

Kraków, 20 grudnia 2018 r.

dr hab. Jarosław Tyszka, prof. nadzw. ING PAN
Ośrodek Badawczy w Krakowie
Instytut Nauk Geologicznych PAN

Recenzja

rozprawy doktorskiej mgr Anety Majdy

Recenzja rozprawy doktorskiej mgr Anety Majdy, pt. ***Kenozoiczna dyspersja płytkowodnych otwornic bentosowych Antarktyki***, przygotowanej pod kierunkiem Doktora hab. Wojciecha Majewskiego, prof. nadzw. Instytutu Paleobiologii PAN i promotora niniejszej pracy oraz Doktora Tomasza Mamosa z Uniwersytetu Łódzkiego jako promotora pomocniczego, została opracowana na prośbę Dziekana Wydziału Biologii i Ochrony Środowiska Uniwersytetu Łódzkiego - Prof. dr. hab. Andrzeja Kruka.

Ocena struktury i treści rozprawy

Recenzowana praca zawiera monograficzne opracowanie, składające się ze 134 stron tekstu wraz z literaturą oraz załącznikami. Rozprawa została napisana w j. polskim, uzupełniona tytułem w j. angielskim, obligatoryjnym streszczeniem w j. angielskim oraz dodatkowym streszczeniem w j. polskim. Praca jest przejrzysta, dobrze zredagowana i zasadniczo poprawna językowo. Dysertacja składa się z wprowadzenia, rozdziału metodycznego, rezultatów, dyskusji, wniosków oraz podsumowania wraz z perspektywami dalszych badań. Struktura pracy spełnia zatem podstawowe wymogi formalne.

Tytuł pracy jest zwarty i dość czytelny, ale wydaje się nieprecyzyjnie określać treść dysertacji. ***Kenozoiczna dyspersja płytkowodnych otwornic bentosowych Antarktyki*** z jednej strony sugeruje, iż praca kompleksowo analizuje wszystkie kenozoiczne zespoły płytkowodnych otwornic Antarktyki, z drugiej strony gubi, dość istotny, patagoński wątek badań. Praca skupia się na wybranych taksonach otwornic, zebranych z kilku kluczowych obszarów Antarktyki. Patagonia południowa - z dwiema lokalizacjami w rejonie archipelagu Ziemi Ognistej, znajdującymi się poza Antarktyką - jest w pewnym sensie obszarem kontrolnym, pozwalającym na porównanie zespołów otwornicowych Antarktyki z zespołami, pochodzącymi z obszaru wykraczającego poza Front Polarny. Niewątpliwie dobór wszystkich lokalizacji jest bardzo trafny, jednak wg mojej oceny, pracę doktorską precyzyjniej

charakteryzowałby tytuł: „Wpływ Cieśniny Drake’a na dyspersję wybranych płytkowodnych otwornic bentosowych”.

Warto w tym miejscu zauważyć, że Doktorantka jest pierwszą autorką zespołowej publikacji (Majda i in., 2018) wydanej w tym roku w międzynarodowym, prestiżowym czasopiśmie *Marine Micropaleontology*, pt. *Variable dispersal histories across the Drake Passage: The case of coastal benthic Foraminifera*. Tytuł tej publikacji jest bardzo adekwatny i zbieżny z zasadniczą treścią rozprawy doktorskiej.

Ocena indywidualnego wkładu Kandydatki do rozprawy doktorskiej nie jest formalnie konieczna ze względu na to, że Kandydatka jest jedyną autorką dysertacji. Jednak z treści rozprawy wynika, że znaczna część prac wymagała wsparcia doświadczonego zespołu badawczego, co wydaje się naturalnym trendem w wielu dyscyplinach nauki. Rozdział *Materiały i metody* opisuje wkład innych badaczy (równocześnie współautorów publikacji Majda i in., 2018) w zebranie i udostępnienie prób. Kandydatka uczestniczyła osobiście w pracach terenowych w jednym z rejonów, tj. w rejonie południowej Patagonii (Kanał Beagle, Chile). Nie jest dla mnie jednak jasny wkład Kandydatki w koncepcję pracy, analizę morfologiczną (rozdział 2.2/str. 24), część analiz molekularnych oraz interpretacje. Zasadnicza metodyka pracy oparła się na analizie sekwencji SSU rDNA. Z opisu metodyki izolacji DNA i sekwencjonowania (rozdział 2.3/str. 24) można wnioskować, że uzyskanie 99 nowych sekwencji SSU rDNA jest bezpośrednim wkładem Autorki w prace analityczne. Natomiast 216 sekwencji pochodzi z pracy opublikowanej przez Wojciecha Majewskiego i in. (2015).

Domyślam się, że wkład Doktorantki w badania i interpretacje jest znaczący, ale nie jest on jednoznacznie określony w treści rozprawy. Sprawy nie ułatwia wspomniana praca (Majda i in., 2018), znacząco wchodząca w zakres rozprawy doktorskiej. Do tego zagadnienia wrócę w podsumowaniu oceny rozprawy.

Rozdział 1. (*Wstęp*) zawiera wprowadzenie w tematykę i obszar badań oraz przedstawia koncepcję i cele pracy. Szczególnie wysoko oceniam koncepcję pracy, która w połączeniu z zastosowaną metodyką (opisaną w Rozdziale 2), zasługuje na miano nowatorskiej. Równoległe zastosowanie trzech typów metod, uwzględniających (a) metody molekularne połączone (b) z analizą płytkowodnych zespołów otwornic współczesnych, uzupełnione zestawieniem (c) danych kopalnych, w tym przypadku mikropaleontologicznych, wskazuje na dojrzałą i bardzo ambitną strategię badawczą. Cele badań zostały jasno przedstawione i skupiają się na rozpoznaniu biogeografii i odtworzeniu rozprzestrzeniania najważniejszych płytkowodnych

taksonów otwornic bentonicznych pomiędzy Antarktyką Zachodnią i południową częścią Ameryki Łacińskiej.

Rozdział ten wprowadza również podstawy wiedzy na temat otwornic i ich systematyki. Ta część mogłaby być nieco lepiej dopracowana. Informacja o tym, że otwornice charakteryzują się „bardzo różnorodnymi kształtami ciała” (Rozdział 1.2/str. 13) wymaga doprecyzowania, czy chodzi tu o skorupkę otwornicy, czy też o różnorodny kształt ektoplazmy. W tym przypadku zdanie jest prawdziwe zarówno w stosunku do skorupki, jak i do ektoplazmy, tworzącej różnorodne struktury pseudopodialne (np. *reticulopodium*). Nie wiemy jednak co jest w tym przypadku „ciałem” otwornicy. Kolejne zdanie stwierdzające, że otwornice „są organizmami jednokomórkowymi, mogą być jednokomorowe lub wielokomorowe” poprzedza informację o tym, że otwornice posiadają skorupki. Zatem trudne do zrozumienia jest pojęcie jednokomorowości i wielokomorowości bez wcześniejszego wprowadzenia pojęcia skorupki lub pancerzyka.

Warto również pamiętać, że Margulis (1974) zaproponowała (a nie zaproponował) dla otwornic rangę typu. Przypomnę, że słynna Lynn Margulis była autorką endosymbiotycznej koncepcji pochodzenia mitochondriów i chloroplastów. Zacytowanie tej pracy jest bardzo trafne, ponieważ molekularne badania filogenetyczne potwierdzają konieczność podwyższenia rangi gromady Foraminiferida do typu Foraminifera. Praca ta jest zaskakująco rzadko wspominana przez specjalistów zajmujących się otwornicami.

Trudno zgodzić się z tezą, że „klasyfikacja otwornic na podstawie danych molekularnych znacznie różni się od tej bazującej na morfologii” (rozdział 1.2/str. 14). Powołując się na prace starsze od publikacji Pawłowskiego i innych (2013), tak można sądzić. Jednak cytowana praca dowodzi, że filogeneza molekularna otwornic jest niezwykle zbieżna z trendami morfologicznymi dwóch nowych gromad otwornic. Nie bez powodu, podtytuł tej publikacji „Molecules meet morphology”, podkreśla spójność danych molekularnych z morfologicznymi. Wnioski z tych badań podważają paradygmat Loeblich’a i Tappan (1988), który dawał absolutne pierwszeństwo teksturze skorupki otwornic na wyższych poziomach kategorii systematycznych. Warto również wspomnieć, że wcześniejsza klasyfikacja V. Mikhalevich (2013) jest również znacząco zbieżna z klasyfikacją opartą na danych molekularnych (Pawłowski i in., 2013).

W kwestiach terminologicznych, unikałbym nazywania organicznych pancerzyków otwornic „proteinowymi”, ponieważ białka są zapewne tylko jednym z ich składników. Warto

również stosować tradycyjny, polski termin ujścia jako otworu w skorupce otwornicy, zamiast apertury (ang. *aperture*). Termin ten pojawia się często w dalszych rozdziałach pracy.

Podsumowując rozdziały wstępne, stwierdzam, że większość informacji w nich zawartych nie budzi wątpliwości. Charakterystyka rejonu badań i wprowadzenie w paleo/biogeografię są wystarczające. To co jest bardzo cenne, to podkreślenie przez doktorantkę, że „w dysertacji zastosowano podejście integratywne”, konfrontujące „zmienność morfologiczną z molekularną”. To jest wielki atut przedłożonej pracy doktorskiej.

„Biogeografia i dyspersja płytkowodnych otwornic bentosowych pomiędzy Antarktyką Zachodnią i Patagonią” to tytuł rozdziału 3, który dobrze streszcza jego zawartość i w pewnym sensie podsumowuje całość rozprawy. Rezultaty i wnioski zawarte w tym rozdziale są bardzo zbieżne z artykułem opublikowanym w *Marine Micropaleontology* (Majda i in., 2018). W mojej ocenie, sam fakt opublikowania tej pracy, jest niezwykle pozytywny. Problemem jednak jest niekonsekwentne cytowanie tej publikacji. Chodzi szczególnie o wszystkie lub prawie wszystkie grafiki tego rozdziału, które są powielone z publikacji zbiorowej. W praktyce każda z załączonych rycin/plansz/tabel powinna zawierać źródło, jednoznacznie określające pierwotną publikację. Wiele z rycin zostało przearanżowanych, jednak pozostają one identyczne w poszczególnych fragmentach. Chodzi tu głównie o sieci haplotypów poszczególnych taksonów otwornic. Graficzna zmiana układu tych sieci zapewne ma jakiś cel, ale nie jest on klarowny dla czytelnika obu prac. Wymaga to uzupełnienia i wyjaśnienia.

We wszystkich opisach rycin, przedstawiających sieci haplotypów znajduje się objaśnienie „Obszar okręgu jest proporcjonalny do frekwencji haplotypów”. „Obszar okręgu” jest terminem co najmniej ryzykownym, ponieważ okręgi nie posiadają powierzchni. W tym przypadku zapewne chodzi o powierzchnię kół, reprezentujących węzły sieci i zakończenia ich gałęzi. Być może „obszar” nie oznacza tu powierzchni, ale to nie rozwiązuje problemu.

Uciekając od akademickich sporów terminologicznych, wracam do meritum tego rozdziału. Wnioski z tej części oparte na analizie filogenetycznej danych SSU rDNA, wyskalowanych za pomocą zegara molekularnego są znaczące. Wskazują one na wyraźną zmienność czasu rozdzielenia między populacjami otwornic, zamieszkujących Antarktykę Zachodnią i Patagonię południową. Jest to widoczne zarówno wśród monotalamidów, które najprawdopodobniej rozdzielały się kilkakrotnie. W zależności od badanego taksonu/MOTU monotalamidów zdarzyło się to 28-23 mln. lat temu oraz 10 i 8 mln. lat temu. Rotaliidy (otwornice wapienne) pokazują jeszcze ciekawsze zróżnicowanie, ponieważ część taksonów/MOTU (*Globocassidulina*, *Stainforthia*, *Epistominella*) wskazuje na jedno- lub

dwukrotne rozdzielanie się antarktycznych i patagońskich linii rodowych (ok. 23, 15, 10 i 5 mln. lat temu), natomiast inne (np., *Pullenia subcarinata*, *Trifarina*) wykazują bardzo niskie zróżnicowanie genetyczne, pomiędzy Antarktyką Zachodnią i Patagonią. Co ciekawe, niektóre monotalamidy (np. *Micrometula* MOTU 2) wykazują podobny wzór zróżnicowania. Wszystko to świadczy o tym, że część gatunków dobrze sobie radzi z wielokrotnym przekraczaniem bariery geograficznej w postaci bardzo głębokiej Cieśniny Drake'a, a część zupełnie przeciwnie. Dalsza dyskusja, dotycząca mechanizmów dyspersji otwornic bentonicznych, jest wyczerpujące i bardzo interesująca.

Warto tu podkreślić, iż mechanizm dyspersji otwornic poprzez propagule jest nadal enigmatyczny, ponieważ propagule nie były dotychczas obserwowane pod mikroskopem. Zapewne wynika to z ograniczeń metodologicznych, jednak metody molekularne stanowią najlepsze narzędzie weryfikacji ich istnienia. Niezwykle ciekawa byłaby analiza współczesnych prób planktonu w rejonie Cieśniny Drake'a, ponieważ młodociane stadia planktoniczne (?propagule) otwornic są bardzo prawdopodobnym mechanizmem dyspersji wielu gatunków otwornic bentonicznych.

Jak widać wnioski z przedłożonej pracy mogą być inspiracją do dalszych badań. Rozdział czwarty prezentuje wiele interpretacji struktur populacji i historii ewolucyjnych antarktycznych Cassidulinidae, które mogą generować dalsze pytania i otwierać nowe ścieżki badawcze. Z czego wynika sukces ewolucyjny i znakomita adaptacja gatunków tej rodziny do warunków polarnych? Jakie są relacje morfologii funkcjonalnej i ekologii tej grupy, biorąc pod uwagę to, że Cassidulinidae charakteryzują się bardzo nietypową morfologią, reprezentowaną przez skorupki dwuseryjnie zwinięte.

W kontekście wcześniejszych losów otwornic bentonicznych w tym rejonie, jaka jest ich historia przed powstaniem Cieśniny Drake'a czyli przed późnym eocenem? Czy pomiędzy Patagonią i Antarktydą istniał przesmyk lądowy, który rozdzielał zespoły otwornic po obu jego stronach? Jakie były konsekwencje tego rozdzielania i czy dochodzi do znacznej wymiany zespołów oraz wzrostu zróżnicowania gatunkowego po powstaniu cieśniny?

Podsumowanie oceny

1. Obiektywnie zestawiając punkty „za i przeciw”, przeważają liczne atuty pracy. Bardzo dobra koncepcja, połączona z zastosowaniem interdyscyplinarnego warsztatu, pozwoliła na dokumentację i interpretację zaskakującej złożoności historii dyspersji organizmów w jednym z najciekawszych obszarów oceanu światowego. Badania zostały przedstawione w

głębszym kontekście geologicznym i paleoceanograficznym. Wydaje się, że interpretacja ewolucji wybranych taksonów płytkowodnych otwornic bentonicznych w badanym rejonie może stać się modelowym przykładem złożoności procesów warunkujących biogeografię i ewolucję w skali ponadregionalnej.

2. Biorąc pod uwagę połączenie metod molekularnych z analizą morfologii otwornic, czuję niedosyt analiz morfologicznych, w tym biometrycznych oraz dokumentacji graficznej analizowanych taksonów. Mam nadzieję, że ten morfologiczny aspekt badań zostanie rozwinięty podczas przyszłych prac naukowych. Rozumiem również, że metody molekularne miały w tych badaniach priorytet, ograniczając czas na analizy i szczegółowe dokumentacje morfologiczne.
3. Ze względu na wcześniejsze uwagi, dotyczące podziału prac w badaniach oraz konieczności użycia materiałów archiwalnych, proszę o doprecyzowanie wkładu Kandydatki do wykonania części analitycznej, opracowania i interpretacji wyników badań.
4. Proszę również o uzupełnienie rozprawy wykazem wszystkich źródeł rycin (figur), tabel oraz ewentualnych załączników, które zostały wcześniej opublikowane. Wykaz taki może stanowić krótki aneks, dołączony do wszystkich kopii rozprawy. Równocześnie zakładam, że wkład Kandydatki, będącej pierwszą autorką zbiorowej publikacji (Majda i in., 2018) w *Marine Micropaleontology* jest znaczący, a brak cytowań źródeł części grafik i tabel w dysertacji wynika z niedopatrzania.
5. Wszystkie pytania rozproszone w tekście recenzji kieruję bezpośrednio do Kandydatki. Mam nadzieję, że zainicjują one dalszą otwartą dyskusję podczas obrony doktoratu.

Dodam, że nie widzę potrzeby, aby moja prośba o uzupełnienia przedstawiona w punktach 3 i 4 wstrzymywała dalsze etapy przewodu doktorskiego.

Stanowisko końcowe

Cele rozprawy zostały osiągnięte. Kandydatka do stopnia naukowego doktora przedstawiła nowe, inspirujące wnioski dowodzące znacznej złożoności ewolucji dyspersji płytkowodnych otwornic bentonicznych. Wysoko oceniam koncepcję pracy, zakres metodyczny oraz poziom naukowy pracy. Doktorantka wykazała się zastosowaniem nowoczesnego, profesjonalnego warsztatu badawczego.

Na tej podstawie, po uwzględnieniu przez Komisję ww. uzupełnień, stwierdzam, że praca spełnia warunki i wymagania stawiane rozprawom doktorskim, określone w Ustawie o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz.U. 2003 nr 65 poz. 595 z późniejszymi zmianami). Wnoszę zatem o dopuszczenie P. mgr Anety

Majdy do dalszych etapów przewodu doktorskiego. Recenzowana rozprawa doktorska jest oryginalnym opracowaniem Autorki i wnosi ważny wkład do metodyki oraz wiedzy na styku biologii molekularnej, biogeografii, paleoceanografii oraz mikropaleontologii. Stawiam zatem wniosek o dopuszczenie mgr Anety Majdy do dalszych etapów przewodu doktorskiego.

Jarosław Tyszka

Cytowane prace

- Loeblich A.R., Tappan H., 1988. Foraminiferal Genera and Their Classification. 970 str., 847 pl., Van Nostrand Reinhold Co.
- Majda A., Majewski W., Mamos T., Grabowski M., Godoic M.A., Pawłowski J., 2018. Variable dispersal histories across the Drake Passage: The case of coastal benthic Foraminifera. *Marine Micropaleontology* 140: 81-94.
- Majewski W., Bowser S.S., Pawłowski J., 2015. Widespread intra-specific genetic homogeneity of coastal Antarctic benthic foraminifera. *Polar Biology* 38 (12): 2047–2058.
- Margulis L., 1974. Five-kingdom classification and the origin and evolution of cells. Dobzhansky T., Hecht M.K., Steere W.C. (red.) *Evolutionary Biology*. Springer, Boston, str. 45-78.
- Mikhalevich V.I., 2013. New insight into the systematics and evolution of the foraminifera. *Micropaleontology* 59 (6): 493-527.
- Pawłowski J., Holzmann M., Tyszka J., 2013. New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology* 100: 1-10.