztatach promujących naukę i mój Instytut takich jak warsztaty dla szkół, Noc Naukowców czy Festiwal Nauki.

b) okres po doktoracie

Bezpośrednio po doktoracie kontynuowałam moje zainteresowania naukowe związane z rebelianckimi robotnicami, oraz podziałem pracy w szerokim tego słowa znaczeniu. Szczególnie, że odkrycie nowej sub-kasty robotnic zaowocowało stawianiem sobie nowych interesujących pytań. Początkowo zajęłam się badaniami związanymi z grantem MNiSW „luventus Plus”, którego kierownikiem zostałam już przed ukończeniem doktoratu. Projekt ten zakończył się dwoma publikacjami **P4** (dane tej pracy włączone były do doktoratu dlatego opisana jest ona w punkcie - okres przed doktoratem) i **P6 (pt. „Honeybee worker larvae perceive queen pheromones in their food”)**. W pracy **P6**, wraz z współautorami sprawdzaliśmy, co może być sygnałem informującym larwy o braku matki w gnieździe. Przeprowadzony przez nas eksperyment wskazuje na to, że jest to substancja mateczna produkowana przez gruczoł żuwaczkowy matki pszczoły. Kontynuując moje badania zostałam kierownikiem kolejnych dwóch grantów finansowanych przez NCN (**Opus 7 – „Wpływ warunków wychowu larw na niereprodukcyjny podział pracy u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.)”** – grant zakończony; **Opus 12 – „Wpływ warunków wychowu larw na rozwój reprodukcyjnego pasożytnictwa wewnątrzgatunkowego oraz potencjał uczenia się u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.”** – grant w trakcie realizacji). Publikacje, której do tej pory ukazały się w ramach obu grantów stanowią trzon mojego osiągnięcia naukowego (numery P2-P5 w punkcie osiągnięcie naukowe), a ich rezultaty zostały opisane powyżej.

Kontynuując moje badania nad biologią rebelianckich robotnic i rozszerzając mój warsztat pracy, podjęłam współpracę z dr hab. Anetą Strachecką z Uniwersytetu Przyrodniczego w Lublinie. Współpraca ta zaowocowała kilkukrotną wymianą moją i Pani dr hab. Anety Stracheckiej pomiędzy Uniwersytetami oraz wspólnymi grantami. A mianowicie Pani dr hab. Aneta Strachecka była jednym z głównych wykonawców w moim grantie OPUS 7, a ja byłam jednym z głównych wykonawców w grantie Pani Anety (zatrudnienie na umowę o dzieło; grant NCN; **Opus 8 - „Związane z procesem starzenia zmiany w kluczowych dla witalności systemach u nowo odkrytej sub-kasty robotnic *Apis mellifera*; rebeliantek”)**. Zwieńczeniem tego projektu będą publikacje, które aktualnie są na etapie maszynopisu.

Niezależnie od realizacji wyżej wspomnianych projektów badawczych zaczęłam rozwijać swoje zainteresowania związane z poznaniem i zrozumieniem możliwości kognitywnych u zwierząt. W ramach tych zainteresowań wykonałam kilka eksperymentów na larwach mrówkolwa (*Neuroptera: Myrmeleontidae*), które zakończyły się cyklem publikacji (**P5, P7, P10**). Larwy mrówkolwa to osiadłe zwierzęta, które aby złapać swoją ofiarę budują pułapki w ziemi. Pułapki te mają kształt leja a wpadająca do nich ofiara ma trudności z wydostaniem się z nich ze względu na zsuwanie się po zboczu pułapki. Oczywiście, strategie żerowania u mrówkolwów są zróżnicowane i dość mocno zależą od warunków środowiska oraz od statusu

energetycznego larwy mrówkolwa (tego czy jest najedzona czy nie), od dostępności potencjalnych ofiar oraz od podłoża, na którym budowane są pułapki. Zdarza się więc, że mrówkolwy zamiast budować pułapki, co związane jest ze startą energii, siedzą tylko pod powierzchnią ziemi i oczekują, że przypadkowa ofiara znajdzie się w ich pobliżu. Gdy tak się zdarzy próbują ją złapać i unieruchomić swoimi żuwaczkami. Przez wiele lat uważano, że zwierzęta prowadzące taki osiadły tryb życia jak mrówkolwy (lub pająki budujące sieci), w którym nie muszą aktywnie poszukiwać swojego pokarmu, mają słabe zdolności do uczenia się. Okazało się jednak, że mrówkolwy są w stanie nauczyć się prostych sygnałów, jeśli skorelowane są one z przybyciem ofiary a kolejne badania wykazały, że osobniki które nauczyły się sygnału szybciej przechodzą przeobrażenie, przez co szybciej mogą się rozmnażać (praca przeglądowa : Hollis et al. 2015). W moich badaniach, postanowiłam pójść o krok dalej, chciałam się dowiedzieć, czy mrówkolwy są w stanie nauczyć się dwóch różnych sygnałów z których każdy będzie powiązany z różną wielkością ofiary, oraz czy zwierzęta te potrafią zmienić swoje strategie żerowania w zależności od odebranego przez nie nauczonego sygnału. Aby odpowiedzieć na te pytania wykonałam dwa eksperymenty z użyciem larw mrówkolwów (*Myrmeleon bore*). W pierwszym eksperymencie część larw mrówkolwów uczona była różnych sygnałów skorelowanych z różną wielkością ofiary (mały sygnał – mała ofiara; duży sygnał – duża ofiara), druga część stanowiła kontrolę, która dostawała oba sygnały i oba typy ofiar, jednak nie były one ze sobą skorelowane w czasie . Test sprawdzał jak nauczone mrówkolwy reagują na eksponowany sygnał, w tym celu część mrówkolwów (zarówno uczonych jak i nie uczonych) najpierw dostawała sygnał związany z małą ofiarą i małą ofiarę a potem po 30 s sygnał powiązany z dużą ofiarą (jednak już bez ofiary), a druga grupa mrówkolwów odwrotnie - najpierw dostawała sygnał związany z dużą ofiarą i dużą ofiarę a potem po 30 s sygnał powiązany z małą ofiarą. W obu grupach notowaliśmy zachowania zwierząt po drugim sygnale. Wyniki pokazały że mrówkolwy nauczyły się rozróżniać sygnały i dopasowywać do nich swoje strategie żerowania – osobniki z grupy uczonej częściej wyrzucały małą ofiarę niż nieuczone osobniki (te nie wyrzucały wcale ofiary). Nie było natomiast różnic w pomiędzy uczonymi i nieuczonymi mrówkolwami gdy te dostawały dużą ofiarę – żadne ze zwierząt nie wyrzuciło ofiary. W drugim eksperymencie sprawdzałam, czy zwierzęta jakoś zareagują gdy sygnał na który będą eksponowane związany będzie ze znikaniem ofiary, co w naturze może się przytrafić na skutek ucieczki ofiary bądź kleptopasożytnictwa. W tym celu nowa grupa mrówkolwów została podzielona na dwie części, jedna trenowana na sygnał skorelowany z zabieraniem ofiary, druga nietrenowana ale eksponowana na te same sygnały przychodzące w losowych kolejnościach. Wyniki pokazały, że uczone mrówkolwy także doaps inaczej się zachowują i jeśli po podaniu ofiary odczuwają nauczone wcześniej sygnał to częściej i szybciej zakopują w piachu zdobytą ofiarę, co generalnie utrudnia jej ucieczkę lub kradzież. Wyniki tych eksperymentów zostały opublikowane w pracy pt. **„Sedentary antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae) use vibrational cues to modify their foraging strategies” (P5)**, w której jestem pierwszym i korespondencyjnym autorem a mój udział wynosi 70%. Kolejne dwie prace dotyczące mrówkolwów skupiły się na testowaniu hipotezy mówiącej o tym, że szybkość uczenia powiązana jest z lateralizacją mózgu u zwierząt i powiązaniem tej mózgowej asymetrii z asymetrią behawioralną czyli stronniczością (preferencją do wykonywania różnych czynności przez jedną stronę ciała np. należy do tego prawo- i leworęczność u ludzi). W pierwszej pracy pt. **„Larval antlions with more pronounced behavioural asymmetry show enhanced**

cognitive skills” (P7) testowaliśmy czy mrówkolwy wykazujące asymetrię behawioralną (mierzoną preferencjami przekręcania się z niewygodnego położenia na grzbiecie na położenie grzbietem do góry) szybciej się uczą i na dłużej zapamiętują zdobyta informację. Wyniki wskazują na to, że asymetria behawioralna jest powiązana z szybkością uczenia i mrówkolwy ją wykazujące uczą się szybciej, natomiast nauczona wcześniej informacja jest tak samo długo zapamiętywana zarówno przez mrówkolwy wykazujące i nie wykazujące asymetrii behawioralnej. Ostatnia praca z tej serii pt **„Larval antlions show a cognitive ability/hunting efficiency trade-off connected with the level of behavioural asymmetry” (P10)** miała na celu sprawdzenie czy zwierzęta wykazujące asymetrię behawioralną, mogą ponosić jakieś koszty jej posiadania. Wyniki pokazały, że mrówkolwy należące do zlateralizowanej grupy uczyły się szybciej, natomiast odbierały sygnał z bliższej odległości niż mniej zlateralizowane osobniki. Co więcej, lateralizacja opóźniała też czas reakcji mrówkolwów w przypadku gdy nie miały one możliwości nauczyć się sygnały (np. nowe warunki). Cykl prac o mrówkolwach pokazał, że nawet osiadłe zwierzęta takie jak mrówkolwy mogą odznaczać się wyrafinowanymi zdolnościami kognitywnymi i po raz pierwszy pokazały, że asymetria behawioralna może być kosztowna.

Moje badania dotyczące możliwości kognitywnych u zwierząt nie ograniczają się jednak tylko do mrówkolwów, ale obejmują też inne zwierzęta bezkręgowce w tym pszczołę miodną, w której biologii się specjalizuję. Do tej pory, jestem współautorem jednej pracy wykonanej na pszczole miodnej pt. **„Honeybees show adaptive reactions to ethanol exposure” (P11)**, w której wykorzystywane są jej możliwości kognitywne. W pracy tej testowaliśmy możliwości kompensacyjne zwierząt na negatywny dla organizmu czynnik, w przypadku naszych badań był to alkohol. Reakcję zwierząt mierzona była za pomocą wydajności lokomotorycznej osobników. Eksperyment składał się z dwóch części, w pierwszej z nich pokazano że pszczoły eksponowane każdego dnia na alkohol, wykazują większą wydajność lokomotoryczną niż zwierzęta, które dopiero w ostatnim dniu eksponowane były na alkohol. Natomiast te pszczoły, które w ostatnim dniu dostały wodę (wcześniej dostawały alkohol) wykazywały taką samą wydajność jak kontrola, która przez cały eksperyment dostawała wodę. Ten wynik pokazał, że pszczoły mogą uzależniać się od alkoholu i taka sama dawka tej substancji będzie na nie oddziaływać słabiej każdego dnia. W drugiej części badań wykorzystano możliwości kognitywne pszczoły i sprawdzano czy osobniki, które przed podaniem alkoholu eksponuje się na konkretny zapach są w stanie przygotować się fizjologicznie i kompensować negatywne skutki alkoholu. Wyniki pokazały że pszczoły, które przez 5 dni eksponowano na alkohol, którego podanie poprzedzone było tym samym zapachem wykazywały większą wydajność lokomotoryczną niż te u których piątego dnia eksperymentu przed podaniem alkoholu zmieniono zapach i pszczoły nie miały możliwość skojarzyć go z podaniem alkoholu. Ta część badań pokazuje, że organizm jest w stanie przygotować się na ujemne skutki działania różnych substancji, jeśli ich podawanie skorelowane jest z takimi samymi zdarzeniami. Wykorzystana w tych badaniach metoda warunkowania zwierząt była dosyć prosta i polegała na umieszczaniu pszczół na szalkach i eksponowaniu ich na zapach. Niestety nie da się za pomocą tej metody wykonać bardziej wyrafinowanych badań nad uczeniem się u pszczół, w związku z tym aby lepiej poznać metodologię wykorzystywaną w badaniach nad uczeniem się u pszczół odbyłam dwa miesięczne staże we Francji w **Centre de Recherches sur la Cognition Animale in Toulouse** (w 2015 i 2016). Podczas wyjazdu brałam udział w badaniach dotyczących wpływu

emocji na podejmowanie decyzji u pszczoł, których wynikiem było nawiązanie współpracy międzynarodowej oraz nauczenie się metodologii związanej z uczeniem się pszczoł bazującej na PER (ang. Proboscis Extension Reflex) – wyciągnięciu języczka na sygnał skorelowany wcześniej z nagrodą (zazwyczaj cukrem). Nauczoną w czasie wyjazdu metodę wykorzystałam już w kolejnych badaniach, niestety ich wyniki nie zostały jeszcze opublikowane (3 prace wysłane do czasopism z listy filadelfijskiej).

Oprócz dwóch głównych tematów moich zainteresowań, staram się też brać udział w innych badaniach z zakresu ekologii i biologii ewolucyjnej współpracując z innymi naukowcami. Efektem tego są trzy prace dość mocno różniące się pomiędzy sobą tematyką. W pierwszej z tych prac pt. **„Effect of the internet commerce modes of invasive alien species” (P3)** pokazaliśmy, powszechna dostępność do Internetu i sklepów internetowych na całym świecie może przyczyniać się do szybszego rozprzestrzeniania się inwazyjnych gatunków roślin. Przez Internet ludzie mogą zakupić nasiona lub sadzonki na znacznie dalsze odległości, co w przypadku sprzedaży tradycyjnej byłoby znacznie ograniczone. W kolejnej pracy pt. **„Secretions of mandibular glands are not involved in the elicitation of rescue behaviour in Formica cinerea ants” (P8)**, sprawdzaliśmy czy gruczoł żuwaczkowy u mrówek produkuje sygnał wzywający do pomocy inne osobniki. Przesłanki do postawienia takiej hipotezy pochodziły ze wcześniejszych badań nad zachowaniami ratunkowymi u mrówek, w których opisywano, że osobniki, które wpadają w tarapaty poruszają swoimi żuwaczkami, co mogło powodować wydzielanie feromonów. Nasze wyniki nie potwierdziły jednak tej hipotezy, a sprawa produkcji feromonów rekrutujących inne osobniki do pomocy wciąż pozostaje sprawą otwartą. Ostatnia praca pt. **„Ecological stoichiometry of the honeybee: Pollen diversity and adequate species composition are needed to mitigate limitations imposed on the growth and development of bees by pollen quality” (P9)** dotyczy diety pszczoły miodnej, a bardziej precyzyjnie zapotrzebowania na różne pierwiastki w diecie larw i dostępności tych pierwiastków w przyrodzie. Oprócz konkretnych opisów ile i jakich pierwiastków potrzeba do zdrowego rozwoju różnych osobników w rodzinie pszczoły miodnej, wielkim atutem tej pracy jest wskazanie, że monokultury roślinne nie są w stanie dostarczyć skompensowanej diety, potrzebnej do zdrowego rozwoju rodziny pszczelej. W świetle pokazujących się w ostatnich latach informacji naukowych związanych ze spadkiem liczebności i różnorodności pszczoł, praca ta dostarcza ważną informację, którą można wykorzystać projektując różne zabiegi ochroniarskie.

Czas po doktoracie wykorzystałam także na rozwój swoich umiejętności. Brałam udział w różnych kursach i szkoleniach a zdobyta wiedza pozwoliła mi lepszą organizację i warsztat pracy. Były to między innymi organizowane przez Fundację na rzecz Nauki Polskiej kursy „Lab Team Management Course” i „Social Media & Web 2.0 Communication Skills Workshop” (oba kursy odbywały się w języku angielskim) oraz organizowane przez Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN warsztaty “Biological roots of prosociality and rescue behaviour” w Mikołajkach. Brałam także udział w Third European Bee Course na Malcie oraz ukończyłam „Praktyczny kurs fotografii” w Krakowskiej Akademii Fotografii. Aktywnie uczestniczyłam też w wielu konferencjach ogólnopolskich i międzynarodowych wygłaszając 10 referatów oraz przedstawiając 2 postery. Byłam także jednym z organizatorów 7th Central European Workshop of Myrmecology 2017.

Podsumowując mój okres po doktoracie: moje badania zostały sfinansowane z różnych źródeł zewnętrznych. Byłam lub nadal jestem kierownikiem trzech grantów, jeden finansowany przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego oraz dwóch finansowanych przez Narodowe Centrum Nauki. Byłam głównym wykonawcą w jednym grantie finansowanym przez Narodowe Centrum Nauki. Jestem autorem i współautorem 14 prac opublikowanych w czasopiśmie z listy filadelfijskiej (włączając 5 prac stanowiących osiągnięcie naukowe). Moje prace cytowane były 109 razy, Index Hirscha wynosi 6 a sumaryczny Impact factor $IF_{\text{sumaryczny}} = 52,849$. Przez cały okres po obronie mojej pracy doktorskiej byłam zatrudniona na pełen etat naukowy na stanowisku asystenta naukowego w ramach różnych projektów, jednak ze względu na taki charakter zatrudnienia nie mogłam sprawować opieki nad magistrantami oraz prowadzić zajęć dydaktycznych dla studentów. Pomimo tego sprawowałam merytoryczną opiekę podczas eksperymentów nad kilkorgiem magistrantów i doktorantów, co udokumentowane jest wspólnymi publikacjami. Dwoje z doktorantów Pan Krzysztof Miler i Pani Wiktoria Rojek miało/ma zatrudnienie w ramach moich projektów badawczych. Jestem także oficjalnie promotorem pomocniczym pracy doktorskiej Pani Wiktorii Rojek. Chcę też podkreślić, że moje badania zostały kilkakrotnie zauważone przez media co skutkowało pojawieniem się popularnonaukowych doniesień, zarówno w języku polskim jak i angielskim (Punkt III (I1 i I2) w wykazie dorobku) oraz brałam udział w Nocy Biologów i Nocy Naukowców. Do tej pory byłam recenzentem 14 publikacji w 8 czasopiśmie a pod koniec 2018 roku zostałam przyjęta do grupy eksperckiej Fundacji na Rzecz Nauki Polskiej.

c) plany na przyszłość

W najbliższym czasie planuję kontynuować moje badania nad biologią rebelianckich robotnic w ramach grantu Opus 12, którego jestem kierownikiem (do lipca 2020 roku). Chciałabym też rozszerzyć moje badania związane z możliwościami kognitywnymi u pszczół, w szczególności skupić się na badaniach dotyczących wpływu emocji na kondycję zdrowotną zwierząt, wykorzystując jako modelowy organizm dobrze poznaną mi pszczołę miodną. Aktualnie, jestem w trakcie pisania wniosku o grant - Uwertura, finansowanego przez NCN, na wyjazd do ośrodków naukowych, które są beneficjentem grantów ERC. Jeżeli mój wniosek zostanie zaakceptowany do finansowania, kolejnym krokiem będzie półroczny staż na Royal Holloway, University of London, a następnie będę składała wniosek o finansowanie moich badań do komisji Europejskiej.



Kraków, dnia 29.01.2019

Dr Karolina Kuszewska

- Amdam G V, Aase ATO, Seehuus S-C, et al (2005) Social reversal of immunosenescence in honey bee workers. *Exp Gerontol* 40:939–47. doi: 10.1016/j.exger.2005.08.004
- Chapman NC, Beekman M, Oldroyd BP (2010) Worker reproductive parasitism and drift in the western honeybee *Apis mellifera*. *Behav Ecol Sociobiol* 64:419–427. doi: 10.1007/s00265-009-0858-7
- Gordon D (1996) The organisation of work in social insects. *Nature* 121–124
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour I-II. *J Theor Biol* 7:1–52
- Hollis KL, Harrsch F a., Nowbahari E (2015) Ants vs. antlions: An insect model for studying the role of learned and hard-wired behavior in coevolution. *Learn Motiv* 50:68–82. doi: 10.1016/j.lmot.2014.11.003
- Hrassnigg N, Crailsheim K (1998) Adaptation of hypopharyngeal gland development to the brood status of honeybee (*Apis mellifera* L.) colonies. *J Insect Physiol* 44:929–939. doi: 10.1016/S0022-1910(98)00058-4
- Jeanne R (1986) The evolution of the organization of work in social insects. *Monit Zool Ital* 20:119–133
- Kuszewska K, Woyciechowski M (2013) Reversion in honeybee, *Apis mellifera*, workers with different life expectancies. *Anim Behav* 85:247–253. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.10.033
- Moroń D, Lenda M, Skórka P, Woyciechowski M (2012) Short-Lived Ants Take Greater Risks during Food Collection. *Am Nat* 180:744–750. doi: 10.1086/668009
- Moroń D, Witek M, Woyciechowski M (2008) Division of labour among workers with different life expectancy in the ant *Myrmica scabrinodis*. *Anim Behav* 75:345–350. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.06.005
- Oster GF, Wilson EO (1978) *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Page Jr RE, Peng CY (2001) Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L. 36:
- Page RE, Robinson GE (1994) Reproductive competition in queenless honey bee colonies (*Apis mellifera* L.). *Behav Ecol Sociobiol* 35:99–107. doi: 10.1007/BF00171499
- Robinson G (1992) Regulation Of Division Of Labor In Insect Societies. *Annu Rev Entomol* 37:637–665. doi: 10.1146/annurev.ento.37.1.637
- Schmid-Hempel P (1990) Reproductive competition and the evolution of work load in social insects. *Am Nat* 135:501–526
- Seeley TD (1978) Life history strategy of the honey bee, *Apis mellifera*. *Oecologia* 32:109–118
- Tofilski A (2009) Shorter-lived workers start foraging earlier. *Insectes Soc* 56:359–366. doi: 10.1007/s00040-009-0031-3

- Tofilski A (2002) Influence of age polyethism on longevity of workers in social insects. *Behav Ecol Sociobiol* 51:234–237. doi: 10.1007/s00265-001-0429-z
- Winston M (1987) *The biology of honeybee*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Woyciechowski M, Kozłowski J (1998) Division of labor by division of risk according to worker life expectancy in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 29:109–205
- Woyciechowski M, Kuszewska K (2012) Swarming generates rebel workers in honeybees. *Curr Biol* 22:707–711. doi: 10.1016/j.cub.2012.02.063
- Woyciechowski M, Moroń D (2009) Life expectancy and onset of foraging in the honeybee (*Apis mellifera*). *Insectes Soc* 56:193–201. doi: 10.1007/s00040-009-0012-6
- Yagound B, Duncan M, Chapman NC, Oldroyd BP (2017) Subfamily-dependent alternative reproductive strategies in worker honey bees. *Mol Ecol* 38:42–49. doi: 10.1111/mec.14417