

RECENZJA
rozprawy doktorskiej Tomasza Szczygielskiego
pt. „Early evolution of the turtle shell”
(Wczesna ewolucja pancerza żółwi)

Wstęp

Oceniana praca dotyczy wczesnych etapów ewolucji pancerza żółwi, dobrze wpisując się w problematykę paleontologiczną kręgowców, ciągle bardzo popularny dział biologii i geologii dostarczający bezpośrednich dowodów ewolucyjnych. W paleontologii kręgowców szczególne znaczenie mają albo spektakularne znaleziska, nagromadzenia całych szkieletów lub zespołów gatunków, często razem z towarzyszącą im fauną bezkręgowców, pozwalające na rekonstrukcje biotopów lub wręcz ekosystemów obecnych na Ziemi w przeszłości, albo dobrze udokumentowane pojedyncze skamieniałości umożliwiające poznanie kluczowych etapów ewolucji badanej grupy organizmów. Badania te mają zatem ciągle duże znaczenie poznawcze i walor innowacyjności. Praca doktorska Pana Tomasza Szczygielskiego spełnia wspomniane powyżej założenia.

Doktorant podjął się opracowania skamieniałości dokumentujących budowę pancerza późnotriasowych (noryckich) żółwi z rodziny Proterochersidae z Niemiec i Polski. Najważniejszym celem rozprawy było poznanie pokrewieństw i ewolucji w tej grupie kręgowców oraz opisanie procesów związanych z powstaniem i optymalizacją pancerza żółwi w triasie.

Praca doktorska Pana Tomasza Szczygielskiego została wykonana w Instytucie Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk pod kierunkiem dr hab. Tomasza Suleja, profesora w IP PAN.

Uwagi formalne

Przedłożona do recenzji rozprawa zatytułowana „*Early evolution of the turtle shell*” jest niepublikowanym maszynopisem napisanym w języku angielskim, o dość skomplikowanej i trudnej do rozszyfrowania strukturze. Rozprawa składa się z pięciu rozdziałów oraz ośmiu apendyksów i liczy ok. 330 stron. Właściwy tekst poprzedzony jest nakreśleniem tła geologicznego (*Geological setting*), wykazem materiału (*Material*) i częścią systematyczną (*Systematic palaeontology*) w której Autor zawarł nowe diagnozy przedstawianych i dyskutowanych w pracy taksonów różnej rangi, rodziny Proterochersidae, kilku rodzajów i gatunków. Niektóre z rozdziałów to duże fragmenty (Rozdziały 1, 2, 5) lub kompletne już opublikowane prace, a inne teksty to złożone do druku publikacje (Rozdział 3), albo tylko ukończone, ale jak zrozumiałem jeszcze nie oddane do druku teksty (Rozdział 4). Literatura (*References*) jest umieszczona na końcu

rozprawy i odnosi się do wszystkich rozdziałów. Apendyksy stanowią załączniki do różnych rozdziałów i nie końca jest zawsze jasne czy odnoszą się one tylko do rozdziału w którym się znajdują, czy również do innych części rozprawy. Całość stanowi zatem dość dziwną kombinację tekstów opublikowanych i w różnym stopniu ukończonych.

Na końcu rozprawy znajdują się oświadczenia Autora i współautora (którym jest promotor) o ich procentowym udziale w dwóch publikacjach. Z dokumentacji tej wynika, że udział doktoranta w powstanie obu prac był dominujący i wynosił 80%.

Uwagi merytoryczne i komentarze do wyników

Właściwa część rozprawy jest poprzedzona krótkim omówieniem stratygrafii i osadów z których zostały opisane skamieniałości. W Niemczech szczątki żółwi znaleziono w noryckich osadach późnego triasu, z kilku formacji skalnych, natomiast w Polsce materiał kopalnych żółwi pochodził z miejscowości Poręba, również datowanych na późny trias (warstwy noryckie), ale równoczesność stanowisk w Niemczech i Polsce nie jest pewna. Tło geologiczne znalezisk jest w wystarczający sposób omówione i nie budzi moich wątpliwości.

Po tym wstępie Autor przedstawia materiał, który posłużył do badań. Wykaz obejmuje nieco ponad 100 elementów, głównie fragmentów kostnych szkieletu postkranialnego i pancerza. Doktorant szczegółowo opisuje wszystkie holotypy wyznaczone przez innych autorów, z których większość została ponownie opisana w pracach Szczygielski i Sulej (2016) i Szczygielski (2017), oraz pozostałe fragmenty kostne. Nie mam zastrzeżeń do tych opisów, są wyczerpujące i spełniają wszystkie formalne wymogi rzetelnych deskrypcji. Następnie Autor w części „*Systematic palaeontology*” przedstawia diagnozy poczynawszy od rodziny Proterochersidae przez rodzaje do gatunków opisanych w rozprawie z uwzględnieniem synonimiki, całość jest krótka i profesjonalnie napisana.

Pierwszy właściwy rozdział rozprawy dotyczy taksonomii późnotriasowych żółwi z rodziny Proterochersidae i analizy ich pozycji filogenetycznej w obrębie Pan-Testudinata. W pracy Szczygielski i Sulej (2016) pt. „*Revision of the Triassic European turtles Proterochersis and Murrhardtia (Reptilia, Testudinata, Proterochersidae)*” opublikowanej w *Zoological Journal of the Linnean Society*, autorzy uznali za młodsze synonimy niektóre zdefiniowane na początku XX wieku gatunki, ale jednocześnie opisali dwa nowe, przedstawiając dokładne opisy i dyskutując różnice pomiędzy znanymi i nowymi gatunkami. Ważnym wynikiem tej pracy jest ustalenie, że Proterochersidae filogenetycznie zajmują pozycję u podstawy Testudinata, będąc najstarszym i pierwotnym odgałęzieniem żółwi o pełnej skorupie i nie należąc do grupy żółwi bokoszyjnych (Pleurodira). Pierwotność budowy tej rodziny żółwi jest wspierana przez kilka cech plezjomorficznych, do których należą np. przyrośnięcie ósmego kręgu

przedkrzyżowego do pancerza i kręgosłupa tułowiowego, dziesięć par kości żebrowych budujących karapaks, płatkowata kość krucza, zamknięte okno kości kruczej, a także dwie pary mezoplastronów i tarcz brzusznych, które stykają się przyśrodkowo. Wartość naukowa tej części rozprawy polega na skupieniu się na opisie nowych, ale przede wszystkim ważnych filogenetycznie cech, najstarszych znanych żółwi wykształcających pełny pancerz.

Rozdział 2 dotyczy ewolucji szkieletu osiowego najstarszych żółwi. Informacje zawarte w tym rozdziale opierają się na wiedzy zawartej w opublikowanym artykule Autora w 2017 roku pt. „*Homeotic shift at the dawn of the turtle evolution*” w *Royal Society Open Science*. Kluczową rolę w ewolucji szkieletu osiowego odgrywa ósmy kręg przedkrzyżowy, który ma różną morfologię. U *Proterochersis* ma budowę typową dla odcinka tułowiowego kręgosłupa żółwi, ale u *Proganochelys* wykazuje morfologię przejściową, to znaczy jest przyrośnięty do pancerza, ale żebra z nim związane wykazują dużą zmienność kształtu i długości oraz różny stopień przyrośnięcia do kręgosłupa tułowiowego. U zaawansowanych ewolucyjnie żółwi ósmy kręg jest w pełni ruchomy, pozbawiony żeber, morfologicznie, ale także funkcjonalnie staje się częścią odcinka szyjnego kręgosłupa. Stopniowa zmiana cech tego kręgu zgadza się z przeprowadzonymi laboratoryjnie eksperymentami modyfikującymi ekspresję tak zwanych genów homeotycznych *Hox* w wyniku których uzyskano cechy morfologiczne, których wykształcenie można interpretować jako stopniowe, doogonowe przesunięcie zasięgu ekspresji genów *Hox5* i *Hox6* determinujących granice pomiędzy odcinkiem szyjnym i tułowiowym kręgosłupa. Najważniejszym rezultatem badań Autora prezentowanym w tym rozdziale jest udowodnienie, w oparciu o materiał kopalny, że ważna cecha zaawansowanych ewolucyjnie żółwi, czyli redukcja kręgów grzbietowych do 10, była procesem długotrwałym i przebiegała również po uformowaniu kompletnego karapaksu.

Treść obszernego Rozdziału 3 oparta jest na oddanej do druku publikacji Tomasza Szczygielskiego i Tomasza Suleja „*The early composition and evolution of the turtle shell (Reptilia, Testudinata)*”. W pracy tej Autorzy szczegółowo opisali budowę pancerza kostnego *Proterochersis*, zwracając szczególną uwagę na układ i liczbę kości skórnych, które nie były dotychczas w większości znane. Wyniki tej pracy wskazują, że przednia i tylna część karapaksu stanowi swoistą mozaikę osteo-dermalną. U bardziej zaawansowanych ewolucyjnie gatunków żółwi następuje redukcja powierzchni tej mozaiki do pierścienia kości peryferycznych oraz pygalium i suprapygaliiów. Ważnym osiągnięciem doktoranta jest wykazanie, że kość karkowa u *Proterochersis porebensis* jest parzysta, jak u wielu dzisiejszych żółwi. Jest to zapewne cecha pierwotna. Ponadto w plastronie są widoczne dodatkowe skostnienia, np. przyrośnięte w tylnej części hypoischium zbudowane z trzech elementów czy parzyste dodatkowe kości stanowiące boczne części wyrostków ekstragularnych.

W kolejnym Rozdziale 4, zatytułowanym „*Shell variability in the basal turtles Proterochersis ssp.*”, który jest niepublikowanym jeszcze tekstem, Pan Tomasz Szczygielski szczegółowo opisuje zmienność pancerza u *Proterochersis*, ze szczególnym uwzględnieniem wszystkich rogowych tarcz epidermalnych. Autor dyskutuje zmienność i różnorodność budowy pancerza, która przede wszystkim jest rezultatem rozwoju ontogenetycznego, a także być może wynika z dymorfizmu płciowego oraz zaburzeń rozwoju tarcz rogowych. Ważnym, nowym, rezultatem badań Pana Tomasza Szczygielskiego jest pełna informacja o wzroście tarcz rogowych u pierwszych żółwi.

Kolejny Rozdział 5 zatytułowany „*Phylogenetic position of turtles*” powstał podobnie jak Rozdział 2, w oparciu o opublikowaną w 2017 roku w *Royal Society Open Science* pracę doktoranta zatytułowaną: „*Homeotic shift at the dawn of the turtle evolution*” oraz drugą publikację z 2017 roku, też autorstwa Pana Tomasza Szczygielskiego, o tytule „*Turtles and Eumetoposaurus africanus – ancestry or homoplasy ?*” opublikowaną w *Zitteliana*. W rozdziale tym Autor odnosi się do ogólnych kwestii, szczególnie pozycji żółwi na drzewie filogenetycznym owodniowców. W pracy szczegółowo jest dyskutowana koncepcja pokrewieństwa żółwi z permskim gadem *Eumetoposaurus africanus*. Pan Tomasz Szczygielski przeprowadził szczegółową analizę kladystyczną w oparciu o 92 iteracje i ze zróżnicowanym doбором taksonów oraz cech. W jej wyniku wykazał, że rzekome pokrewieństwo żółwi z *Eumetoposaurus africanus* jest poparte zaledwie przez dwie do czterech cech pozaczaszkowych, co raczej wyklucza bliższe pokrewieństwo obu form kopalnych. Ponadto doktorant dzięki wszechstronnej analizie kladystycznej sugeruje, że *Eumetoposaurus* należy raczej do Parareptilia lub znajduje się politomii u podstawy drzewa filogenetycznego. To wskazuje także, że podobieństwa *Eumetoposaurus africanus* do żółwi należy traktować jako homoplazje wynikające zapewne z ryjącego trybu życia.

Słabsze strony rozprawy

Niewątpliwie strona organizacyjna rozprawy, jej podział na kolejne wątki, ich dość skomplikowany i trudny w odbiorze układ, nie ułatwia sprawnego czytania rozprawy. Pod tym względem praca doktorska Pana Tomasza Szczygielskiego nie odbiega zresztą od innych rozpraw, które ostatnio recenzowałem, gdzie panuje pewien chaos informacyjny i pomieszczenie tekstów opublikowanych, przyjętych do druku, wysłanych do publikacji i wreszcie jeszcze nie ukończonych. Taka sytuacja może sprzyjać powstaniu wątpliwości u osoby oceniającej rozprawę doktorską.

Mocne strony rozprawy

Pierwsze żółwie pojawiły się w środkowym triasie. Natomiast dość liczna i zróżnicowana kolekcja skamieniałości żółwi opisana w pracach Pana Tomasza

Szczygielskiego pochodzi z późnego triasu Niemiec i Polski. Autor rozprawy, razem z promotorem, zrewidował te materiały i opisał nowy dla nauki rodzaj *Keuperotesta* oraz dwa nowe gatunki, jeden z nowego rodzaju i drugi z rodzaju *Proterochersis*, co znacznie poszerza znajomość fauny żółwi w okresie kluczowym dla ewolucji tej grupy kręgowców. Opisane w kilku pracach nowe skamieniałości wypełniają lukę w wiedzy na temat wczesnej ewolucji pancerza żółwi. Nie mam co do tego wątpliwości, że analizy kladystyczne i opisy są solidne i oparte na wielu dobrze udokumentowanych przesłankach. Rozprawa stanowi oryginalny i poważny wkład doktoranta w wiedzę o faunie późnego triasu na Ziemi. Jedynie co może osłabiać wywody Pana Tomasza Szczygielskiego to brak szczątków czaszek w badanym materiale, ale właśnie świadomość tego braku, czego nie kryje Autor, jest dowodem na krytyczne podejście do swoich własnych wyników i dobrze rokuje dalszy rozwój naukowy kandydata. Dzięki nowym odkryciom doktoranta, szczególnie nowego zestawu cech pleziomorficznych u *Proterochersidae*, można teraz stwierdzić z dużą dozą pewności, że opisane formy są nie tylko najstarszymi, ale również najbardziej pierwotnymi żółwiami co pozwala, na tym etapie badań, odtworzyć wczesne etapy ewolucji żółwi. Warto też podkreślić, że jest to pierwsza solidna rewizja tej grupy od momentu wstępnego ich opisu z początku XX wieku.

Na zakończenie należy podkreślić, że stanowisko Poręba to jedno z najważniejszych odkryć paleontologicznych ostatnich lat w Polsce, obok takich stanowisk jak późnotriasowe cmentarzysko kręgowców lądowych w Krasiejowie, znaleziska kręgowców morskich w Owadowie-Brzezinkach czy Zachelmie w Górach Świętokrzyskich, gdzie odnaleziono tropy czworonoga ze środkowego dewonu. Pan Tomasz Szczygielski w pełni wykorzystał możliwości interpretacyjne jakie dały nowe skamieniałości odnalezione w Polsce do poszerzenia wiedzy o wczesnej ewolucji pancerza żółwi.

Konkluzja

W przedstawionej do recenzji pracy doktorskiej Pana Tomasza Szczygielskiego trudno wskazać słabe punkty, a postawione cele rozprawy zostały w moim odczuciu całkowicie zrealizowane. Uważam, że praca w pełni odpowiada wymaganiom stawianym rozprawom doktorskim. W związku z powyższym wnoszę o dopuszczenie Pana magistra Tomasza Szczygielskiego do dalszych etapów przewodu doktorskiego.

Ze względu na wysoką ocenę pracy zwracam się do Rady Naukowej Instytutu Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk o jej wyróżnienie, zgodnie z obowiązującymi przepisami.



prof. dr hab. Adam Nadachowski