

Załącznik 2

AUTOREFERAT

Szymon M. Drobnia
Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytet Jagielloński

Kraków, 20/04/2019

1. Imię i nazwisko: Szymon Drobnia

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe

2012: Doktor nauk biologicznych, na podstawie pracy „*Genetic correlations and evolutionary potential of quantitative traits in the blue tit*”; promotor pracy: prof. dr hab. Mariusz Cichoń, Instytut Nauk o Środowisku, Zespół Ekologii Populacji, Uniwersytet Jagielloński.

2008: Magister studiów matematyczno-przyrodniczych, specjalność biologia, na podstawie pracy: „*Zależna od płci odziedziczalność odpowiedzi immunologicznej u sikory modrej (Cyanistes caeruleus)*”; promotor pracy: prof. dr hab. Mariusz Cichoń, Instytut Nauk o Środowisku, Zespół Ekologii Populacji, Uniwersytet Jagielloński.

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych.

1/06/2019 – 31/03/2022 – *research fellow* na Uniwersytecie Nowej Południowej Walii (Australia), w ramach projektu DECRA (*Discovery Early Career Researcher Award*), w zespole prof. Shinichiego Nakagawy

1/09/2016 – 30/08/2017 – *research fellow/post-doc* na Uniwersytecie w Uppsali (Szwecja) w Zakładzie Ekologii Zwierząt, w zespole badawczym prof. Larsa Gustafssona (staż badawczy w ramach projektu VISBY Fellowship Instytutu Szwedzkiego)

1/05/2015 – obecnie – asystent a następnie adiunkt naukowy na Uniwersytecie Jagiellońskim, Instytut Nauk o Środowisku (z okresem urlopu naukowego na staż na Uniwersytecie w Uppsali)

1/10/2013 – 30/04/2015 – *research fellow/post-doc* na Uniwersytecie w Zurychu (Szwajcaria) w zespole badawczym prof. Michaela Griessera (Muzeum i Instytut Antropologii, Pracownia Biologii Ptaków)

1/10/2012 – 31/12/2014 – asystent naukowy na Uniwersytecie Jagiellońskim w Instytucie Nauk o Środowisku, w ramach projektu SET (Society-Environment-Technology realizowanego przez UJ)

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

- a. Na osiągnięcie naukowe pt. „**Efekty rodzicielskie w ekologicznej i filogenetycznej skali czasowej**” składają się 4 prace badawcze wymienione poniżej wraz z ich danymi bibliometrycznymi oraz opisem mojego wkładu autorskiego w każdą z nich. Łączny *impact factor* tych prac wynosi **26.8**, a łączna punktacja w listy czasopism punktowanych MNiSW to **165**.
- b. Autorzy, tytuły publikacji, rok wydania i nazwa wydawnictwa, oraz dane bibliometryczne (cytacje za Google Scholar, dostęp 9/04/2019).

(I) Drobnia, SM; Dubiec A; Gustafsson L; Cichoń M. 2015. Maternal Age-Related Depletion of Offspring Genetic Variance in Immune Response to Phytohaemagglutinin in the Blue Tit (Cyanistes caeruleus). Evolutionary Biology 42(1): 88-98. IF: 2.8. Cytacje: 2. Punkty MNiSW: 30. Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na sformułowaniu hipotezy badawczej i wykorzystaniu do jej analizy istniejącego długoterminowego zestawu danych; opracowaniu strategii analizy statystycznej z wykorzystaniem tzw. *animal model*, przeanalizowaniu danych i napisaniu samego maszynopisu oraz jego rewizji po uzyskaniu recenzji z czasopisma. Mój wkład szacuję na 60%.

(II) Drobniak, SM; Wagner G; Mourocq E; Griesser M. 2016. *Family living: an overlooked but pivotal social to understand the evolution of cooperative breeding*. Behavioral Ecology 26 (3): 805-811. IF: 3.1. Cytacje: 30. Punkty MNiSW: 35.

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na sformułowaniu oryginalnej hipotezy wiążącej cechy historii życia z tendencją do przedłużonej asocjacji młodych z rodzicami w okresie po osiągnięciu niezależności pokarmowej, wykorzystaniu tej hipotezy do stworzenia modelu matematycznego opisywanej zależności i wykorzystanie tego modelu do przeprowadzenia klasyfikacji systemów społecznych gatunków ptaków na podstawie dostępnych danych fenotypowych. Moim wkładem było również napisanie samego maszynopisu i jego rewizja po recenzjach. **Swój wkład oceniam na 75%.**

(III) Griesser M; Drobniak SM; Nakagawa S; Botero C. 2017. *Family-living sets the stage for cooperative breeding and ecological resilience in birds*. PLoS Biology 15 (6): e2000483. IF: 9.2. Cytacje: 23. Punkty MNiSW: 50.

Mój wkład w ten artykuł obejmował: udział w sformułowaniu wstępnej hipotezy badawczej oraz stworzenie zestawu modeli filogenetycznych potencjalnie opisujących proces ewolucji kooperacji u ptaków; walidacja bazy danych porównawczych; napisanie autorskiego algorytmu przeprowadzającego analizę danych porównawczych z użyciem wielomianowego liniowego modelu mieszanego oraz odtwarzającego ewolucję systemów społecznych u ptaków metodą continuous Markov chain Monte Carlo; wykonanie samych analiz na klastrze obliczeniowym; udział w pisaniu pierwszej wersji maszynopisu i jego rewizji po recenzjach. **Swój wkład oceniam na 50%.**

(IV) Podmokła E; Drobniak SM; Rutkowska J. 2018. *Chicken or egg? Outcomes of experimental manipulations of maternally transmitted hormones depend on administration method—a meta-analysis*. Biological Reviews 93 (3), 1499-1517. IF: 11.7. Cytacje: 5. Punkty MNiSW: 50.

Mój wkład w powstanie tego artykułu polegał na sformułowaniu oryginalnego pytania badawczego, rewizji przygotowanej bazy danych zebranych z opublikowanych prac badawczych, sformułowaniu modelu meta-analitycznego, przeprowadzeniu samej analizy statystycznej danych oraz udziale w pisaniu maszynopisu, jego rewizji i ostatecznym formatowaniu. **Swój wkład oceniam na 40%.**

c. Omówienie celu naukowego w/w prac wraz z opisem uzyskanych wyników.

Wstęp

Efekty rodzicielskie są jednym z najbardziej płodnych i intensywnie badanych tematów w biologii ewolucyjnej. Ich znaczenie początkowo nie było doceniane – sprowadzono je do roli modyfikatorów zmienności fenotypowej generowanej przede wszystkim przez efekty genetyczne oraz wariację środowiskową. Znajdowało to odzwierciedlenie w sposobie traktowania czynnika rodzica w ilościowych badaniach genetycznych: bardzo często był traktowany jak niuans, jego wpływ niejednokrotnie marginalizowano, a przy braku mocy statystycznej potrzebnej do wykrycia określonych efektów (np. brak wystarczającej replikacji na poziomie ID rodzica) po prostu usuwano z analizy (Mousseau i Fox 1998). Obecnie wiemy, że efekty rodzicielskie mają ogromne znaczenie w kształtowaniu fenotypów osobników w populacji: (a) efekty rodzicielskie mogą mieć istotne, znaczne komponenty genetyczne – co oznacza, że mogą wchodzić w kowariancję z addytywnymi efektami genów danego osobnika i podlegać działaniu ewolucji podobnie jak w geny samego osobnika, odpowiedzialne za jego cechy fenotypowe; (b) efekty rodzicielskie są wrażliwe na czynniki środowiska i tym samym mogą stanowić istotny komponent plastyczności fenotypowej/interakcji genotypu osobnika ze środowiskiem; (c) efekty rodzicielskie mogą działać w bardzo wielu skalach czasowych i fizjologicznych, przez co ich wpływ może modulować szereg procesów, od

bezpośredniego wpływu na fizjologię rozwijającego się osobnika po rozciągnięty w czasie behawioralny wpływ na decyzje osobnika istotne dla jego dostosowania.

Co ciekawe, większość uwagi badaczy do tej pory skupiała się na matczynych efektach rodzicielskich, czyli przyczynowych relacjach między fenotypem matki a fenotypem potomstwa. Wynikało to przede wszystkim z bezpośredniego mechanistycznego związku fizjologii samicy i jej potomstwa, wynikającego z istnienia szeregu mechanizmów poprzez które samica może wpłynąć na rozwój określonych cech w swoim potomstwie. Ma to miejsce zarówno u organizmów jajorodnych (gdzie efekt taki można osiągnąć poprzez depozycję określonych substancji, np. hormonów, przeciwciał, antyoksydantów, specyficznych rodzajów mRNA i microRNA w jajach) jak i żyworodnych (poprzez modyfikacje środowiska, w którym rozwija się embrion). Efekty takie są dobrze udokumentowane – choć w dalszym ciągu stosunkowo słabo rozumiemy pełny mechanizm ich działania. Znacznie słabiej poznane – mimo swojego fundamentalnego znaczenia – są efekty rodzicielskie nie ograniczone do fizjologicznych efektów matczynych. Efekty ojcowskie – oraz ogólnie rzecz ujmując efekty rodzicielskie – stanowią wraz z efektami matczynymi ogromną klasę genetycznych efektów wynikających z istnienia określonych rodzajów interakcji pomiędzy różnymi organizmami (innymi słowy mówiąc – są to efekty genów przenoszonych przez innego osobnika, działające addytywnie/synergistycznie/antagonistycznie wraz z efektami genów konkretnego osobnika). Działanie takich efektów rodzicielskich wydaje się być niezwykle istotne, ponieważ potencjalnie rozciąga się ono w czasie znacznie poza okres typowo rozważany jako „okno czasowe” właściwe dla działania efektów matczynych (obecnie często określanym jako embrionalne lub wczesne efekty matczyne) (Hadfield 2016).

Rosnące znaczenie interakcji socjalnych między rodzicami i ich potomkami zwróciło uwagę biologów ewolucyjnych na potencjalnie fundamentalne znaczenie takich efektów rodzicielskich w ewolucji zachowań powszechnie postrzeganych jako trudne do wyjaśnienia i nieintuicyjne. Kluczowym przykładem jest tutaj tzw. kooperacja reprodukcyjna. Ułtymatywne przyczyny jej ewolucji – a dokładnie rzecz biorąc warunki brzegowe zapewniające ewolucyjną stabilność takiej kooperacji (czyli poświęcenia całości lub części własnego sukcesu reprodukcyjnego na rzecz innych osobników w populacji) – zostały dobrze opisane i matematycznie uzasadnione przez W.D. Hamiltona w jego modelu doboru krewniaczego (Hamilton 1964). To, czego wciąż nie rozumiemy to zestaw proksymatycznych czynników ekologicznych i fizjologicznych, który mógłby wprowadzić populację na ścieżkę ewolucji, na której mogłyby one skorzystać z korzyści przewidywanych przez modele doboru krewniaczego (płynących z kooperacji reprodukcyjnej). Okazuje się, że właśnie efekty rodzicielskie – w szerokim znaczeniu, obejmujące określone typy socjalnych interakcji między rodzicami i ich potomstwem, odgrywają tutaj kluczową rolę.

W pracach składających się na moje dzieło habilitacyjne przechodzę od poziomu osobnika w ekologicznej skali czasu, pokazując dość nietypowy oraz wcześniej nieopisany typ efektów rodzicielskich – do skali filogenetycznej zastosowanej do szerokiej definicji efektów rodzicielskich. Prace, które prezentuję można potraktować parami – jeden zestaw (**artykuły I i III**) stanowią formalne analizy konkretnych scenariuszy eko-ewolucyjnych, z kolei zestaw drugi (**prace II i IV**) stanowią ich metodologiczne uzupełnienie, pokazujące nowe typy narzędzi i spojrzeń na tematykę efektów rodzicielskich w dwóch skalach czasowych.

Podsumowanie poszczególnych prac

W **ARTYKULE I** (*Maternal Age-Related Depletion of Offspring Genetic Variance in Immune Response to Phytohaemagglutinin in the Blue Tit (Cyanistes caeruleus)*) wykorzystałem

oryginalny układ eksperymentalny stworzony w dzikiej populacji sikory modrej na wyspie Gotlandii. W układzie tym lęgi sikory modrej zostały dobrane w pary tak, aby w każdej parze był lęg samicy młodej (jednorocznej) oraz starszej (2-letniej lub starszej). W obrębie każdej pary dokonano *cross-fosteringu*, czyli częściowej (ok. 1/2 lęgu) wymiany piskląt pomiędzy gniazdami. Zabieg taki pozwala na rozdzielenie środowiskowych i genetycznych komponent zmienności genetycznej. Dodatkowo, dzięki szczegółowym danym na temat genetycznych pokrewieństw między osobnikami w populacji możliwe było wykorzystanie tej informacji i uwzględnienie jej w analizie typu „*animal model*”, pozwalającej na precyzyjne oszacowanie addytywnej zmienności genetycznej w badanych cechach. Praca koncentrowała się na cechach fizjologicznych: komórkowej reakcji nadwrażliwości na fitohemaglutyninę (PHA; roślinny, niepatogenny antygen stosowany do eksperymentalnego wywoływania komórkowej odpowiedzi immunologicznej) oraz ciężarze ciała (który u ptaków jest traktowany jako parametr w przybliżeniu kwantyfikujący ogólną kondycję osobnika).

Analiza danych wykazała, że wiek genetycznej matki (ale już nie wiek samicy wychowującej pisklęta, czyli matki przybranej) stanowi czynnik modulujący ekspresję zmienności genetycznej potomstwa. Addytywna zmienność genetyczna cechy, jaką jest reakcja nadwrażliwości na PHA, była niższa u genetycznego potomstwa samic starszych. Wzorec taki po raz pierwszy został wykazany w tego typu analizie – przed moją pracą w literaturze istniała jeszcze tylko jedna praca wiążąca zmienność genetyczną w potomstwie z wiekiem matki. Analizowany efekt nie wynikał z istnienia zależnej od wieku matki zmienności między gniazdami wychowywania (czyli pomiędzy przybranymi matkami, do których trafiały niektóre pisklęta w czasie *cross-fosteringu*), ani z zależności od wieku zmienności środowiskowej niezależnej od gniazd wychowywania. Jest to więc pierwszy przykład, w którym eksperymentalnie wykazano istnienie kowariancji genetycznej między istotną cechą fizjologiczną matki (jej wiek) a ekspresją zmienności genetycznej w potomstwie. Najprostszym wyjaśnieniem byłaby tutaj selekcja genów zachodząca u matek pomiędzy pierwszą i kolejnymi klasami wieku i doprowadzająca do redukcji poziomu zmienności genetycznej. Nie jest to jednak jedyne wyjaśnienie – z ewolucyjnego punktu widzenia efekty matczyne wchodzące w kowariancję z addytywnymi efektami genetycznymi w potomstwie również mogą mieć duże znaczenie w generowaniu tego efektu. Co najciekawsze – taki wzorec mógłby być ewolucyjnie korzystny: matki młode rozmnażają się z reguły później niż matki starsze i są znacznie mniej konkurencyjne, co z kolei może wystawiać ich potomstwo na bardziej nieprzewidywalne, bardziej stresujące warunki środowiskowe. Większa zmienność genetyczna takiego potomstwa byłaby więc atutem i pozwalała na lepsze wykorzystanie zwiększonej zmienności środowiska rozrodu – innymi słowy, taki efekt matczyny stanowiłby bufor zastanych, bardziej nieprzewidywalnych warunków środowiska.

Jednym z podstawowych sposobów, w jakie matki wpływają na cechy swojego potomstwa, jest depozycja w środowisku rozwijającego się embrionu substancji wpływających na fizjologię osobnika, np. hormonów. W **ARTYKULE IV** (*Chicken or egg? Outcomes of experimental manipulations of maternally transmitted hormones depend on administration method—a meta-analysis*) temat ten został zbadany od strony metodologicznej poprzez przeglądową, porównawczą analizę prac wykorzystujących eksperymentalną manipulację hormonami steroidowymi w jajach/składających jaja samicach. Jest to jedno z podstawowych narzędzi służących do badania efektów matczynych i generujących je mechanizmów. Jedną z najbardziej zaskakujących cech tego podejścia jest jednak ogromna heterogeniczność uzyskiwanych wyników (stopnia wpływu matczynych hormonów na fenotyp potomstwa), nawet w obrębie tych samych/podobnych analizowanych cech potomstwa.

Opisywana meta-analiza obejmowała ponad 100 prac i ponad 1000 indywidualnych wielkości efektów, i dotyczyła analiz stosujących eksperymentalną manipulację poziomem dwóch hormonów

steroidowych (testosteronu – wraz z pokrewnym androstendionem – i kortykosteronu) w jajach. Innowacją zastosowaną w analizie była statystyczna korekta jej wyników na dodatkowe, wcześniej nie uwzględniane w meta-analizach źródła statystycznej zależności obserwacji od siebie, takie jak współdzielona przez kilka wielkości efektów w danej pracy grupa kontrolna (korekta ta została osiągnięta przez manualne zaprojektowanie i uwzględnienie w modelu zmodyfikowanej macierzy (ko)wariancji próbkowania poszczególnych wielkości efektów).

Meta-analiza wykazała, że jedyną grupą manipulacji realnie średnio wpływającą na fenotyp potomstwa są manipulacje jajami (wstrzykiwanie hormonów samicom składającym jaja miało marginalny efekt); istotny średni efekt zanotowano jedynie dla manipulacji androgenami. Niemniej jednak, nawet w przypadku manipulacji matkami oraz manipulacji z użyciem kortykosteronu, wykazaliśmy ogromną heterogeniczność publikowanych oszacowań. Częściowo można wyjaśnić ją różnorodnością badanych cech – z drugiej strony takie czynniki jak okres rozwoju embrionalnego w momencie podania hormonu, medium podania hormonu (woda vs. olej vs. różne inne rozpuszczalniki) czy objętość podanego hormonu nie miały żadnego wpływu na obserwowaną heterogeniczność. W poszukiwaniu jej dalszych źródeł praca wykazała, że brak konsekwencji co do stężenia podawanego hormonu (oraz jego relacji do fizjologicznie obserwowanych stężeń u danego gatunku) stanowiła największy problem. Ogromna większość prac, która dokumentowały nie tylko eksperymentalnie uzyskiwane stężenia hormonów, ale też fizjologiczne („dzikie”) ich wartości, jasno wskazywała, że używane w takich analizach koncentracje wielokrotnie (czasami o kilkadziesiąt lub kilkaset odchyleń standardowych naturalnej zmienności) przekraczały fizjologiczne poziomy hormonów stwierdzane w jajach ptaków. Innymi słowy – większość badań zdaje się stosować nie tyle biologicznie realistyczne co farmakologiczne dawki hormonów – wyraźnie osłabiając biologiczne wnioski wyciągane z takich eksperymentów, zwiększając i tak dużą heterogeniczność w obserwowanych siłach efektów takich manipulacji.

Kolejne dwie prace rozważają rolę efektów rodzicielskich na wyższym, ekologicznym i filogenetycznym poziomie. Motywacją, jaka za nimi stała, była chęć wyjaśnienia ewolucji stosunkowo rozpowszechnionego u ptaków – i jednocześnie bardzo słabo poznane systemu socjalno-rozrodczego, jakim jest kooperacja reprodukcyjna. W systemie takim niektóre osobniki opóźniają swój własny rozród (lub całkowicie się go nie podejmują) pomagając jednocześnie innym, spokrewnionym osobnikom w populacji w wychowywaniu ich potomstwa. Na gruncie hipotezy doboru krewniaczego zachowanie takie można wyjaśnić korzystając z tzw. dostosowania włącznego, które sumuje dostosowanie uzyskiwane poprzez pozostawienie własnego potomstwa, oraz dostosowanie uzyskiwane przez osobniki spokrewnione (będące nosicielami genów częściowo identycznych z genami osobnika pomagającego) również pozostawiające potomstwo. Do niedawna nie było jednak wiadomo jakie czynniki ekologiczne oraz cechy historii życia predysponują dany gatunek/populację do wejścia na drogę ewolucyjną wykorzystującą dobór krewniaczy. Częściowo wynikało to z zaniedbania w całej analizie roli efektów rodzicielskich.

W ARTYKULE II (*Family living: an overlooked but pivotal social system to understand the evolution of cooperative breeding*) podjąłem próbę rozwiązania tej zagadki poprzez zmianę przyjętych definicji i podziałów. Tradycyjnie, opisując ewolucję kooperacji u ptaków, stosowano ich podział na gatunki kooperujące oraz tzw. samotnicze, gdzie za reprodukcję i wychowanie potomstwa odpowiada tylko para rodziców. Wzorzec ten pomijał jednak jedną ważną grupę gatunków (domyślnie włączaną dotąd do „samotniczych”) – tzw. gatunki rodzinne. U tych gatunków młode z danego pokolenia, po osiągnięciu niezależności pokarmowej, nie odchodzą od rodziców, ale przez pewien czas pozostają w ich pobliżu tworząc zwartą grupę rodzinną. Nie dochodzi w takiej grupie do kooperacji rozrodczej

(młode nie pomagają swoim rodzicom/rodzeństwu w wychowywaniu potomstwa), ale jednocześnie w oczywisty sposób korzystają na takiej formie „efektu rodzicielskiego” mając dostęp do zasobów swoich rodziców (pokarmowych, intelektualnych – np. w formie doświadczenia osobników starszych, czy po prostu socjalnych – np. w formie efektywniejszej obrony stada przed drapieżnikami). Problemem tego systemu było jasne jego oddzielenie od gatunków „samotniczych” – okres takie życia rodzinnego może być bardzo różny (od kilkunastu dni po uzyskaniu przez młode niezależności pokarmowej, do nawet 4 lat). Wyzwaniem było więc wyznaczenie progu czasowego, który pozwalałby dany gatunek uznać za wystarczająco „rodzinny”, a nie samotniczy.

Zagadnienie to rozwiązałem za pomocą analizy porównawczej, wykorzystującej symulacyjne przeszukiwanie przestrzeni opisującej związek między ogólną inwestycją reprodukcyjną danego gatunku a udokumentowanym dla niego okresem życia rodzinnego. Mój model wykazał, że gatunki o okresie życia rodzinnego równym lub dłuższym od 50 dni istotnie różnią się pod kątem historii życia (wystandaryzowany roczny sukces reprodukcyjny, liczony jako sumaryczny sukces produkcji jaj w danym roku kalendarzowym podzielony przez sumaryczną masę wyprodukowanych jaj (Sibly et al. 2012), od gatunków samotniczych. Model brał pod uwagę wiele czynników mogących potencjalnie zaburzać wynik lub pozwalać interpretować go jako artefakt (m.in. pokrewieństwa filogenetyczne między osobnikami, różnice w wielkości próby dla każdej z wyodrębnionych grup – samotnicze vs. żyjące rodzinnie, trend liniowy obserwowany pomiędzy analizowanym „czasem życia rodzinnego” o parametrami historii życia brany pod uwagę w modelu).

Dodatkowym czynnikiem wspierającym zaobserwowany wzorec jest fakt, że próg 50 dni odpowiada niemalże dokładnie wzorcowi sezonowemu na obydwu półkulach geograficznych Ziemi. Innymi słowy mówiąc – za wykazujące rodzinny system socjalny zostają uznane tylko te ptaki, których okres życia rodzinnego wkracza w jesienno-zimowy czas w sezonie, charakteryzujący się bardziej nieprzewidywalnymi warunkami środowiskowymi. Zgadza się to z moją hipotezą, że podstawowym powodem wykształcenia systemu rodzinnego było radzenie sobie z nieprzewidywalnymi warunkami środowiskowymi.

Motyw ten – oraz sam stworzony w w/w pracy podział na 3 grupy socjalne (gatunki samotnicze, rodzinne oraz kooperujące) wykorzystałem w **ARTYKULE III** (*Family-living sets the stage for cooperative breeding and ecological resilience in birds*). Rozwija on ideę „przedłużonego efektu rodzicielskiego” w postaci wydłużonej asocjacji potomstwa ze swoimi rodzicami i rodzeństwem, i wykorzystuję ją do wyjaśnienia ewolucji kooperacji rozrodczej u ptaków. Jak się okazuje, dotychczas stosowany podział (na ptaki samotnicze vs. kooperujące) pomijał tę istotną, rodzinną stronę zachowań socjalnych ptaków. Uzyskiwane z takiej prostszej kategoryzacji wyniki rekonstrukcji ewolucji kooperacji u ptaków były niejednoznaczne, obarczone dużym błędem i często – na przestrzeni wielu konkurencyjnych prac – bardzo niespójne (Rubenstein i Lovette 2007; Cornwallis et al. 2010). Moja praca rozszerzyła dotychczasowe modele filogenetyczne rozwijając binarny podział (samotnicze vs. kooperujące) o trzecią, kluczową grupę ptaków. Okazuje się, że rodzinny system socjalny jest centralnym elementem ciągu przejść ewolucyjnych od gatunków samotniczych do kooperujących. Jedynym modelem filogenetycznym, jaki ma statystyczne wsparcie w przypadku ptaków jest model zakładający ewolucję kooperacji rozrodczej z samotniczego sposobu rozrodu poprzez niezbędny etap życia rodzinnego. Dlaczego jednak życie rodzinne jest tak kluczowe i centralne?

Jak wykazał filogenetyczny model wielomianowy analizujący wszystkie 3 systemy socjalne ptaków w powiązaniu z szeregiem zmiennych ekologicznych, klimatycznych i cech historii życia –

rodzinny styl życia ma jedną istotną cechę: stanowi bufor nieprzewidywalnego środowiska. Rodzinny system socjalny jest wyjątkowo częsty u gatunków zamieszkujących sezonowe, produktywne środowiska. Jest to dość oczywiste – grupy rodzinne stanowią magazyn „wiedzy środowiskowej” pozwalającej lepiej radzić sobie z sezonowymi zmianami środowiska. Mój model wykazał, że następcza ewolucja kooperacji wynikała z konieczności poradzenia sobie ze zwiększonymi poziomami środowiskowej nieprzewidywalności środowiska: w takich warunkach grupa rodzinna stanowiła bufor dla niekorzystnej zmienności środowiska (Cornwallis et al. 2017), a kooperacja rozrodcza ewoluowała jako następstwo tego mechanizmu buforującego. Można więc powiedzieć, że kooperacja reprodukcyjna jest w prostej linii produktem rozszerzonego zestawu socjalnych efektów rodzicielskich.

Literatura

Cornwallis CK, Botero CA, Rubenstein DR, Downing PA, West SA, Griffin AS. 2017. Cooperation facilitates the colonization of harsh environments. *Nature Ecology & Evolution* 1:0057.

Cornwallis CK, West SA, Davis SE, Griffin AS. 2010. Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies. *Nature* 466: 969-972.

Hadfield JD. 2016. The quantitative genetic theory of parental care. In: *The Evolution of parental care*. Oxford University Press.

Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 17-52.

Mousseau TA, Fox CW. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 403-407.

Rubenstein DR, Lovette IJ. 2007. Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. *Current Biology* 17: 1414-1419.

Sibly RM, Witt CC, Wright N, Venditti C, Jetz W, Brown JH. 2012. Energetics, lifestyle and reproduction in birds. *PNAS* 109: 10937-10941.

5. Omówienie innych osiągnięć naukowych

5.1. Okres przed doktoratem.

Odnosniki do moich publikacji (podkreślone) odnoszą się numerem do pozycji na liście publikacji w Załączniku nr 4 do Wniosku.

Pracę magisterską „Zależna od płci odpowiedź immunologiczna u sikory modrej (*Cyanistes caeruleus*)” obroniłem w 2008 roku. Oparta ona była na danych zebranych w dzikiej populacji sikory modrej na szwedzkiej wyspie Gotlandii, w której pracowałem od 2007 roku. Praca w populacji na Gotlandii była wyjątkowa z wielu względów – dzięki niej zaangażowałem się w duży i długoterminowy projekt badawczy, na którym oparłem swoje późniejsze prace i pomysły prowadzące do doktoratu. W tym samym roku, zaraz po obronieniu pracy magisterskiej, zdałem egzamin na studia doktoranckie w Instytucie Nauk o Środowisku. W ich trakcie kontynuowałem swoje badania nad

genetyką ilościową sikory modrej (m.in. w ramach samodzielnego projektu badawczego MNiSW „*Genetyczne uwarunkowania ewolucji sygnałów płciowych u sikory modrej (Cyanistes caeruleus)*” realizowanego w latach 2010-2013), szczególnie z punktu widzenia ubarwienia tych ptaków i genetyki ewolucyjnej barwnych ornamentów modraszki. Jednocześnie włączyłem się w kilka innych projektów badawczych, które pozwoliły mi znacznie rozszerzyć mój warsztat badawczy, szczególnie w dziedzinie programowania statystycznego w języku R. Z tego okresu pochodzą takie prace jak świetnie cytowana meta-analiza hipotezy „dobrych genów” (Prokop et al. 2012, pozycja 34 na liście w Załączniku 4) oraz ważna praca wskazująca istnienie mechanizmu rozpoznawania pokrewieństwa u zeberki (Arct et al. 2010, pozycja 35).

Moja praca doktorska, zrealizowana pod kierunkiem prof. Mariusza Cichonia, była złożeniem kilku istotnych wyników: trzy jej rozdziały oparte były na danych terenowych zebranych w dzikiej populacji sikory modrej na wyspie Gotlandii. Czwarty rozdział to duża analiza porównawcza opublikowanych oszacowań odziedziczalności oraz korelacji genetycznych w bardzo wielu typach cech fenotypowych. Całość analiz przedstawionych w moim doktoracie dotyczyła korelacji genetycznych pomiędzy cechami fenotypowymi, na różnym poziomie rozwoju fenotypowego osobnika. Rozdział pierwszy oraz drugi („*Sex-specific heritability of cell-mediated immune response in the blue tit nestlings*” oraz “*Lack of genetic link between male and female carotenoid-based plumage colouration in the blue tit*”) analizowały ważne z punktu widzenia dostosowania osobnika cechy fenotypowe: odpowiedź immunologiczną oraz żółte ubarwienie piór u młodych osobników sikory modrej (przed wylotem z gniazda). Analizowałem w nich możliwość „desynchronizacji” zmienności genetycznej w cechach fenotypowych ze względu na płeć. Analiza ta wykazała, że zmienność genetyczna w cechach fizjologicznych (takich jak ciężar ciała czy odpowiedź immunologiczna) znacznie różni się w badanej populacji między samcami i samicami. Może to być wynikiem dużej różnicy we wrażliwości dwóch płci na warunki środowiska (generujące ważną, środowiskową część zmienności każdej cechy fenotypowej). Samce, jako bardziej wrażliwe na zmienne warunki środowiska miała jednocześnie odpowiednio niższą odziedziczalność badanych cech (oraz – co za tym idzie – proporcjonalnie obniżony potencjał ewolucyjny tych cech w odpowiedzi na kierunkowy dobór). Trzeci rozdział doktoratu („*Age-specific heritability of immune response, body mass and tarsus length in the blue tit*”) również analizował wzorce korelacji genetycznych – ale pomiędzy osobnikami z różnych kohort wiekowych populacji, współdzielącymi geny poprzez pokrewieństwo. Układ taki został wygenerowany poprzez eksperymentalną manipulację rozkładem gniazd w populacji posiadających matki w różnym wieku – i pozwolił po raz pierwszy wykazać, że środowisko kohorty z której pochodzi osobnik również stanowi ważny czynnik modyfikujący ekspresję zmienności genetycznej cech istotnych dla dostosowania. Analiza ta stała się przyczynkiem do pogłębionych rozważań dotyczących „środowiska genetycznego matki”, w którym nieuchronnie rozwija się potomstwo i doprowadziła do powstania pracy nr (I) dzieła habilitacyjnego.

Czwarty rozdział mojego doktoratu dotyczył tematu korelacji genetycznych od zupełnie innej strony. Istnieje powszechne przekonanie, że cechy fenotypowe mające niską odziedziczalność będą również miały niskie/nie wykrywalne poziomy korelacji genetycznych z innymi słabo odziedziczalnymi cechami. Postanowiłem zweryfikować to założenie przeprowadzając rozległą analizę porównawczą związku między odziedziczalnością i korelacjami genetycznymi w opublikowanych oszacowaniach tych wielkości. W rozdziale „*No evidence for the positive relationship between genetic correlations and heritabilities*” przeanalizowałem dane z prawie 1000 oryginalnych prac. Moja analiza wykazała, że nie tylko nie ma istotnego związku między publikowanymi oszacowaniami odziedziczalności a odpowiednimi korelacjami genetycznymi, ale też

że wszystkie kombinacje tych parametrów są obserwowane. Poziom zmienności genetycznej nie ogranicza więc siły możliwych korelacji genetycznych ani ich statystycznej wykrywalności.

5.2. Główne tematy badawcze po doktoracie

Okres po doktoracie rozpoczął się moim zatrudnieniem zaraz po obronie doktoratu (koniec roku 2012) w Instytucie Nauk o Środowisku UJ, w ramach finansowanego przez UE projektu SET (*Society-Environment-Technology*). Jako post-doc zatrudniony w tym projekcie kontynuowałem swoje badania oparte na danych z dzikiej populacji sikory modrej na Gotlandii, jednocześnie rozwijając swoją współpracę naukową w kilku innych kierunkach. Zaangażowałem się w badania nad ewolucją kopulacji pozapartnerskich (EPC, *extra-pair copulations*) u ptaków (we współpracy z dr Anetą Arct z UJ), co zaowocowało ważną pracą wskazującą na środowiskową zależność korzyści odnoszonych z kopulacji pozapartnerskich u modraszki (Arct et al. 2013, pozycja 32) oraz ważną meta-analizą wiążącą korzyści z kopulacji pozapartnerskich u ptaków z unikaniem depresji wsobnej (tzw. hipoteza kompatybilnych genów). Meta-analiza ta, dzięki potraktowaniu markerów genetycznych w nowatorski sposób, zrewidowała dotychczasowe poglądy i wskazała, że unikanie inbrodu może być bardzo ważnym mechanizmem napędzającym ewolucję EPC u ptaków (Arct et al. 2015, pozycja 25; Drobnia et al. 2015, pozycja 23).

Swoje prace nad efektami rodzicielskimi i efektami matczynymi w szczególności kontynuowałem dzięki uzyskanemu w 2013 roku grantowi Sonata Narodowego Centrum Nauki („*The influence of steroid hormones on the expression of genetic variance in a wild bird population*”, realizowany w latach 2013-2016). W projekcie tym w nowatorski sposób podszedłem do problemu efektów rodzicielskich opartych na deponowanych w jajach hormonach steroidowych zakładając, że podstawowe ich działanie powinno manifestować się pod kątem poziomów zmienności genetycznej w potomstwie (jak wynika z ARTYKUŁU I mojego dzieła habilitacyjnego). Podstawowym powodem do wysnucia tej hipotezy jest mechanizm działania hormonów steroidowych, które wnikając do jądra komórkowego bezpośrednio modulują ekspresję konkretnych genów. Wyniki tego projektu wskazują, że faktycznie eksperymentalna manipulacja zawartymi w jajach hormonami steroidowymi istotnie wpływa na zmienność genetyczną cech potomstwa sikory modrej – główny maszynopis opisujący te dane jest aktualnie (kwiecień 2019) w recenzji w czasopiśmie *Ecology Letters*.

Tematykę efektów matczynych porusza również współpraca z dr hab. Pauliną Kramarz (UJ), z którą przeprowadziłem kilka eksperymentów genetycznych na chrząszczach z rodzaju *Tribolium*. Jest to unikatowy gatunek, ponieważ pozwala on na stosunkowo łatwe i szybkie manipulacje warunkami środowiskowymi, w których rozwijają się chrząszcza, i jednocześnie na precyzyjne ocenianie ich całozyciowego sukcesu reprodukcyjnego. Stosując tzw. układ izorodzin wykazaliśmy, że efekty rodzicielskie (zarówno matczyne jak i ojcowskie, oraz ich interakcje) odpowiedzialne są za większość obserwowanej zmienności w normach reakcji termicznych tych chrząszczy (kolejnym istotnym źródłem zmienności były nieaddytywne efekty genetyczne, szczególnie wynikające z dominacji) (Małek et al. 2015, pozycja 24; Kramarz et al. 2016, pozycja 15; Czarnołęski et al. 2017, pozycja 11). Wyniki te wskazują, że efekty rodzicielskie mogą stanowić istotne składniki przemian ewolucyjnych zachodzących w organizmach żyjących w zmiennym środowisku (z jakim mamy do czynienia obecnie, w obliczu postępujących zmian klimatycznych).

Plastyczność fenotypowa w odpowiedzi na gradienty warunków środowiskowych była celem innego zestawu analiz, jakie miałem okazję przeprowadzić we współpracy z dr Szymonem Śniegulą z Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie. Przedmiotem naszych badań były tutaj ważki z rodzaju *Lestes*, żyjące w kilku lokalnie zaadaptowanych populacjach rozmieszczonych wzdłuż

północno-południowego gradientu geograficznego. Dzięki serii eksperymentów typu *common-garden*, w których ważki z różnych regionów rozmnażane były w innych niż natywne warunkach udało nam się pokazać, że sezonowa zmienność czasowa warunków napotykanymi na różnych szerokościach geograficznych w istotny sposób ogranicza potencjał ewolucyjny cech (w miarę przesuwania się w stronę populacji północnych), nie ograniczając jednak możliwości genetycznych kowariancji pomiędzy różnymi cechami ilościowymi (Śniegula et al. 2014, pozycja 30; Śniegula et al. 2016, pozycja 19; Śniegula et al. 2018, pozycja 6).

Staż podoktorski na Uniwersytecie w Zürichu. W okresie od końca roku 2013 do połowy roku 2015 zrealizowałem podoktorski staż w grupie prof. Michaela Griessera na Uniwersytecie w Zürichu (Szwajcaria), który stanowił bardzo ważny punkt przełomowy mojej naukowej kariery. W trakcie tego stażu zaangażowałem się w prace nad zupełnie inną grupą zagadnień naukowych, dotyczących ogólnie filogenetycznych analiz porównawczych. Podstawowym celem mojego stażu była analiza modelu testującego szeregi hipotez na temat ewolucji kooperacji reprodukcyjnej u ptaków (efektem tych analiz są prace **II** i **III** mojego habilitacyjnego osiągnięcia naukowego). Poza głównym nurtem dotyczącym analiz ewolucji kooperacji reprodukcyjnej, moja praca na Uniwersytecie w Zürichu pozwoliła mi włączyć się w projekt długoterminowego monitorowania populacji sójki syberyjskiej w szwedzkiej tajdze (jest to modelowy gatunek w badaniach rodzinnych systemów socjalnych; Griesser et al. 2015, pozycja 20; Griesser et al. 2017, pozycja 12), oraz wziąć udział w kilku interesujących meta-analizach porównawczych dotyczących ewolucji cech historii życia (Murocq et al. 2016, pozycja 17, Gudowska et al. 2016, pozycja 18).

Staż podoktorski na Uniwersytecie w Uppsali. W latach 2016-2017 zrealizowałem roczny podoktorski staż w grupie prof. Larsa Gustafssona na Uniwersytecie w Uppsali (Szwecja), który otrzymałem w ramach nagrody VISBY Fellowship Instytutu Szwedzkiego. Stanowił on ważny bodziec do dalszych prac nad danymi długoterminowymi zbieranymi od lat 80-tych XX wieku na Gotlandii, nie tylko w kontekście wcześniej badanej przeze mnie sikory modrej, ale także znacznie dłużej monitorowanej tam muchołówki białoszyjej. Okres stażu poświęciłem na kompilację i konsolidację długoterminowych danych zbieranych na Gotlandii, do wykorzystania ich w rozpoczętym w 2016 roku projekcie Sonata Bis, finansowanym przez Narodowe Centrum Nauki („*Multivariate feather. Quantitative genetics and comparative phylogenetics of bird plumage*”, realizowany w latach 2016-2021).

W/w projekt Sonata Bis poświęcony jest porównawczej analizie spektrofotometrycznych i nanostrukturalnych charakterystyk upierzenia ptaków, zarówno w skali populacyjnej (wykorzystując sikorę modrą, sikorę bogatkę oraz muchołówkę białoszyją jako gatunki modelowe) jak i w skali filogenetycznej (dzięki globalnej bazie danych kolorystycznych około 1000 gatunków ptaków, skompilowanej we współpracy z prof. Peterem Dunnem z University of Wisconsin, USA).

5.3. Plany na przyszłość

Moja praca badawcza w nadchodzących latach koncentrować będzie się na 3 głównych tematach: (i) porównawczej analizie barwnego upierzenia ptaków: chciałbym wykorzystać zebrane dane aby lepiej poznać filogenetyczne zależności wiążące ze sobą różne mechanizmy generowania koloru ptasich piór, w szczególności w kontekście tzw. ubarwienia iryzującego charakterystycznego np. dla kolibrów i papug; (ii) ewolucji kopulacji pozapartnerskich u ptaków i zależności tego rodzaju zachowań od czynników środowiskowych i nieprzewidywalności środowiska, w jakim żyją osobniki: temat ten zostanie rozwinięty przede wszystkim w postaci serii porównawczych meta-analiz wiążących frekwencję kopulacji pozapartnerskich w różnych populacjach ptaków z doświadczanymi przez

samice warunkami klimatycznymi; (iii) ewolucji plastyczności fenotypowej oraz jej wrażliwości na procesy związane ze starzeniem się: dzięki nowatorskiemu eksperymentowi przeprowadzonemu w laboratoryjnej populacji danio pręgowanego (*Danio rerio*) zbadałam w jakim stopniu plastyczność fenotypowa i jej poszczególne komponenty ulegają starzeniu się (projekt realizowany dzięki nagrodzie DECRA we współpracy z Uniwersytetem Nowej Południowej Walii w Sydney). Aktywnie rozwijam również swoje umiejętności w dziedzinie genetyki molekularnej: jestem aktualnie (kwiecień 2019) w trakcie realizacji projektu badawczego finansowanego przez MNiSW w ramach programu Iuventus Plus pt. „Czy zmienność genów MHC wpływa na różnorodność mikroflory jelitowej w dzikiej populacji ptaków?” (okres finansowania 2017-2019). Dzięki niemu mam nadzieję wykorzystać długoterminowe dane zbierane na Gotlandii w kontekście biologii ewolucyjnej ptasiego mikrobiomu. Zmienność mikroflory bakteryjnej organizmów jest wciąż słabo zbadaną komponentą fenotypu osobniczego – ale wstępne wyniki badań wskazują, że mikrobiom może stanowić jeden z najważniejszych czynników fizjologicznych kształtujących zdolność odpowiedzi organizmów na zmienne środowisko. Jego badanie będzie więc naturalnym przedłużeniem moich prac nad tym jak organizmy reagują na różne aspekty zmienności środowiska.

6. Działalność popularyzatorska, dydaktyczna i inna

Poza moją działalnością naukową jestem aktywnym popularyzatorem nauki, starającym się propagować biologię ewolucyjną i zaufanie do metody naukowej w społeczeństwie. Od wielu lat, obok mojej działalności stricte naukowej, prowadzę również działalność artystyczną obejmującą projektowanie graficzne materiałów popularyzujących naukę (szdrobniak.pl) oraz pisanie książek („Amory, zaloty i podboje – czyli niesamowite historie o rozmnażaniu w świecie przyrody” wyd. Babaryba; „Co na może zabić w mieście? Przewodnik...”, wyd. Czerwone i Czarne). Lista moich najważniejszych działań popularno-naukowych obejmuje m.in.

- 1) Członkostwo w zarządzie Stowarzyszenia Rzecznicy Nauki zrzeszającego naukowców propagujących dobre relacje i współpracę nauki z mediami i dziennikarzami;
- 2) Członkostwo w zarządzie stowarzyszenia międzynarodowego „Evolutionary Knowledge for Everyone” – walczącego o naukową poprawność w edukacji formalnej i nieformalnej dotyczącej biologii ewolucyjnej, oraz o rozpropagowywanie treści ewolucyjnych w społeczeństwie;
- 3) Autorstwo licznych artykułów popularno-naukowych do czołowych polskich gazet i magazynów (Gazeta Wyborcza, Focus, KUKBUK, Tygodnik Powszechny, Polityka) oraz udział w wielu realizacjach telewizyjnych dotyczących tematów popularnonaukowych
- 4) Współtworzenie „Nauki dla Przyrody” – nieformalnej grupy naukowców zrzeszonych wokół idei propagowania popartej naukowymi faktami ochrony przyrody i środowiska naukowego (naukadlaprzyrody.pl)
- 5) Doradztwo naukowe i popularno-naukowe w Komitecie Biologii Ewolucyjnej i Środowiskowej PAN – jako członek specjalny Komitetu

W trakcie studiów doktoranckich oraz późniejszej pracy na Uczelni aktywnie angażowałem się w pracę dydaktyczną, prowadząc szereg kursów (w roli prowadzącego ćwiczenia w ramach kursów: Podstawy Statystyki, Identyfikacja Ptaków w Terenie, Ekologia Behawioralna; w roli współtwórcy kursu: Statystyczne Modelowanie Zjawisk Biologicznych, Statistical Methods for Biologists). Zorganizowałem także i poprowadziłem kilkanaście kilkudniowych kursów programowania i analizy statystycznej w języku R w wielu jednostkach naukowych w Polsce i za granicą (Szwecja, Szwajcaria).

Od zakończenia doktoratu recenzowałem ok. 30 artykułów dla czasopism takich jak: Evolution, Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences, Biological Journal of the Linnean Society, Journal of Evolutionary Biology, Nature Ecology & Evolution, Journal of Animal Ecology, Heredity, Biology Letters, PLOS ONE, PLOS Biology, Functional Ecology, Molecular Ecology. Jestem także recenzentem kilku projektów w konkursach Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego, w konkursie o Royal Society Newton Scholarship w Wielkiej Brytanii oraz projektów rozpatrywanych przez Australian Research Council (granty Discovery, stypendia Future).

Samuel Drobniak