

**Wacław Tworzydło**  
**Instytut Zoologii**  
**Wydział Biologii i Nauk o Ziemi**  
**Uniwersytet Jagielloński w Krakowie**

## **AUTOREFERAT**

**Kraków 2016**

## 1. Imię i Nazwisko

Wacław Tworzydło

## 2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe

Magister biologii, studia ukończone w 2002 roku na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie, promotor pracy magisterskiej: Prof. dr hab. Barbara Bilińska.

Doktor nauk biologicznych, stopień uzyskany w 2006 roku na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego, na podstawie rozprawy doktorskiej pt. „*Mechanizmy transportu cytoplazmy z komórek odżywczych do oocytów w jajnikach owadów pierwotnych i wyspecjalizowanych*”, promotor: Prof. dr hab. Szczepan Biliński, recenzenci: Prof. dr hab. Teresa Szklarzewicz (Uniwersytet Jagielloński), Prof. dr hab. Janusz Kubrakiewicz (Uniwersytet Wrocławski).

Studia podyplomowe na kierunku *Zarządzanie kapitałem ludzkim* na Wydziale Ekonomii i Stosunków Międzynarodowych Uniwersytetu Ekonomicznego w Krakowie (2014 – 2015).

Studia podyplomowe na kierunku *Akademia menedżera* w Wyższej Szkole Zarządzania i Bankowości w Krakowie (2015 – 2016).

## 3. Informacja o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych

2002 – 2006    Doktorant w Zakładzie Zoologii Systematycznej i Zoogeografii (obecnie Zakład Biologii Rozwoju i Morfologii Bezkręgowców) Instytutu Zoologii, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński w Krakowie.

2006 – 2010    Asystent w Zakładzie Zoologii Systematycznej i Zoogeografii (obecnie Zakład Biologii Rozwoju i Morfologii Bezkręgowców) Instytutu Zoologii, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński w Krakowie.

od 2010 do chwili obecnej Adiunkt w Zakładzie Biologii Rozwoju i Morfologii Bezkręgowców) Instytutu Zoologii, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński w Krakowie.

#### 4. Wykazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zmianami):

##### 4.1. Tytuł osiągnięcia naukowego:

Morfologia żeńskiego systemu rozrodczego skorków a ich strategie rozrodcze

##### 4.2. Autor/Autorzy, rok, tytuł publikacji, nazwa wydawnictwa

1. Tworzydło W., Biliński S.M., Kočárek P., Haas F. 2010. Ovaries and germline cysts and their evolution in Dermaptera (Insecta). *Arthropod Structure and Development*, 39: 360-368

**IF = 1,650; IF<sub>2010</sub> = 1,667; IF<sub>5-letni</sub> = 2,035;**

**Punkty MNiSW = 35;**

**Liczba cytowań wg: Web of Science = 11; Scopus = 14; Google Scholar = 11**

2. Tworzydło W., Lechowska-Liszka A., Kočárek P., Biliński S.M. 2013. Morphology of the ovarioles and the mode of oogenesis of *Arixenia esau* support the inclusion of Arixeniina to the Eudermaptera. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* 252: 410-416

**IF = 1,483; IF<sub>2013</sub> = 1,821; IF<sub>5-letni</sub> = 1,671;**

**Punkty MNiSW = 30;**

**Liczba cytowań wg: Web of Science = 7; Scopus = 8; Google Scholar = 8**

3. Tworzydło W., Kisiel E., Biliński S.M. 2013. Embryos of the viviparous dermapteran, *Arixenia esau* develop sequentially in two compartments: terminal ovarian follicles and the uterus. *PLOS One* 8(5), e64087

**IF = 3,234; IF<sub>2013</sub> = 3,534; IF<sub>5-letni</sub> = 3,702;**

**Punkty MNiSW = 40;**

**Liczba cytowań wg: Web of Science = 2; Scopus = 4; Google Scholar = 7**

4. Biliński S.M., Kočárek P., Jankowska W., Kisiel E., Tworzydło W. 2014. Ovaries and phylogeny of dermapterans once more: ovarian characters support paraphyly of Spongiphoridae. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* 253: 321-326

**IF = 1,483; IF<sub>2014</sub> = 1,483; IF<sub>5-letni</sub> = 1,671;**

**Punkty MNiSW = 30;**

**Liczba cytowań wg: Web of Science = 2; Scopus = 3; Google Scholar = 3**

5. Tworzydło W. 2015. Relationship between lateral oviduct morphology and a reproductive strategies in earwigs. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* 254: 41-47

**IF = 1,483; IF<sub>2014</sub> = 1,483, IF<sub>5-letni</sub> = 1,671;**

**Punkty MNiSW =30;**

**Liczba cytowań wg: Web of Science = 0; Scopus = 0; Google Scholar = 0**

#### **4.3. Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania**

Wśród owadów stwierdzono i opisano trzy podstawowe strategie rozrodcze: żyworodność, jajożyworodność i jajorodność (Wheeler, 2003). W przypadku gatunków żyworodnych (tj. takich, których zarodki rozwijają się w ciele samicy), organizm matki zapewnia wymianę gazową oraz wszystkie substancje odżywcze dla rozwijającego się zarodka (żyworodność matrotroficzna). Z tego względu, w obrębie żeńskiego układu rozrodczego (np. w jajowodach) pojawiają się charakterystyczne „struktury odżywcze” (Andrews i Rose, 1994). U gatunków jajożyworodnych, zarodki rozwijają się w kapsułach jajowych, które przetrzymywane są w ciele matki do czasu wylęgu. Pozornie jajożyworodność przypomina żyworodność; strategie te jednak różnią się sposobem odżywiania zarodków. W przypadku jajożyworodności, zarodki nie są odżywiane przez organizm matki, lecz zużywają materiały zapasowe zgromadzone podczas oogenezy w komórce jajowej (żyworodność lecytotroficzna). Najczęstszą strategią rozrodczą owadów jest jajorodność. Gatunki jajorodne składają jaja zawierające wszystkie niezbędne do rozwoju zarodkowego substancje; jaja te rozwijają się środowisku zewnętrznym, bardzo często pozbawione opieki matki. Wszystkie trzy, wymienione wyżej strategie rozrodcze, opisano u przedstawicieli skorków.

Skorki (Dermaptera) stanowią niewielki rząd owadów o przeobrażeniu niepełnym z opisanymi około 2200 gatunkami. Owady te żyją we wszystkich rejonach świata (z wyjątkiem Antarktydy i północnej części Arktyki), jednak większość gatunków występuje w rejonie tropików i subtropików. W Polsce opisano 6 gatunków skorków, które żyją w lasach, parkach i na łąkach. Często są również w ogrodach, piwnicach i zabudowaniach gospodarskich. Skorki tradycyjnie klasyfikowane są w trzy podrzędy (Forficulia, Arixeniina i Hemimerina) z 11 rodzinami, tj.

Arixeniidae, Hemimeridae, Karschiellidae, Diplatyidae, Pygidicranidae, Apachyidae, Anisolabididae, Labiduridae, Forficulidae, Spongiphoridae i Chelisochoidae (Haas i Kukulova-Peck, 2001; Jarvis i wsp., 2005). Przeważająca większość skorków (9 rodzin, tj. Karschiellidae, Diplatyidae, Pygidicranidae, Apachyidae, Anisolabididae, Labiduridae, Forficulidae, Spongiphoridae i Chelisochoidae) należy to podrzędu Forficulina. Są to tzw. typowe skorki, charakteryzujące się dużym podobieństwem w budowie zewnętrznej. Mają wydłużone, wyraźnie spłaszczone ciało. Obie pary ich skrzydeł wykształcone są dość nietypowo. Przednie skrzydła występują w postaci skróconych, skórzastych pokryw, które nie zakrywają całkowicie dużych, półkolistych, błoniastych skrzydeł tylnych (Haas i Kukulova-Peck, 2001). U skorków występuje nietypowy sposób składania skrzydeł tylnych, dzięki czemu mimo, że są znacznie większe od skrzydeł przednich są w stanie pod nimi się zmieścić. Warto jednak podkreślić, iż mimo obecności skrzydeł skorki latają rzadko i niezbyt sprawnie. Najbardziej charakterystyczną cechą skorków jest niewątpliwie obecność na końcu odwłoka przekształconych w szczypcę wyrostków rylcowych, tzw. cerci. Służą one do obrony, zdobywania pokarmu, a także odgrywają ważną rolę podczas kopulacji oraz składania skrzydeł. Co ciekawe, u większości gatunków budowa cerci jest przejawem dymorfizmu płciowego. Szczypcy samic są najczęściej krótsze i proste, podczas gdy u samców są masywne i wyraźnie zakrzywione.

Przeważająca większość typowych skorków (Forficulina) to owady wolnożyjące, prowadzące zwykle nocny tryb życia, w dzień natomiast ukrywają się w ściółce, pod kamieniami, korą drzew lub w ziemi. Są (z kilkoma nielicznymi wyjątkami) jajorodne. Samice składają jaja w niewielkich gniazdach i, co ciekawe, opiekują się jajami i młodymi larwami. Opieka ta polega głównie na ochronie oraz oczyszczaniu jaj, a później młodych osobników. Warto w tym miejscu dodać, że u skorka *Anechura harmandi* opisano krańcowo posuniętą opiekę nad potomstwem, zwaną matrifagią, która kończy się zjedzeniem ciała matki przez larwy tuż przed opuszczeniem przez nie gniazda. W obrębie Forficulina, rodziny Karschiellidae, Pygidicranidae i Diplatidae uważane są za najbardziej pierwotne i nazywane są skorkami niższymi. Rodziny Apachyidae, Labiduridae, Anisolabididae, Spongiphoridae, Forficulidae i Chelisochoidae tworzą wspólnie tzw. skorki wyższe, w obrębie których trzy ostatnie rodziny (Spongiphoridae, Forficulidae i Chelisochoidae) łączone są wspólnie w najbardziej zaawansowaną grupę skorków, Eudermaptera.

Jak wyżej wspomniano, wśród skorków występują również osobniki reprezentujące pozostałe strategie rozrodcze. Rodziny Arixeniidae i Hemimeridae obejmują wyspecjalizowane gatunki skorków pasożytujące na azjatyckich nietoperzach lub afrykańskich szcurach. Gatunki te są żyworodne (Hagan, 1951, Nakata i Maa, 1974). Wydaje się, że żyworodność w tych dwóch grupach jest jednym z przystosowań do pasożytniczego trybu życia, gdyż zwiększa szanse larwy na szybkie odnalezienie właściwego żywiciela. Tradycyjnie grupy te tworzą osobne podrzędy w

obrębie skorków, jednak, jak wskazują najnowsze badania (również dołączone do niniejszego osiągnięcia naukowego), grupy te powinny być umieszczone w obrębie Eudermaptera.

Warto dodać, że u dwóch przebadanych do tej pory gatunków „typowych” skorków (Forficulina) z rodziny Spongiphoridae, tj. *Marava arachidis* i *Chaetospania borneensis* stwierdzono występowanie jajożyworodności (Kočarek, 2009).

Żeński układ rozrodczy owadów tworzą parzyste jajniki, od których odchodzą jajowody boczne łączące się tworząc jajowód wspólny przechodzący w pochwę. U większości owadów jajowody boczne są rurkowatymi (tubularnymi) strukturami zbudowanymi z jednowarstwowego nabłonka. Komórki nabłonkowe jajowodu leżą zwykle na dobrze wykształconej blaszce podstawnej i są otoczone licznymi włóknami mięśniowymi i rozgałęzieniami systemu tchawkowego (Lehane i Laurence, 1978). Jajowód wspólny, bardzo często, jest krótki i silnie umięśniony. Z pochwą związana jest torebka kopulacyjna w formie kieszeni, do której przedostaje się nasienie podczas kopulacji oraz tzw. spermateka. Do pochwy uchodzą także gruczoły dodatkowe. Produkują one substancję, która umożliwia przyklejanie jaj do podłoża. U innych owadów (np. karaczanów lub modliszek) gruczoły dodatkowe produkują materiały do tworzenia kokonu lub, jak np. u błonkówek, mogą one być przekształcone w gruczoły jadowe (Chapman, 2013).

Jajniki owadów zbudowane są z licznych rurek jajnikowych, tzw. owariol. Liczba owariol występujących w pojedynczym jajniku jest bardzo zróżnicowana i może wahać się od jednej, na przykład u skorka *Marava arachidis* (Ramamurthi, 1956) do 300 000 u królowych niektórych gatunków termitów (Richard i Davies, 1977). Każda owariola otoczona jest niekomórkową blaszką podstawną oraz osłonką nabłonkową zawierającą komórki mięśniowe i tchawki. Typowa owariola zbudowana jest z 4 elementów: filamentu terminalnego, germarium, witelarium oraz nóżki owarialnej. Filamenty terminalne zbudowane są z komórek somatycznych i włókien mięśniowych i z reguły łączą się one w więzadło utrzymujące jajnik w ciele tłuszczowym (Biliński i Szklarzewicz, 1992; Lupa i wsp., 1999; Lupa i Biliński, 2002). Germarium zawiera młode komórki linii płciowej; tu odbywają się asymetryczne podziały komórek macierzystych oraz mitotyczne podziały komórek oogonialnych. W witelarium występują ułożone szeregowo pęcherzyki jajnikowe. Każdy pęcherzyk zbudowany jest z centralnie położonego oocytu i otaczającego go nabłonka folikularnego. W jajnikach meroistycznych - politroficznych (patrz dalej) pęcherzyki jajnikowe zawierają również pochodzące z linii płciowej komórki odżywcze (trofocyty). Ostatnia część owarioli to nóżka owarialna, czyli pedicel, który zbudowany jest z komórek somatycznych i służy do przytwierdzenia owarioli do jajowodu.

Pod względem budowy, jajniki owadów są organami bardzo zróżnicowanymi. Brant (1874) podzielił jajniki na dwa podstawowe typy: jajnik panoistyczny i meroistyczny (za Biliński, 1998). W

jajniku panoistycznym wszystkie komórki linii płciowej, oprócz tych które degenerują, przekształcają się w funkcjonalne oocyty. Pęcherzyki jajnikowe w takim typie jajnika zawierają wyłącznie oocyty i komórki folikularne. W jajnikach meroistycznych, część komórek linii płciowej przekształca się w oocyty, natomiast pozostałe różnicują się w komórki odżywcze. Ze względu na relacje przestrzenne między oocytami i komórkami odżywczymi Gross (1903) podzielił owariole meroistyczne na telotroficzne i politroficzne (za Biliński, 1998). W owariolach telotroficznych wszystkie komórki odżywcze zatrzymywane są w germarium i w ten sposób powstaje tzw. komora odżywcza (trofarium). Do witelarium przedostają się wyłącznie oocyty. Kontakt pomiędzy oocytami w witelarium i trofocytami w komorze odżywczej jest zapewniony dzięki tzw. sznurom odżywczym (Büning, 1994; Biliński, 1998). W owariolach politroficznych do witelarium przedostają się zespoły oocyt - komórki odżywcze (Büning, 1994; Biliński, 1998). Zarówno w jajniku telotroficznym, jak i politroficznym główną rolą komórek odżywczych jest zapewnienie rozwijającemu się oocytowi rozmaitych substancji i organelli (de Cuevas i wsp., 1997; Matova i Cooley, 2001; Tworzydło i Kisiel, 2010).

Każdy zespół oocyt – komórki odżywcze powstaje dzięki podziałom mitotycznym komórek oogonialnych: cystoblastu i cystocytów. Siostrzane (pochodzące z jednego cystoblastu) cystocyty tworzą cysty (grona, zespoły), w których poszczególne komórki połączone są wąskimi kanałami, tzw. mostkami międzykomórkowymi. Mostki te powstają w rezultacie niekompletnych cytokinez. Ostateczna liczba komórek w cyście jest uzależniona od liczby podziałów mitotycznych i jest zgodna z zasadą  $N=2^n$ , gdzie N to liczba cystocytów, zaś n to liczba podziałów (Giardina, 1901). W obrębie cysty, jedna komórka różnicuje się w oocyt, natomiast pozostałe przekształcają się w komórki odżywcze. Takie zespoły zostają otoczone somatycznymi komórkami folikularnymi i przedostają się do witelarium (patrz wyżej). Dalszy wzrost i rozwój pęcherzyków jajnikowych może być podzielony na trzy (częściowo nachodzące na siebie) fazy: prewitelogenezę, witelogenezę i choriogenezę. Podczas prewitelogenezy rozmaite makrocząsteczki i organelle są stopniowo akumulowane w cytoplazmie oocytu (ooplazmie). Podczas witelogenezy w ooplazmie gromadzone są materiały zapasowe w formie kul żółtka i kropli lipidowych, natomiast w ostatniej fazie (choriogenezie) na powierzchni oocytu tworzone są osłony jajowe (Büning, 1994).

Liczne badania porównawcze prowadzone na wielu grupach owadów wykazały, że struktura jajników i owariol, np. typ i liczba owariol, liczba podziałów mitotycznych cystoblastu lub liczba komórek odżywczych w pęcherzykach jajnikowych są cechami relatywnie stabilnymi i z sukcesem mogą być wykorzystywane w rozważaniach filogenetycznych owadów (Štys i Biliński, 1990).

Podstawowym celem publikacji, przedstawionych jako osiągnięcie naukowe była odpowiedź na dwa następujące pytania: (1) czy skorki z różnych grup systematycznych (i

reprezentujące różne strategie rozrodcze) różnią się budową żeńskiego układu rozrodczego oraz przebiegiem procesu oogenezy oraz (2) czy dana strategia rozrodcza wpływa na morfologię żeńskiego układu rozrodczego. Dodatkowym celem prowadzonych badań było dostarczenie nowych cech/argumentów użytecznych w rozważaniach nad filogenezą skorków.

W pierwszej publikacji (**Tworzydło i wsp., 2010; pozycja I.B.1 załącznika nr 5**) przebadano budowę jajnika oraz wczesne etapy oogenezy u 15 przedstawicieli różnych grup skorków. Stwierdzono, że u wszystkich przebadanych gatunków, jajniki są typu meroistycznego – politroficznego, nie mniej jednak wykazano różnice w morfologii jajników u skorków prymitywnych oraz u przedstawicieli skorków zaawansowanych z grupy Eudermaptera. Jajniki przedstawicieli grup pierwotnych (rodziny Pygidicranidae, Diplatidae, Anisolabididae i Labiduridae) są zbudowane z wydłużonych owariol przytwierdzonych do relatywnie krótkiego jajowodu bocznego. Ponieważ ten typ jajnika skorków został po raz pierwszy opisany przez Yamauchi i Yoshitake (1982) u skorka *Anisolabis maritima*, został on nazwany przez nas jajnikiem typu *Anisolabis*. Liczba owariol w jajniku typu *Anisolabis* jest stała i wynosi 5. Germaria są stosunkowo długie i zawierają cysty komórek płciowych w różnych stadiach rozwoju oraz niewielkie somatyczne komórki prefolikularne. Analiza skrawków seryjnych wykazała, że w szczytowych częściach germariów zlokalizowane są cysty zbudowane z 2, 4 lub 8 komórek. W dolnej części germarium znajdują się tylko 2-komórkowe cysty otoczone nabłonkiem folikularnym. Komórki płciowe tworzące takie cysty są zróżnicowane na pro-oocyt i prospektywną komórkę odżywczą (pro-trofocyt). Sąsiadujące cysty rozmieszczone są nieregularnie i bardzo często ich oś nie jest zgodna z długą osią owarioli. Interpretacja opisanych powyżej obserwacji wskazuje, że u skorków prymitywnych powstawanie cyst komórek płciowych jest nietypowe i dość skomplikowane. U tych gatunków, cystoblasty ulegają trzem podziałom, co prowadzi do powstania 8-komórkowych cyst, które następnie wtórnie dzielą się (rozpadają się) na 4 mniejsze (2-komórkowe) zespoły otaczane przez komórki folikularne.

U większości badanych skorków z grup pierwotnych, jądro komórki odżywczej jest silnie pofałdowane, a nabłonek folikularny otaczający pęcherzyki jajnikowe ulega dywersyfikacji na trzy odmienne subpopulacje, podobnie, jak ma to miejsce u skorków zaawansowanych. Warto dodać, że u przedstawicieli dwóch najbardziej pierwotnych grup, tj. Pygidicranidae i Diplatidae, morfologia pęcherzyków jajnikowych jest trochę inna. Analiza skrawków seryjnych wykazała, że u *Dipilatys flavicollis* i *Cranopygia ophthalmica* jądro komórki odżywczej ma dość regularny kształt puste w środku „miseczki”.

Jajniki skorków zaawansowanych tworzących grupę Eudermaptera wyraźnie różnią się od jajników u skorków prymitywnych i zostały nazwane jajnikami typu Forficula. Jajniki tego typu są wydłużone i zbudowane z licznych krótkich owariol meroistycznych – politroficznych połączonych



ze stosunkowo długim jajowodem bocznym nóżkami owarialnymi. W germariach znajdują się cystoblasty oraz cysty komórek płciowych w różnych stadiach rozwoju. Wszystkie cysty zbudowane są z tylko dwóch komórek: pro-oocytu i pro-trofocytu. Obserwacje te wskazują, że u zaawansowanych skorków cystoblast dzieli się tylko raz. Witelaria są krótkie i zawierają zwykle dwa pęcherzyki jajnikowe zbudowane z oocytu i komórki odżywczej, które otoczone są nabłonkiem folikularnym, który podobnie jak u skorków prymitywnych ulega dywersyfikacji na 3 odmienne subpopulacje. Wraz z postępem oogenezy, oocyt wzrasta i akumulowane są w nim materiały zapasowe. Komórka odżywcza również zwiększa swoje rozmiary i zawiera duże, pofałdowane jądro komórkowe.

Podsumowując, cechy jajników typu *Anisolabis* (charakterystycznych dla skorków pierwotnych) to:

- krótkie jajowody boczne;
- wydłużone owariole zawierające ponad 30 pęcherzyków jajnikowych w witelariach;
- mała liczba owariol (5) w pojedynczym jajniku;
- wtórne podziały 8-komórkowych cyst komórek płciowych na 4 zespoły oocyt-komórka odżywcza.

Jajniki typu *Forficula*, charakterystyczne dla Eudermaptera cechują:

- wydłużone jajowody boczne,
- skrócone owariole zawierające tylko 2 pęcherzyki jajnikowe w witelariach;
- 2-komórkowe cysty komórek płciowych, które przekształcają się bezpośrednio w zespoły oocyt-komórka odżywcza.

Warto podkreślić, że wtórny rozpad cyst komórek płciowych jest zjawiskiem wyjątkowym i nie był do tej pory opisywany u żadnych owadów z jajnikami meroistycznymi-politroficznymi. Proces ten można porównać do rozpadu cyst na indywidualne oocyty opisywanego u niektórych kręgowców (ssaków, płazów, ryb; Pepling i Spradling, 1998; Kloc i wsp., 2004, 2008; Marlow i Mullins, 2008), kikutnic (Miyazaki i Biliński, 2006), oraz owadów z jajnikami wtórnie panoistycznymi (Pritsch i Büning, 1989; Gottanka i Büning, 1990).

Należy dodać, że w opisanej pracy ujęto również wstępne wyniki badań nad strukturą jajnika u przedstawiciela podrzędu *Arixeniina*, pasożytniczego i żyworodnego skorka, *Arixenia esau*, jednak dokładny opis morfologii jajników i owariol tego gatunku został przedstawiony w pracy **Tworzydło i wsp., 2013a, pozycja I.B.2 załącznika nr 5**. W publikacji tej wykazano, że jajniki *Arixenia* zbudowane są z trzech krótkich owariol przytwierdzonych do silnie zmodyfikowanego, rozdętego jajowodu bocznego, który zawiera rozwijające się zarodki i z tego względu określany jest jako macica. Owariole są typu meroistycznego – politroficznego i zbudowane są z filamentu

terminalnego, germarium i witelarium. Wszystkie części owariol i macicy otoczone są grubą i dobrze rozwiniętą blaszką podstawną i osłonką owarialną zawierającą kilka warstw włókien mięśniowych i liczne rozgałęzienia systemu tchawkowego. Germaria dorosłych samic są stosunkowo krótkie i zawierają zróżnicowane cysty komórek płciowych otoczone jednowarstwowym nabłonkiem mezodermalnym. Nie stwierdzono obecności cystoblastów i nieróżnicowanych cystocytów. Podobnie jak u innych skorków, cysty zbudowane są z dwóch komórek płciowych: oocytu i komórki odżywczej, które połączone są mostkiem międzykomórkowym. W witelarium znajdują się 2-3 niewielkie prewitelogeniczne pęcherzyki oraz jeden znacznie większy pęcherzyk terminalny. Należy dodać, że w jądrze komórki odżywczej stwierdzono obecność gęstego, silnie Ag-NOR pozytywnego ciała, które najprawdopodobniej zawiera kopie zamplifikowanych genów rybosomowych (rDNA). Morfologicznie podobne ciała obserwowano w jądrach komórkowych trofocytów skorka *Forficula auricularia* (Tworzydło i Biliński, 2008). Interującym wynikiem powyższych analiz było stwierdzenie, że morfologia owariol *Arixenia esau* wieloma cechami nawiązuje do budowy owariol u skorków zaawansowanych (Eudermaptera). Wspólne cechy to:

- krótkie owariole z nielicznymi pęcherzykami jajnikowymi;
- długie filamenty terminalne zbudowane głównie z mięśni i tchawek z nielicznymi „prawdziwymi” komórkami filamentu terminalnego;
- 2-komórkowe cysty komórek płciowych;
- bardzo prosty proces dywersyfikacji nabłonka folikularnego;
- pozachromosomowa amplifikacja genów rybosomowych w jądrze komórki odżywczej.

Powyższe obserwacje jednoznacznie potwierdzają słuszność włączenia rodziny Arixeniidae do zaawansowanych skorków Eudermaptera.

Nie mniej jednak, należy dodać równocześnie, że *Arixenia esau* posiada również w obrębie żeńskiego układu rozrodczego oraz w przebiegu oogenezy cechy niewystępujące u przedstawicieli Eudermaptera i charakterystyczne wyłącznie dla tego gatunku:

- brak mikrokosmków na powierzchni oocytu;
- brak pęcherzyków endocytotycznych w warstwie korykalnej oocytu;
- brak kul żółtka,
- stosunkowo cienkie i prosto zbudowane osłony jajowe.

Powyższe cechy w ścisły sposób związane są z żyworodnością i, w efekcie, z pasożytnictwem tego gatunku.

Kolejna praca była dalszym rozwinięciem badań nad strukturą jajników u skorków. W pracy **Biliński i wsp., 2014; pozycja I.B.4 załącznika nr 5** opisano budowę jajników i owariol u

dwóch przedstawicieli rodziny Spongiphoridae: *Chaetospania borneensis* i *Irdex chapmani*. Wykazano, że budowa żeńskiego układu rozrodczego u obu gatunków jest odmienna. Jajniki *Chaetospania borneensis* zbudowane są ze stosunkowo licznych krótkich owariol połączonych z wydłużonym jajowodem bocznym i przypominają morfologicznie jajniki typu Forficula, charakterystyczne dla zaawansowanych skorków Eudermaptera. Jajniki drugiego gatunku, *Irdex chapmani* przypominają z kolei jajniki typu Anisolabis. Zbudowane są one z 5 silnie wydłużonych owariol przytwierdzonych za pomocą nóżek owarialnych do krótkiego jajowodu bocznego. Powyższe obserwacje potwierdzają sugerowany wcześniej parafiletyczny charakter rodziny Spongiphoridae (Jarvis i wsp., 2005). Interpretacja „cech jajnikowych” w kontekście opublikowanych wcześniej danych molekularnych wskazuje, że *Chaetospania* i *Irdex* są przedstawicielami dwóch różnych linii rozwojowych w obrębie Spongiphoridae. Jedna z tych linii, zawierająca *Chaetospania* powinna być umieszczona w obrębie Eudermaptera, natomiast druga (z *Irdex*) w obrębie skorków pierwotnych, jako grupa siostrzana w stosunku do Eudermaptera. Warto w tym miejscu dodać, że *Chaetospania borneensis* to jeden z gatunków skorków, u którego opisano jajożyworodność (Kočarek, 2009). Analiza przebiegu procesu oogenezy oraz budowy jajników u tego gatunku nie wykazały jednak żadnych cech, które byłyby przystosowaniem do odmiennej strategii rozrodczej u tego gatunku.

Przystosowanie w budowie żeńskiego układu rozrodczego do żyworodności były tematem kolejnej publikacji. W pracy **Tworzydło i wsp., 2013b, pozycja I.B.3 załącznika nr 5** opisano szczegółowo budowę macicy (zmodyfikowanego jajowodu bocznego) u skorka *Arixenia esau* oraz wczesne etapy rozwoju zarodkowego tego owada. Jak wcześniej wspomniano, przynajmniej część rozwoju *Arixenia* odbywa się w macicy. Ściana macicy zbudowana jest z jednowarstwowego nabłonka leżącego na grubej blaszce podstawnej. U młodych samic (gdy w macicy nie ma jeszcze rozwijających się zarodków) ściana tego narządu jest bardzo gruba (do 250  $\mu\text{m}$ ) i silnie pofałdowana. Fałdy te są poprzedzielane zarówno po wewnętrznej, jak i zewnętrznej stronie głębokimi bruzdami. Warstwie nabłonkowej macicy towarzyszą liczne mięśnie i rozgałęzienia tchawek. Komórki nabłonkowe, które tworzą ścianę macicy są wyraźnie wydłużone. Ich apikalne części zaopatrzone są w mikrokosmki. Powierzchnia mikrokosmków dodatkowo pokryta jest warstwą elektronowo gęstego materiału. Barwienie solami srebra wykazało, że materiał ten zawiera białka srebrochłonne. W cytoplazmie tych komórek stwierdzono obecność (poza typowymi organellami) wakuole sekrecyjne zawierające materiał o średniej gęstości elektronowej. Dokładna analiza skrawków barwionych solami srebra wykazała, że wakuole te (podobnie jak materiał przykrywający mikrokosmki) są srebrochłonne. Obserwacje te pozwalają sugerować, że materiał występujący na powierzchni mikrokosmków jest syntetyzowany i wydzielany przez komórki nabłonkowe macicy i najprawdopodobniej służy do odżywiania rozwijających się w

macicy zarodków. W tym miejscu należy podkreślić, że bardzo wczesne etapy rozwoju zarodkowego *Arixenia* zachodzą w obrębie owarioli (a więc jajników). Rozwijające się młode zarodki znajdują się w pęcherzykach terminalnych; są one otoczone mezodermalnym nabłonkiem (folikularnym). Komórki folikularne otaczające młode zarodki są duże i w cytoplazmie zawierają liczne wakuole sekrecyjne. Zarodki nie przylegają bezpośrednio do tego nabłonka lecz są od niego oddzielone przez bardzo cienkie osłony jajowe. Stwierdzono, że w pęcherzykach terminalnych owariol rozwój zarodków w odbywa się do tzw. zamknięcia grzbietowego. Po tej fazie zarodki przedostają się do macicy. Jak zatem widać, rozwój zarodkowy *Arixenia* zachodzi w dwóch „przedziałach” żeńskiego układu rozrodczego, a rozwijającym się zarodkom towarzyszą dwie populacje komórek nabłonkowych: (1) komórki folikularne w pęcherzykach terminalnych w owariolach oraz (2) komórki nabłonkowe budujące ścianę macicy. Tak więc żyworość występująca u tego gatunku wyraźnie różni się od procesów dotychczas opisanych u innych owadów. Na tę bardzo skomplikowaną, „dwufazową” strategię rozrodczą charakterystyczną wyłącznie dla *Arixenia esau* zaproponowano nowy termin – żyworość pseudoplacento-uterotroficzna.

Podczas gdy w literaturze istnieje stosunkowo dużo prac na temat budowy jajników i procesu oogenezy u różnych grup owadów, prace dotyczące morfologii i funkcjonowania pozostałych części żeńskiego układu rozrodczego są nieliczne. W tym kontekście oraz aby odpowiedzieć na pytanie, czy morfologia jajowodów bocznych jest związana ze strategią rozrodczą owadów, w ostatniej pracy wchodzącej w skład osiągnięcia naukowego (**Tworzydło, 2015; pozycja I.B.5 załącznika nr 5**) przeanalizowano i porównano budowę jajowodu bocznego u trzech gatunków skorków: (1) jajorodnego *Forficula auricularia*, (2) jajożyworodnego *Chaetospania borneensis* i (3) żyworodnego *Arixenia esau*. Jajowody jajorodnego skorka *Forficula* są rurkowate i wydłużone. U młodych samic ich średnica wynosi ok 90 µm. Podczas dojrzewania samic, średnica jajowodu nieznacznie wzrasta do ok. 120 µm. Analiza skrawków seryjnych wykazała, że jajowody badanego gatunku są pofałdowane i mają identyczną budowę na całej swojej długości. Ściana jajowodów jest stosunkowo cienka i prosto zbudowana. Składa się z pojedynczej warstwy komórek nabłonkowych leżących na blaszce podstawnej. Sąsiadujące komórki nabłonkowe połączone są kilkoma typami połączeń międzykomórkowych. Wykazano również, że w skład ściany jajowodu oprócz komórek nabłonkowych wchodzi także liczne tchawki oraz komórki mięśniowe. U jajożyworodnego skorka *Chaetospania* morfologia jajowodu bocznego jest bardzo podobna. Komórki nabłonkowe tworzą prosty jednowarstwowy nabłonek leżący na blaszce podstawnej, a komórkom nabłonkowym towarzyszą liczne rozgałęzienia systemu tchawkowego oraz mięśnie. Podobnie jak u *Forficula*, struktura jajowodu bocznego *Chaetospania* jest identyczna na całej jego długości. U żyworodnego skorka *Arixenia esau* jajowód boczny

przekształcony jest w macicę. U bardzo młodych samic, gdy w macicy nie występują jeszcze rozwijające się zarodki, ściana macicy jest bardzo gruba i, jak wyżej wspomniano, silnie pofałdowana. Wraz z rozwojem zarodków ściana macicy ulega rozciągnięciu i fałdy się rozprostowują. W efekcie, ściana macicy staje się cieńsza i zawiera tylko nieliczne i niewielkie fałdy sterzące do jej światła. Podsumowując, struktura jajowodu bocznego skorków jest stosunkowo prosta i silnie zróżnicowana w zależności od strategii rozrodczej. U skorków żyworodnych jajowód jest rozdęty i przekształcony w macicę, która odgrywa ważną rolę w odżywianiu zarodków, ich wymianie gazowej oraz ochronie. Zupełnie odmienna sytuacja występuje u gatunków jajorodnych i jajożyworodnych, gdzie jajowody – ponieważ nie biorą udziału w rozwoju zarodkowym – są one morfologicznie bardzo prosto zbudowane.

Do najważniejszych osiągnięć cyklu stanowiącego osiągnięcie naukowe należą:

1. Wykazanie różnic w budowie jajników między skorkami prymitywnymi oraz zaawansowanymi i opisanie dwóch typów jajników u skorków: jajnik typu *Anisolabis* charakterystyczny dla skorków pierwotnych i jajnik typu *Forficula* występujący u przedstawicieli *Eudermaptera*.
2. Wykazanie w budowie jajników i przebiegu oogenezy *Arixenia esau* cech, które związane są z żyworodnością i pasożytnictwem tego gatunku.
3. Analiza morfologii żeńskiego układu rozrodczego *Arixenia esau*; w efekcie opisanie nowego typu żyworodności.
4. Opis budowy jajowodów bocznych u skorków jajorodnych, jajożyworodnych i żyworodnych.
5. Stwierdzenie braku przystosowań w przebiegu oogenezy i budowie żeńskiego układu rozrodczego związanych z jajożyworodnością.

Dwoma dodatkowymi osiągnięciami cyklu są:

1. Wykazanie cech wspólnych w budowie jajników *Arixenia esau* i skorków zaawansowanych; w efekcie potwierdzenie hipotezy o włączeniu *Arixeniidae* do *Eudermaptera*.
2. Opis budowy jajników u przedstawicieli rodziny *Spongiphoridae* i potwierdzenie parafiletycznego charakteru tej grupy skorków.

Łączny **Impact Factor** publikacji wchodzących w skład osiągnięcia według bazy JCR wynosi **9,333**, IF z roku wydania pracy wynosi **9,988**, natomiast 5-letni IF wynosi **10,750**. Suma punktów według kryteriów **MNISW** wynosi **165**. Prace te były cytowane według Web of Science **22** razy, według bazy Scopus **29** razy, według Google Scholar **29** razy.

## Literatura:

1. Andrews R.M., Rose B.R. (1994) Evolution of viviparity. Constraints on egg retention. *Physiol. Zool.* 67: 1006-1024.
2. Biliński S.M. (1998) Introductory remarks. *Folia Histochem. Cytobiol.* 36: 143-145.
3. Biliński S.M., Szklarzewicz T. (1992) The ovary of *Catajapyx aquilonaris* (Insecta, Entognatha): ultrastructure of germarium and terminal filament. *Zoomorphology* 112: 247-251.
4. Brant A. (1874) Ueber die Eiroehren der *Blatta orientalis* (*Periplaneta*). *Mem. Acad. Imp. Sci.* 21: 1-30.
5. Büning J. (1994) *The Insect Ovary. Ultrastructure, Previtellogenic Growth and Evolution.* Chapman & Hall, London.
6. Chapman R.F. (2013) *The insects – Structure and Function.* Cambridge University Press, Cambridge.
7. de Cuevas M., Lilly M.A., Spradling A.C. (1997) Germline cyst formation in *Drosophila*. *Ann. Rev. Gen.* 31: 405-428.
8. Giardina A. (1901) Origine dell'oocyte e delle cellule nutritive nei *Ditiscus*. *Int. Monat. Anat. Physiol.* 18: 417-419.
9. Gottanka J., Büning J. (1990) Oocytes develop from interconnected cystocytes in the panoistic ovaries of *Nemoura* sp. (Pictet) (Plecoptera: Nemouridae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 19: 219-225.
10. Gross J. (1903) Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums. *Zool. J. Abt. Morph.* 18: 17-186.
11. Haas F., Kukulova-Peck J. (2001) Dermaptera hindwing structure and folding: new evidence for superordinal relationship within Neoptera (Insecta). *Eur J Entomol* 98: 445-504.
12. Hagan H.R. (1951) *Embryology of viviparous insects.* Ronald Press, New York.
13. Jarvis K.J., Haas F., Whiting M.F. (2005) Phylogeny of earwigs (Insecta: Dermaptera) based on molecular and morphological evidence: reconsidering the classification of Dermaptera. *Syst. Entom.* 30: 442-453.
14. Kloc M., Biliński S., Dougherty M.T., Brey E.M., Etkin L.D. (2004) Formation, architecture and polarity of female germline cyst in *Xenopus*. *Dev. Biol.* 266: 43-61.
15. Kloc M., Jaglarz M., Dougherty M.T., Steward M.D., Nel-Themaat L., Biliński S. (2008) Mouse early oocytes are transiently polar: three-dimensional and ultrastructural analyses. *Exp. Cell Res.* 314: 3245-3254.
16. Kočárek P. (2009) A case of viviparity in a tropical non-parasitic earwig (Dermaptera, Spongiphoridae). *Trop Zool* 22: 237-241.
17. Lehane M.J., Laurence B.R. (1978) Development of calyx and lateral oviduct during oogenesis in *Aedes aegypti*. *Cell Tissue Res.* 193: 125-137.
18. Lupa B., Biliński S.M. (2002) The ovaries of Cicadomorpha: distribution of microfilaments and microtubules in terminal filament cells. *Folia Histochem. Cytobiol.* 40: 134-135.
19. Lupa B., Kim J.K., Biliński S.M. (1999) The ovary of *Neotituria kongosana* (Hemiptera, Cicadomorpha, Ledridae). Ultrastructure of the tropharium and terminal filament. *Folia biol.* 47: 123-130.
20. Marlow F.L., Mullins M.C. (2008) Bucky ball functions in Balbiani body assembly and animal-vegetal polarity in the oocyte and follicle cell layer in zebrafish. *Dev. Biol.* 321: 40-50.
21. Matova N., Cooley L. (2001) Comparative aspects of animal oogenesis. *Dev. Biol.* 231: 291-320.
22. Miyazaki K., Biliński S.M. (2006) Ultrastructural investigations of the ovary and oogenesis in pycnogonids: *Cilunculus armatus* and *Ammothella biunguiculata* (Pycnogonida: Ammotheidae). *Invert. Biol.* 125: 346-353.
23. Nakata S., Maa T. (1974) A review of parasitic earwigs. *Pac. Insects* 16: 307-374.
24. Pepling M.E., Spradling A.C. (1998) Female mouse germ cells form synchronously dividing cysts. *Development* 125: 3323-3328.
25. Pritsch M., Büning J. (1998) Germ cell clusters in panoistic ovary of Thysanoptera (Insecta). *Zoomorphology* 108: 309-313.
26. Ramamurthi B.M. (1956) Notes on *Marava arachidis* (Yersin) (Labiidae: Dermaptera). *Indian J. Entom.* 18: 146-148.
27. Richard O.W., Davies R.G. (1977) *Imms's General Textbook of Entomology.* Chapman & Hall, London.

28. Štys P., Biliński S.M. (1990) Ovariole types and phylogeny of hexapods. *Biol. Rev.* 65: 401-429.
29. Tworzydło W., Biliński (2008) Structure of ovaries and oogenesis in dermapterans. I. Origin and functioning of the ovarian follicles. *Arthropod Struc. Dev.* 37: 310-320.
30. Tworzydło W., Kisiel E. (2010) Structure of ovaries and oogenesis in dermapterans. II. The nurse cells, nuage aggregates and sponge bodies. *Folia biol.* 58: 67-72.
31. Wheeler D. (2003) Reproduction. Female. In: Resh WH, Carde RT, editors. *Encyclopedia of Insects.* Academic Press pp. 991-993.
32. Yamauchi H., Yoshitake N. (1982) Origin and differentiation of the oocyte-nurse cell complex in the germarium of the earwig, *Anisolabis maritima* Borelli (Dermaptera: Labiduridae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 12: 293-305.

## 5. Omówienie pozostałych osiągnięć badawczych

### 5.1. Omówienie pracy naukowej

Studia na kierunku biologia w Uniwersytecie Jagiellońskim ukończyłem w 2002 roku. Pracę magisterską zatytułowaną „Wpływ inhibitora aromatazy na lokalizację receptorów estrogenowych  $\alpha$  w komórkach Leydiga nornicy rudej” wykonałem w Zakładzie Endokrynologii Instytutu Zoologii, pod kierunkiem Pani Prof. dr hab. Barbary Bilińskiej. Praca ta stanowiła część szeroko zakrojonych badań prowadzonych w Zakładzie Endokrynologii na temat roli estrogenów w gonadzie męskiej. W pracy, przy użyciu technik hodowli komórek *in vitro*, analiz immunocytochemicznych oraz radioimmunologicznych wykazano wpływ krótkiego fotoperiodu na obniżenie sekrecji hormonów steroidowych przez komórki Leydiga. Wykazano również, że stężenie estrogenów wpływa na ilość i lokalizację receptorów estrogenowych  $\alpha$  (ER $\alpha$ ) w komórkach Leydiga nornicy rudej. Wyniki mojej pracy magisterskiej zostały częściowo opublikowane (**Gancarczyk i wsp., 2003; pozycja II.A.1 załącznika nr 5**). Po ukończeniu studiów rozpocząłem studia doktoranckie na Środowiskowych Studiach Doktoranckich przy Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi UJ. W ramach studiów doktoranckich, w Zakładzie Zoologii Systematycznej i Zoogeografii (obecnie Zakład Biologii Rozwoju i Morfologii Bezkręgowców) Instytutu Zoologii UJ, pod opieką Pana Prof. dr hab. Szczepana Bilińskiego przygotowałem pracę doktorską „Mechanizmy transportu cytoplazmy z komórek odżywczych do oocytów w jajnikach owadów pierwotnych i wyspecjalizowanych”. W ramach badań do rozprawy doktorskiej przeprowadziłem analizy cytochemiczne i immunocytochemiczne z wykorzystaniem mikroskopii świetlnej, fluorescencyjnej i elektronowej transmisyjnej dotyczące struktury jajnika oraz procesu oogenezy u skorków (Dermaptera), a także struktury jajnika oraz oogenezy, ze szczególnym uwzględnieniem dywersyfikacji nabłonka folikularnego u muchówek wyższych (Brachycera) z rodziny Rhagionidae. Wyniki mojej pracy doktorskiej zostały opublikowane w dwóch częściach (**Tworzydło i wsp., 2005 i Tworzydło i Biliński, 2008; pozycje II.A.2. i II.A.3. załącznika nr 5**). Pracę doktorską obroniłem w 2006 roku.



Decyzją Rady Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi UJ moja praca doktorska została wyróżniona dyplomem uznania za wybitną rozprawę doktorską.

Po ukończeniu studiów doktoranckich, w roku 2006, rozpocząłem pracę na stanowisku asystenta, a od 2010 roku na stanowisku adiunkta w Zakładzie Zoologii Systematycznej i Zoogeografii (obecnie Zakład Biologii Rozwoju i Morfologii Bezkręgowców) w zespole Pana Prof. dr hab. Szczepana Bilińskiego i nadal kontynuowałem analizy budowy jajnika i przebiegu procesu oogenezy skorków. W ramach tego nurtu badawczego przygotowałem kilka prac opisanych poniżej. W pierwszej z nich zbadana została geneza (powstawanie), struktura i funkcje ciała Balbianiego (chmury mitochondrialnej) w komórkach płciowych skorka *Opisthocosmia silvestris* **(Tworzydło i wsp., 2009; pozycja II.A.4. załącznika nr 5)**. W pracy tej wykazano, że u badanego gatunku skorka, w cystoblastach oraz w komórkach tworzących grono (cystę) komórek płciowych, czyli tzw. cystocytach obecne jest wyraźne ciało Balbianiego zbudowane z licznych mitochondriów, aparatów Golgiego oraz elementów siateczki śródplazmatycznej. Struktura ta powstaje w bliskim sąsiedztwie jądra komórkowego oraz zawsze pozostaje w kontakcie z materiałem fuzomalnym oraz centriolami. Interesującą obserwacją było stwierdzenie obecności ciała Balbianiego nie tylko w pro-oocycie (jak ma to miejsce u wielu gatunków bezkręgowców i kręgowców), ale również w prospektywnej komórce odżywczej (pro-trofocycie). W kolejnej pracy, opisaliśmy ultrastrukturę komórek odżywczych kilku gatunków skorków **(Tworzydło i Kisiel, 2010; pozycja II.A.5. załącznika nr 5)**. Wykazano obecność materiału *nuage* w komórkach odżywczych badanych gatunków skorków. Materiał ten zlokalizowany jest zawsze w sąsiedztwie osłonki jądrowej. Przy użyciu technik immunocytochemicznych na poziomie mikroskopu elektronowego pokazano, że agregacje materiału *nuage* nie zawierają snRNA (ang. *small nuclear RNA*; małych jądrowych RNA, zaangażowanych w obróbkę potranskrypcyjną). Wykazano również obecność charakterystycznych kompleksów *nuage*/szorstka siateczka śródplazmatyczna. Kompleksy te są morfologicznie podobne do tzw. *sponge bodies* występujących w komórkach płciowych *Drosophila melanogaster* i najprawdopodobniej, podobnie jak *sponge bodies* biorą udział w transporcie i lokalizacji RNA. Kolejna praca dotyczyła procesu dywersyfikacji nabłonka folikularnego podczas oogenezy u prymitywnego skorka *Euborellia fulviceps* **(Tworzydło i Kisiel, 2011; pozycja II.A.7. załącznika nr 5)**. W pracy tej wykazano, że u skorków proces dywersyfikacji nabłonka folikularnego jest stosunkowo prosty i w jego rezultacie powstają tylko 3, odmienne morfologicznie i fizjologicznie, subpopulacje komórek folikularnych. Warto podkreślić, że komórki jednej z subpopulacji wykazują zdolność do aktywnej migracji w obrębie pęcherzyka jajnikowego. Następnie opisaliśmy strukturę nisz komórek macierzystych linii płciowej występujących w szczytowej części jajnika skorka *Opisthocosmia silvestris* **(Tworzydło i wsp., 2010; pozycja II.A.6 załącznika nr 5)**. Podjęcie takiej tematyki badań wynikało w głównej mierze z faktu, że w ostatnich



latach biologia komórek macierzystych stała się jednym z wiodących tematów badawczych w naukach biomedycznych. Zainteresowanie to wynika, przede wszystkim, z możliwości wykorzystania tych komórek w celach terapeutycznych. Niemniej jednak, badania podstawowe dostarczają wielu cennych informacji na temat funkcjonowania komórek macierzystych w „dojrzałych” tkankach. W naszych badaniach wykazaliśmy, że komórki macierzyste linii płciowej występujące w apikalnych częściach jajników skorków otoczone są komórkami somatycznymi i/lub ich wypustkami tworzącymi tzw. niszę komórek macierzystych. Wykazaliśmy, że nisza w jajnikach skorków ma prostą budowę i składa się tylko z dwóch typów komórek (komórek filamentu terminalnego i tzw. komórek eskortujących). Pomędzy komórkami tworzącymi niszę wykazano obecność cytonem i argosomów – charakterystycznych struktur zaangażowanych w komunikację międzykomórkową w obrębie niszy.

Zainteresowanie funkcjonowaniem niszy komórek macierzystych linii płciowej w jajnikach owadów spowodowało wyodrębnienie drugiego nurtu moich badań. W badaniach prowadzonych podczas kierowanego przeze mnie projektu badawczego, uzyskanego z Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego w ramach programu Iuventus Plus (**pozycja I.2 załącznika nr 5**) zbadaliśmy morfologię i ultrastrukturę szczytowych części jajników (tzw. germariów) prymitywnego, bezskrzydłego owada *Thermobia domestica*. Uzyskane wyniki wykazały, że u tego gatunku żeńskie komórki macierzyste linii płciowej zlokalizowane są na samym szczycie germarium. Komórki macierzyste poddzielane są od siebie oraz od blaszki podstawnej otaczającej jajnik charakterystycznymi komórkami, które zostały nazwane apikalnymi komórkami somatycznymi (ang. *apical somatic cells*; ASCs) lub ich długimi wypustkami. Najprawdopodobniej, w jajnikach *Thermobia* apikalne komórki somatyczne tworzą prosto zbudowaną, „rozproszoną” niszę, w której funkcjonują komórki macierzyste linii płciowej. Badania przeprowadzone w ramach tego projektu wykazały dodatkowo, że u *Thermobia* cystoblasty, czyli komórki powstające w wyniku asymetrycznego podziału komórek macierzystych oraz młode (mejotyczne) oocyty są zawsze indywidualne (pojedyncze) i nigdy nie tworzą one cyst (zespołów). Obserwacje te pozwoliły na wyciągnięcie wniosku, że w trakcie ewolucji, w niektórych grupach owadów pierwotnych, faza tworzenia cyst komórek płciowych podczas oogenezy została zredukowana. Wykazano również, że w młodych, mejotycznych oocytach *Thermobia domestica* podczas tzw. stadium bukietowego powstają wyraźne ciała Balbianiego. Struktury te, zbudowane z licznych mitochondriów, aparatów Golgiego, elementów siateczki śródplazmatycznej oraz akumulacji materiału *nuage*, zlokalizowane są zawsze w bliskim sąsiedztwie jądra komórkowego. Dodatkowo pokazano, że ciało Balbianiego tworzone jest zawsze w sąsiedztwie tego rejonu osłonki jądrowej, do którego przyłączone są telomery chromosomów tworzących tzw. bukiet mejotyczny. W świetle powyższych obserwacji, wysnuto wniosek, że lokalizacja ciała Balbianiego oraz bukietu chromosomów podczas mejozy

odgrywa ważną rolę we wczesnej asymetryzacji oocytów *Thermobia domestica*. Uzyskane wyniki zostały opublikowane jako oryginalna praca badawcza (Tworzydło i wsp., 2014; pozycja II.A.9 załącznika nr 5), a także stanowiły część pracy przeglądowej dotyczącej m.in. ciała Balbianiego i innych organelli charakterystycznych dla komórek płciowych stawonogów (Kloc i wsp., 2014; pozycja II.A.8 załącznika nr 5). Dokładna analiza morfogenezy i struktury ciała Balbianiego *Thermobia domestica* były tematem kolejnej pracy (Tworzydło i wsp., 2016a; pozycja II.A.13 załącznika nr 5). W pracy tej wykazano, że u badanego gatunku ciało Balbianiego powstaje zdecydowanie wcześniej niż sugerowano wcześniej, tzn. jeszcze w niezróżnicowanych cystoblastach, w oocytach mejotycznych osiąga swoje maksymalne rozmiary, a wraz z rozpoczęciem wzrostu prewitelogenicznego ulega rozproszeniu. Z wykorzystaniem trójwymiarowej komputerowej rekonstrukcji skrawków ultracienkich wykazano, że mitochondria tworzące ciało Balbianiego są ze sobą połączone i tworzą gęstą sieć. Na obrzeżach sieci mitochondrialnej zlokalizowane są pojedyncze mitochondria, które wykazują cechy degeneracji oraz wyraźnie obniżony potencjał błonowy. Obserwacje te, wraz z nowymi danymi na temat kontroli jakości mitochondriów pozwalają sugerować, że ciało Balbianiego zaangażowane jest w proces selektywnej eliminacji нефunkcjonalnych mitochondriów podczas oogenezy. Ponieważ w pracy tej wykazano, że ciało Balbianiego powstaje wcześniej niż bukiet chromosomów mejotycznych zasugerowano, że mitochondria ciała Balbianiego dostarczają energię (ATP) niezbędną do ruchu chromosomów i tworzenia bukietu. W tym kontekście tematem kolejnej pracy była dokładna analiza przebiegu wstępnych etapów mejozy w jajnikach *Thermobia* (Tworzydło i wsp., 2016b; pozycja II.A.14 załącznika nr 5). W pracy tej wykazano, że wczesna asymetria oocytów badanego gatunku obejmuje polarne ułożenie chromosomów mejotycznych podczas tworzenia bukietu chromosomów oraz asymetryczne ułożenie organizatorów jąderkowych w obrębie jądra oocyty oraz asymetryczną lokalizację ciała Balbianiego w ooplazmie. Zauważono również, że symetrie te (nukleoplazmatyczna i ooplazmatyczna) są przejściowe i wraz z rozpoczęciem prewitelogenicznego wzrostu oocyty ciała Balbianiego ulega rozproszeniu. Asymetria jądra oocyty zanika jeszcze wcześniej, podczas diplotenu, kiedy dezintegracji ulega bukiet mejotyczny, a powstające ekscentrycznie jąderko przyjmuje pozycję centralną. Wykazano również, że w jądrach oocytów prewitelogenicznych *Thermobia* występują chromosomy szczoteczkowe, którym towarzyszą charakterystyczne sferyczne ciała jądrowe.

Trzeci nurt moich zainteresowań badawczych obejmuje badania porównawcze struktury nie tylko jajnika, ale również pozostałych części żeńskiego systemu rozrodczego skorków i próbę wyciągnięcia na tej podstawie wniosków o charakterze filogenetycznym. Prace obejmujące to zagadnienie zostały wyodrębnione jako część osiągnięcia naukowego w związku z ubieganiem się

o stopień doktora habilitowanego (**Tworzydło i wsp., 2010, Tworzydło i wsp., 2013a i Biliński i wsp., 2014; pozycje I.B.1, I.B.2 i I.B.4 załącznika nr 5**).

Kolejny nurt moich badań obejmuje zagadnienia dotyczące odmiennych strategii rozrodczych owadów i ich wpływu na morfologię i funkcjonowanie żeńskiego układu rozrodczego. W ramach kierowanego przeze mnie projektu badawczego Sontata 1, finansowego przez Narodowe Centrum Nauki (**pozycja I.1 załącznika nr 5**), wykazaliśmy, że u skorków występują 3 strategie rozrodcze oraz, że dana strategia rozrodcza w znaczący sposób wpływa na budowę układu rozrodczego samic. Prace prezentujące wyniki badań na ten temat również zostały włączone do osiągnięcia naukowego (**Tworzydło i wsp., 2013b i Tworzydło, 2015; pozycje I.B.3 i I.B.5 załącznika nr 5**).

Badania dotyczące strategii rozrodczych skorków były wyjściem dla dalszych i bardziej szczegółowych badań dotyczących rozmaitych aspektów biologii rozwoju żyworodnego skorka *Arixenia esau*, które to badania przeprowadzamy obecnie. Planuję również przeanalizować morfologię żeńskiego układu rozrodczego przedstawicieli drugiej grupy żyworodnych skorków. Do badań tych materiałów (żyjące na afrykańskich szczurach skorki *Hemimerus talpoides*) został już pozyskany .

Dodatkowo, włączyłem się również w badania na temat endokrynologii i toksykologii rozrodu samców prowadzone w Zakładzie Endokrynologii Instytutu Zoologii (w zakładzie tym wykonywałem pracę magisterską, zatem współpraca ta jest rodzajem „powrotu” do moich pierwszych zainteresowań badawczych). W ramach tej współpracy, wraz z zespołem Pani Prof. dr hab. Barbary Bilińskiej, opisaliśmy wpływ 4-tert-oktylfenolu na ultrastrukturę plemników nornicy rudej (**Kotula-Balak i wsp., 2015; pozycja II.A.10 załącznika nr 5**). W pracy tej wykazano, że oktylfenol, związek powszechnie używany jako składnik farb, detergentów i pestycydów, w znaczący sposób moduluje wzór glikozylacji glikanów na powierzchni plemników nornicy rudej, wpływa na poziom wapnia w plemnikach, a także zaburza ich ultrastrukturę. W drugiej pracy wykonanej w ramach tej współpracy opisano wpływ flutamidu na funkcjonowanie połączeń międzykomórkowych w obrębie bariery krew-jądro u samców szczurów (**Chojnacka i wsp., 2016; pozycja II.A.11 załącznika nr 5**). Wykazano, że flutamid, niesteroidowy anty-androgen stosowany w medycynie między innymi w leczeniu raka prostaty, wpływa na zmniejszenie liczby złącz szczelinowych (ang. *gap junctions*) oraz obwódek zamykających (ang. *tight junctions*) pomiędzy sąsiadującymi komórkami Sertoliego. Nie stwierdzono natomiast różnic w budowie histologicznej kanalików nasiennych pomiędzy zwierzętami traktowanymi flutamidem i zwierzętami kontrolnymi. W kolejnej pracy wykazano rolę dwóch nieklasycznych receptorów zaangażowanych w sygnalizację estrogenową: receptora węglowodorów aromatycznych (ang. *aryl hydrocarbon receptor*, AhR) oraz receptora 30 sprzężonego z białkiem G (ang. *G-protein coupled receptor 30*,

GPR30) w funkcjonowaniu męskiego układu rozrodczego u sezonowo rozmnażających się nornic rudyh (**Zarzycka i wsp., 2016; pozycja II.A.12 załącznika nr 5**). Wykazano, ekspresję obu badanych receptorów w komórkach gonad męskich, przy czym tylko ekspresja AhR okazała się być zależna od fotoperiodu.

Moje badania były finansowane ze środków na działalność statutową (DS) Instytutu Zoologii UJ, a także ze środków zewnętrznych. Dotychczas byłem kierownikiem jednego projektu finansowanego z NCN i jednego projektu z MNiSW (Iuventus Plus), o czym wspomniano wyżej. Byłem także kierownikiem 4 projektów finansowanych w ramach tzw. badań własnych (BW) Instytutu Zoologii, jednego projektu w ramach Wydziałowej Rezerwy Badań Własnych (WRBW) Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi UJ oraz dwóch projektów finansowanych w ramach środków DS Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi UJ, przyznanych na działalność polegającą na prowadzeniu badań naukowych lub prac rozwojowych oraz zadań z nimi związanych, służących rozwojowi młodych naukowców oraz uczestników studiów doktoranckich (DSC). Za działalność naukową dwukrotnie (w roku 2010 i 2015) zostałem nagrodzony Nagrodą J.M. Rektora UJ.

Moje najbliższe plany badawcze obejmują kontynuację badań we wszystkich nurtach opisanych powyżej. Z zakresu budowy jajników i procesu oogenezy skorków z różnych grup systematycznych planuję przeanalizować strukturę żeńskiego układu rozrodczego u samic gatunków z grup do tej pory nie badanych (np. Chelicochidae, Apachyidae, Karschiellidae). Planuję również rozwinąć badania dotyczące wpływu żyworodności na morfologię żeńskiego układu rozrodczego zarówno skorków, jak i innych owadów, u których tę strategię opisano. Jak wyżej wspomniano pozyskałem już materiał do tych badań (skorka *Hemimerus talpoides* pasożytującego na afrykańskich wielkoszczurach), dzięki nawiązanej współpracy z Panem dr. Alim Halajianem z University of Limpopo w RPA. Będę również kontynuował badania dotyczące komórek macierzystych linii płciowej oraz wczesnych etapów oogenezy u owadów ze szczególnym uwzględnieniem owadów z jajnikami panoistycznymi. Obecnie analizuję ultrastrukturę komórek płciowych podładczyna, *Metrioptera brachyptera*. Wstępne obserwacje tego materiału wskazują na obecność ciekawych kompleksów włóknistego materiału *nuage* z mitochondriami. Dodatkowo, wraz z Panem Prof. dr hab. Szczepanem Bilińskim i dr hab. Mariuszem Jaglarzem przygotowujemy aktualnie pracę przeglądową na temat występowania, struktury i funkcji plazmy płciowej w jajnikach owadów. Mam również nadzieję na dalszą współpracę z zespołem Pani Prof. dr hab. Barbary Bilińskiej na temat szeroko pojętej toksykologii rozrodu samców ssaków.

Efekty mojej dotychczasowej pracy badawczej obejmują autorstwo lub współautorstwo w **19** publikacjach naukowych z listy Journal Citation Report (w tym 5 prac stanowiących osiągnięcie naukowe), z czego 18 to oryginalne prace twórcze, a jedna to praca przeglądowa. Jestem również autorem 1 pracy popularnonaukowej spoza tej listy (patrz dalej) oraz 35 doniesień

konferencyjnych. Łączny **Impact Factor** moich publikacji według bazy JCR z dnia 27.05.2016 wynosi **34,677** (w tym przed doktoratem 2,900), łączny IF z roku opublikowania pracy wynosi **34,862**, a łączny **5-letni IF** wynosi **38,220**. Suma punktów według kryteriów **MNISW** wynosi **540** (w tym przed doktoratem 40), **indeks Hirscha** według Web of Science – **7** (według Google Scholar – **8**). Prace z moim udziałem były cytowane według Web of Science **93** razy (bez autocytowań 51), według bazy Scopus **99** razy (bez autocytowań 59 razy), natomiast według Google Scholar **114** razy.

## 5.2. Omówienie współpracy międzynarodowej

Część swoich badań naukowych realizowałem lub nadal realizuję we współpracy z naukowcami spoza Polski. Prace dotyczące aspektów związanych z filogenezą skorków były realizowane przy udziale dr Fabiana Haasa (ICIPE, Nairobi, Kenia) – światowej sławy specjalisty od skorków, autora i redaktora strony internetowej [www.earwigs-online.de](http://www.earwigs-online.de) z licznymi bazami danych o systematyce i rozmieszczeniu skorków oraz literaturze dotyczącej tych owadów. Kolejnym naukowcem, który pomagał mi w pracach dotyczących skorków był Pan dr Petr Kočárek z Uniwersytetu w Ostrawie (Czechy). Pan dr Kočárek był jednym z wykonawców kierowanego przeze mnie w latach 2011-2014 projektu badawczego Sonata 1. Bardzo owocną współpracę prowadzę również z Panią Prof. dr hab. Małgorzatą Kloc z The Methodist Hospital Research Institute w Houston (USA). Pani Prof. Kloc to wybitna specjalistka z dziedziny biologii komórki i biologii rozwoju.

W 2014 roku pod kierunkiem Pani Prof. dr hab. Małgorzaty Kloc odbyłem 6-tygodniowy staż w Laboratorium Immunobiologicznym The Methodist Hospital Research Institute w Houston (USA). Podczas tego stażu zapoznałem się z najnowocześniejszymi technikami stosowanymi w biologii komórki. Dodatkowo, podczas tego samego pobytu w USA odbyłem tzw. staż obserwacyjny (ang. *observer scholarship*) w MD Anderson Cancer Center Uniwersytetu Teksańskiego w Houston. W tamtejszym Zakładzie Biochemii i Biologii Molekularnej kierowanym przez Pana Prof. Pierra D. McCrea obserwowałem stosowane podczas badań naukowych najnowsze techniki biologii molekularnej.

W 2015 roku zostałem laureatem Programu Społeczeństwo – Technologie – Środowisko Uniwersytetu Jagiellońskiego i wyjechałem na 4-tygodniowy staż naukowy do Andaluzyjskiego Centrum Biologii Rozwoju Uniwersytetu Pablo de Olavide (Centro Andaluz de Biología del Desarrollo (CABD) Universidad Pablo de Olavide) w Sewilli (Hiszpania). Staż ten zrealizowałem w laboratorium Prof. Acaimo Gonzalesa-Reyesa, w którym głównym nurtem badawczym są badania

genetyczne nisz komórek macierzystych linii płciowej występujących w jajnikach modelowego owada, muszki owocowej, *Drosophila melanogaster*. Podczas mojego pobytu poznałem techniki badań nisz żeńskich komórek macierzystych, takie jak tworzenie genetycznie mozaikowych jajników, izolacja wybranych typów komórek przy użyciu sortera komórek BD FACSAria oraz przyżyciowe analizy jajników.

W 2009 roku odbyłem krótki 10-dniowy staż w Leibniz-Institut für Ostseeforschung, Warnemünde, Rostock (Niemcy), a w 2014 roku byłem uczestnikiem wyprawy naukowej do Indonezji (Sumatra) i Malezji (Borneo), której głównym celem był zbiór materiału do badań naukowych, głównie skorków, w tym pasożytniczego skorka *Arixenia esau*. Jak wspomniano wcześniej, ostatnio nawiązałem współpracę z Panem dr. Alim Halajianem z University of Limpopo w Polokwane (RPA). W sierpniu 2015 roku brałem udział w wyjeździe do RPA w celu nawiązania wyżej wymienionej współpracy. Dodatkowo, podczas tego pobytu, w Lajuma Research Center w Górach Soutpansberg (RPA), udało się pozyskać interesujący materiał badawczy.

Brałem również udział w organizacji wizyty delegacji z Przykarpackiego Uniwersytetu im. Wasyla Stefanyka w Iwano-Frankiwsku (Ukraina) na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi UJ w maju 2015 roku. Celem wizyty były rozmowy o współpracy naukowej między obiema uczelniami.

Ponadto, brałem także udział w kilku konferencjach międzynarodowych, m.in. dwukrotnie w prestiżowym Światowym Kongresie Entomologicznym (2008 i 2012) w Durbanie (RPA) i w Daegu (Korea Południowa), w Globalnym Kongresie Entomologicznym (2013) w Kuching (Malezja) oraz Międzynarodowej Konferencji Entomologicznej (2013) w Orlando (USA), na której byłem współprowadzącym sesję „Basics of entomology” oraz wygłosiłem referat plenarny. Uczestniczyłem również w kilku mniejszych zjazdach i konferencjach naukowych o charakterze międzynarodowym.

### **5.3. Omówienie pracy dydaktycznej, popularyzacyjnej i organizacyjnej (szczegółowe informacje przedstawiono w Załączniku nr 5)**

#### **5.3.1. Działalność dydaktyczna**

Istotnym elementem mojej pracy w Uniwersytecie Jagiellońskim stanowi działalność dydaktyczna. Od początku studiów doktoranckich prowadziłem lub prowadzę zajęcia w formie ćwiczeń laboratoryjnych, konwersatoriów lub zajęć terenowych z następujących kursów: Ćwiczenia z zoologii bezkręgowców dla studentów I roku studiów stacjonarnych na kierunku biologia, studentów I roku studiów niestacjonarnych na kierunku biologia, studentów I roku

studiów biologiczno-geologicznych. Wraz ze zmianami programowymi przedmiot ten nosił różne nazwy:

- Zoologia bezkręgowców,
- Zoologia – bezkręgowce,
- Bezkręgowce: taksonomia, filogeneza i podstawy biologii rozwoju,
- Bezkręgowce: morfologia funkcjonalna i podstawy biologii rozwoju;

Zajęcia terenowe z zoologii dla studentów I roku studiów niestacjonarnych na kierunku biologia, dla studentów II roku studiów stacjonarnych na kierunku biologia, studentów I roku studiów biologiczno-geologicznych w ramach kursów:

- Zoologia bezkręgowców – zajęcia terenowe,
- Zajęcie terenowe z botaniki i zoologii systematycznej,
- Zoologia – zajęcia terenowe: bezkręgowce;

Ćwiczenia dla studentów I roku studiów stacjonarnych I stopnia na kierunku neurobiologia (od 2006 do chwili obecnej) w ramach kursu:

- Podstawy zoologii I,

Ćwiczenia dla słuchaczy studiów podyplomowych dla nauczycieli przyrody (w roku 2008) w ramach kursu:

- Organizm żywy w środowisku przyrodniczym.

Konwersatoria dla studentów I roku studiów biologiczno-geologicznych, specjalność ochrona przyrody (w roku 2012) ramach kursu:

- Znaczenie wybranych grup pierwotniaków i bezkręgowców w medycynie;

Ćwiczenia laboratoryjne dla studentów studiów stacjonarnych I i II stopnia na kierunku biologia (w roku 2014) w ramach kursu:

- Biologia rozwoju

Ćwiczenia dla studentów I roku weterynarii (od 2012 do chwili obecnej) w ramach kursu:

- Biologia komórki (**pozycja III.I.1 Załącznika nr 5**).

Jak wspomniano wyżej, w 2009 roku odbyłem 10-dniowy staż w Leibniz-Institut für Ostseeforschung, Warnemünde, Rostock (Niemcy), którego główną częścią był rejs badawczy po Morzu Bałtyckim. Podczas tego rejsu miałem możliwość obserwacji zwierząt morskich w ich naturalnym środowisku. Wiedzę zdobytą podczas tego krótkiego pobytu do tej pory wykorzystuję podczas prowadzenia ćwiczeń z zoologii bezkręgowców. Zebrałem również wiele gatunków mięczaków, pierścienic i szkarłupni, które stanowią materiał prezentowany studentom podczas ćwiczeń.



Do tej pory byłem opiekunem naukowym 6 prac magisterskich i 7 prac licencjackich realizowanych przez studentów biologii UJ (**pozycja III.J. Załącznika nr 5**) oraz recenzowałem 4 prace magisterskie i 8 prac licencjackich. Od początku pracy w Uniwersytecie Jagiellońskim, tj. od 2006 roku pełnię funkcję opiekuna studentów II roku biologii.

### 5.3.2. Działalność popularyzatorska

W ramach popularyzacji nauki od wielu lat aktywnie uczestniczę w prezentacjach podczas Festiwalu Nauki w Krakowie, Dni Otwartych Uniwersytetu Jagiellońskiego oraz Małopolskiej Nocy Naukowców i Nocy Biologów. Podczas tych imprez, wraz z Koleżankami i Kolegami z Zakładu Biologii Rozwoju i Morfologii Bezkręgowców prezentujemy pokazy dotyczące różnorodności bezkręgowców, przystosowań organizmów do życia w rozmaitych środowiskach oraz najatrakcyjniejszy dla uczestników temat, dotyczący pasożytów zwierząt i człowieka. W 2014 roku brałem udział w programie organizowanym przez Urząd Miasta w Raciborzu, współfinansowanym przez Unię Europejską „Nauka bez tajemnic”. W ramach tego projektu organizowane były wycieczki uczniów szkół podstawowych z Raciborza do Krakowa pod nazwą „Odwiedzamy polskie uczelnie wyższe”. W latach 2014 – 2016 uczestniczyłem w pokazach dla dzieci z Przedszkola nr 5 w Krakowie w ramach wycieczek dzieci do wybranych jednostek UJ. Jestem również autorem pracy popularnonaukowej pt. „Nieznane oblicze skorków” opublikowanej w czasopiśmie przyrodniczym „Wszechświat” (**Tworzydło, 2014; pozycja II.D.1 załącznika nr 5**).

### 5.3.3. Działalność organizacyjna

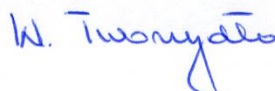
Ważną częścią mojej pracy jest również działalność organizacyjna. W 2006 roku byłem członkiem komitetu organizacyjnego XXVII Konferencji Embriologicznej, która odbyła się w Zakopanem. Dwukrotnie, w latach 2008 – 2012 oraz 2015 – 2016 byłem przedstawicielem niesamodzielnych pracowników naukowych w Radzie Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi UJ, a od 2012 roku jestem przedstawicielem tej grupy zawodowej w Radzie Instytutu Zoologii UJ. Od 2013 roku wchodzę w skład Rady Naukowej Kierunku Weterynaria w Uniwersyteckim Centrum Medycyny Weterynaryjnej UJ-UR w Krakowie. W 2007 roku pełniłem funkcję sekretarza Wydziałowej Komisji Rekrutacyjnej na studia I stopnia kierunku biologia, a w 2010 roku byłem członkiem zespołu egzaminacyjnego Wydziałowej Komisji Rekrutacyjnej do przeprowadzenia egzaminu wstępnego na studia niestacjonarne II stopnia kierunek biologia. Jako opiekun



studentów II roku biologii, jestem również członkiem Rady Programowej kierunku biologia. W latach 2014 i 2015 brałem udział w spotkaniach ze studentami studiów I stopnia Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi UJ zatytułowanym „Masz licencjat – co dalej?” przedstawiając ofertę edukacyjną dla przyszłych magistrantów Instytutu Zoologii UJ.

Za działalność organizacyjną na rzecz Uniwersytetu Jagiellońskiego w 2011 roku zostałem nagrodzony nagrodą zespołową J.M. Rektora UJ.

Kraków, dnia 27 maja 2016

A handwritten signature in blue ink, appearing to read "W. Tworzydło". The signature is written in a cursive style with a long, sweeping tail on the final letter.