

dr hab. Weronika Rupik Katowice, prof. UŚ.
Zespół Histologii i Embriologii zwierząt
e-mail: weronika.rupik@us.edu.pl
tel. 32-359-18-20

Katowice, 16 Lutego 2022 r.

RECENZJA

rozprawy doktorskiej mgr Tomasza Skawińskiego

pt. „**Ewolucja sekwencji rozwojowych u wybranych grup zauropsydów (Sauropsida) –
Lepidosauria i Neoaves**”,

wykonanej pod kierunkiem promotora, prof. dr hab. Marii Ogielskiej, oraz promotora
pomocniczego, dr. Bartosza Borczyka w Zakładzie Biologii Ewolucyjnej i Ochrony Kręgowców
Wydziału Nauk Biologicznych Uniwersytetu Wrocławskiego

Doktorant przedstawił 3 publikacje, jako swoje główne osiągnięcie naukowe. Wszystkie prace zostały napisane w języku angielskim i opublikowane w międzynarodowych czasopismach specjalistycznych ze współczynnikiem wpływu (*Impact Factor*). Prace te zostały opublikowane w latach 2017 – 2021 (*PeerJ* – 2 prace, *Journal of Anatomy* – 1 praca). We wszystkich pracach mgr Tomasz Skawiński jest pierwszym autorem i autorem korespondencyjnym. Zgodnie z informacjami zawartymi w publikacjach naukowych (Author Contributions) oraz oświadczeniach współautorów, udział Doktoranta w tworzeniu wszystkich 3 prac wchodzących w skład dysertacji był znaczący i wynosił odpowiednio: 85%, 70% i 70%. Sumaryczny *Impact Factor* publikacji przedstawionych, jako rozprawa doktorska wynosi 7, 712 natomiast sumaryczna liczba punktów MNiSW wynosi 275.

Na etapie planowania badań Doktorant postawił następujące hipotezy badawcze: **1.** Sekwencja, w której wykształcają się cechy morfologiczne zarodków lepidozaurów, zawiera sygnał filogenetyczny, **2.** Żyworodne gady łuskonośne cechują się zwykle stosunkowo słabiej skostniałym szkieletem w momencie narodzin niż jajorodne w momencie wyklucia; **3.** Postnatalny rozwój szkieletu (zwłaszcza zrastanie się pojedynczych kości w złożone struktury) zachodzi stosunkowo później u ptaków gniazdowników niż u zagniazdowników.

Z uwagi na fakt, że wyniki będące podstawą dysertacji doktorskiej zostały już ocenione przez recenzentów czasopism pozwolę sobie przedstawić krótkie omówienie najważniejszych osiągnięć poszczególnych prac.

1. Wartość naukowa rozprawy

1. Skawiński and Borczyk. 2017. **Evolution of developmental sequences in lepidosaurs.** *PeerJ* 5: e3262; **IF = 2,118**

Praca ta dała podstawy dla dalszych badań prowadzonych przez Doktoranta nad ewolucją sekwencji rozwojowych wybranych grup zauropsydów. Doktorant przedstawił w niej analizę sekwencji rozwojowych 28 gatunków gadów łuskonośnych (Squamata) reprezentujących 6

głównych kładów tej grupy zwierząt: Iguania, Gekkota, Scincoidea, Lacertiformes, Anguimorpha oraz węże. Poddął analizie 20 cech morfologicznych, powszechnie wykorzystywanych przy konstruowaniu tablic rozwojowych, będących podstawowym narzędziem w ocenie stanu zaawansowania rozwoju zarodków kręgowców. Dane dla 21 gatunków łuskonośnych, przeanalizował na podstawie pracy Andrews et al., 2013, natomiast dla pozostałych 7 gatunków wykorzystał dane rozwojowe pochodzące z innych publikacji. Warto podkreślić, że Doktorant włączył do analiz dane rozwojowe dotyczące hatterii, przedstawiciela ryjogłowych, (Rhynchocephalia), które stanowią grupę siostrzaną gadów łuskonośnych. Włączenie do zaplanowanych analiz hatterii było bardzo istotne z punktu widzenia konfliktu pomiędzy danymi molekularnymi a morfologicznymi filogenezy gadów łuskonośnych. W tym miejscu warto zasygnalizować, że analizy morfologiczne sugerują bazalny podział łuskonośnych na dwie główne grupy: Iguania (m.i., legwany, agamy i kameleony) oraz Scleroglossa obejmującej pozostałe jaszczurki oraz węże. Natomiast analizy molekularne wskazują, że Gekkota i jaszczurki dwunogie (Dibamidae) są siostrzane w stosunku do pozostałych łuskonośnych. Zgodnie z tym scenariuszem ewolucyjnym Iguania zagnieżdżone są wśród łuskonośnych. Omawiany konflikt został bardzo dobrze zilustrowany przez Doktoranta uproszczonym dendrogramem zamieszczonym rozdziale 1.1. W trakcie prowadzonych badań, w licznych analizach heterochronii sekwencji rozwojowych, Doktorant zastosował zarówno metodę parowania zdarzeń (*event-pairing*) jak i analizę ciągłą (*continuous analysis*). Warto podkreślić, że w przypadku metody parowania zdarzeń uzyskał aż 190 par zdarzeń, co stanowi pokaźną matrycę danych, która została poddana analizie. Jako, że metoda parowania zdarzeń posiada pewne wady, to celem weryfikacji uzyskanych wyników Doktorant zastosował analizę ciągłą. Badanie to umożliwiło Doktorantowi nie tylko standaryzację czasu wystąpienia konkretnego zdarzenia rozwojowego, ale także oszacowanie długości gałęzi analizowanego drzewa filogenetycznego. Oprócz analiz kładystycznych, cechy rozwojowe zostały zmapowane na znane morfologiczne i molekularne drzewa filogenetyczne. Pomimo, że uzyskane dane nie dostarczyły silnego wsparcia dla żadnej z dwóch głównych hipotez filogenezy gadów łuskonośnych, to z lektury tej pracy wynika, że zanik sygnału filogenetycznego i brak użyteczności analizowanych danych do zrekonstruowania podstawy drzewa filogenetycznego gadów łuskonośnych może być rezultatem zbyt szybkiego tempa ewolucji badanych sekwencji rozwojowych. Dyskutując uzyskane wyniki Doktorant wskazał, że część danych rozwojowych mogłaby wspierać topologię drzewa filogenetycznego analiz morfologicznych gadów łuskonośnych. Jako przykłady Doktorant wskazał podobieństwo rozwoju Iguania i hatterii (potencjalne symplezjomorfie) oraz równoległą obecność cech wspierających istnienie kładu Scleroglossa (synapomorfie). Podsumowując tę część badań Doktorant stwierdził, że cechy wykształcające się w czasie tzw. okresu filotypowego u lepidozaurów wykazują, co najwyżej słaby sygnał filogenetyczny, a w konsekwencji nie są przydatnym źródłem informacji na temat pokrewieństw tych zwierząt. Prezentowane wyniki są przykładem kompleksowego wykorzystania danych rozwojowych dostępnych w literaturze w rekonstrukcjach filogenezy i stanowią alternatywę dla typowych analiz morfologicznych bazujących na cechach dorosłych osobników. Ponadto sugerują konieczność wykorzystania tego typu danych w przypadku, kiedy filogeneza bazująca na danych morfologicznych nie jest zgodna z filogenezą opartą na danych molekularnych. Doktorant proponuje, by w przyszłych badaniach wykorzystać większą liczbę przedstawicieli

poszczególnych grup łuskonośnych, a także włączyć do analiz kluczowe dla tych analiz jaszczurki dwunogie (Dibamidae). Jestem przekonana, że przyszłe badania wykorzystujące analizę heterochronii mogą okazać się nieocenione nie tylko dla poznania prawdziwej drogi ewolucyjnej głównych grup łuskonośnych, ale także dla zrozumienia ewolucji morfologicznej w ogóle, czy też poznania źródeł konfliktu pomiędzy różnymi zestawami danych wykorzystywanych w rekonstrukcjach filogenetycznych.

2. Skawiński et al. 2021 **Embryonic development and perinatal skeleton in a limbless, viviparous lizard, *Anguis fragilis* (Squamata: Anguimorpha)**. PeerJ 9: e11621; IF = 2,984

Mimo długiej historii badań embriologicznych nad łuskonośnymi (Squamata), wiele grup tego ogromnego kładu nie doczekało się systematycznych opracowań. Jedną z takich grup jest kład anguimorpha, obejmujący bardzo zróżnicowane morfologicznie i ekologicznie jaszczurki. Doktorant próbując wypełnić tę lukę opisał kilka etapów rozwoju zarodkowego, żyworodnej beznogiej jaszczurki – padalca zwyczajnego *Anguis fragilis*. Wyniki tych badań pozwoliły na stwierdzenie zróżnicowania morfologicznego zarodków tego gatunku pochodzących z tej samej ciąży. Doktorant wnikliwie przedyskutował możliwe przyczyny asynchronicznego rozwoju tej żyworodnej jaszczurki, zwracając uwagę na wpływ światła, temperaturę ciała samicy, dostępność tlenu w jajowodzie, czynniki genetyczne, czy wieloojcostwo. Ponadto, Doktorant zbadał i opisał stan skostnienia szkieletu młodych osobników padalca zwyczajnego krótko po urodzeniu. W badaniach tych stwierdził, że w okresie „okołoporodowym” czaszka młodych padalców jest stosunkowo słabo skostniała w porównaniu ze stopniem zaawansowania skostnienia kręgosłupa. Taki stan rozwoju szkieletu uznał za efekt kompromisu ewolucyjnego, w którym możliwe jest wydanie na świat potomstwa i jednocześnie zapewnienie młodym zdolności sprawnej lokomocji. U zwierząt żyworodnych, a do takich należy padalec zwyczajny, silne skostnienie czaszki mogłoby być niekorzystne w czasie wydawania potomstwa na świat i zwiększać śmiertelność zarówno młodych osobników jak i samicy. Natomiast znaczne zaawansowanie skostnienia kręgosłupa Doktorant powiązał z faktem, że padalec, jako jaszczurka beznoga podczas lokomocji wykorzystuje głównie ruchy kręgosłupa i uznał, że silne skostnienie tej części szkieletu w momencie rodzenia się młodych osobników jest kluczowe dla ich przetrwania. Zgodnie z sugestią Doktoranta wnioski te muszą jeszcze zostać potwierdzone w badaniach porównawczych z wykorzystaniem większej liczby gatunków reprezentujących różne kłady oraz wykazujących różne adaptacje do środowiska. Warto również podkreślić, że analizując szkielet padalca zwyczajnego Doktorant zwrócił uwagę na możliwość wykorzystania danych embriologicznych do wyjaśnienia pewnych kontrowersji dotyczących anatomii szkieletu padalca zwyczajnego takich jak potwierdzenie braku międzyobojczyka (*interclavicle*) u badanego gatunku.

3. Skawiński et al. 2021. **Postnatal ossification sequences in *Acrocephalus scirpaceus* and *Chroicocephalus ridibundus* (Aves: Neognathae): The precocial – altricial spectrum and evolution of compound bones in birds**. Journal of Anatomy 238: 349–364; IF = 2,61

Rozwój szkieletu ptaków, podobnie jak rozwój szkieletu gadów łuskonośnych, od lat przyciąga uwagę badaczy, ale większość wykonanych dotychczas badań koncentrowała się na okresie zarodkowym. Warto także zaznaczyć, że badania te w znacznej mierze dotyczyły skostnienia szkieletu dwóch gatunkach modelowych, przepiórki japońskiej i kury domowej, które na dodatek są ze sobą blisko spokrewnione. Natomiast badania tych zagadnień w okresie

pozazarodkowym z wykorzystaniem gatunków innych niż modelowe są niezwykle rzadkie. Doktorant zbadał postnatalny rozwój szkieletu mewy śmieszki (*Chroicocephalus ridibundus*) oraz trzcinniczka (*Acrocephalus scirpaceus*) - gatunków należących do różnych grup systematycznych i reprezentujących odmienne strategie rozwojowe. Mewa śmieszka jest półzagniazdownikiem, natomiast trzcinniczek, gniazdownikiem. Postnatalna sekwencja pozazarodkowego procesu kostnienia wskazuje, że u piskląt obu badanych gatunków szkielet jest dobrze rozwinięty. Tym samym wyniki uzyskane przez Doktoranta nie potwierdzają hipotezy sugerującej, że u gniazdowników (trzcinniczek) rozwój szkieletu jest opóźniony względem rozwoju szkieletu zagniazdowników (mewa śmieszka). Jednak po wykluciu kości kończyn (zwłaszcza tylnych) kostnieją wcześniej u piskląt mewy śmieszki, co jest prawdopodobnie związane jest z szybszym nabywaniem zdolności lokomotorycznych młodych osobników tego gatunku. Ponadto Doktorant stwierdził, że w przeciwieństwie do wcześniejszych doniesień, wyrostek wstępujący kości stępu piskląt mewy śmieszki zrasta się najpierw z kością skokową, a nie z kością piętową. Taka sekwencja kostnienia jest charakterystyczna dla ptaków paleognatycznych i nie została opisana wcześniej u ptaków neognatycznych. Jak sugeruje Doktorant może to być cecha plezjomorficzna ptaków neognatycznych. Ponadto, wyniki uzyskane przez Doktoranta wskazują na większe zróżnicowanie w obrębie Neognathae i sugerują bardziej złożony scenariusz ewolucji stawu skokowego ptaków. Interesującym zagadnieniem omawianej publikacji jest również sekwencja kostnienia zrostu kości nadgarstka u trzcinniczka, która odzwierciedla kopalny zapis rozwoju tej struktury u ptaków. Opisany przykład rekapitulacji może być jednak wynikiem konwergencji, ponieważ, jak zauważa Doktorant, trzcinniczek jest pod tym względem wyjątkiem wśród współczesnych ptaków. Warto podkreślić, że wyniki badań zaprezentowanych w w/w publikacji podkreślają znaczenie badań rozwojowych dla rekonstrukcji historii ewolucji.

Opisane prace badawcze stanowią cenne źródło wiedzy i potwierdzają istotną rolę badań nad rozwojem ontogenetycznym w rekonstrukcjach ewolucyjnych. Wskazują także potencjał tego typu badań w rozwiązywaniu problemów, które są niemożliwe do rozwikłania przy wykorzystaniu innych metod badawczych. Ponadto są cennym źródłem nowych informacji dotyczących różnych aspektów biologii i ewolucji wybranych grup kręgowców. Przykładowo wskazują na związek przyczynowy pomiędzy występowaniem heterochronii sekwencji a strategią rozrodczą, utratą kończyn, stopniem rozwoju szkieletu gadów łuskonośnych, czy ewolucją rozwoju kości złożonych ptaków.

2. Poprawność redakcyjna rozprawy

Układ rozprawy pod względem edytorskim jest zaskakujący. Rozprawa, obok wspomnianych wyżej 3 publikacji (Rozdziały 2, 3 i 4) zawiera rozdziały w języku polskim. Rozdział 1. – Wstęp, podzielony na 4 podrozdziały (1.1. Wprowadzenie do rozdziału 2; 1.2. Wprowadzenie do rozdziału 3; 1.3. Wprowadzenie do rozdziału 4 oraz 1.4. Hipotezy badawcze); Rozdział 5. – Podsumowanie; Rozdział 6. – Streszczenie oraz Rozdział 7. – Summary. Taki układ rozprawy jest niestandardowy i raczej niespotykany. Pierwszy raz spotykam się z rozprawą, w której bezpośrednio po wstępie zamieszczona jest bibliografia, która na dodatek nie została uwzględniona w spisie treści. Kolejna bibliografia umieszczona jest po Rozdziale 5 – Podsumowanie. Ta bibliografia również nie znalazła się w spisie treści. Przedstawiony układ rozprawy doktorskiej jest mało czytelny i nie daje recenzentowi możliwości spójnego prześledzenia

przedstawionej do oceny tematyki badawczej. Układ rozprawy doktorskiej zawierającej anglojęzyczne publikacje naukowe powinien mieć klasyczny porządek: 1. Wprowadzenie; 2. Cele pracy; 3. Materiał i metody; 4. Wyniki i dyskusja; 5. Literatura; 6. Publikacje wchodzące w skład rozprawy; 7. Wnioski; 8. Streszczenie; 9. Abstract - Summary; 10. Oświadczenia Doktoranta i współautorów publikacji.

3. Uwagi krytyczne

Zasadniczo moje uwagi krytyczne odnoszą się głównie do konstrukcji autoreferatu i jego niedociągnięć. Przykładowo, cele pracy, choć wyartykułowane przez Doktoranta były trudne do odnalezienia. W autoreferacie nie znalazłam metodyki badań. Dysertacja nie zawierała oświadczeń badaczy, choć stosowne dokumenty otrzymałam wraz z dokumentacją przesłaną przez władze Instytutu. Ponadto w treści autoreferatu znalazły się pewne mało „zgrabne” sformułowania. Przykładowo: hipoteza 3. „...cechują się zwykle stosunkowo słabiej skostniałym szkieletem...”, hipoteza 3. „...zachodzi stosunkowo później...”.

3. Podsumowanie

Po przeanalizowaniu całości dysertacji pragnę podkreślić, że uwagi krytyczne w żadnym stopniu nie obniżają bardzo wysokiej wartości przedstawionej do recenzji pracy. Mam świadomość, że w tak obszernym i wieloaspektowym opracowaniu trudno ustrzec się błędów. Doktorant podjął się bardzo ambitnego a zarazem bardzo trudnego zadania. Badania opisane w rozprawie doktorskiej zostały dobrze zaplanowane, a ich cele zostały osiągnięte, co pozwoliło zweryfikować postawione hipotezy badawcze. Z całą stanowczością stwierdzam, że praca Pana mgr. Tomasz Skawińskiego wnosi do nauki nowe cenne dane dotyczących różnych aspektów biologii i ewolucji wybranych grup kręgowców.

W podsumowaniu stwierdzam, że przedstawiona do oceny rozprawa doktorska Pana mgr. Tomasza Skawińskiego jest oryginalnym rozwiązaniem problemu badawczego i dowodzi umiejętności samodzielnego prowadzenia badań naukowych, spełniając tym samym 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 2003 r. Nr 65, poz. 595 z 2005 r. Nr 164, poz. 1365, z 2010 r. Nr 96, poz. 620, Nr 182, poz. 1228 z 2011 r. Nr 84, poz. 455). W związku z powyższym wnoszę do Rady Dyscypliny Naukowej Nauki Biologiczne Uniwersytetu Wrocławskiego o dopuszczenie Pana mgr. Tomasza Skawińskiego do dalszych etapów postępowania o nadanie stopnia doktora w dziedzinie nauk ścisłych i przyrodniczych w dyscyplinie nauki biologiczne. Jednocześnie, biorąc pod uwagę wartość przedstawionej do recenzji rozprawy, a przede wszystkim fakt, że wszystkie zawarte w niej wyniki zostały opublikowane w międzynarodowych czasopismach naukowych, wnioskuje o wyróżnienie jej stosowną nagrodą.

Weronika Rupik

Strona 5