

Dr hab. Piotr Jadwiszczak  
Uniwersytet w Białymstoku  
Wydział Biologiczno-Chemiczny  
Instytut Biologii  
ul. K. Ciołkowskiego 1J  
15-245 Białystok

Białystok, 26.02.2018 r.

### **Recenzja rozprawy doktorskiej mgr. Tomasza Szczygielskiego pt. „Early evolution of the turtle shell”**

Recenzja została wykonana w odpowiedzi na pismo Przewodniczącego Rady Naukowej Instytutu Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk, prof. dr. hab. Jarosława Stolarskiego, z dnia 22.12.2017 r. Stwierdzam, że otrzymany manuskrypt umożliwia ocenę, czy rozprawa doktorska spełnia warunki określone w art. 13 ust.1 Ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. z 2017 r. poz. 1789).

#### **Ocena formalna**

Recenzowana rozprawa doktorska została wykonana w Instytucie Paleobiologii PAN pod opieką dr. hab. Tomasza Suleja, prof. IP PAN. Część badań była finansowana przez Narodowe Centrum Nauki. Praca ma formę bardzo estetycznie przygotowanej, zaopatrzonej w miękkie okładki, książki o objętości 332 stron. Rozprawa została napisana klarowną i poprawną angielszczyzną, błędy językowe są stosunkowo nieliczne. Podana została także polska wersja tytułu (*Wczesna ewolucja pancerza żółwi*, na stronie tytułowej) oraz streszczenia, przy czym podpisane przez Doktoranta streszczenie w języku angielskim (synopsis) nie jest oprawione z resztą książki. Po streszczeniu następuje spis treści (contents), zaś po nim - cztery nienumerowane rozdziały wstępne/„techniczne”: Geological setting, Institutional abbreviations, Material oraz Systematic palaeontology.

Zdziwił mnie trochę brak, wydzielonego jako osobny rozdział, wstępu zawierającego ogólne wprowadzenie do tematyki poruszanej przez Doktoranta oraz sformułowanie celu pracy. Wspomniane elementy znalazły się natomiast na początku streszczenia. Moim zdaniem, to nie jest dobre rozwiązanie, streszczenie nie powinno zastępować wstępu, ale jestem w stanie je zaakceptować.

Główną część rozprawy stanowi pięć spójnych tematycznie, ponumerowanych i zaopatrzonych w tytuły rozdziałów (*chapters*), przygotowanych w formacie publikacji

naukowych (łącznie z abstraktami i zwyczajowymi podziękowaniami). Rozdziały 1, 2 i 5 są, według deklaracji zamieszczonych bezpośrednio pod ich tytułami, częściowo oparte na opublikowanych pracach, zaś rozdział 3 został częściowo oparty na manuskrypcie wysłanym do redakcji nienazwanego przez Doktoranta czasopisma. Jeden z opublikowanych artykułów, praca wykorzystana w rozdziale 1, ukazał się w 2016 roku w *Zoological Journal of the Linnean Society* (indeksowanym w bazie *Journal Citation Reports*, IF 2016 – 2,711); Doktorant był jego pierwszym autorem. Mgr Tomasz Szczygielski był ponadto jedynym autorem dwóch prac opublikowanych w 2017 roku, jedna z nich ukazała się na łamach *Royal Society Open Science* (indeksowanym w bazie *JCR*, IF 2016 – 2,243; artykuł wykorzystany w rozdziale 2 i 5), druga – w *Zitteliana* (spoza bazy *JCR*; artykuł wykorzystany w rozdziale 5). Szkoda, że Autor rozprawy nie podał wprost zakresu, w jakim opublikowane dane i wyniki zostały włączone do rozdziałów opatrzonych takimi deklaracjami, a które z nich są prezentowane po raz pierwszy. Pewne (ale czy pełne?) informacje na ten temat są wszakże możliwe do ustalenia, na przykład, w pierwszym dodatku do rozdziału 1 pojawia się stwierdzenie, że nowe cechy i ich stany są podane wytłuszczonym drukiem.

Wspomniane rozdziały zostały wzbogacone o 44 starannie wykonane ryciny (czarno-białe i kolorowe) i jedną tabelę. Rozdziałom 1, 3 i 5 towarzyszy ponadto łącznie osiem ponumerowanych dodatków/suplementów (appendices), zawierających wykazy analizowanych cech, macierze stanów cech (m. znakowe) oraz dodatkowe ryciny i tabele. W tym miejscu należy wspomnieć o dołączonej do rozprawy płycie DVD. Mieści ona elektroniczne wersje rycin (w formatach PNG i TIFF, także kolorowe warianty rycin czarno-białych), sześć filmów prezentujących w sposób dynamiczny trójwymiarowe skany okazów (w formatach AVI i MP4) oraz dodatek w formacie PDF (Digital Appendix), który na 445 stronach przedstawia szczegóły 92 przeprowadzonych analiz filogenetycznych. Muszę przyznać, że drobiazgowość (i skala) prezentowanej dokumentacji budzi moje uznanie. Pewien niedosyt pozostawia brak komentarza (napisy i/lub „lektor”), który powinien towarzyszyć filmom (oba zastosowane formaty plików umożliwiają załączanie danych tego typu).

Zamieszczone na końcu pracy dwujęzyczne oświadczenia wskazują, że Doktorant jest pierwszym autorem dwóch *współautorskich rozdziałów* (rozdziały 1 i 3; drugim autorem jest Promotor), a jego szacowany wkład w każdym z nich wynosi 80%. Niefortunne sformułowanie *współautorskie rozdziały* wydaje się być przejęzyczeniem, jestem przekonany, że Doktorant miał na myśli współautorstwo publikacji częściowo wykorzystanych w swojej rozprawie, a nie współautorstwo rozdziałów w rozprawie doktorskiej. Rozprawa powstała pod

opieką Promotora, ale jedynym jej autorem powinien być mgr Tomasz Szczygielski. Ze wspomnianych oświadczeń wynika, że Doktorant w każdej z tych prac miał udział dominujący, obejmujący także fazę opracowywania ich koncepcji (co wynika pośrednio z treści dokumentów), analizę i interpretację danych, projektowanie, tworzenie i przygotowywanie do druku manuskryptu oraz towarzyszącej mu dokumentacji. Autor rozprawy aktywnie uczestniczył w pracach terenowych i odpowiadał za większość prac preparatorskich.

Obszerny spis literatury zawiera 444 pozycje, jednakże trzy spośród prac tam umieszczonych (Anquetin *et al.* 2014c, Gaffney 1975c i Nagashima *et al.* 2005) nie zostały zacytowane w rozprawie, zaś jedna spośród publikacji cytowanych w tekście (Platz & Conlon 1997; zob. str. 230) nie znalazła się w powyższym wykazie. Nie wykluczam, że artykuł Anquetina i współprac. został niepoprawnie zacytowany na str. 32 (Anquetin *et al.* 2014), bez oznaczenia literowego wskazującego na jedną z trzech możliwych w tym przypadku prac.

### **Ocena merytoryczna**

Żółwie (Testudinata, Testudines) są niewątpliwie interesującą grupą (kladem/rzędem) kręgowców, która według wyników analiz molekularnych wyewoluowała przypuszczalnie na przełomie paleozoiku i mezozoiku. Szczególnie charakterystyczną cechą tych zwierząt jest obecność pancerza, zewnętrznego szkieletu zbudowanego z przekształconych żeber i kręgów tułowiowych oraz skostnień skórnych, uzupełnionego tarczami rogowymi. Skamieniałości strukturalne wskazują, że pełną, osłaniającą cały tułów „żółwiową” skorupę posiadały już żółwie późnotriasowe (noryckie). To właśnie ta całkowicie wykształcona cecha niektórych owodniowców definiuje kład Testudinata, a ponadto prawdopodobnie stanowi ciekawy przykład kooptacji.

Mgr Tomasz Szczygielski zdecydował się poświęcić swoją rozprawę doktorską analizie budowy pancerza i stosunkach pokrewieństw noryckich żółwi z rodziny Proterochersidae. Doktoranta interesował również, co jest godne pochwały, szerszy kontekst ewolucyjny - problematyka genezy i optymalizacji tej złożonej struktury u żółwi triasowych. Szczegółowe analizy skupiały się na zapisie kopalnym Proterochersidae z okolic Stuttgartu w niemieckiej Badonii-Wirtembergii i nowych okazach z polskiej miejscowości Poręba w województwie śląskim. Dyskusje i niektóre analizy zamieszczone w poszczególnych rozdziałach uwzględniały znacznie szersze spektrum gatunków; najbardziej rozbudowany pod tym względem jest rozdział 5.

Rozdział 1 rozprawy mgr. Tomasza Szczygielskiego został poświęcony weryfikacji składu gatunkowego i liczby rodzajów w obrębie Proterochersidae, a także udanej próbie zmierzenia się z zagadnieniem niejasnej pozycji tej rodziny w obrębie drzewa rodowego żółwi. Szczegółowe analizy okazów umożliwiły wyróżnienie dwóch nowych gatunków, *Proterochersis porebensis* i *Keuperotesta limendorsa*. Ponadto, dwa inne gatunki, *P. intermedia* i *Murrhardtia staeschei*, zostały połączone z *P. robusta*; ich nazwy okazały się młodszymi synonimami. W rezultacie, przeprowadzona rewizja systematyki rodziny nie spowodowała zmiany ani liczby rodzajów, ani gatunków. Zmiana miała natomiast charakter jakościowy, zaproponowane nowe diagnozy rodziny, rodzajów i gatunków Doktorant zamieścił w rozdziale Systematic palaeontology. Diagnozy rodziny Proterochersidae i rodzaju *Proterochersis* mają charakter tylko częściowo jawnie różnicujący, co może być poczytane za ich słabą stronę. Skrajny (in minus) przypadek stanowi zamieszczona tam diagnoza *Odontochelys semitestacea*, gatunku reprezentującego rodzinę Odontochelyidae. Kwestia rzeczywistej odrębności tych taksonów od innych o tej samej randze, nie budzi jednak moich wątpliwości. Satisfakcjonujące opisy (także graficzne) i szczegółowe rozważania pozostały w głównym rozdziale. Rozwiązanie takie, ze względu na układ rozprawy, uważam za uzasadnione.

Przeprowadzona przez Doktoranta analiza filogenetyczna, która miała na celu wygenerowanie hipotezy n/t pozycji Proterochersidae w obrębie drzewa rodowego żółwi, zaowocowała 45 najbardziej parsymonicznymi drzewami o długości 263 kroków. Autor raportuje wartości wskaźników jakości kladogramu, CI (consistency index) i RI (retention index), ale niestety ich nie komentuje. Tymczasem uzyskana wartość  $RI = 0,739$  jest dosyć wysoka i świadczy o znacznym stopniu synapomorfizmu w analizowanym zestawie danych. Drzewo konsensusowe złożone przy pomocy pięćdziesięcioprocentowej reguły większościowej (50% majority rule tree), nazwane przez Autora w podpisie do ryciny 1.11 kladogramem, choć w tym przypadku wygląda ono raczej na filogram, lokuje noryckie Proterochersidae u podstawy Testudinata jako najstarsze, najbardziej bazalne odgałęzienie żółwi o pełnym pancerzu, „detronizując” tym samym *Proganochelys quenstedti*. Należy podkreślić, że jest to hipoteza pozostająca w sprzeczności z „klasycznym” poglądem o przynależności analizowanej rodziny do żółwi bokoszyjnych.

Doktorant podał także szacunki powtarzalności (ryc. 1.11) w formie wartości uzyskanych przy pomocy metody scyzorykowej (jackknife) i sznurowadłowej (bootstrap) (wszystkie przekraczają próg 70). Warto zauważyć, że z takiego samopróbkowania wynikają

szacunki konserwatywne. Trochę szkoda, że mgr Tomasz Szczygielski nie powtórzył swoich analiz także przy pomocy metod bayesowskich.

Rozdział 2 analizowanej rozprawy doktorskiej dotyczy ewolucji szkieletu osiowego wczesnych żółwi, przy czym szczególna uwaga została poświęcona ósmemu kręgowi przedkrzyżowemu. Kręg ten był wspominany już w poprzednim rozdziale, gdyż jego zróżnicowanie się z pancerzem i kręgosłupem tułowiowym zostało rozpoznane jako jedna z cech plezjomorficznych Proterochersidae. Przedstawiciele grupy koronnej/korony żółwi charakteryzują się obecnością 18 kręgów przedkrzyżowych – ośmiu szyjnych i 10 piersiowych. Kręgosłup przedstawicieli noryckich Proterochersidae, według obecnych poglądów, nie odbiegał od tego schematu i, w opinii wielu dwudziestowiecznych badaczy, nieco różnił się od nieznacznie bardziej ewolucyjnie „zaawansowanego” i młodszego geologicznie *Proganochelys quenstedti*. Różnica dotyczyła przynależności ósmego kręgu przedkrzyżowego do określonego odcinka kręgosłupa, co zależało od interpretacji charakteru jego anatomicznych relacji z innymi elementami szkieletu.

Mgr Tomasz Szczygielski bardzo starannie przeanalizował powyższą kwestię w oparciu o zapis kopalny wczesnych żółwi i dostrzegł schemat polegający na stopniowych zmianach morfologii ósmego kręgu przedkrzyżowego w skali czasu geologicznego. Podłoże tej zmiany, zdaniem Doktoranta, miało charakter homeozy wywołanej przez modyfikację ekspresji genów *Hox*. Ponieważ granica pomiędzy odcinkiem szyjnym i piersiowym kręgosłupa jest determinowana przez geny *Hox-6*, stopniowe doogonowe przesuwanie się zasięgu ekspresji tych genów rzutowałoby na zmianę cech analizowanego kręgu. Nie wnoszę zastrzeżeń do tej interpretacji, tym bardziej, że Autor poparł ją solidnymi argumentami - obserwacjami związanymi z pewnymi cechami anatomii żółwi oraz opublikowanymi wynikami eksperymentów laboratoryjnych przeprowadzonych przez innych badaczy. Warte podkreślenia jest dostrzeżenie przez Doktoranta znaczenia doboru naturalnego działającego w kierunku wykształcania się dłuższej i bardziej ruchomej szyi u żółwi, zwierząt o tułowieu okrytym sztywnym pancerzem.

Rozdział 3 swojej rozprawy doktorskiej mgr Tomasz Szczygielski poświęcił kostnemu pancerzowi najwcześniejszych przedstawicieli grupy macierzystej/pnia żółwi. Analizie podlegał przede wszystkim układ elementów składowych, ich liczba oraz połączenia u przedstawicieli noryckiego rzędu *Proterochersis*. Osobny podrozdział wyników dotyczył starszego od nich (karnik) *Odontochelys semitestacea*, częściowo opancerzonego żółwia z Chin, taksonu siostrzanego w stosunku do Testudinata, żółwi o pełnej skorupie. Jego tarcza górna (karapaks) był niekompletny, pozbawiony skostnień skórnych. Szczegółowo omówiona

została natomiast złożona tarcza dolna pancerza (plastron), uwzględnione zostały nowe obserwacje (np. dotyczące braku prawdziwych epiplastronów).

Najwięcej miejsca Doktorant poświęcił żółwiom z rodzaju *Proterochersis* i to nie bez przyczyny. Doktorantowi udało się między innymi wypełnić lukę w stanie wiedzy na temat liczby i układu skostnień skórnych karapaksu, które tworzyły mozaikę w obrębie przedniej i tylnej części karapaksu. Bardzo rozbudowana dyskusja prowadziła między innymi do konkluzji, że mozaika tego typu jest w przypadku żółwi cechą plezjomorficzną (jak podejrzewano już wcześniej), ale rozwinęła się przypuszczalnie już po wykształceniu plastronu, kości żebrowych i neuraliów (a nie została odziedziczona po przodkach [sic!] - zob. str. 180). Doktorant nie unika problematyki optymalizacji budowy pancerza, w rozważaniach ewolucyjnych wykracza poza kontekst Testudinata. Wartość poznawczą rozdziału oceniam wysoko. Zastanawiam się jednak, jak Autor godzi definicję cechy plezjomorficznej (czyli ancestralnej, zakładającej dziedziczenie) z poddaniem w wątpliwość kwestii jej odziedziczenia.

Kolejny rozdział rozprawy Doktorant przeznaczył na analizę zmienności pancerza (głównie komponentu rogowego) przedstawicieli rodzaju *Proterochersis*. Jest to tym bardziej zasadne, że skorupy żółwi często wykazują znaczące różnice wewnątrzgatunkowe wynikające m.in. z wpływu czynników genetycznych i środowiskowych, urazów oraz zmian chorobowych. Mgr Tomasz Szczygielski nie potraktował, co Mu się chwali, 243 badanych okazów jako zbioru, poza morfologią, jednorodnego. Uwzględnione zostały kwestie dymorfizmu płciowego, rozwoju osobniczego, a także zaburzeń budowy. Niewątpliwym utrudnieniem był znikomy odsetek okazów nieuszkodzonych, stąd wynikał deklarowany brak możliwości użycia metod statystycznych i morfometrycznych. Ze swojej strony dodam, że istnieją metody szacowania brakujących wartości w szeregach statystycznych (tzw. missing values analysis; zob. odpowiedni moduł dostępny w SPSS i wielu innych programach oraz środowiskach do analizy danych), możliwe jest też szacowanie brakujących danych morfometrycznych (np. pakiet LOST w środowisku R), ale zakres ich racjonalnego stosowania jest ograniczony.

Pomimo wspomnianych trudności, Doktorantowi udało się ustalić, że skamieniałości należące do obu gatunków cechowała duża rozpiętość rozmiarów i stopnia rozwoju osobniczego. *P. porebensis*, reprezentowany przez przytłaczająco większą liczbę okazów, dominował nad *P. robusta* pod względem szacowanej maksymalnej długości karapaksu (80 cm). Zmienność niektórych cech morfologicznych Doktorant ostrożnie tłumaczy dymorfizmem płciowym, a w przypadku pewnych okazów dostrzega, jako pierwszy wśród

badaczy triasowych żółwi, ewidentne zaburzenia budowy pancerza, także zmiany patologiczne. To ostatnie określenie zostało przypuszczalnie użyte w znaczeniu *chorobowe* (to jeden z możliwych synonimów), w odróżnieniu od innych stwierdzonych zaburzeń. Nie wszystkie oboczności budowy muszą być następstwem choroby. Kolejnym ważnym osiągnięciem jest odnotowanie śladów wzrostu (*growth marks*) tarcz rogowych u wszystkich przedstawicieli rodziny Proterochersidae (hypodygmat *Keuperotesta limendorsa* stanowi wyłącznie holotyp). Zdaniem Doktoranta, pod względem występowania zaburzeń budowy pancerza i śladów wzrostu tarcz, badane okazy są porównywalne z przedstawicielami współczesnych żółwi. Analizowany rozdział, jako jedyny spośród numerowanego zestawu, nie został oparty na recenzowanej i opublikowanej lub aktualnie podlegającej procesowi recenzji autorskiej lub współautorskiej pracy mgr. Tomasza Szczygielskiego. Jest on w mojej ocenie wartościowy i poprawny merytorycznie.

Problematyka poruszana w ostatnim (piątym) rozdziale rozprawy koncentruje się wokół zagadnienia relacji pokrewieństwa żółwi i permskiego gada *Eunotosaurus africanus*, uważanego przez niektórych badaczy za ich bliskiego krewnego. Większość opublikowanych wyników analiz molekularnych wskazuje na powiązania filogenetyczne żółwi z archozaurami, rzadziej brane są pod uwagę lepidozaurowe, niekiedy żółwie lokuje się poza Sauria, kładem obejmującym ostatniego wspólnego przodka archozaurów i lepidozaurów oraz wszystkich jego potomków. Gros rezultatów badań opartych na cechach morfologicznych wskazuje natomiast na Sauropterygia, zazwyczaj umieszczane u podstawy Lepidosauria. Szkoda, że w omawianym rozdziale zabrakło opatrzonej nazwami kładów ryciny ilustrującej te hipotezy.

Dużym sukcesem mgr. Tomasza Szczygielskiego jest wykazanie obecności konfliktu sygnału filogenetycznego między *E. africanus* i *Pappochelys rosinae*, protożółwiem ze środkowego triasu (ladyn), umieszczanym u podstawy Pan-Testudinata (zob. ryc. 3.21). Podobieństwo morfologiczne pierwszego z tych gatunków do żółwi Autor tłumaczy homoplazją. Do takiego wniosku skłoniły Doktoranta wyniki rozbudowanej analizy filogenetycznej, a właściwie 92 analiz (podzielonych na trzy rundy), różniących się wartościami zadanych parametrów oraz zestawem cech i taksonów. Niektóre scenariusze wręcz wykluczały *E. africanus* z kladu Diapsida, do którego należą m.in. archozaurowe, lepidozaurowe i, zdaniem części badaczy, żółwie (posiadające czaszkę wtórnie anapsydalną). Mgr Tomasz Szczygielski przyznaje jednak, że *E. africanus* pozostaje obecnie najbardziej prawdopodobnym spośród kandydatów na bliskiego krewnego przodków żółwi i wskazuje na potrzebę dalszych badań.

Analizowany rozdział, według deklaracji - częściowo oparty na dwóch autorskich publikacjach, stanowi godne i odpowiednie zwieńczenie całej rozprawy doktorskiej. Pragnę także zauważyć, że brzmienie jej tytułu powinno odzwierciedlać szerszy niż tylko problematyka ewolucji pancerza, wymiar pracy.

### **Uwagi edytorskie**

Najliczniejsze spośród dostrzeżonych w rozprawie drobnych błędów, które mieszczą się w tej kategorii, można kolektywnie określić nieco przydługim mianem problemów z zachowaniem spójności sposobu zapisu podczas cytowania źródeł. Chodzi o interpunkcję i spójniki. Zazwyczaj nazwisko autora i data publikacji nie są rozdzielone przecinkiem, ale w niektórych przypadkach bywa inaczej. Doktorant rozdziela publikacje różnych autorów (w obrębie jednej listy) średnikiem, ale zdarzają się przecinki. Także przy zapisie nazw naukowych taksonów z podaniem nazwiska autora i daty pierwszej publikacji, brak jest konsekwencji – nazwisko i data albo nie są rozdzielone przecinkiem, albo wręcz przeciwnie. Nadmienię tylko, że Międzynarodowy Kodeks Nomenklatury Zoologicznej nie wymusza formy z przecinkiem, ale ją poprzez przykłady sugeruje. Nie wszystkie skrócone wersje wyrażenia *for example*, czli *e.g.* są oddzielone przecinkiem od przykładu/ów. Także spójnik *and* i znak *et (&)* bywają używane zamiennie.

### **Wniosek końcowy**

Uważam, że przedłożona przez mgr. Tomasza Szczygielskiego rozprawa pt. „Early evolution of the turtle shell” (tytuł w jęz. polskim: „Wczesna ewolucja pancerza żółwi”) jest opracowaniem prezentującym wysoki poziom naukowy oraz spełnia wszystkie wymogi stawiane rozprawom doktorskim przez art. 13 ust. 1 Ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. z 2017 r. poz. 1789). Dysertacja zawiera oryginalne rozstrzygnięcia ważnych problemów naukowych w zakresie paleontologii kręgowców. Wskazuje na posiadanie rozległej ogólnej wiedzy teoretycznej Doktoranta w dziedzinie nauk o Ziemi, dyscyplinie geologia oraz umiejętność samodzielnego prowadzenia pracy naukowej z zastosowaniem nowoczesnych metod badawczych. Wniosuję do Rady Naukowej Instytutu Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk o dopuszczenie mgr. Tomasza Szczygielskiego do dalszych etapów przewodu doktorskiego.

*Piotr Jalwinski*