

Bierniki, 28.05.2021.

**Dr hab. Elwira Elżbieta Szuma**

**Bierniki 63A, 16-124 Sidra**

**Recenzja rozprawy doktorskiej mgr Justyny Słowiak pt. „Ewolucja uzębienia u siekaczowców z grupy Duplicidentata (Mammalia)”**

Rozprawa doktorska Pani mgr Justyny Słowiak pt. „Ewolucja uzębienia u siekaczowców z grupy Duplicidentata (Mammalia)/Dental evolution in duplicidentate Glires (Mammalia)” została wykonana pod kierunkiem Pani dr hab. Łucji Fostowicz-Frelik, profesora Instytutu Paleobiologii PAN w Warszawie. Pani profesor od początku swojej drogi naukowej zajmowała się ewolucją i filogenezą kopalnych zajęczaków i jest niekwestionowanym specjalistą w swojej dziedzinie.

Przedłożona do oceny rozprawa doktorska stanowi pokaźne, niemalże 400 stronicowe opracowanie dotyczące ewolucji i powiązań filogenetycznych w obrębie dużej grupy głównie wymarłych, ale też współcześnie reprezentowanych Duplicidentata. Przygotowując rozprawę Pani mgr J. Słowiak gruntownie zapoznała się z niełatwą w interpretacji strukturą morfologiczną uzębienia u siekaczowców, z techniką preparacji szkliwa skamieniałych zębów, nabyła umiejętność diagnozowania różnych typów mikrostruktury szkliwa oraz opanowała metody morfometrii geometrycznej i statystycznej analizy danych.

Jednostkę systematyczną Duplicidentata (synonim Lagomorpha) tworzą szczekuszkowate (Ochotonidae), zajęcowate (Leporidae) oraz całkowicie wymarłe sarduszkowate (Prolagidae). Duplicidentata pojawiły się w zapisie kopalnym już we wczesnym Eocenie, a najstarszym znanym przedstawicielem zajęczaków jest prakrólík (*Gomphos elkema*) z eocenu Mongolii datowany na około 55 mln lat. Największa radiacja ewolucyjna Duplicidentata miała miejsce w drugiej połowie Eocenu i Oligocenie (45-20 mln lat temu). Od połowy Miocenu (15 mln lat temu) miało miejsce stopniowe ochłodzenie klimatu i stopowienie dużych obszarów. Kurcząca się i pogarszająca w tamtym okresie baza pokarmowa przyczyniła się do wymarcia wielu taksonów siekaczowców. Z powierzchni Ziemi znikło wiele gatunków zajęcy preferujących miękki materiał roślinny, a także nastąpiło zmniejszenie zróżnicowania gatunkowego szczekuszek. Współczesne zróżnicowanie gatunkowe siekaczowców jest dużo mniejsze niż w okresach sprzed środkowego Miocenu.

Przez długi czas Duplicidentata łączono z gryzoniami i zaliczano do wspólnej jednostki Glires (grupy obejmującej zarówno zajęczaki jak i gryzonie). Spowodowane to było dość prymitywną, mało wyspecjalizowaną budową ciała zajęczaków. Również ich nieznacznie zmieniająca się morfologia na przestrzeni epok powodowała, że kojarzono je często z gryzoniami. Dopiero

badania molekularne z początku XXI wieku jednoznacznie wskazały, że zajęczaki są całkowicie odrębną jednostką ewolucyjną i nie należy łączyć ich z gryzoniami.

Z uwagi na tak długotrwałe, błędne klasyfikowanie Duplicidentata w obrębie drzewa filogenetycznego ssaków, wnioskowanie o powiązaniach w obrębie samych zajęczaków było utrudnione, a wręcz niemożliwe.

Pani mgr J. Słowiak w swojej rozprawie w oparciu o analizę morfologiczną uzębienia u 53 gatunków wymarłych i współczesnych przedstawicieli rzędu Lagomorpha podjęła się próby odtworzenia drzewa filogenetycznego tej grupy ssaków. Opracowanie to jest pierwszą próbą tak kompleksowego podejścia do rekonstrukcji ewolucji zajęczaków i ustalenia ich filogenetycznych powiązań w obrębie grupy. W celu dogłębnego poznania zależności filogenetycznych Doktorantka posłużyła się bardzo zróżnicowanymi metodami badawczymi z zakresu morfologii uzębienia, ponieważ przeprowadziła (1) analizę mikrostruktury szkliwa zarówno siekaczy jak i zębów policzkowych u 22 gatunków wymarłych siekaczowców; oraz (2) ocenę zmienności wielkości i kształtu zębów policzkowych u 27 gatunków współcześnie żyjących i 44 wymarłych gatunków zajęczaków. Wiele kopalnych gatunków ssaków w tym również siekaczowców zostało dotychczas zidentyfikowanych i sklasyfikowanych na podstawie fragmentów zuchw bądź też pojedynczych zębów, zatem jak najbardziej zasadnym było odtwarzanie przebiegu ewolucji uzębienia w tej grupie ssaków oraz ustalenie powiązań filogenetycznych pomiędzy gatunkami z wykorzystaniem parametrów morfologicznych uzębienia.

Celem badań było: (1) odtworzenie scenariusza ewolucji zajęczaków pod względem mikrostruktury i morfologii zębów; (2) sprawdzenie istnienia faktycznych zależności pomiędzy wysokością koron zębów policzkowych a środowiskiem, dietą, sposobem przeżuwania pokarmu, czy też filogenetycznymi zależnościami w obrębie tej grupy; (3) określenie czy zróżnicowanie morfologii uzębienia policzkowego siekaczowców zmienia się w czasie i przestrzeni oraz jakie czynniki mogą kształtować takową zmienność?; (4) wykazanie czy kopalne Duplicidentata są bezpośrednio związane ze współczesnymi Ochotonidae, Leporidae, czy też z żadnymi z nich; (5) ustalenie, które rodziny czy też podrodziny Lagomorpha są grupami naturalnymi? Autorka spodziewa się na podstawie uzyskanych odpowiedzi zrekonstruować przebieg ewolucji Duplicidentata począwszy od wczesnego Eocenu do chwili obecnej.

## **OCENA MERYTORYCZNA PRACY**

Przedstawiona do oceny rozprawa doktorska stanowi maszynopis o łącznej liczbie 382 numerowanych stron. Właściwy tekst rozprawy poprzedzony został 3-stronicowym streszczeniem w języku angielskim (Abstract) oraz w języku polskim (Streszczenie). Kolejno w pracy tej zamieszczone są podziękowania, a następnie spis treści z numerami stron. Na początku pracy znajdują się: spis figur (142 tytuły) i tabel (18 tytułów). Konstrukcja rozprawy jest dość nietypowa, gdyż nie ma ona klasycznego, ogólnie przyjętego układu rozdziałów, w którym po części metodycznej omawiane są wyniki badań własnych, po których dyskutowane są one osobno w rozdziale Dyskusja. Autorka rozbiła część obejmującą wyniki oraz dyskusję



wyników na rozdziały tematyczne. Miejscami utrudnia to czytelnikowi rozgraniczenie pomiędzy udziałem wyników będących efektem badań własnych a wcześniej już poznanymi faktami z danego zakresu.

**Rozdział 1: Wstęp** (5 stron). W stosunku do objętości całej rozprawy wprowadzenie do zagadnień analizowanych w pracy jest krótkie aczkolwiek treściwe. Na wstępie autorka syntetycznie omawia strukturę zębienia kopalnych i współczesnych Lagomorpha, ich wspólne cechy dla jednostki systematycznej Glires. Następnie przytacza najstarszych znanych przedstawicieli zajęczaków, jak *Mimotoma* (Paleocen Chin), *Dawsonolagus* (wczesny Eocen Chin), *Procaprolagus* (późny Eocen Chin), itd. równocześnie wskazując na niejasną pozycję tych taksonów w drzewie filogenetycznym Glires. Posiłkując się literaturą autorka nakreśla obraz przemian ewolucyjnych i ekspansji geograficznej Lagomorpha. Dowiadujemy się, iż pierwsze zajęczaki w Europie znane są z wczesnego Oligocenu Francji i Niemiec. We wczesnym Miocenie linia Sinolagomyinae związana prawdopodobnie z Ochotonidae (szczekuszkami) pojawia się w Afryce, Europie oraz w Ameryce Północnej. Linia ta oraz wiele innych gatunków i taksonów kopalnych zajęczaków zanika w późnym Miocenie. Wiąże się to ze zmianami klimatycznymi, globalnym ochłodzeniem klimatu i stepowaniem wielu środowisk. We wstępie autorka wypunktowuje stawiane w rozprawie zapytania, cele badawcze oraz skrótowo opisuje podejście badawcze zastosowane dla osiągnięcia wytyczonych wyżej celów.

**Rozdział 2: Materiał** (11 stron). Szczegółowy zapis dotyczący analizowanych okazów został załączony w postaci cyt. *Supplementary information* na dysku CD. W materiałach autorka przytacza nazwy instytucji, z których pochodziły okazy wykorzystane w badaniach, wymienia gatunki zajęczaków użytych do analiz morfometrycznych oraz mikrostruktury szkliwa. Część materiałów do rozprawy stanowiły okazy zaczerpnięte ze źródeł literaturowych oraz z otrzymanych zdjęć. Autorka podaje też rozmieszczenie geograficzne i dane stratygraficzne dla gatunków objętych badaniami.

**Rozdział 3: Metody** (15 stron). Techniki preparacji, struktura i terminologia szkliwa, sposób pozyskania danych morfometrycznych (pomiaru liniowe, 2D analiza kształtu, *landmark analysis*) oraz procedury morfometrii geometrycznej zostały opisane jasno i wyczerpująco.

Analizę zależności filogenetycznych w obrębie Duplicidentata Pani mgr J. Słowiak przeprowadziła w oparciu o budowę morfologiczną zarówno siekaczy, jak i zębów policzkowych. Dotychczasowe badania mikrostruktury szkliwa zębowego u siekaczowców prowadzono jedynie na siekaczach i na tej podstawie ustalano zależności filogenetyczne pomiędzy gatunkami w obrębie Glires. Autorka pracy poszła znacznie dalej, albowiem przeprowadziła analizę mikrostruktury szkliwa a także wielkości i kształtu wszystkich zębów policzkowych. Ponieważ w swoich badaniach oprócz pomiarów własnych wykorzystywała fotografie zębów innych autorów, czy też materiał fotograficzny z innych kolekcji, w celu eliminacji błędów pomiarowych, podczas analizy landmark i skalowania, dane były weryfikowane w pakiecie MorphoJ.

W celu odpowiedzi na pytania postawione we wstępie rozprawy autorka zastosowała liczne wielowymiarowe analizy statystyczne tj. analizę czynnikową PCA, analizę kanoniczną,



Procrustes ANOVA, analizę regresji i korelacji, zaś analizę filogenetyczną *Duplicidentata* przeprowadziła w oparciu o matrix obejmującą 59 gatunków i 131 różnych cech morfologicznych. Spora część cech do analizy filogenetycznej została zaczerpnięta z literatury, jednakże autorka włączyła doń nowe cechy morfologii uzębienia i mikrostruktury szkliwa.

**Rozdział 4: Zęby *Duplicidentata*: struktura i nomenklatura** (10 stron). Rozdział ten ma charakter opisowy, autorka przybliżyła w nim terminologię stosowaną względem typów uzębienia, struktur zębowych zajęczaków oraz omawia kolejno zmienność w kształcie powierzchni trących, tj. układzie guzków, fałdów szkliwa poszczególnych zębów policzkowych u siekaczowców. Jest to niewątpliwie trudne z uwagi na zróżnicowanie międzygatunkowe i wciąż nierozstrzygnięte problemy homologii w strukturach zębowych pomiędzy gatunkami. Bilofodontyczny wzorec powierzchni trących u współczesnych zajęczaków jest szczególnie kłopotliwy do interpretowania z uwagi na trudności w odnalezieniu homologicznych struktur względem wyjściowego wzorca trzonowca trybosfenicznego. Nie mniej odkrycie wczesnych ewolucyjnie *Mimotonidae* i *Dawsonoloagus antiquus* rzuciło światło na etapy ewolucji uzębienia badanej przez Doktorantkę grupy ssaków. Autorka bardzo przejrzyście ilustruje te zmiany i prostuje zawłości nomenklatury zębów.

Wydaje się jednak, że opis dotyczący typów uzębienia powinien być się znaleźć we wstępie recenzowanej pracy.

**Rozdział 5: Mikrostruktura szkliwa u zajęczaków** (60 stron). Poznanie mikrostruktury szkliwa zębów policzkowych *Duplicidentata* jest wartością dodaną rozprawy. Wcześniejsze badania szkliwa siekaczy u *Lagomorpha* wykazały, iż u zajęcy jest ono jednowarstwowe zaś u szczekuszek dwu- lub trój-wielowarstwowe. Autorka podeszła do zagadnienia z dużym zaangażowaniem i bardzo szczegółowo opisała budowę szkliwa zębów policzkowych u 21 wymarłych gatunków siekaczowców.

**Rozdział 6: Morfometryczna analiza wzorca zmienności w uzębieniu zajęczaków** (116 stron).

Przy pomocy wielowymiarowych statystyk Pani mgr J. Słowiak weryfikowała poziom błędu pomiarowego, asymetrię, wpływ wielkości na kształt zębów oraz wewnątrzgatunkową i międzygatunkową zmienność powierzchni okluzjalnej zębów policzkowych. Z uwagi na zróżnicowaną kompletność poszczególnych okazów, w każdej z analiz statystycznych poszczególne zęby policzkowe (od (P2)p2 do (M3)m3) są różnie reprezentowane zarówno pod względem liczby okazów jak składu gatunkowego danej analizy. Podsumowanie i dyskusja wyników do rozdziału znajduje się w rozdziale 9.

Autorka wykazała, że w przypadku skrajnych w szeregu zębów policzkowym trzecich górnych i dolnych przedtrzonowców oraz dolnego ostatniego trzonowca obserwuje się wpływ wielkości na molaryzację korony zębów. Badania te ujawniają zmiany w budowie powierzchni żujących zębów będące konsekwencją zmian klimatycznych tj. oziębienia na przełomie Eocenu i Oligocenu. Wiązało się to ze zmianami w szacie roślinnej, a tym samym zmianami w diecie zajęczaków. Adaptacją do pogarszającej się bazy pokarmowej (większy udział suchorośli, kserofitów) była redukcja, a nawet utrata trzecich trzonowców, pojawienie się wtórnych ostrzytnących, zwiększony nacisk na środkową i tylną część szeregu zębów policzkowych oraz



wzrost efektywności ruchów poprzecznych podczas żucia. W środkowym Miocenie pojawiające się otwarte przestrzenie z roślinnością trawiastą stały się strefą silnej ekspansji zajęczaków. Nowa dieta zajęczaków z tamtego okresu znalazła odzwierciedlenie w strukturze powierzchni żujących zębów, mikrostrukturze szkliwa oraz hypsodoncji zębów policzkowych. Badania mgr J. Słowiak ujawniły, że największą zmienność międzygatunkową wykazują trzecie przedtrzonowce. Ewolucyjnie kształt tych zębów pozostaje bardziej stabilny u zajęcy, zaś większą zmienność i zróżnicowanie zaobserwowano u szczekuszek. U sarduszek kształt zębów policzkowych jest pośredni pomiędzy zajęciami i szczekuszkami.

### **Rozdział 7: Morfologiczna filogeneza i taksonomia Duplicidentata (22 strony).**

Autorka skonstruowała drzewo filogenetyczne Duplicidentata w oparciu o zestaw cech morfologicznych uzębienia. Wyłoniły się dwa kłady: kład A obejmujący zajęcawate z pokrewnymi taksonami kopalnymi i kład B z przynależącymi doń szczekuszkami, sarduszkami i pokrewnymi taksonami kopalnych Duplicidentata. Badania Pani mgr J. Słowiak pokazały, że topologia gatunków tworzących pień drzewa filogenetycznego tj. *Gomphos elkema* i *Dawsonolagus antiquus* jest kompatybilna z wcześniejszymi badaniami. Uzyskany obraz zależności filogenetycznych stanowi spory „krok do przodu” w stosunku do wcześniejszych wyników. Kilka nowych gatunków po raz pierwszy analizowano pod kątem pozycji w drzewie rodowym Duplicidentata. Jednakże autorka uczciwie wskazuje, iż w niektórych przypadkach istnieje konieczność nadania nowych nazw rodzajowych. Wskazuje też, że w jej drzewie zabrakło kilku gatunków *Prolagus* spp., a także gatunków '*Desmatolagus*' z Aralu.

### **Rozdział 8: Wzorce mikrostruktury szkliwa i ich ewolucja u Duplicidentata (14 stron).**

W rozdziale tym autorka analizuje, porównuje grubość oraz wzorec mikrostruktury szkliwa siekaczy i zębów policzkowych u badanych przedstawicieli Duplicidentata. Wskazuje na wyraźne różnice w mikrostrukturze szkliwa siekaczy pomiędzy Leporidae i Ochotonidae. O ile w przypadku Ochotonidae (kład B) sygnał filogenetyczny oparty o mikrostrukturę szkliwa siekaczy ma dość istotny wydźwięk, to dla gatunków należących do głównego pnia drzewa filogenetycznego Duplicidentata jak i kładu A obejmującego zajęcawate wzorce mikrostruktury szkliwa siekaczy nie ma ładunku taksonomicznego. Również mikrostruktura szkliwa zębów policzkowych okazała się nie mieć znaczenia dla rozwikłania filogenetycznych zależności w obrębie siekaczowców.

### **Rozdział 9: Różnorodność kształtu uzębienia u zajęczaków (8 stron).**

Obserwowaną zmienność wzorców uzębienia, zmiany w kształcie powierzchni okluzjalnych zębów policzkowych zarówno u zajęcy i szczekuszek na przestrzeni ewolucji autorka tłumaczy zmianami klimatycznymi, a co za tym idzie przemianami w środowisku życia i bazie pokarmowej tych roślinożerców. Poczynione przez Panią mgr J. Słowiak szczegółowe badania morfometrycznych wzorców uzębienia w licznych taksonach Duplicidentata z różnych okresów potwierdziły wcześniejsze wskazania, iż ewolucja tych grup w Europie, Azji i Ameryce Północnej przebiegała różnymi torami. Wzorec uzębienia europejskich i azjatyckich zajęczaków z późnego Oligocenu wykazywał adaptacje do twardego pokarmu roślinnego, zaś uzębienie zajęczaków Ameryki Północnej tego okresu charakteryzował rozwój powierzchni żujących zębów umożliwiający obróbkę delikatniejszych pokarmów roślinnych. Autorka w

swojej rozprawie wykazuje, że w historii ewolucji Lagomorpha zmiany w kształcie zębów policzkowych mają charakter mozaikowy. Ponadto przeprowadzone przez nią badania na szerszym zakresie taksonów Duplicidentata potwierdziły, iż ewolucja uzębienia u zajęcy i szczekuszek różniła się kierunkiem i tempem zmian.

**Rozdział 10: Ewolucja uzębienia Lagomorpha w kontekście zmian klimatycznych Kenozoiku** (5 stron). Ostatni rozdział tej pracy stanowi treściwe i przejrzyste podsumowanie historii ewolucyjnej Duplicidentata na półkuli północnej. Autorka w umiejętny sposób połączyła opis zmian klimatycznych oraz przekształceń w szacie roślinnej ze stopniową przebudową powierzchni okluzjalnych zębów policzkowych i wykształceniem hypsodoncji u zajęczaków. Rozdział dodatkowo został wzbogacony bardzo przejrzystym schematem kierunków ekspansji i dywergencji zajęczaków na obszarze półkuli północnej w kolejnych epokach Kenozoiku.

Na zakończenie rozprawa doktorska opatrzona jest dwustronicowym podsumowaniem (**Rozdział 11. Konkluzje**). Literatura zajmuje 34 strony i są to, aż (uwaga!) 423 pozycje. Są to zarówno najnowsze prace dotyczące analizowanych zagadnień, jak i bardzo wczesne opracowania źródłowe. Na końcu pracy załączony jest Appendix, tj. 50 stron opisu badanych okazów muzealnych.

#### **UWAGI FORMALNE DO KONSTRUKCJI ROZPRAWY, TEKSTU MASZYNOPISU:**

Rozprawa doktorska Pani mgr J. Słowiak jest starannie przygotowana, zważywszy na dużą objętość maszynopisu. Materiał ilustracyjny jest bardzo bogaty i nie budzi żadnych zastrzeżeń.

Jakkolwiek pojawiły się też pewne niedociągnięcia, są to np.:

1. Błędy stylistyczne i literówki.
  - w polskiej wersji streszczenia (patrz: str. 7, wers 10-13, str. 8, wers 5-7, 18, str. 9, wers 19).
  - w nagłówku do podziękowań.
2. We wstępie autorka zamieściła zdjęcia zajęcia i szczekuszki. Jest to miły akcent na początku pracy, nie mniej bardziej pożądanym byłoby zamieszczenie ilustracji graficznej szeregów zębowych współcześnie żyjących przedstawicieli Lagomorpha. Stanowiłoby to dobre odniesienie dla trudniejszych w dalszych częściach rozprawy ilustracji fragmentarycznych szeregów zębowych kopalnych przedstawicieli tej grupy ssaków.  
Istotnym mankamentem tej części pracy jest brak wyraźnie sformułowanych hipotez badawczych. Dopiero lektura kolejnych rozdziałów pozwala doszukać się stawianych przez autorkę i weryfikowanych w trakcie badań hipotez.
3. W rozdziale metody opis różnorodnych form struktury szkliwa jest bardzo wnikliwy. Nazwy poszczególnych form organizacji szkliwa zostały pogrubione i oznaczone skrótami. Jednakże w „dobrym tonie” byłoby posłużenie się tymi skrótami na zdjęciach ukazujących organizację mikrostruktury szkliwa u przytaczanych gatunków Lagomorpha. Zwłaszcza, że zdjęcia przedstawiają przekroje szkliwa pod różnym kątem i w różnej skali.
4. Podzielenie tabel 7 i 9 pomiędzy stronami sprawia, że niewygodnie się z nich korzysta.



## Wniosek końcowy

Rozprawa doktorska Pani mgr Justyny Słowiak stanowi oryginalne i rzetelnie przygotowane dzieło. Praca ta została przygotowana z dużą starannością, a postawione na początku pracy cele zostały w pełni zrealizowane. Doktorantka wykazała się w niej dużą wiedzą, solidnym warsztatem naukowym i umiejętnością prowadzenia badań naukowych. Rozprawa w pełni spełnia wymogi formalne dla prac doktorskich zawarte w Ustawie o stopniach i tytułach naukowych z dnia 14 marca 2003 r. (Dz. U. 2017, poz. 1789) z późniejszymi zmianami. W związku z powyższym wnioskuję do Rady Naukowej Instytutu Zoologii Polskiej Akademii Nauk w Warszawie o dopuszczenie Pani mgr Justyny Słowiak do dalszych etapów przewodu doktorskiego.

Elwira E. Szuma