

# AUTOREFERAT

MARTA SZULKIN

## Jednostka organizacyjna wyznaczona do przeprowadzenia postępowania habilitacyjnego:

Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego

Ul. Miecznikowa 1

02-096 Warszawa

## Spis Treści

<b>I. Informacje o wykształceniu i przebiegu zatrudnienia</b>	2
<b>II. Tytuł dzieła habilitacyjnego</b>	4
<b>III. Dorobek naukowy</b>	4
• Dorobek naukowy zdobyty przed rozpoczęciem doktoratu	4
• Dorobek naukowy zdobyty w czasie doktoratu.	6
• Dorobek naukowy zdobyty po doktoracie	7
○ <b>Problematyka badawcza opisywana w cyklu publikacji „Szacowanie depresji chowu wsobnego i unikania wsobności metodami genetyki ekologicznej – pułapki i nowe rozwiązania” stanowiących osiągnięcie naukowe zgłoszone do postępowania habilitacyjnego</b>	8
○ Prace naukowe po doktoracie nie wliczane do osiągnięcia naukowego zgłaszanego do postępowania habilitacyjnego	14

## I. Informacje o wykształceniu i przebiegu zatrudnienia

### Wykształcenie

10. 2004 – 05. 2008. **Studia Doktoranckie, Wydział Zoologii, University of Oxford, Wielka Brytania.**

**Tytuł pracy:** „Chów wsobny i jego unikanie w populacji dzikich ptaków”. (ang. *"Inbreeding and its avoidance in a wild bird population"*)

**Promotor pracy:** Profesor Ben C. Sheldon, Edward Grey Institute, Wydział Zoologii, University of Oxford, Wielka Brytania.

10. 2002 – 09. 2003. **Studia Magisterskie w dziedzinie Biologii, Wydział Zoologii, University of Oxford, Wielka Brytania.**

**Tytuł pracy pierwszej:** „Zastosowanie starego DNA do zbadania historii ewolucyjnej dwóch wymarłych gatunków orłów z Nowej Zelandii”. (ang. *"Using ancient DNA to investigate the evolutionary history of two extinct New Zealand Eagles"*)

**Promotor pracy:** Dr Michael Bunce, Ancient Biomolecules Centre, Wydział Zoologii, University of Oxford, Wielka Brytania.

**Tytuł pracy drugiej:** „Wpływy płci i czynników genetycznych na wzrost sikorek modraszek w gniazdach o eksperymentalnie zmienionej proporcji płci” (ang. *"The influence of sex and genetic factors on Blue Tit growth in sex ratio manipulated broods"*)

**Promotor pracy:** Prof. Ben C. Sheldon, Edward Grey Institute, Wydział Zoologii, University of Oxford, Wielka Brytania.

10. 1998 – 04. 2004. **Studia magisterskie na wydziale Biologii, Uniwersytet Warszawski, Polska.**

**Tytuł pracy:** „Synchronizacja aktywności ruchowej *Daphnia pulicaria* w sytuacji zagrożenia ze strony drapieżcy”.

**Promotor pracy:** Prof. Dr hab. Piotr Dawidowicz, Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii, Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego.

**Zatrudnienie**

05.2012- stan obecny. **IEF Marie Curie Fellow, CNRS**, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), Montpellier, Francja.

02.2012-03.2012. **Konsultant dla Food and Agriculture Organisation Organizacji Narodów Zjednoczonych (UN FAO)**, Forest Biodiversity Team, Rzym, Włochy.

11.2011- stan obecny. **University of Oxford Zoology Department Research Associate**, Wielka Brytania.

10.2007-12.2011. **Research Fellow in Biology**, Magdalen College oraz Wydział Zoologii, **University of Oxford**, Wielka Brytania.

## II. Tytuł dzieła habilitacyjnego

**„Szacowanie depresji chowu wsobnego i unikania wsobności metodami genetyki ekologicznej – pułapki i nowe rozwiązania”**

ang. “*Quantifying inbreeding depression and inbreeding avoidance in ecological genetics – pitfalls and new solutions*”

## III. Dorobek Naukowy

### Dorobek naukowy zdobyty przed rozpoczęciem doktoratu

Aktywne zaangażowanie w prace badawczą rozpoczęłam w 2001 roku, gdy na trzecim roku studiów magisterskich na wydziale biologii Uniwersytetu Warszawskiego wyjechałam w ramach wymiany Erasmus do Uniwersytetu Montpellier II we Francji. Otrzymałam tam 5-cio miesięczny staż z genetyki populacyjnej pod opieką Dr Nicolas Bierne (ISEM / CNRS Sète, Francja). Ten właśnie pobyt zapoczątkował moje wieloletnie zainteresowanie ekologią ewolucyjną. Zafascynowało mnie, **jak wielką rolę mogą odgrywać procesy genetyczne w dynamice ekologicznej populacji**. Publikacja naukowa, która powstała na podstawie mojej pracy laboratoryjnej ukazała się w 2006 roku (Bierne et al. 2006 *Proceedings of the Royal Society B*) i dotyczyła genetyki populacji strefy hybrydowej omułka jadalnego (*Mytilus edulis*). Zebrane przeze mnie dane zostały również wykorzystane w publikacji Dr Nicolas Bierne w 2003 roku (Bierne et al. 2003 *Molecular Ecology*).

Następne lata pracy badawczej rozwinęły moje zainteresowania szeroko pojętą biologią ewolucyjną, a ściślej – kwestiami z zakresu genetyki ekologicznej – czyli nauki o genetyce populacji żyjących w warunkach naturalnych, ekologii behawioralnej oraz genetyki ochrony przyrody (ang. *conservation genetics*). Po czwartym roku studiów magisterskich na wydziale biologii Uniwersytetu Warszawskiego rozpoczęłam roczne studia magisterskie z Biologii Integratywnej (ang. *MSc in Integrative Biosciences*) na wydziale zoologii Uniwersytetu w Oksfordzie. Poza pracami zaliczeniowymi, musiałam odbyć dwa 4 miesięczne staże naukowe w wybranych laboratoriach badawczych na wydziałach przyrodniczych Uniwersytetu w

Oksfordzie. Pierwszy staż odbyłam w laboratorium „Starego DNA” (Henry Wellcome Ancient Biomolecules Centre), gdzie zsekwencjonowałam odcinki *Cytochromu B* prób sprzed 2000 lat wymarłego gatunku Nowozelandzkiego orła olbrzyma (ang. *New Zealand giant eagle, Harpagornis moorei*) oraz 13 dodatkowych gatunków orłów, aby ustalić pokrewieństwo filogenetyczne *H. moorei*. Ku wielkiemu zdumieniu wszystkich, i wbrew ustalonej filogenezie orła opartej na analizie osteologicznej sugerujące najbliższe pokrewieństwo z Orłem australijskim *Aquila audax*, najbliższymi krewniakami Orła olbrzyma okazały się małe Orzelki z rodzaju *Hieraetus* sp. Praca ta została wzbogacona o dane z DNA jądrowego (do których przyczyniłam się tylko częściowo), a następnie opublikowana przez mojego opiekuna naukowego w *PLoS Biology* (Bunce, Szulkin et al. 2005). Drugi staż magisterski polegał na pracy terenowej w lesie Wytham koło Oxfordu, gdzie uczestniczyłam w monitoringu cyklu rozrodczego gniazdujących w budkach populacji sikory bogatki (*Parus major*) i sikory modrej (*Cyanistes caeruleus*). Był to pierwszy rok z sześciu lat pracy terenowej w lesie Wytham, który pozwolił mi zapoznać się ze specyfiką pracy terenowej, stosowania ściśle określonego protokołu zbierania danych (modyfikowanego tylko w niewielkim stopniu w ciągu ostatnich 60 lat monitoringu populacji sikor w Wytham). Stanowił on również podstawę do dalszych analiz z genetyki ilościowej wykonanych w czasie stażu magisterskiego i genetyki ekologicznej przeprowadzonych w czasie doktoratu, który rozpoczęłam po roku od zakończenia studiów magisterskich na Uniwersytecie w Oksfordzie.

Po ukończeniu studiów magisterskich na wydziale zoologii Uniwersytetu w Oksfordzie postanowiłam wrócić do Warszawy, aby ukończyć 5-letnie studia magisterskie na wydziale biologii Uniwersytetu Warszawskiego. Moja praca magisterska, wykonana pod opieką Prof. Dr hab. Piotra Dawidowicza w zakładzie hydrobiologii, wykorzystwała zestaw danych zebranych przez Prof. Dawidowicza z czasu jego stażu po-doktorskiego na University of Wisconsin (Stany Zjednoczone). Celem pracy było zbadanie ruchu *Daphnia pulicaria*, a zwłaszcza analizy potencjalnych zmian parametrów ruchu w momencie pojawienia się sygnałów o zagrożeniu drapieżnictwem w postaci światła czy symulowanej przy pomocy kairomonów drapieżnika. Analizując poruszanie się *Daphnia* skupiłam się nie na porównywaniu wartości średnich parametrów ruchu, lecz na zmianach we współczynniku zmienności pomiędzy poszczególnymi grupami eksperymentalnymi. Praca ta została przyjęta do druku w czasopiśmie *Animal Behaviour* parę miesięcy po obronie pracy magisterskiej na UW w 2004 roku, i opublikowana w 2006 roku.

### Dorobek naukowy zdobyty w czasie doktoratu

Kilka miesięcy po obronie pracy magisterskiej na Uniwersytecie Warszawskim wyjechałam z Polski. W październiku 2004 rozpoczęłam doktorat w Instytucie Edwarda Greya na wydziale zoologii Uniwersytetu w Oksfordzie pod opieką Profesora Bena Sheldona. Stypendium doktorskie oraz pokrycie kosztów badań w czasie doktoratu zostały sfinansowane w ramach Christopher Welch Scholarship, który otrzymałam w oparciu o samodzielnie napisany wniosek opisujący określoną przeze mnie tematykę badań. Moja praca doktorska opierała się na analizie wieloletnich danych terenowych dotyczących cyklu życiowego sikory bogatki (*Parus major*) w celu oszacowania (i) inbredu / chowu wsobnego (ang. *inbreeding*) w całej populacji, (ii) skutków chowu wsobnego, tj depresji chowu wsobnego (ang. *inbreeding depression*), oraz (iii) skuteczności unikania chowu wsobnego poprzez dyspersję lub aktywny wybór partnera.

Razem ze współpracownikami ustaliłam, iż choć poziom wsobności w populacji jest stosunkowo niski, to depresja chowu wsobnego jest znacząca, i powoduje ~40% obniżenie dostosowania mierzonego jako przeżywalność do czasu dojrzałości reprodukcyjnej (Szulkin et al. 2007 *Journal of Evolutionary Biology*). Analizy depresji wsobnej w kontekście różnych gradientów środowiskowych dodatkowo wykazują, że interakcje pomiędzy poziomem chowu wsobnego a środowiskiem (ang. *inbreeding \* environment interactions*) mogą być znaczące. Objawem tego jest większy spadek dostosowania związany z depresją wsobną w mniej sprzyjających warunkach środowiskowych (Szulkin et al. 2007 *PLoS One*). Co ciekawe, jakość fenotypowa osobników wybierających krewniaka na partnera reprodukcyjnego nie wydaje się odstawać od reszty populacji, co potwierdziły badania zarówno przekrojowe jak i wzdłużne populacji (Szulkin et al. 2008 *Behavioral Ecology*). Innymi słowy, depresja chowu wsobnego zaobserwowana wśród sikor bogatek z Wytham Woods wydaje się wynikać wyłącznie z konsekwencji nie-addytywnej ekspresji genowej spowodowanej zwiększonym poziomem homozygotyczności wśród potomstwa z chowu wsobnego, nie zaś z obniżonej jakości genotypów –lub fenotypów – osobników wybierających krewnych do rozrodu. Konsekwencje z zakresu genetyki ilościowej wynikające z braku niezależności poziomu wsobności rodziców i potomstwa zaobserwowane w innej populacji wolnożyjących ptaków opisuję też w pracy Szulkin & Sheldon (2007, *Current Biology*). Pytanie, jakie się nasuwa w obliczu istotnych kosztów dostosowania związanych z konsekwencjami chowu wsobnego jest takie: czy sikory bogatki w jakimkolwiek stopniu unikają chowu wsobnego? Wraz z

moim opiekunem naukowym wykazałam, iż odległość pomiędzy miejscem pierwszego rozrodu a miejsca urodzenia (ang. *natal dispersal*) jest bezpośrednio sprzężona z prawdopodobieństwem rozrodu ze spokrewnionym partnerem – innymi słowy, dyspersja po opuszczeniu rodzinnego gniazda jest bardzo istotnym czynnikiem determinującym prawdopodobieństwo kojarzeń wsobnych w populacji sikorek bogatek z Wytham (Szulkin & Sheldon 2008 *Proceedings of the Royal Society B*). Pracę doktorską, obejmującą powyższe zagadnienia, złożyłam w grudniu 2007, obroniłam ją w styczniu 2008, a mój stopień doktorski został uprawomocniony w maju 2008<sup>1</sup>.

#### Dorobek naukowy zdobyty po doktoracie

W lutym 2007 wygrałam konkurs na trzyletni *Research Fellowship by Examination* w Magdalen College, University of Oxford. Stanowisko *Research Fellow* objęłam w październiku 2007 (jeszcze jako doktorant), gdzie dołączyłam do grona akademickiego Magdalen College (Fellow of Magdalen College Governing Body), i przez 3 lata prowadziłam niezależną działalność naukową. Mój pobyt w Magdalen College został dodatkowo wydłużony na rzecz urlopu macierzyńskiego i zakończył się w grudniu 2011 – kilka miesięcy później rozpoczęłam nowe zatrudnienie badawcze jako *Intra-European Marie Curie Fellow* we Francji, w jednostce CNRS Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive w Montpellier.

---

<sup>1</sup> dyplom z pracy doktorskiej odebrałam dużo później, w ramach niezależnej ceremonii rozdania dyplomów w listopadzie 2011.

**Problematyka badawcza opisywana w cyklu publikacji „Szacowanie depresji chowu wsobnego i unikania wsobności metodami genetyki ekologicznej – pułapki i nowe rozwiązania” stanowiących osiągnięcie naukowe zgłoszone do postępowania habilitacyjnego**

Problematyka badawcza opisana w ramach dzieła habilitacyjnego pt. „*Szacowanie depresji chowu wsobnego i unikania wsobności metodami genetyki ekologicznej – pułapki i nowe rozwiązania*” jest kontynuacją moich zainteresowań chowem wsobnym ukształtowanych w czasie doktoratu. Istotną zmianą w kierunku badań (w porównaniu do doktoratu) jest fakt, iż dzieło habilitacyjne charakteryzuje się nowymi podejściami teoretycznymi, analitycznymi i syntetycznymi. Jednocześnie pozwoliło mi ono na współpracę z szerszym kręgiem specjalistów. Publikacje naukowe składające się na dzieło habilitacyjne zwracają m.in. uwagę na do tej pory niezauważone (lub zapomniane) procesy biologiczne, założenia teoretyczne i ograniczenia eksperymentalne charakteryzujące badania szacujące ilościowo (i) depresję chowu wsobnego oraz (ii) unikanie depresji chowu wsobnego.

W czasie, gdy w ramach studiów doktoranckich zajmowałam się chowem wsobnym (zazwyczaj definiowanego przy użyciu rodowodów zwierzęcych), miała miejsce raptowna **ekspansja metod molekularnych w szacowaniu poziomu wsobności na poziomie osobniczym i populacyjnym**. Badania wykorzystujące metody molekularne wydają się naturalnym kolejnym etapem w ewolucji tej dziedziny genetyki ekologicznej, gdyż tylko nieliczne populacje zwierząt (często żyjące w niewoli, i nie doświadczające naturalnych presji selekcyjnych zachodzących w środowisku naturalnym) posiadają rodowody, na podstawie których można określić pokrewieństwa i osobniczy poziom inbredu. Istnieje zaś niezliczona liczba wolnożyjących populacji zwierząt, od których stosunkowo łatwo można pobrać materiał genetyczny (np. krew, naskórek), ale ograniczeniem jest fakt, iż nie posiadamy żadnego wglądu co do stopnia pokrewieństwa pomiędzy osobnikami, lub też poziomu wsobności ich potomstwa. Często używanym „zamiennikiem” do współczynnika wsobności  $f$  (ustalanego na podstawie algorytmów wykorzystujących pokrewieństwa rodowodowe) jest ustalenie poziomu heterozygotyczności (lub odwrotnie – poziomu homozygotyczności) organizmu, który zazwyczaj jest obliczany na podstawie poziomu heterozygotyczności markerów molekularnych białkowych lub mikrosatelitarnych (ang. MLH, multi-locus-heterozygosity). W praktyce, częstym (niezbyt trafnym) zamiennikiem klasycznego ujęcia depresji wsobnej (określanego jako kąt nachylenia krzywej regresji cechy



dostosowania (ang. *fitness trait*) względem poziomu wsobności  $f$  osobnika) jest badanie obecności korelacji pomiędzy poziomem heterozygotyczności osobnika a daną cechą dostosowania. W pracy pierwszej dzieła habilitacyjnego (Szulkin et al. 2010, *Evolution*), skupiam się na dokładnym określeniu tego czym są, a czym nie są korelacje pomiędzy heterozygotycznością a dostosowaniem (ang. *heterozygosity-fitness correlations, HFC*). Wraz ze współpracownikami osadzamy terminologię HFC w kontekście pojęć z teorii genetyki populacji wyprowadzonych (i często zapomnianych) w latach '50, '60 i '70 XXgo wieku. Przedstawiamy i omawiamy matematyczne zależności obecne pomiędzy poszczególnymi komponentami składającymi się na HFC. Między innymi przedstawiamy poszczególne etapy potrzebne do obliczania korelacji w heterozygotyczności pomiędzy poszczególnymi loci, oraz wykazujemy matematycznie, że HFC jest wypadkową korelacji pomiędzy dostosowaniem a współczynnikiem wsobności  $f$  pomnożonej przez korelację pomiędzy  $f$  a poziomem heterozygotyczności. Następnie wykazujemy graficznie i statystycznie, iż punktowe oszacowania empiryczne korelacji pomiędzy MLH a  $f$  (t.j.  $r(\text{MLH}, f)$ ) często odbiegają od przewidywanych wartości teoretycznych, które są bardzo zależne od struktury genetycznej populacji. Co istotne, zestawienie wszystkich dotychczas opublikowanych badań empirycznych testujących zależności pomiędzy empirycznymi a teoretycznie oczekiwanymi wartościami  $r(\text{MLH}, f)$  wykazują zgodność z przewidywaniami teoretycznymi i generują współczynnik regresji krzywej wszystkich punktów (t.j. niezależnych prac empirycznych) nie różniący się od wartości 1.

Praca 1 skupia się też nad uporządkowaniem wyobrażeń na temat „efektów lokalnych” (ang. *local effects*) i „ogólnych” (ang. „*general effects*”) w zrozumieniu fenomenu HFC. Błędne wnioski biorą się z częstych obserwacji silnych HFC dla niektórych markerów mikrosatelitarnych w danej pracy empirycznej, ale słabego HFC gdy użyta jest cała dostępna pula markerów. Taki fenomen często był interpretowany jako dowód na umiejscowienie danego markera genetycznego w bliskiej odległości fizycznej (ang. *physical linkage*) mutacji niekorzystnie wpływającej na badaną cechę dostosowania, identyfikując „efekt lokalny” (ang. *local effect*) danej niekorzystnej mutacji recesywnej. Poprzez symulację genetycznych „efektów lokalnych” w kontekście demograficznego wąskiego gardła populacyjnego (ang. *bottleneck*) wykazujemy, iż wykrycie takich efektów lokalnych jest *de facto* niezmiernie trudne w przypadku naturalnych populacji zwierząt. Dzieje się tak gdyż obecność (i siła) nierówności sprzężeń (ang. *linkage disequilibrium*), tworzących statystyczną asocjację pomiędzy danym markerem a niekorzystną recesywną mutacją, nie jest jednoznaczna z

odległością fizyczną pomiędzy nimi. Podkreślamy w pracy, iż tzw. „efekty lokalne” rzekomo wykrywane przez dany marker dla danej populacji są często nieprawdziwe i wynikają z ograniczonej mocy statystycznej metod molekularnych do wykrywania złożonych procesów biologicznych, jakimi jest depresja wsobna. Dodatkowo przedstawiamy metodologię statystyczną pozwalającą na (i) poprawne testowanie obecności efektów lokalnych (równocześnie ostrzegając, iż w kontekście naturalnych populacji zwierząt czy roślin są one bardzo trudne do wykrycia), oraz na (ii) szacowanie wpływu chowu wsobnego na cechę dostosowania przy użyciu danych molekularnych typu HFC.

Omówiona powyżej praca 1 miała namacalny wpływ na metody analizy danych HFC w literaturze naukowej. Miedzy innymi, metoda statystyczna opisana w pracy 1, mająca na celu rozróżnienia efektów lokalnych i ogólnych, doczekała się też ulepszenia przez Olano-Marin i współpracowników (2011 *Molecular Ecology*). Wraz z współautorem pracy 1, napisaliśmy komentarz omawiający ulepszenia wprowadzone przez Olano-Marin et al. (2011); komentarz ten jest przedstawiony jako **praca druga dzieła habilitacyjnego (Szulkin & David 2011, *Molecular Ecology*)**. Zwracamy też uwagę na fakt, iż metoda grupowania markerów w zależności od ich przynależności do funkcjonalnych i niefunkcjonalnych regionów w genomie (ang. *functional (i.e. expressed sequence tags) & non-functional areas of the genome*) zaproponowana przez Olano-Marin et al. (2011) pozwala na zwiększoną moc statystyczną w rozróżnianiu pozytywnych i negatywnych korelacji HFC, wynikających odpowiednio z depresji wsobnej (inbredowej) i depresji outbredowej (ang. *outbreeding depression*).

Poziom wsobności (inbredu) w populacji, wynikająca z niego depresja wsobna, oraz obecność zachowań dążących do unikania kojarzeń wsobnych (ang. *inbreeding avoidance*) są cechami populacyjnymi będącymi wypadkową czynników ekologicznych, demograficznych oraz ewolucyjnych presji selekcyjnych. Bez wątplenia są to ważne elementy wpływające na strukturę genetyczną naturalnych populacji zwierząt. Nie jest więc przypadkiem, iż równoległe do prac dążących do określania poziomu pokrewieństwa pomiędzy osobnikami i poziomu wsobności u potomstwa (używając do tego tradycyjnych rodowodów lub metod molekularnych), nastąpiła ekspansja prac empirycznych testujących **behavioralne unikanie wsobności (ang. *inbreeding avoidance*) wśród zwierząt**. Niestety, testowanie hipotez badawczych dotyczących unikania wsobności nie zawsze unika pułapek związanych z:

(i) ograniczeniami metod molekularnych (i rodowodowych!) stosowanych przy ustalaniu pokrewieństwa pomiędzy osobnikami w populacji (praca 1, 2 i 5 dzieła habilitacyjnego)

(ii) braku realizmu biologicznego w generowaniu hipotez zerowych kojarzeń losowych i w generowaniu modeli używanych do symulacji kojarzeń w populacji, co powoduje błędną interpretację wyników badań empirycznych (praca 3 i 5 dzieła habilitacyjnego)

(iii) ograniczonej wiedzy o niezależnych procesach ekologicznych utrudniających interpretację wyników *stricte* związanych z unikaniem wsobności (praca 4 i 5 dzieła habilitacyjnego)

(iv) ograniczeniami dotychczasowych modeli teoretycznych i ich siły predykcyjnej w ustalaniu progów, powyżej których unikanie wsobności powinno zachodzić dla danego gatunku w konkretnym kontekście ekologicznym (praca 5 dzieła habilitacyjnego).

**W pracy trzeciej dzieła habilitacyjnego (Szulkin et al. 2009, *Journal of Animal Ecology*)** stawiam hipotezy mające na celu zweryfikować, czy sikorki bogatki *Parus major* unikają kojarzeń wsobnych. Taki stan rzeczy wydaje się możliwy w obliczu istotnej depresji wsobnej zaobserwowanej w populacji (Szulkin et al. 2007, Szulkin & Sheldon 2008a). Celem pracy trzeciej było więc zweryfikowanie, czy depresja wsobna umożliwiła ewolucję zachowań unikania wsobności innych niż dyspersja (Szulkin & Sheldon 2008b) – a konkretnie czy wpłynęła na aktywne unikanie wybierania krewniaków jako partnerów do rozrodu. Testowanie unikania wsobności wymagało sformułowania modeli – „hipotez zerowych” kojarzeń losowych (ang. *null models of random mating*). Wraz z współpracownikami stworzyliśmy cztery modele zerowe zakładające różną dostępność partnerów do rozrodu w populacji (uwzględniające osobniki już sparowane w poprzednim sezonie lęgowym, czy też zależności geograficzne pomiędzy osobnikami przeciwnej płci) równocześnie zakładając, iż kojarzenia pomiędzy osobnikami są losowe. Modele zerowe pozwoliły uzyskać rozkłady pokrewieństw odpowiadające hipotezie zerowej, i zostały następnie skontrastowane z rzeczywistymi rozkładami pokrewieństw par rozrodczych zaobserwowanych w terenie. Nasze wyniki jednoznacznie wykazały, iż sikorki bogatki nie unikają kojarzeń z krewniakami. Co więcej, modele zerowe nie uwzględniające złożoności przestrzennej rozkładu osobników spokrewnionych wykazały nawet, iż sikorki wolą rozmnażać się z bliżej spokrewnionymi osobnikami niż byłoby to oczekiwane przy założeniu, iż kojarzenia są losowe. Wyniki te

podkreślają więc istotę wyboru odpowiednio dobranego modelu zerowego kojarzeń. Co ciekawe, wykazujemy również, iż osobniki wysoce spokrewnione (t.j. rodzeństwa) decydują się na rozród częściej, nie byłoby to oczekiwane na podstawie jakichkolwiek modeli zerowych. Te dwa ostatnie punkty są również omówione w pracy piątej dzieła habilitacyjnego (Szulkin et al. 2013 (w druku), *Trends in Ecology & Evolution*).

**Praca czwarta dzieła habilitacyjnego (Szulkin et al. 2012, *Animal Behaviour*)** dotyczy kojarzeń poza-partnerskich (ang. *extra-pair copulations, EPC*), a zwłaszcza potomstwa poza-gniazdowego (ang. *extra-pair young, EPY*) sikorki bogatki z Wytham Woods. Wraz z współpracownikami testujemy popularną wśród ekologów behawioralnych hipotezę polegającą na twierdzeniu, iż kojarzenie (i potomstwo) poza-partnerskie u społecznie monogamicznych ptaków jest przystosowaniem mającym na celu unikania depresji wsobnej. Stawiamy tezę, iż w gniazdach wysoce spokrewnionych par sikorek bogatek (płodzących potomstwo o wysokim poziomie wsobności / inbredu, obarczone wysokim prawdopodobieństwem obniżonego dostosowania) powinniśmy odnaleźć wyższy odsetek potomstwa poza-partnerskiego (EPY) niż w gniazdach utworzonych przez niespokrewnione osobniki. Wbrew oczekiwaniom, spokrewnieni rodzice mieli niższy odsetek potomstwa poza-partnerskiego w gnieździe (7%) niż osobniki niespokrewnione (17%). Nasuwający się wniosek jest taki, iż poprzez obniżanie liczby EPY w gnieździe, samice spokrewnione ze swoimi partnerami rozrodczymi aktywnie „unikają unikania wsobności”. W rzeczywistości wykazujemy, iż wynik ten spowodowany jest w dużej mierze tendencją samic urodzonych w Wytham, („rezydentek”) do produkowania niższej liczby EPY, w porównaniu z tzw. „imigrantkami” urodzonymi poza granicami lasu Wytham, ale rozmnażającymi się w obrębie jego granicy. Innymi słowy, za różnicami w liczbie potomstwa poza-gniazdowego wywodzącymi się z porównań spokrewnionych i niespokrewnionych par kryją się najprawdopodobniej różnice ekologiczne i behawioralne imigrantek i rezydentów lasu Wytham - nie zaś aktywna preferencja samic w parach krewniaczych do zwiększenia poziomu wsobności potomstwa poprzez obniżanie liczby potomstwa poza-gniazdowego we własnych gniazdach.

Syntezą moich badań nad unikaniem wsobności jest **praca piąta dzieła habilitacyjnego (Szulkin et al., *Trends in Ecology & Evolution*, w druku)**. Ważnym aspektem tej publikacji (zakwalifikowanej jako *TREE opinion article*) jest omówienie trudności – i zaproponowania rozwiązań - związanych z ilościowym badaniem „**strategii inbredowej**

(ang. „*inbreeding strategy*”), czyli unikania lub preferowania kojarzeń krewniaczych. Przedstawiamy ograniczenia, ale też rozwiązania, które pozwalają na poprawienie naszego zrozumienia dynamiki strategii inbredowej wśród kręgowców. Rozwiązania opierają się na adekwatnym spełnieniu wymagań dotyczących:

(1) wyboru odpowiedniego modelu badawczego (system biologiczny o niskiej zmienności współczynników pokrewieństwa w populacji bardzo ogranicza moc testów mających na celu wykrycia strategii inbredowej; istotna jest też długotrwała i stała presja selekcyjna względem strategii inbredowej),

(2) ustalenia tożsamości obecnych partnerów rozrodczych,

(3) ustalenia tożsamości wszystkich potencjalnych partnerów rozrodczych,

(4) dokładnego oszacowania stopnia pokrewieństwa pomiędzy danym osobnikiem a pozostałą pulą kandydatów do rozrodu, co zazwyczaj jest dużym wyzwaniem, spowodowanym użyciem małej liczby (np. 10-20) markerów molekularnych (część tego problemu rozwinięta jest też w pracy pierwszej dzieła habilitacyjnego).

(5) odpowiedniej analizy statystycznej wyników – skupiającej się nie tylko na średniej, ale też wariancji rozkładu pokrewieństw w badanej populacji, oraz na analizie struktury pokrewieństw w kontekście informacji o ekologii i behawiorze badanego gatunku.

Punkty (2) i (3) są szczególnie trudne do spełnienia w warunkach naturalnych; błędy systematyczne mogą się na przykład pojawić, gdy sukces w ustaleniu ojcostwa jest zależny od stopnia pokrewieństwa z partnerem rozrodczym, czy też w przypadku nielosowej identyfikacji ojcostwa dla rezydentów i imigrantów w danej populacji. Punkt (3) wymaga też realistycznych modeli zerowych kojarzeń losowych, które są zależne od takich czynników jak dystrybucja przestrzenna osobników o różnym stopniu pokrewieństwa w populacji, ich wiek czy też status reprodukcyjny. Przykładem kontrastujących wniosków, jakie można wysunąć przy użyciu różnych modeli kojarzeń jest trzecia praca dzieła habilitacyjnego.

Prace naukowe po doktoracie nie wliczane do osiągnięcia naukowego zgłaszanego do postępowania habilitacyjnego

Niezależnie od moich badań przedstawionych w cyklu tematycznym dzieła habilitacyjnego, z czasem rozwinęłam nowe nurty zainteresowań z zakresu genetyki ekologicznej. Przed wszystkim interesuje mnie to, jak procesy ekologiczne i ewolucyjne wpływają na (i) architekturę genetyczną zarówno poszczególnych osobników w danej populacji zwierząt, jak i (ii) na szeroko pojętą strukturę genetyczną kręgowców wolnożyjących w otaczającym ich środowisku naturalnym.

W 2008 r. włączyłam się w projekt badawczy kierowany przez Dr M. Liedvogel, mający na celu ustalenie wpływu zmienności allelicznej genu *Clock* na zaobserwowanej w warunkach naturalnych zmienności czasowej przystępowania do rozrodu u sikory modrej *Cyanistes caeruleus* (Liedvogel, Szulkin et al. 2009 *Molecular Ecology*). Nasza praca wykazała przewagę selekcyjną samic posiadających allele *Clock* o krótszych sekwencjach powtarzających się łańcuchów poli-glutaminowych. Samice z „krótszymi” allelami *Clock* przystępowały do rozrodu wcześniej niż pozostałe samice w populacji i krócej inkubowały jaja. Ich chowy zaś charakteryzowały się większą przeżywalnością piskląt, a w rezultacie większa liczba ich potomstwa opuszczała gniazda.

Ustalenie natury przystosowań osobniczych do zmienności środowiskowej – tj. jej podstawa genetyczna lub przejaw plastyczności fenotypowej – jest ciekawym zagadnieniem nie tylko w kontekście *stricte* ewolucyjnym. Nie ma wątpliwości, iż obecne zmiany klimatyczne dotyczące cały świat żywy (choć w nierównym stopniu) będą wywierać nowe presje selekcyjne, do których organizmy będą musiały się dostosować (albo zginąć). Zorganizowana przeze mnie sesja tematyczna (tzw. „side-event”) p.t. „*Ecological interactions in a changing world* – interakcje ekologiczne w zmieniającym się świecie”, w ramach konferencji ONZ w Kopenhadze w 2009 roku, na której odbywała się 15-ta runda negocjacji klimatycznych, wyznaczyła nowy kierunek moich zainteresowań z zakresu biologii ewolucyjnej. Konferencja ta, oraz dyskusje z naukowcami zajmującymi się modelizacją zmian klimatycznych oraz badaniem dostosowania się populacji zwierząt do zmian środowiskowych i klimatycznych wpłynęła na całokształt mojego obecnego projektu badawczego Marie Curie rozpoczętego w maju 2012 p.t. „*Roles of genetics and environmental variability in animal population resilience: empirical testing in a changing world*”. Celem tej pracy będzie wykorzystanie

technologii sekwencjonowania nowej generacji (ang. *Next Generation Sequencing*) typu RAD-seq do zidentyfikowania 5000-15000 loci polimorficznych typu SNP u sikory modrej *Cyanistes caeruleus*. Połączenie danych genetycznych z danymi klimatycznymi oraz satelitarnymi, które opisują heterogenne siedliska sikory modrej badanej na Korsyce i południu Francji od blisko 40 lat, pozwoli mi na zbadanie różnych aspektów przepływu genowego, genetycznej vs. fenotypowej adaptacji lokalnej, jak również ogólnogenomowych oraz genowych sygnatur doboru naturalnego (ang. *genetic signatures of selection*). Pierwsza praca (złożona i obecnie poddawana drobnym poprawkom – ang. *minor corrections*) w ramach projektu Marie Curie jest rozdziałem napisanym wspólnie z Prof. Jonem Slatem i Prof. Henrikiem Jensenem do wieloautorowej książki p.t. „*Quantitative Genetics in Natural Populations*” (Oxford University Press), gdzie przedstawiamy potencjał, ale też ograniczenia metod molekularnych nowej generacji w identyfikacji genetycznego podłoża cech fenotypowych wolnożyjących kręgowców.

Na koniec chciałabym wspomnieć, że jestem też zaangażowana w inicjatywy mające na celu zwiększenia równouprawnienia płci w środowisku akademickim. Poza zaangażowaniem w Oxfordzie (działałam w tym zakresie w ramach Magdalen College, byłam też członkiem komisji Athena Swan wydziału zoologii, mającej wzmocnić równouprawnienie płci względem zatrudnienia w jednostkach badawczych Wielkiej Brytanii). Ostatnimi czasy zaangażowałam się jako współautor do projektu z którego powstał manuskrypt p.t. „Mniej zaproszonych wystąpień żeńskich w biologii ewolucyjnej gdyż kobiety odmawiają wygłoszenia przemówień częściej od mężczyzn” (ang. „*Fewer invited talks by women in evolutionary biology because women decline to speak more often than men*”), który został niedawno wysłany do *Journal of Evolutionary Biology*, (Schroeder, Dugdale *et al.*).

