



**WYDZIAŁ BIOLOGII
i OCHRONY
ŚRODOWISKA**

Uniwersytet Łódzki

Carl Smith

Ewolucja systemów kojarzenia u ryb

Fish mating system evolution

Załącznik 2a

Autoreferat w języku polskim (tłumaczenie z oryginału)

1. Imię i Nazwisko:

Carl Smith

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe

1988 – licencjat BSc (Hons) w zakresie Biologii Morza, Uniwersytet w Plymouth, Wlk. Brytania

1989 – tytuł magistra (MSc) w zakresie Biologii stosowanej ryb, Uniwersytet w Plymouth, Wlk. Brytania

1994 – stopień doktora w zakresie Ekologii ewolucyjnej, Uniwersytet w Aberystwyth, Wlk. Brytania, tytuł rozprawy: “Koszty opieki rodzicielskiej u ryb kostnoszkieletowych”; promotor pracy dr R.J. Wootton

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych

2017 – obecnie - adiunkt naukowy, Polonez Research Fellow, Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców, Uniwersytet Łódzki, Polska

2009 – obecnie (*sabbatical* - urlop naukowy) - adiunkt (Lecturer in Biology), School of Biology, University of St Andrews, Wlk. Brytania

2004 – 2009 - adiunkt (Lecturer in Zoology), Department of Biology, University of Leicester, Wlk. Brytania

1998 – 2004 - adiunkt (Lecturer in Aquatic Biology), Department of Biology, Queen Mary College, University of London, Wlk. Brytania

1995 – 1998 - asystent (Postdoctoral Research Assistant), Department of Biology, University of East Anglia, Wlk. Brytania

1993 – 1995 - adiunkt (Lecturer in Marine Biology), Department of Marine Biology, Khulna University, Bangladesz

1989 – 1990 - asystent naukowy (Scientific Officer), Plymouth Marine Laboratory, Natural Environment Research Council, Plymouth, Wlk. Brytania

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. nr 65, poz. 595 ze zm.)

a) Tytuł osiągnięcia naukowego

Ewolucja systemów kojarzenia u ryb (ang. *Fish mating system evolution*)

b) Wykaz publikacji stanowiących osiągnięcie naukowe

[zgodnie z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytułach w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz 595 ze zm.)]

Osiągnięcie naukowe stanowi cykl 8 publikacji:

H1. Spence, R. & Smith, C. (2005) Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish (*Danio rerio*). *Animal Behaviour* 69, 1317-1323 DOI:10.1016/j.anbehav.2004.10.010

(IF = 3,08, IF_{5-letni} = 3,43, MNiSW₂₀₁₃ = 40, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 40, liczba cytowań = 95).

Mój udział 50%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu.

H2. Smith, C. & Reichard, M. (2005) Females solicit sneakers to improve fertilisation success in the bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Proceedings of the Royal Society, London. B* 272, 1683-88. DOI:10.1098/rspb.2005.3140

(IF = 4,77, IF_{5-letni} = 4,75, MNiSW₂₀₁₃ = 40, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 40, liczba cytowań = 44).

Mój udział 50%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu, badania finansowane z kierowanego przeze mnie, nagrodzonego grantu.

H3. Spence, R. & Smith, C. (2006) Mating preference of female zebrafish, *Danio rerio*, in relation to male dominance. *Behavioral Ecology* 17, 779-783. DOI:10.1093/beheco/arl016

(IF = 2,17, IF_{5-letni} = 3,05, MNiSW₂₀₁₃ = 35, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 35, liczba cytowań = 70). Mój udział 50%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu.

H4. Smith, C. (2011) Good fences make good neighbours: the role of landmarks in territory partitioning in the rose bitterling. *Behaviour* 148, 233-246. DOI: 10.1163/000579511X554233

(IF = 2,03, IF_{5-letni} = 1,60, MNiSW₂₀₁₃ = 35, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 25, liczba cytowań = 9).
Mój udział 50%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu.

H5. Spence, R., Reichard, M. & Smith, C. (2013) Strategic sperm allocation and a Coolidge effect in an externally fertilizing species. *Behavioral Ecology* 24, 82-88. DOI: doi.org/10.1093/beheco/ars138

(IF = 2,07, IF_{5-letni} = 3,05, MNiSW₂₀₁₃ = 35, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 35, liczba cytowań = 16). Mój udział 40%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu.

H6. Smith, C. & Reichard, M. (2013) A sperm competition model for the European bitterling (*Rhodeus amarus*). *Behaviour* 150, 1709-1730. DOI: 10.1163/1568539X-00003116

(IF = 1,48, IF_{5-letni} = 1,60, MNiSW₂₀₁₃ = 25, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 25, liczba cytowań = 7).
Mój udział 50%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu.

H7. Smith, C., Phillips, A. & Reichard, M. (2015) Cognitive ability is heritable and predicts the success of an alternative mating tactic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20151046. DOI: 10.1098/rspb.2015.1046

(IF = 4,75, IF_{5-letni} = 4,75, MNiSW₂₀₁₃ = 40, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 40, liczba cytowań = 9).
Mój udział 40%: Zaplanowanie badań, zebranie danych, analiza danych, przygotowanie maszynopisu.

H8. Smith C. & Wootton, R.J. (2016) The remarkable reproductive diversity of teleost fishes. *Fish & Fisheries* 17, 1208-1215. DOI: doi.org/10.1111/faf.12116

(IF = 5,80, IF_{5-letni} = 5,80, MNiSW₂₀₁₃ = 50, MNiSW₂₀₁₃₋₂₀₁₆ = 50, liczba cytowań = 3).
Mój udział 70%: Zaplanowanie badań, przygotowanie maszynopisu.

Sumaryczny Impact Factor dla osiągnięcia z roku opublikowania:	27,5
Sumaryczny 5-letni Impact Factor dla osiągnięcia:	26,2
Liczba punktów MNiSW z roku opublikowania (lub z ostatniej dostępnej listy):	300
Liczba punktów MNiSW wg ujednoliconego wykazu za lata 2013-2016:	290
Liczba cytowań ww. publikacji wg bazy Web of Science (stan na dzień 09.04.2018):	253

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

EWOLUCJA SYSTEMÓW KOJARZENIA U RYB

Wybór partnera rozrodczego jest odzwierciedleniem systemu kojarzenia charakterystycznego dla gatunku, do którego osobniki przynależą. Selekcja oparta na różnicach w dostosowaniu (ang. *fitness*) osobników, ich cechach wyróżniających, nazywana jest doborem płciowym. Ten rodzaj selekcji jest powszechną i silną formą doboru, która kształtuje ewolucję systemów kojarzenia (Jennions i Kokko, 2010). Zazwyczaj dobór płciowy działa silniej w przypadku samców wytwarzających liczne, ale niewielkie gamety (plemniki) niż na samice, które (z definicji) wytwarzają względnie mniejszą liczbę gamet (jaj), ale o znacznie większych rozmiarach (Andersson, 1994). Koncepcja doboru płciowego została opracowana przez Darwina (1871) próbującego wyjaśnić różnice między rasami ludzkimi w oparciu o działanie doboru naturalnego. Omawiając powstanie ras Darwin określił ramy ewolucji wewnątrzpłciowej konkurencji o partnera płciowego oraz wyboru partnera rozrodczego. Dobór płciowy jest ściśle związany z ewolucją systemów kojarzenia, ponieważ systemy te decydują o sile doboru płciowego, a jednocześnie same są pod wpływem tego rodzaju selekcji.

Dobór płciowy różni się jakościowo od doboru naturalnego, który działa niezależnie od liczby oraz indywidualnych cech partnerów, ponieważ jest on analogiczny do gry o sumie zerowej, tj. osobnik faworyzowany przez dobór płciowy zyskuje przewagę w dostosowaniu kosztem rywala. W konsekwencji działanie doboru płciowego podlega silnemu ukierunkowaniu (np. w postaci powiększenia cech osobników) w przeciwieństwie do doboru naturalnego, który najczęściej działa stabilizująco na rozkład cech w populacji (tzw. dobór stabilizujący) (Jennions i Kokko, 2010). Istnieje kilka hipotez wyjaśniających mechanizmy działania doboru płciowego. Dyscyplina nauki zajmująca się teorią doboru płciowego jest wciąż żywa, a do jej rozwoju znacząco przyczyniły się badania nad rybami.

System kojarzenia oznacza proces, dzięki któremu dochodzi do zapłodnienia i obejmuje zaloty (w tym przymus i wymuszone kopulacje), wybór partnera (zarówno przed, jak i po kopulacji), wiązanie się w pary, zapłodnienie i opiekę rodzicielską (Maynard Smith, 1977). Systemy te są wyraźną cechą wielu gatunków ryb i charakteryzują się uderzającą zmiennością zarówno między gatunkami, jak i plastycznością wewnątrzgatunkową (Wootton i Smith, 2015).

Streszczenie

W moich badaniach zajmowałem się niezwykle różnorodnością systemów kojarzenia ryb. Celem tych badań było zrozumienie, jak dobór kształtuje tę różnorodność, w jaki sposób systemy kojarzenia regulują przepływ genów między populacjami oraz w jaki sposób koevolucja gatunków może kształtować ewolucję systemów kojarzenia.

W swoich badaniach wykorzystywałem szereg technik, w tym: obserwacje behawioralne [3, 5, 6, 14, 18, 20, 22, 24, 25, 26, 32, 37, 38, 45, 52, 53, 54, 62, 65, 68, 74, 80, 82, 86, 88, 93, 100, 101, 103, 104, 105], analizy na poziomie populacji [9, 10, 13, 15, 17, 23, 27, 40, 41, 44, 49, 50, 94], techniki genetyczne [33, 36, 42, 57, 59, 60, 64, 67, 71, 72, 78, 81, 92], badania fizjologiczne [12, 19, 28, 35, 39, 46, 58, 61, 69, 73, 85, 95, 99], analizy porównawcze [43, 47, 48, 66, 70, 76, 77, 79, 83, 87, 90], badania teoretyczne [2, 8, 11, 29, 30, 51, 55, 75, 85, 91, 96, 97] oraz nowatorskie analizy statystyczne [13, 45, 64, 67, 93, 95, 98, 102, 104].

Wybór partnera

Wybór partnera wpływa na płęć przeciwną poprzez mechanizm doboru płciowego. Wybór partnera jest zatem kluczowym aspektem ewolucji systemu kojarzenia i jest odpowiedzialny za ewolucję wyszukanych ozdób i zachowania, typowych zwykle dla samców, które wpływają również na wzorce godowe samic (Andersson, 1994). Aby zrozumieć podstawy wyboru partnerów u ryb przeprowadziłem serię badań. Wykorzystując modelowy gatunek, jakim jest danio pręgowany (*Danio rerio*) [56], zbadałem preferencje godowe w układzie zagnieżdżonym powtórzonych pomiarów, w którym samice były kolejno parowane z samcami o znanej wielkości ciała i randze dominacji, ale w którym skutecznie usunięto wpływ samczej dominacji [45]. Co ciekawe, w badaniach tych wykazano silne preferencje godowe samic, choć nie zostały one wyjaśnione stopniem dominacji samców ani wielkością ich ciała. W zamian zaproponowaliśmy hipotezę znaczenia nieaddytywnych korzyści genetycznych przy wyborze partnera. Hipotezę tę potwierdziliśmy następnie w badaniach nad różanką [62,64,78].

Rola konfliktu między płciami wynikającego z dominacji samców oraz decyzji samic odnośnie wyboru partnera została zbadana w pracy wykorzystującej różankę (*Rhodeus amarus*) [38]. U tego gatunku samce przyjmują strategię dominującego "strażnika" (ang. *guarder*), monopolizując dostęp do miejsc składania jaj, albo strategię samca satelitarnego (ang. *sneaker*). U różanki zapłodnienie jaj przez samca satelitarnego jest strategią analogiczną do kopulacji poza parą (ang. *extra-pair copulation*; EPC) u ptaków. W pracy tej wykazano, że samice niejednokrotnie faworyzowały samce satelitarne poprzez opóźnienie składania jaj (charakterystyczne zachowanie polegające na „muskaniu” małża (ang. *skimming*). Takie zachowanie samic przywabiło samce satelitarne i sprzyjało zapłodnieniu przez nie jaj, a tym samym obniżało sukces rozrodczy samców terytorialnych.

Terytorialność

Zachowania terytorialne są obserwowane u wielu taksonów zwierząt. Terytorialność jest przedmiotem zainteresowania ekologów, ponieważ jest kluczowym elementem systemów kojarzenia u niektórych gatunków i może odgrywać istotną rolę w regulacji liczebności populacji poprzez ograniczenie liczby osobników zdolnych do rozrodu (Hixon, 1987). Terytorialność jest ściśle związana z wewnątrzgatunkową agresją i szczególnie często jest obserwowana w czasie rozrodu wielu gatunków ryb (Barlow, 1993).

W eksperymencie z danio pręgowanym zbadano, w jaki sposób efektywna proporcja płci (ang. *operational sex ratio*), tj. proporcja liczby samców do samic gotowych do rozrodu w danym momencie, kształtuje – wraz z zagęszczeniem – system kojarzenia u tego gatunku [37]. Podczas gdy całkowita produkcja jaj wzrastała wraz z liczbą samic, średnia produkcja jaj *per capita* była niższa w przypadku dużych zagęszczeń, szczególnie przy zwiększonej proporcji samców. Wyniki badań wskazują na rolę agresji terytorialnych samców w ograniczaniu proporcji samic przystępujących do tarła. Zachowanie samców było więc potencjalną, kosztowną dla samic, adaptacją w kierunku unikania ryzyka konkurencji plemników (ang. *sperm competition*), co można uznać za dowód na istnienie konfliktu między płciami. Powyższe wyniki sugerują, że w przypadku danio pręgowanego terytorialność może mieć konsekwencje populacyjne.

Chociaż terytorializm jest powszechny, mechanizmy behawioralne, które leżą u jego podstaw, są słabo poznane. Wykorzystując różankę zbadalem rolę punktów orientacyjnych w rozgraniczaniu terytoriów [68]. W eksperymencie wykazałem, że zaznaczanie terytoriów wyraźnymi punktami orientacyjnymi miało wpływ na ograniczenie agresji między sąsiadującymi rybami. Implikacją tych badań było to, że punkty orientacyjne funkcjonują jako "konwencje", tj. że istnieją reguły oparte na arbitralnych wskazówkach, które umożliwiają szybkie wspólne rozstrzygnięcie potencjalnie kosztownych sporów między dwoma osobnikami. Ten wynik wskazywał, że punkty orientacyjne umożliwiają osobnikom wzajemne ustawienie się na pozycji granicznej, aby uniknąć kosztów związanych z walką i demonstracją siły. Taki wynik jest zgodny z przewidywaniami wynikającymi z modelu teoretycznego.

Konkurencja plemników (pierwszeństwo zapłodnienia; ang. *sperm competition*)
Kluczowym zagadnieniem w zrozumieniu ewolucji systemów kojarzenia było stwierdzenie, że w przypadku zapłodnienia zewnętrznego samce mogą współzawodniczyć poprzez proces konkurencji plemników (Birkhead i Montgomerie, 2009). Konkurencja plemników występuje wtedy, gdy plemniki różnych samców rywalizują o zapłodnienie jaj (Parker, 1970). Rozwinięto szereg teorii ewolucyjnych biorących pod uwagę cechy morfologiczne i behawioralne związane z konkurencją plemników, szczególnie u ryb, które oferują znakomity materiał do badań nad tym zagadnieniem (Parker i in. 1996, Stockley i in. 1997; Petersen i Warner, 1998).

W poprzednich publikacjach wraz z moim zespołem wykazałem, że konkurencja plemników jest ważną cechą systemu kojarzenia różanki [14,19,20,26,32,33, 36,38,53,57,60,61,63,64,65,70,74,78]. Przeprowadziliśmy eksperymenty, aby zbadać taktykę alokacji spermy w odpowiedzi na zmiany jakości i dostępności nowych mały – miejsc składania jaj [80]. W szczególności wykazano, że odpowiedź dominujących samców na nowe miejsca rozrodu (obecność nowego małża) była zgodna z efektem Coolidge'a dotyczącym sytuacji, w której samiec wykazuje spadek zainteresowania rozrodem z jedną (tą samą) samicą oraz wzrost tego zainteresowania, gdy pojawi się nowa samica.

Wyjątkowo u różanek efekt Coolidge'a wydaje się działać na poziomie miejsca rozrodu (słodkowodny małż), a nie na poziomie samicy. Jest to jedyny przypadek, w którym efekt Coolidge'a wykazano u gatunku z zapłodnieniem zewnętrznym, podkreślając, że w systemie kojarzenia różanki, małż jest bezpośrednim analogiem żeńskiego układu rozrodczego gatunków z zapłodnieniem wewnętrznym.

Zagadnienia konkurencji plemników były przedmiotem moich własnych badań oraz współpracowników. Ich wyniki zostały opublikowane w ponad 20 artykułach i obejmowały analizę systemów kojarzenia zarówno europejskich, jak i azjatyckich różanek [14,19,20,26,32,33,36,38,40,53,57,60,61,63,64,65,70,74,78,80,82]. W badaniach tych określiliśmy parametry modelu konkurencji plemników u różanek, aby zrozumieć funkcję wielokrotnych ejakulacji, cechy charakterystycznej dla tej grupy ryb [85]. W tym celu określano ilość plemników w jamie płaszczowej małża po wytrysku i mierzono ich ruchliwość w zależności od strategii rozrodczych realizowanych przez samce. Na podstawie tych wyników byliśmy w stanie określić parametry modelu konkurencji plemników dla różanek. Model ten dokładnie przewidywał dla samców prawdopodobieństwo zapłodnienia ustalone na podstawie analizy ojcostwa. Umożliwił nam symulację taktyk kojarzenia u samców różanek oraz określenie funkcji wielokrotnych ejakulacji. Wyniki badań symulacyjnych sugerują, że wielokrotne ejakulacje działają na zasadzie efektu „doładowania” (ang. *top-up*) ilości spermy w małżu – miejscu składania jaj, gdy plemniki są już obecne. W ten sposób samiec maksymalizuje swoją szansę na zapłodnienie jaj poprzez fakt wyprzedzenia, tj. wcześniejszej obecności jego gamet na wypadek złożenia jaj przez samicę w danym małżu.

Cechy poznawcze (ang. *cognitive traits*)

Procesy poznawcze to zjawiska neuronowe związane z pozyskiwaniem, przetwarzaniem, gromadzeniem i wykorzystywaniem informacji, wyposażające osobnika w zdolność do rozwiązywania nowych zadań (Byrne i Bates, 2007). Cechy poznawcze (= kognitywne) mogą być faworyzowane przez dobór naturalny, jeśli wpływają na dostosowanie (ang. *fitness*) osobnika, na przykład poprzez zwiększanie jego zdolności chwytania pokarmu (Shettleworth, 2010). Potencjalne zdolności poznawcze mogą również podlegać doborowi płciowemu, chociaż jak dotąd ta forma selekcji nie została uznana za główną siłę napędową w ewolucji procesów poznawczych. Niemniej, cechy poznawcze mogą mieć wpływ na znalezienie partnera, wybór partnera lub sukces zapłodnienia, w zależności od sił selekcji generowanych przez konkretny system kojarzenia (Boogert i in. 2011).

W serii eksperymentów próbowałem zbadać, jak cechy poznawcze mogą wpływać na dobór płciowy i przez to kształtować ewolucję systemów rozrodczych [93]. W pierwszej kolejności określiłem precyzję uczenia się samców i samic różanki w testach przestrzennych. Następnie samce mogły odgrywać rolę samca terytorialnego („stróża = guarder”) i samca satelitarnego („sneaker”) w konkurencyjnych próbach kojarzenia. Sukces reprodukcyjny mierzono z wykorzystaniem analizy ojcostwa w oparciu o markery mikrosatelitarnego DNA. Te eksperymenty wykazały zależność między strategią

reprodukcyjną samca i precyzją uczenia się a sukcesem reprodukcyjnym. W próbach w labiryncie samce w roli „sneakera” odnosiły większy sukces reprodukcyjny niż samce pełniące rolę „stróża”. W krzyżowym układzie eksperymentu rozrodczego wykazano, że precyzja uczenia się jest dziedziczna, ze znaczącym addytywnym efektem macierzyńskim i ojcowskim. Badania te były pierwszymi przeprowadzonymi na zwierzętach, w których wykazano genetyczną zmienność zdolności orientacji w przestrzeni z bezpośrednim odniesieniem do sukcesu reprodukcyjnego, i dostarczyły pierwszych istotnych dowodów, że cechy poznawcze mają potencjał podlegania doborowi płciowemu.

Różnorodność reprodukcyjna ryb

Reprodukcja ryb kostnoszkieletowych (Teleostei) jest ewolucyjną łamigłówką. Ryby te reprezentują praktycznie każdy sposób rozrodu stwierdzony u kręgowców (Desjardins i Fernald, 2009), co rodzi pytanie, dlaczego ta grupa zwierząt a nie inna rozwinęła tak niezwykłą różnorodność stylów reprodukcji. Jak do tej pory nie zaproponowano żadnej przekonującej hipotezy.

W 2015 r. opublikowałem książkę poświęconą biologii rozrodu ryb kostnoszkieletowych (Wootton i Smith, 2015), w której streściłem własne przemyślenia dotyczące różnorodności reprodukcji tej grupy ryb. Później koncepcje te poddałem przemyśleniom, które opublikowałem w pracy [96]. Jej współautorem jest również ś. p. Robert J. Wootton, mój były promotor oraz wieloletni współpracownik, od którego zaczerpnąłem wiele moich pomysłów. Wspólnie zidentyfikowaliśmy trzy niezwykle lub unikalne cechy ryb kostnoszkieletowych odróżniające je od innych kręgowców (Gnathostomata), które, jak sądzę, mogą wyjaśnić niezwykłą różnorodność reprodukcyjną tych ryb oraz zróżnicowanie ich systemów rozrodczych. Cechy te to: duplikacja całego genomu, sposób różnicowania się gonad oraz organizacja relacji między mózgiem a przysadką.

Powielenie całego genomu generuje pulę zduplikowanych genów, które mogą rozwijać nowe funkcje. Wynikiem tego jest zwiększona zdolność do szybkiej ewolucji genomu, potencjalnie obejmująca szeroki zakres ról reprodukcyjnych. Chociaż znaczenie funkcjonalne jedynej w swoim rodzaju (idiosynkratycznej) organizacji relacji między mózgiem a przysadką u kostnoszkieletowych nie zostało jeszcze w pełni docenione, wydaje się, że umożliwia ona precyzyjnie dostrojony system kontroli wydzielania hormonów przysadki mózgowej. Wynikiem jest wysoce adaptatywny układ neuroendokryalny, który reaguje na czynniki społeczne i środowiskowe, co może pozwolić na ewolucję taktyki reprodukcyjnej niedostępnej dla innych żuchwoców. Tryb różnicowania gonad ryb kostnoszkieletowych, z somatycznymi komórkami mezodermalnymi budującymi gonady zarówno samic, jak i samców, generuje z natury protogyniczny wzorzec rozwoju płciowego, niezależnie od sposobu determinacji płci. Efektem tych podwójnych możliwości rozwoju gonad w kierunku męskim i żeńskim jest niezwykła częstotliwość hermafrodytyzmu u tej grupy ryb – strategii reprodukcyjnej rzadko występującej u innych kręgowców. Ta labilność

gonad może również ułatwiać ewolucję wielu alternatywnych taktyk rozrodczych ryb kostnoszkieletowych.

Obecnie wyzwaniem jest opracowanie spójnej hipotezy wyjaśniającej, w jaki sposób wyróżnione tutaj (a być może i inne, jeszcze nierozpoznane) charakterystyczne cechy reprodukcji ryb kostnoszkieletowych mogą wyjaśnić różnorodność sposobów ich reprodukcji. Wierzę, że zostanie to osiągnięte poprzez wykorzystanie pojawiających się informacji dotyczących filogenetycznych związków w obrębie tej linii kręgowców, jak również obszernej i różnorodnej literatury na temat biologii rozrodu tych ryb, interpretowanej w kontekście teorii historii życia (ang. *life-history*). Te problemy są obecnie przedmiotem moich badań.

Literatura

Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.

Barlow, G.W. (1993) The puzzling paucity of feeding territories among freshwater fishes. *Marine Behavior and Physiology* 23, 155–174.

Birkhead, T.R. & Montgomerie, R. (2009) Three centuries of sperm research. In *Sperm Biology: An Evolutionary Perspective* (Birkhead, T.R., Hosken, D.J. & Pitnick, S.), pp. 1-42. Oxford: Academic Press.

Boogert, N.J., Fawcett, T.W. & Lefebvre, L. (2011) Mate choice for cognitive traits: a review of the evidence in nonhuman vertebrates. *Behavioral Ecology* 22, 447–459.

Byrne, R.W. & Bates, L.A. (2007) Sociality, evolution and cognition. *Current Biology* 17, 714–723.

Darwin, C. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.

Desjardins, J.K. & Fernald, R.D. (2009) Fish sex: why so diverse. *Current Opinion in Neurobiology* 19,648-653.

Hixon, M.A. (1987) Territory as a determinant of mating systems. *American Zoologist* 27, 229-49.

Jennions, M.D. & Kokko, H. (2010) Sexual selection. In *Evolutionary Behavioral Ecology* (Westneat, D.F. & Fox, C.W.), pp. 343–364. Oxford: Oxford University Press.

Maynard Smith, J. (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25, 1-9.

Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews* 45, 525-567.

Parker, G.A., Ball, M.A., Stockley, P. & Gage, M.J.G. (1996) Sperm competition games: individual assessment of sperm competition intensity by group spawners. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 263, 1291–1297.

Petersen, C.W. & Warner, R.R. (1998) Sperm competition in fishes. In *Sperm Competition and Sexual Selection* (Birkhead, T.R. & Møller, A.P.), pp. 435–463. London: Academic Press.

- Shettleworth, S.J. (2010) *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Stockley, P., Gage, M.J.G., Parker, G.A. & Møller, A.P. (1997) Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics. *American Naturalist* 149, 933–954.
- Wootton, R.J. & Smith, C. (2015) *Reproductive Biology of Teleost Fishes*. Blackwell-Wiley, Oxford.

e) Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

Biologia różanek

Od 1995 roku prowadzę pionierskie badania nad biologią różanek – ryb, które składają jaja na skrzelach żywych słodkowodnych małży (skójkowate, Unionidae). Badania te koncentrują się na zrozumieniu adaptacyjnych podstaw wyboru partnera, decyzji dotyczących składania jaj, taktyk rozrodczych, konkurencji plemników oraz konfliktów płciowych. W miarę rozwoju tych badań skupiłem się na koewolucyjnej dynamice związku różanek i małży. Opublikowałem ponad 60 artykułów na ten temat, które są regularnie cytowane w literaturze ewolucyjnej (13 artykułów w *Evolution*, *Proceedings of the Royal Society B*, *Molecular Ecology*) [15, 33, 36, 38, 57, 60, 62, 64, 66, 67, 71, 93, 94]. W sumie 6 moich byłych doktorantów pracowało nad różnymi aspektami biologii różanek, a 6 innych absolwentów, nadzorowanych przez współpracowników w Chinach, Czechach, Japonii, również pracowało nad tymi zagadnieniami pod moją opieką. Prowadziłem również ponad 50 seminariów, prezentacji konferencyjnych i wykładów na temat biologii różanek. Otrzymałem 10 grantów badawczych (od The Leverhulme Trust, Royal Society, Daiwa Foundation, Fisheries Society of British Isles) w łącznej wysokości powyżej 1,2 mln zł.

Ewolucja morfologii ciernika (*Gasterosteus aculeatus*)

Moje badania nad zmiennością fenotypową i ewolucją konwergencji ciernika były również zauważone, czego dowodem jest grant "Polonez 2 / Marie Skłodowska-Curie Fellowship" przyznany w roku 2017. Moja praca nad morfologią ciernika skupiła się szczególnie na niezwyklej radiacji adaptacyjnej tych ryb występujących w archipelagu szkockich wysp Hebrydy ("szkockie Galapagos"), którą opisałem w serii niedawno opublikowanych artykułów [77, 81, 83, 89, 92, 95] i która jest przedmiotem moich badań w ramach otrzymanego grantu. Ciernik stał się kluczowym gatunkiem modelowym w badaniach nad zachowaniem i ewolucją, szczególnie w Ameryce Północnej. Moje badania dotyczą radiacji adaptacyjnej i specjacji ciernika występującego poza obszarem tego kontynentu. Przewiduję, że w ciągu 2-3 lat opublikuję kilka artykułów, które mam nadzieję zostaną zauważone przez badaczy zajmujących się biologią ciernika i biologią ewolucyjną. Jak dotąd wyniki moich badań prezentowałem na międzynarodowych konferencjach w Europie i Ameryce Północnej, współorganizowałem również międzynarodową konferencję

poświęconą biologii cierników oraz byłem zaproszonym redaktorem (ang. *guest editor*) materiałów pokonferencyjnych.

Ekologia i behavior danio pręgowanego (*Danio rerio*)

Badania przeprowadzone przez grupę współpracowników pod moim nadzorem nad behawiorem modelowego gatunku ryby danio pręgowanego okazały się niezwykle owocne i zwróciły szeroką uwagę badaczy [37, 42, 44, 45, 46, 50, 52, 56, 58, 69, 72]. Prowadzony przeze mnie zespół był jedyną grupą, która rutynowo prowadziła prace terenowe i laboratoryjne na dzikich populacjach tego gatunku. Badania te są dobrze cytowane (> 750 cytowań do tej pory) i stymulowały innych naukowców do wykorzystania danio pręgowanego jako gatunku modelowego w badaniach nad behawiorem. Byłem również zaproszony do przedstawienia wyników moich prac m.in. w Uniwersytecie Harvarda, Woods Hole Oceanographic Institute, Kyoto University i Karolinska Institute.

Inżynieria wodna i rekultywacja rzeki

W swojej karierze zajmowałem się również problemami inżynierii wodnej i rekultywacji rzek. Moje badania zostały wykorzystane do projektowania sposobów odbudowy rzek w Wielkiej Brytanii, w szczególności w projektowaniu przez inżynierów konstrukcji, które zwiększają zmienność przepływu rzeki. Dzięki wsparciu Rady Naukowo-Technicznej ds. Nauk Inżynierskich i Fizycznych (projekt o wartości 1,4 mln zł) podjąłem współpracę z inżynierami budownictwa wodnego i ekologami, aby wdrożyć projekt oraz monitorować wpływ zabudowy hydrotechnicznej cieków na populacje bezkręgowców i ryb. Trzy artykuły przedstawiające wyniki tych badań [17, 23, 27] były cytowane ponad 300 razy. Ponadto, byłem promotorem doktoratu Marka Warrena z Brytyjskiej Agencji Środowiska, który wykorzystał Bayesowskie wielopoziomowe mieszane modele statystyczne, aby zrozumieć wpływ zmienności przepływu rzeki na populacje pstrągów i łososi [91].

Szkolenie w zakresie rybołówstwa

Po uzyskaniu stopnia doktora zostałem zatrudniony przez agencję Wolontariat za Granicą (ang. *Voluntary Service Overseas*), aby pomóc w ustanowieniu dyscypliny rybołówstwa i technologii zasobów morskich na nowej uczelni w mieście Khulna w południowo-zachodnim Bangladeszu. W latach 1993-1995 pomagałem w planowaniu i realizacji czteroletniego programu nauczania, w tym w projektowaniu zajęć praktycznych (laboratoryjnych) i terenowych. Zainicjowałem program monitorowania ryb w lesie namorzynowym Sundarbans, który przyczynił się do wdrożenia programu FAO i UNDP dotyczącego oceny zasobów ryb w Bangladeszu. W 1994 r. zorganizowałem konferencję na temat zintegrowanego zarządzania terasą zalewową rzeki Ganges na Uniwersytecie Khulna. Przy wsparciu British Council nawiązałem akademicką współpracę między wydziałami Rybołówstwa i Technologii Zasobów Morskich i Leśnictwa Uniwersytetu Khulna (Bangladesz) z walijskimi Uniwersytetami w Bangor i Aberystwyth oraz Uniwersytetem w Kent (Anglia).

Innowacyjne podejścia do badań

W swoich badaniach stosowałem innowacyjne podejścia do rozwiązywania kluczowych problemów. Zastosowałem analizę ojcostwa i sekwencjonowanie genetyczne w celu zrozumienia zasad adaptacji przy wyborze partnera i alternatywnej taktyki rozrodczej u ryb [32, 33, 42, 57, 60, 72, 92, 93, 97, 101, 105]. Prowadziłem ponadto badania z genetyki populacyjnej, aby poznać zależność żywiciel-pasożyt między różankami a małżami oraz filogenezę różanek w Europie i Azji [57, 59, 66, 71, 87, 90, 94]. Aby zrozumieć bezpośrednie podstawy dotyczące preferencji wyboru małży przez różanki, zastosowałem techniki respirometryczne, miary dynamiki przepływu wody, modelowanie matematyczne oraz wciąż innowacyjne analizy statystyczne, tj. modele zawyżonych zer (modele płotkowe, ang. *hurdle models*) i wnioskowanie Bayesowskie w celu wykazania adaptacyjnych aspektów różnic pomiędzy płciami w preferencjach wyboru małża-gospodarza [19, 98, 99, 100, 101]. Badałem również rolę cech poznawczych w ewolucji systemu kojarzenia [69, 74, 93], gdzie wykorzystałem profile głównego układu zgodności tkankowej MHC do przewidywania preferencji rozrodczych różanek [64, 78]. Techniki modelowania zastosowałem również do zrozumienia adaptacyjnej funkcji behawioru ryb [7, 11, 15, 19, 30, 85]. Zbadałem rolę metylacji DNA w szybkim rozwoju morf cierników [92] oraz rolę wewnątrzgatunkowej zmienności genetycznej jako podstawy ewolucji systemów kojarzenia [81].

Współpraca

W ramach szerokiej interdyscyplinarnej współpracy międzynarodowej realizowałem liczne projekty badawcze. Wiele moich badań nad europejskimi różankami przeprowadzono z udziałem grup badawczych (ekologów ryb i genetyków populacji) w Instytucie Biologii Kręgowców Czeskiej Akademii Nauk w Brnie. Od 1995 roku funkcjonuje regularna wymiana studentów, doktorantów, asystentów i doktorów (12 z Wielkiej Brytanii do Czech i 6 z Czech do Wielkiej Brytanii). W ramach rozwinięcia badań prowadzonych w Republice Czeskiej, przy wsparciu kolegów z Uniwersytetu Łódzkiego swoimi badaniami terenowymi objąłem populacje różanek w Polsce [54, 59, 61, 70, 94]. Badania nad koewolucją różanek i małży obejmują także Turcję, dzięki współpracy z naukowcami z uniwersytetów w Stambule i Mugli [66, 84]. Różanki są również szeroko rozprzestrzenione w Azji, dlatego też od 2007 roku podjąłem badania z ichtologami i ekologami molekularnymi na Uniwersytecie w Kioto i Uniwersytecie Mie w Japonii oraz z taksonomami w Chinach (Instytut Hydrobiologii w Wuhan, Uniwersytecie w Szanghaju i Chińska Akademia Nauk w Pekinie) [43, 47, 53, 70, 87, 90, 100, 101]. Badania genetyczne zostały przeprowadzone we współpracy z ekologami molekularnymi w Instytucie Biologii Kręgowców, Czeskiej Akademii Nauk w Brnie, w Czechach, w Instytucie Zoologii w Londynie oraz w Centrum Badań Genomicznych Uniwersytetu w Liverpoolu w Wielkiej Brytanii [33, 42, 57, 59, 60, 62, 64, 67, 71, 78, 92, 93]. Niedawno, z udziałem czeskich i niemieckich współpracowników, ukończyłem badania dotyczące sumy (*Synodontis multipunctatus*) – pasożyta łęgowego afrykańskich pielęgnicowatych. Ostatnio wydaliśmy nasz pierwszy artykuł w *Science Advances* [105]

i uzyskaliśmy 3-letni grant (1.236.000 zł) z Czeskiej Agencji Grantowej na dalsze prace laboratoryjne, uzupełnione badaniami terenowymi w jeziorze Tanganika.

Umiejętności statystyczne

Ciągle angażuję się w podnoszenie swoich umiejętności analitycznych i statystycznych. Dlatego w ciągu ostatnich 3 lat uczestniczyłem w kursach dotyczących morfometrii geometrycznej (University of Manchester, Wielka Brytania), modelowania statystycznego w środowisku R (University of St. Andrews, Wielka Brytania), metod modelowania przestrzennego dla danych skorelowanych (Centrum Badań nad Modelowaniem Ekologicznym i Środowiskowym, St. Andrews, Wielka Brytania), eksploracji danych, regresji, GLM i GAM (University of Southampton, Wielka Brytania), wprowadzenia do statystyki Bayesowskiej i MCMC w środowisku R (University of Southampton, Wielka Brytania), liniowych modeli mieszanych i GLMM w R (University of Southampton, Wielka Brytania), modeli z zerowym wpływem w R wykorzystujące podejście Bayesowskie i częstościowe (Elche, Hiszpania), modelowania Bayesowskiego w R (University of St. Andrews, Wielka Brytania), modeli regresji z korelacją przestrzenną i czasową (University of Southampton, Wielka Brytania). Prowadziłem również kurs Zaawansowanej analizy statystycznej dla ostatniego roku studiów licencjackich na Uniwersytecie St. Andrews w Wielkiej Brytanii.

W lutym 2018 roku przeprowadziłem warsztaty z modelowania statystycznego na Wydziale Biologii i Ochrony Środowiska Uniwersytetu Łódzkiego.

Pozostałe aktywności

Aktywnie angażowałem się w działalność publiczną jako kurator w Muzeum Historii Naturalnej Bell-Pettigrew odpowiedzialny za ekspozycje zbiorów przyrodniczych, organizowanie dni otwartych, oprowadzanie zwiedzających i studentów, nadzorowanie pracy wolontariuszy w muzeum, katalogowanie i archiwizowanie nowych nabytków oraz prowadzenie prac konserwatorskich 13500 okazów kolekcji muzealnej. W weekendy regularnie organizowałem tematyczne wycieczki po Muzeum, poświęcone takim zagadnieniom jak: Inteligencja zwierząt, Rekiny i ryby kostnoszkieletowe, Naturalna historia ptaków, Ewolucja cierników, Pasożyty i patogeny, Dziwne i nieznanne oraz Piękno przyrody. Zajmowałem się również zapytaniem kierowanymi do muzeum, w tym wnioskami o udostępnienie eksponatów i informacji na temat kolekcji oraz nadzorowałem projekty studentów i stażystów z School of Art History na University of St. Andrews, Wielka Brytania. Wraz ze studentami pracującymi w ramach wolontariatu napisałem przewodnik po zbiorach Muzeum i jego historię. Współpracuję z zawodowym fotografem (Kit Martin) nad stworzeniem ilustrowanego, dostępnego w internecie przewodnika po Muzeum.

Dane bibliometryczne
bez osiągnięcia naukowego / z osiągnięciem naukowym

Sumaryczny 5-letni Impact Factor:	273 / 299
Sumaryczny Impact Factor (z roku publikacji):	222 / 250
Suma punktów MNiSW (z roku publikacji):	2955 / 3255
Suma punktów MNiSW (2016):	2965 / 3285
Całkowita liczba cytowań według bazy Web of Science (09-04-2018):	2839 / 3092

Łódź, 9 maja 2018 r.

