

# Autoreferat

Dr Łucja Fostowicz-Frelik  
Instytut Paleobiologii  
Polska Akademia Nauk

Warszawa, czerwiec 2013

1. Imię i nazwisko: Łucja Fostowicz-Frelik

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe/ ~~artystyczne~~ – z podaniem nazwy, miejsca i roku ich uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej

a) Tytuł zawodowy **magistra geologii w zakresie paleontologii**, Uniwersytet Warszawski, Wydział Geologii, Warszawa, uzyskany 9. 12. 1998 r.

b) Stopień naukowy **doktora nauk o Ziemi w zakresie geologii**, Instytut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, Warszawa, nadany 18. 12. 2006 r.

Tytuł rozprawy doktorskiej: *Fossil lagomorphs of Poland* (Kopalne zające Polski).

Promotor: prof. dr hab. Mieczysław Wolsan.

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych/ ~~artystycznych~~

1999 r. do dzisiaj — Instytut Paleobiologii PAN, Warszawa (od 01. 1999 r. na stanowisku specjalisty, od 05. 2000 r. na stanowisku asystenta, od 01.2007 r. na stanowisku adiunkta)

## Autoreferat

---

4. Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.):

Tytuł: **Ponowna ocena *Chadrolagus* i *Litolagus* (Mammalia: Lagomorpha) oraz nowy rodzaj północnoamerykańskiego zajęczaka eoceńskiego z Wyomingu** [w j. ang.:

Reassessment of *Chadrolagus* and *Litolagus* (Mammalia: Lagomorpha) and a New Genus of North American Eocene Lagomorph from Wyoming]

Opublikowane jako:

Łucja Fostowicz-Frelik. 2013. Reassessment of *Chadrolagus* and *Litolagus* (Mammalia: Lagomorpha) and a New Genus of North American Eocene Lagomorph from Wyoming. *American Museum Novitates* 3773: 76 str. (data wydania: 21. 05. 2013)

### Omówienie osiągnięcia naukowego

Rząd zajęczaków (Lagomorpha) obejmujący dwie współczesne rodziny, szczekuszki (Ochotonidae) i zającowate (Leporidae) łącznie liczące 12 rodzajów i 90 gatunków, stanowi grupę ssaków w obrębie Euarchontoglires. Zapis kopalny zajęczaków jest znacznie bogatszy, gdyż liczy ponad 60 rodzajów (część z nich bogatych w gatunki) znanych od wczesnego eocenu do późnego plejstocenu, a nawet do czasów historycznych (*Prolagus*).

Systematyka zajęczaków jest ciągle sprawą dyskusyjną, szczególnie przynależność niektórych kopalnych rodzajów do współcześnie wyróżnianych rodzin koronowych (Ochotonidae i Leporidae), oraz kwestia liczby i zawartości grup pniowych. Obecnie większość paleogeńskich linii rodowych jest uważana za grupy pniowe o nieustalonych pokrewieństwach i randze systematycznej, przy czym zaznaczają się dwa skrajne stanowiska: albo wszystkich kopalnych przedstawicieli włącza się do współczesnych rodzin, albo tworzy się liczne rodziny pniowe, o nie do końca rozpoznanych pokrewieństwach.

W swojej pracy przyjąłem definicje kladów zaproponowane przez Menga i Wyssa (2001) oraz Ashera i in. (2005), którzy wyróżniają Duplicidentata obejmujące Lagomorpha i Mimotonida. Te ostatnie są grupą parafiletyczną złożoną z przedstawicieli kopalnych bliżej spokrewnionych z zajęczakami niż gryzoniami. Dla zajęczaków *sensu stricto* nie ma obecnie jednoznacznie ustalonej definicji filogenetycznej. Podzielałem pogląd Menga i Wyssa (2001), którzy dyskutują znaczenie 'węzła 31' w ich analizie kladystycznej i uznają zestaw charakteryzujących go cech za najlepiej odpowiadający powszechnie rozumianym

Lagomorpha. Jednakże Meng i Wyss (2001) powstrzymują się od jednoznacznego zdefiniowania tego węzła i nie nadają mu nazwy, gdyż ich zdaniem analiza kladystyczna nie ukazała w pełni związków rodowych tego kladu, jako że zawiera on jedynie kopalnych przedstawicieli. W drzewie filogenetycznym Ashera i in. (2005: ryc. 3) najlepsze pojęcie o tym, czym są zajęczaki ma dawać kład złożony z grupy koronowej zajęczaków oraz siostrzanego w stosunku do niej kladu *Palaeolagus*, które łącznie stanowią z kolei kład siostrzany w stosunku do kladu *Mimolagus–Mimotona*. Biorąc powyższe pod uwagę, przyjąłam roboczą definicję zajęczaków jako kladu zawierającego wszystkich wymarłych i współczesnych przedstawicieli bliżej spokrewnionych z zajęcem (*Lepus*) i szczekuszką (*Ochotona*) niż z paleoceńskim rodzajem *Mimotona*. Ponadto zawęziłam termin zajęczaki pniowe (ang. *stem lagomorphs*) do kopalnych przedstawicieli Duplicidentata poniżej grupy koronowej Lagomorpha, ale z wyłączeniem mimotonidów wraz z rodzajem *Gomphos*. Najwcześniejsze szczątki zaliczane do tak zdefiniowanych Lagomorpha są znane od wczesnego eocenu Azji (Chiny, Indie, Mongolia), która jest uważana za miejsce powstania grupy. Zajęczaki stosunkowo szybko migrowały do Ameryki Północnej, gdzie pojawiają się już w środkowym eocenie (Uintan North American Land Mammal Age, ok. 41–43 mln lat temu). Do Europy zajęczaki dotarły dopiero w oligocenie (Suevian European Land Mammal Age, MP 21). Paleogeński zapis kopalny zajęczaków w Ameryce Północnej obejmuje obecnie osiem rodzajów z ponad 20 gatunkami (łącznie z nowym monotypowym rodzajem opisanym przeze mnie w prezentowanym „osiągnięciu naukowym”). Pomimo iż studia and zajęczakami Ameryki Północnej są prowadzone od ponad 150 lat (począwszy od pracy Leidy’ego z 1856 r.), a grupa ta była intensywnie badana w pierwszej połowie XX wieku, tylko nieliczne prace analizują zajęczaki w szerszej perspektywie ewolucyjnej, pod kątem zmian ontogenetycznych, czy zawierają obszerniejszy opis morfologiczny z uwzględnieniem zmienności wewnątrzgatunkowej (por. Wood 1940; Dawson 1958).

Cele badawcze „osiągnięcia naukowego”

1. Szczegółowe zbadanie budowy czaszki i uzębienia paleogeńskich zajęczaków, ze szczególnym uwzględnieniem dwóch rzadkich i mało znanych rodzajów: *Chadrolagus* i *Litolagus*. Badania zostały zakrojone porównawczo, z uwzględnieniem głównie późnoeocentrycznych i wczesnooligocentrycznych gatunków, przeważnie współczesnych rodzajom *Chadrolagus* i *Litolagus*. W badaniach nad uzębieniem położono nacisk na zmienność ontogenetyczną, rekonstruując całe rzędy zębów w poszczególnych stadiach zębowych (od

## Autoreferat

---

młodocianych do starczych). W tak zrekonstruowanych seriach rozwojowych badano związek między tempem rozwoju i trwałością poszczególnych struktur zębowych, takich jak hipostria (ang. *hypostria*), krescent (ang. *crescent*) i struktury pochodne w kształcie ‘oczek szkliwa’ (ang. *enamel lakes*).

2. Opisane powyżej studia morfologiczne posłużyły jako podstawa do skonstruowania matrycy cech do analizy filogenetycznej. Matryca ta objęła 44 cechy czaszki, zuchwy i zębów, które zostały obszernie omówione i zakodowane dla 11 gatunków wymarłych zajęczaków, w tym reprezentujących sześć z ośmiu rodzajów paleogeńskich zajęczaków Ameryki Północnej. Z analizy wykluczono słabo poznane rodzaje, *Procaprolagus*, reprezentowany w Ameryce Północnej przez jeden gatunek (*P. vusillus*) i monotypowy *Tachylagus gawneae*. Oba gatunki znane są jedynie z nielicznych szczątków zębowych, a ich status taksonomiczny jest sprawą dyskusyjną. Do analizy włączono azjatyckiego zajęczaka pniowego *Desmatolagus gobiensis* jako grupę zewnętrzną oraz gatunek (*Archaeolagus ennisianus*) z miocenu Ameryki Północnej reprezentujący wczesną linię zajęcowatych.

3. Kolejnym celem badawczym była próba ustalenia pokrewieństw między wspomnianymi rodzajami. W szczególności zamierzałam przetestować hipotezę Dawson (2008), iż *Chadrolagus* i *Litolagus* są blisko spokrewnione i tworzą grupę monofiletyczną. Ubocznym celem miało być sprawdzenie czy *Palaeolagus*, najszerzej rozpowszechniony, długowieczny i bogaty w gatunki rodzaj paleogeńskich zajęczaków Ameryki Północnej jest monofiletyczny.

4. Ponadto zaplanowałam zbadanie przystosowań obserwowanych w czaszce i uzębieniu amerykańskich zajęczaków pniowych oraz mechanizmów ewolucyjnych. Szczególną uwagę poświęcono rozwojowi hipsodontyzmu (ang. *hypsodonty*) oraz heterochronii cech zębowych obserwowanych w różnych liniach rodowych zajęczaków.

5. Jako ostatnie analizowane było zagadnienie bioróżnorodności zajęczaków na granicy eocen/oligocen. W szczególności starałam się odpowiedzieć na pytanie, czy na faunę zajęczaków Ameryki Północnej miały wpływ zmiany środowiskowe na tej granicy.

### Wyniki

1. Przedstawiana tu monografia zawiera rewizję materiału typowego oraz opis nowego znakomicie zachowanego materiału (z późnego chadronu i wczesnego orellanu Wyomingu i

Montany, USA) dwóch bardzo rzadkich monotypowych rodzajów paleogeńskich zajęczaków, reprezentowanych przez gatunki *Chadrolagus emryi* i *Litolagus molidens*. Dotychczas były one znane jedynie z oryginalnych opisów (odpowiednio Gawne 1978 oraz Dawson 1958). Badania wspomnianego materiału pozwoliły na rozszerzenie opisu morfologicznego czaszki i uzębienia. Na szczególną uwagę zasługuje opis kompletnej i prawie niezdeformowanej czaszki *Litolagus molidens*; jest to pierwszy tak znakomicie zachowany okaz pozwalający zbadać dotychczas nieznanne rejony czaszki, w tym dach czaszki, podstawę czaszki, rejon potyliczny oraz dno oczodołu. Inne okazy *Litolagus molidens*, opisywane przez Dawson (1958) były zachowane jedynie fragmentarycznie i częściowo tylko wypreparowane z otaczającego osadu.

Nowe dane na temat czaszki i uzębienia pozwoliły na emendację diagnoz obu gatunków, co z kolei doprowadziło do wyróżnienia nowego gatunku i rodzaju, *Limitolagus roosevelti* z późnego eocenu Wyomingu (USA) spośród okazów nieformalnie oznaczonych jako *Litolagus* albo *Megalagus* przez członków pracowni Fricka (*Frick Laboratory* Amerykańskiego Muzeum Historii Naturalnej w Nowym Yorku). Pomimo iż *Limitolagus roosevelti* wielkością przypomina rodzaj *Litolagus* i też jest w pełni hipsodontyczny, różni się od niego cechami żuchwy i uzębienia. Pod względem struktury zębów, zwłaszcza rozwoju powierzchni żującej, najbliższy jest rodzajowi *Chadrolagus*. Ten zestaw cech, jak również różnice w sposobie ukształtowania reliefu powierzchni żujących (ang. *mesowear*), budowy podniebienia twardego i wyrostka szczękowego łuku jarzmowego dowodzą, iż rodzaj *Limitolagus* nie jest blisko spokrewniony z rodzajem *Litolagus* i sytuuje się niżej na drzewie rodowym paleogeńskich zajęczaków Ameryki Północnej.

2. Analiza filogenetyczna, jakkolwiek ograniczona do najlepiej zachowanych kopalnych przedstawicieli paleogeńskich zajęczaków Ameryki Północnej, jest pierwszą tego rodzaju analizą zajęczaków pniowych. Dwie analizy obejmujące więcej gatunków (McKenna 1982 i Dawson 2008) najprawdopodobniej zostały przeprowadzone manualnie. Spośród innych opublikowanych analiz kladystycznych traktujących szerzej zajęczaki, praca Averianova (1999) nie uwzględnia grup pniowych. Zajęczaki są stosunkowo ‘oszczędnie’ wykorzystywane w wielkoskalowych analizach siekaczowców (Glires); najczęściej włączanym rodzajem jest rodzaj *Palaeolagus* (por. Meng et al. 2003; Asher et al. 2005) oraz kopalne szczekuszki: *Sinolagomys* i *Prolagus*.

## Autoreferat

---

Przeprowadzona przeze mnie analiza nie popiera bezpośredniego pokrewieństwa (grupy siostrzane) rodzajów *Chadrolagus* i *Litolagus*, co sugerowała Dawson (2008) w jej przeglądowym rozdziale dotyczącym zajęczaków Ameryki Północnej. Z drugiej strony, *Chadrolagus* jest blisko spokrewniony z nowo opisanym rodzajem *Limitolagus*, jakkolwiek wynik ten należy traktować z ostrożnością z powodu ograniczonej liczby analizowanych cech dla rodzaju *Limitolagus* (znane są jedynie fragmenty żuchwy i szczęki z zębami). Analiza sytuuje *Chadrolagus emryi* najbliżej klastra *Palaeolagus temnodon–P. haydeni*. Ta filogenetyczna bliskość obu rodzajów zgadza się z ustaleniami Gawne (1978). *Litolagus* znajduje się wysoko na drzewie filogenetycznym, obok rodzaju *Archaeolagus*, co sugeruje bliższe związki z koronowymi zajęcowatymi niż z gatunkami pniowymi. W rzeczy samej, czaszka rodzaju *Litolagus* ma wiele progresywnych cech typowych dla zajęcowatych. Jedną z najbardziej oczywistych, zauważoną już przez Dawson w 1958 r., jest zaawansowana budowa podniebienia twardego, wykazuje ono posuniętą redukcję części tworzonej przez kości podniebienne (*ossa palatina*). Ponadto kąt podstawy czaszki jest większy niż u pozostałych gatunków pniowych, a czaszka jest ogólnie wyższa na skutek podwyższenia nadoczodołowej części dachu czaszki i równoczesnego obniżenia łuku jarzmowego; nozdrza wewnętrzne są szersze, łuk jarzmowy zaś ułożony jest równolegle do czaszki. Z drugiej strony, okolice ciemieniowa i potyliczna (w tym budowa kości bocznopotylicznej, *os exoccipitale*) w rodzaju *Litolagus* wykazują plezjomorfie. Kości ciemieniowe ułożone są stosunkowo poziomo, a powierzchnia potyliczna jest prawie pionowa, jak u reszty zajęczaków pniowych, nie zaś nachylona brzusnie jak u współczesnych zajęcowatych. Ta charakterystyczna budowa mózgowiczaszki jest wysoce konserwatywna i spotykana nie tylko u zajęczaków grup pniowych, ale nawet u mimotonidów, łącznie z ich bazalnym rodzajem *Gomphos*.

Niniejsza analiza filogenetyczna popiera parafiletizm rodzaju *Palaeolagus*, który rozpada się na kład *P. temnodon–P. haydeni* („typowy” *Palaeolagus*) oraz kład *P. burkei*, oddzielony od poprzedniego przez rodzaje *Chadrolagus* i *Limitolagus*.

3. Analiza rozwoju struktur szkliwa zębowego na powierzchniach żujących ujawniła trendy heterochroniczne manifestujące się u różnych rodzajów zajęczaków jako przyśpieszenie bądź spowolnienie rozwoju tychże struktur.

Zajęczaki o zębach zupełnie bezkorzeniowych (takie jak *Chadrolagus emryi*, *Limitolagus roosevelti* i *Litolagus molidens*) wykazują przyśpieszenie rozwoju struktur zębowych w porównaniu z współwystępującymi gatunkami posiadającymi ciągle wyodrębnione korzenie

zębowe (dodatkowe korzonki policzkowe w zębach górnych i podzielone lub niepodzielone korzenie w zębach dolnych). Obserwowane przyspieszenie przejawia się we wcześniejszym ontogenetycznie pojawianiu się m. in. dojęzykowych ‘mostków szkliwa’, skróceniu stadium dojęzykowego ‘oczka emalii’ na p3, trwającego krócej w ontogenezie stadium krescentu i innych struktur szkliwa, z wyjątkiem hipostrii. W związku z powyższymi procesami zęby u tych trzech gatunków osiągają stadium dojrzałe wcześniej. Poszczególne gatunki różnią się pod tym względem i największe przyspieszenie rozwojowe wykazuje *Litolagus*.

Z kolei u oligoceńskich zajęczaków z gatunku *Palaeolagus burkei* można zaobserwować trend odwrotny. Zęby policzkowe tego wymarłego królika wykazują cechy pedomorficzne, zachowując najdłużej spośród wszystkich badanych gatunków zajęczaków pniowych otwarty krescent na P3 oraz nie tworząc dojęzykowych ‘mostków szkliwa’ na zębach dolnych. Obie te cechy uważane są za młodociane u zajęcowatych i zajęczaków pniowych, ale występują także u dorosłych szczekuszek, co jest tu przejawem paralelizmu ewolucyjnego.

Zaobserwowano, że u gatunków całkowicie hipsodontycznych hipostrie są głębsze i pozostają otwarte dłużej w ontogenezie (u niektórych gatunków przez całe życie) nie tworząc ‘hipostrialnych oczek szkliwa’ (ang. *hypostrial lakes*), lecz nieprzerwaną wąską pętlę.

Dodatkowo, krescent u tych gatunków zanika wcześniej pozostawiając głęboką hipostrię jako jedyny element strukturalny na powierzchni żującej zęba. Z drugiej strony, u gatunków semihipsodontycznych (nadal mających korzenie boczne) obserwuje się tendencję do wcześniejszego zamykania się hipostrii i tworzenia ‘oczek szkliwa’, jak również dłuższe utrzymywanie się krescentów jako funkcjonalnych elementów powierzchni żującej. Te dwa przeciwstawne trendy prowadzą do powstania dwóch odmiennych typów powierzchni żujących na zębach badanych zajęczaków: jednego z dominującą pętlą hipostrii i drugiego z dominującymi ‘oczkami szkliwa’. Zęby z dużą otwartą hipostrią można uznać za zajęczakowy odpowiednik najprostszych zębów lofodontycznych, natomiast zęby tworzące ‘oczka szkliwa’ zachowują swój guzkowy charakter i tym samym mogą być postrzegane jako funkcjonalne analogi zębów bunodontycznych. Zęby bunodontyczne są typowe dla zamieszkujących środowiska leśne ‘szperaczy’ (ang. *browsers*), a uzębienie lofodontyczne jest uważane za przystosowanie do trawożerności, gdzie pętle szkliwa są odpowiedzialne za rozcieranie twardszej roślinności zielnej i traw. W przypadku analizowanych gatunków staje się jasne, iż oba przejawy heterochronii (rozwojowe przyspieszenie i zwolnienie) przyczyniły się do wytworzenia prymitywnych zębów pseudolofodontycznych u zajęczaków.



## Autoreferat

---

4. Na podstawie badań faunistycznych serii osadów formacji White River można stwierdzić, iż okres od wczesnego chadronu do wczesnego orellanu charakteryzuje się wysoką bioróżnorodnością, jeśli chodzi o zajęczaki. Po wymieraniu obserwowanym w tej grupie w pobliżu granicy eocen-oligocen szybko następuje radiacja, podobnie jak u innych grup roślinożernych ssaków.

Jeśli chodzi o szerszy kontekst ewolucyjny dotyczący północnoamerykańskich zajęczaków pniowych, można wskazać dwie prawidłowości: po pierwsze, na przełomie eocenu i oligocenu zanikają ostatecznie chadronskie gatunki semihipsodontyczne, po drugie pojawia się kilka w pełni hipsodontycznych gatunków. W przypadku późnochadronskich gatunków semihipsodontycznych można również mówić o ich zastąpieniu przez blisko spokrewnione ekologiczne odpowiedniki, np. *Palaeolagus temnodon* zostaje zastąpiony przez *P. haydeni*, a *Megalagus brachyodon* przez *M. turgidus*.

Inną sytuację obserwuje się wśród w pełni hipsodontycznych rodzajów, szczególnie wykazujących przyspieszenie rozwojowe struktur zębowych. Pierwszym gatunkiem, który wymiera jest *Chadrolagus emryi*, jeden z najmniejszych i pierwszy w pełni hipsodontyczny zajęczak Ameryki Północnej. Nowe dane stratygraficzne prezentowane w „osiągnięciu naukowym” rozszerzają zasięg stratygraficzny tego gatunku na wczesny do późnego chadron. Wydaje się, że pomimo w pełni rozwiniętego hipsodontyzmu uzębienie *Chadrolagus* było prawdopodobnie niezbyt przystosowane do żerowania na twardszej, bardziej twardolistnej roślinności, ponieważ struktury szkliwa na powierzchni żującej ulegały wczesnemu ścieraniu. Przyszłe badania nad mikrośladaми abrazyj na powierzchni żującej zębów (ang. *microwear*) mogą rzucić światło na tę hipotezę. Widoczny brak sukcesu ewolucyjnego pierwszych w pełni hipsodontycznych zajęczaków (*Chadrolagus*, *Limitolagus* i *Litolagus*) znajduje potwierdzenie również w ich bardzo ograniczonym zasięgu, zarówno geograficznym jak i stratygraficznym, szczególnie w przypadku dwóch rodzajów o większych rozmiarach (*Limitolagus* i *Litolagus*), znanych jedynie z okolic Douglas i Lusk w południowo-wschodnim Wyomingu. *Chadrolagus*, najszerzej z nich rozpowszechniony (Montana i Wyoming) wymarł pod koniec chadronu; *Limitolagus* znany jest jedynie z osadów nieco poniżej granicy eocen-oligocen, a *Litolagus* występuje na granicy albo nieco powyżej tejże (z wyjątkiem jednego izolowanego P3). Żaden z trzech omawianych rodzajów nie pozostawił znanej linii potomnej.

Literatura cytowana: zobacz Fostowicz-Frelik (2013).

## 5. Omówienie pozostałych (wybranych) osiągnięć naukowo-badawczych

### A. Przed uzyskaniem stopnia doktora

W 1993 roku rozpoczęłam studia na Uniwersytecie Warszawskim jako słuchaczka Międzywydziałowych Indywidualnych Studiów Matematyczno-Przyrodniczych (MISMaP, obecnie Kolegium MISMaP). Od początku uczęszczałam na zajęcia zarówno na Wydziale Biologii, jak i Geologii, a moim opiekunem naukowym od drugiego roku (1994/95) był profesor Jerzy Trammer z Wydziału Geologii. Moje zainteresowanie paleontologią kręgowców sięga 1995 r., kiedy uczęszczałam na wykłady z paleozoologii kręgowców prowadzone przez niezapomnianą profesor Halszkę Osmólską. W tym samym roku uzyskałam grant Krajowego Urzędu Ochrony Zabytków Nadrenii-Palatynatu z siedzibą w Moguncji pozwalający mi uczestniczyć w wykopaliskach w Enspel, ważnym późnooligocieńskim *Konservat-Lagerstätte*. Stanowisko to znane jest m.in. ze znakomicie zachowanego szkieletu wymarłego zajęczaka, *Amphilagus wuttkei*. Nazwa gatunkowa honoruje dra Michaela Wuttke, który jako kierownik wykopalisk uczył mnie technik wydobywania skamieniałości z łupków bitumicznych. Studia magisterskie ukończyłam w grudniu 1998 r. i rozpoczęłam pracę w Instytucie Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk, gdzie jestem nadal zatrudniona.

Moje zainteresowania badawcze obejmują morfologię szkieletu i uzębienia oraz ewolucję tetrapodów, zwłaszcza ssaków. Szczególnie zajmują mnie siekaczowce (zajęczaki, gryzonie, i ich krewni), które badam używając wielu metod (np. anatomii funkcjonalnej, badań mikrostruktury kości i szkliwa i metod filogenetycznych). Ponadto pracowałam nad kopalnymi kręgowcami z Antarktydy, ssakami mezozoicznymi i triasowymi dinozauromorfami.

W 2001 roku napisałam z prof. Andrzejem Gaździckim pracę „**Anatomy and histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula**”. Opisałiśmy w niej szczątki plezjozaura z grupy elasmozaurów z późnokredowych osadów formacji López de Bertodano w Antarktyce. W celu ustalenia statusu ontogenetycznego szczątków zbadaliśmy mikrostrukturę tkanki kostnej, co dostarczyło równocześnie danych na temat paleobiologii tego zwierzęcia. Opisywane szczątki morfologicznie zbliżone są do *Mauisaurus*, dużego plezjozaura znanego z mastrychtu Nowej Zelandii, jednakże szacunkowa długość „naszego” okazu nie przekracza dwóch metrów, co sugeruje osobnika

## Autoreferat

---

młodocianego. Studium paleohistologiczne kości długich ukazało gęstą tkankę kostną wykazującą ślady intensywnego wzrostu z obszarami zwapniałej chrząstki i przebudowanej kości z rozwijającym się systemem Haversa, co także wskazuje na osobnika niedługo przed osiągnięciem dojrzałości. Ponadto tkanka kostna obręczy kończyn i kręgow wykazuje pachyostozę, stan zagęszczonej kości typowy dla małych i średniej wielkości gadów wodnych (w tym młodocianych plezjozaurów), co pomaga im zachowywać odpowiednie zanurzenie w płytkich wodach przybrzeżnych, które są ich ulubionym środowiskiem.

Wysoko cenię sobie, mimo jej skromnej objętości, opublikowaną wspólnie z prof. Zofią Kielan-Jaworowską pracę na temat mezozoicznej grupy ssaków z rodziny Zalambdalestidae, zatytułowaną „**Lower incisor in zalambdalestid mammals (Eutheria) and its phylogenetic implications**” (2002). Opisujemy tam budowę powiększonego dolnego siekacza u dwóch późnokredowych zalambdalestidów (*Barunlestes butleri* i *Zalambdalestes lechei*).

Wykazujemy, że obydwie gatunki miały stale rosnące siekacze o otwartych korzeniach, podobnie jak najwcześniejszy niewątpliwy przedstawiciel Zalambdalestidae, *Kulbeckia kulbecke*. Nasz artykuł był głosem w dyskusji na temat koncepcji Van Valena (1964), według której zajęczaki miały wywodzić się z linii zalambdalestidów. W naszej pracy zaznaczamy, że nawet jeśli powiększone siekacze u Zalambdalestidae wykazują stały wzrost i warstwa szkliwa jest u nich ograniczona do strony brzuszno-bocznej, nie znaczy to, iż są homologiczne ze stale rosnącymi siekaczami Glires, które w istocie są utrzymywane przez całe życie zwierzęcia drugą parą siekaczy mlecznych.

Praca „**An enigmatic whale tooth from the Upper Eocene of Seymour Island, Antarctica**” (2003) dotyczy zęba mlecznego prymitywnego walenia z grupy Archaeoceti, pochodzącego z eoceńskich utworów formacji La Meseta w Antarktyce. Oprócz opisu morfologicznego w pracy zawarłam również informacje o mikrostrukturze szkliwa zębowego, która okazała się typowa dla waleni z grupy Archaeoceti i dodatkowo wsparła identyfikację taksonomiczną szczątków. Ponieważ mikrostruktura szkliwa u najwcześniejszych, uzębionych jeszcze fiszbinowców (np. *Llanocetus*) nie jest znana, nie można jednak wykluczyć i takiej atrybucji.

B. Po uzyskaniu stopnia doktora (2007–)

Praca zatytułowana „**Revision of *Hypolagus* (Mammalia: Lagomorpha) from the Plio-Pleistocene of Poland: qualitative and quantitative analysis**” (2007) jest oparta na

ustaleniach rozprawy doktorskiej. Dotyczy ona dwóch najbardziej rozpowszechnionych gatunków wymarłego rodzaju królika z grupy Archaeolaginae: *Hypolagus beremendensis* oraz *H. brachygnathus* znanych z plio-plejstocenu środkowej Europy. W pracy tej opisałam i zrewidowałam materiał z Polski (z siedmiu znanych i sześciu nowych stanowisk, liczący w sumie ponad 11 000 szczątków), jak również materiał typowy obu gatunków zdeponowany w Węgierskim Instytucie Geologicznym w Budapeszcie. Materiał z Polski zawiera niemal wszystkie elementy szkieletu i kompletne uzębienie obu gatunków. W omawianej pracy szczegółowo potraktowałam morfologię szkieletu (czaszkę i szkielet pozaczaszkowy), oraz zanalizowałam rozkład częstości morfotypów wzoru szkliwa na zębach P2 i p3. Pozwoliło to na określenie wewnątrz- i międzygatunkowej zmienności badanych gatunków i ukazało, że nie tworzą one linii filetycznej, co sugerowały wcześniejsze badania Sycha (1965); mamy raczej do czynienia z imigracją większego gatunku (*H. brachygnathus*) na tereny Polski we wczesnym plejstocenie. Gatunki te różnią się wielkością, masywnością szkieletu i przystosowaniami do biegania i w większości wypadków nie współwystępują, jedynym wyjątkiem jest stanowisko Kamyk, skąd znane są oba, chociaż *H. brachygnathus* był znacznie częstszy. Króliki te były dobrymi biegaczami i zdolnościami lokomocyjnymi dorównywały szarakowi (*Lepus europaeus*). Z drugiej strony, oba gatunki z rodzaju *Hypolagus* wykazywały o wiele słabsze przystosowania do grzebania niż królik dziki (*Oryctolagus cuniculus*), najlepszy kopacz wśród współczesnych zającowatych.

Morfologia funkcjonalna i przystosowania do biegania gatunku *Hypolagus beremendensis* były badane szerzej (i niezależnie od rozprawy doktorskiej) w pracy „**The hind limb skeleton and cursorial adaptations of the Plio-Pleistocene rabbit *Hypolagus beremendensis***” (2007). Praca ta zawiera szczegółową anatomię porównawczą (łącznie z mapami powierzchni stawowych i analizą głównych przyczepów mięśniowych) szkieletu kończyny tylnej *Hypolagus beremendensis*. Porównania (metryczne i morfologiczne) przeprowadziłam ze współcześnie żyjącymi gatunkami zającowatych: przedstawicielami wyspecjalizowanych biegaczy z rodzaju *Lepus* i *Sylvilagus*, wolniej biegającym, lecz doskonale grzebiącym królikiem dzikim (*Oryctolagus cuniculus*) oraz leśnym królikiem z rodzaju *Pentalagus* reprezentującym słabe przystosowania kursorialne. Analiza skupień UPGMA oparta na 98 cechach metrycznych umieszcza rodzaj *Hypolagus* obok królików z podrodziny Leporinae (klaster *Oryctolagus* + *Sylvilagus*). Analizy wykonane dla poszczególnych kości ukazały, iż budowa miednicy, kości udowej i kości skokowej jest w

## Autoreferat

---

rodzaju *Hypolagus* najbardziej podobna do rodzaju *Pentalagus*, co sugeruje konserwatywną budowę tych rejonów u leporidów. Jednakże kości piszczelowa i strzałkowa (u zajęczaków częściowo zrosnięte) oraz kość piętowa w rodzaju *Hypolagus* są najbardziej podobne do kości współczesnych królików z rodzajów *Oryctolagus* i *Sylvilagus*, a stopa rodzaju *Hypolagus* wykazuje podobne względne wydłużenie jak u współczesnego zająca (*Lepus*). Studium to dostarczyło pierwszego tak szczegółowego opisu szkieletu kończyny tylnej u zajęcowatych.

Druga (i ostatnia) praca oparta wprost na pracy doktorskiej to „**Review of the earliest Central European *Ochotona* (Mammalia: Lagomorpha), with a description of a new species from Poland**” (2008). Traktuje ona o stosunkowo rzadkich znaleziskach późnoplioceniowych i wczesnoplejstoceniowych szczekuszek z rodzaju *Ochotona* w środkowej i zachodniej Europie. W artykule tym opisuję nowy gatunek (*Ochotona zabiensis*) z Jaskini Żabiej (Wyżyna Krakowsko-Wieluńska) oraz rewiduję materiał zaliczony do gatunku *Ochotona polonica* (dołączyłam też opis dodatkowych szczątków ze stanowiska Kielniki). Ponadto dokonałam analizy zmienności (między- i wewnątrzgatunkowej) cech trzeciego dolnego przedtrzonowca (p3) i żuchwy szczekuszek reprezentujących pierwszą falę migracji rodzaju *Ochotona* na tereny Europy w późnym pliocenie. Analiza danych morfologicznych pozwoliła na ponowną ocenę statusu innych gatunków tego rodzaju opisywanych z plio-plejstocenu Europy.

W roku 2007 otrzymałam stypendium na staż podoktorski (Program KOLUMB) przyznane mi przez Fundację na rzecz Nauki Polskiej do Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh) w USA. Moje badania dotyczyły głównie (lecz nie jedynie) paleoeceniowych zajęczaków Ameryki Północnej. Dr Mary Dawson, autorka klasycznej pracy (1958) o tychże grupach, sprawowała nade mną opiekę naukową. Jednym z rezultatów mojego pobytu był artykuł „**Leporids (Mammalia, Lagomorpha) from the Diamond O Ranch Local Fauna, latest Middle Eocene of southwestern Montana**” (2009) we współautorstwie z Alanem Tabrumem (który w 2008 r. pracował ze mną w terenie w Montanie i Wyomingu). W pracy tej opisujemy dwa zajęczaki z późnego środkowego eocenu (Duchesnean), który jest jednym z najslabiej poznanych pod względem faunistycznym interwałów w kenozoiku Ameryki Północnej. Opisany przez nas nowy gatunek, *Mytonolagus ashcrafti*, zaawansowany przedstawiciel jednej z najbardziej prymitywnych linii rozwojowych zajęczaków Ameryki Północnej, był jednym z najliczniej występujących ssaków w badanym przez nas stanowisku.

Nasza praca po raz pierwszy pokazuje szczegółowy rozwój struktur zębowych w ujęciu ontogenetycznym (obserwowanych jako stadia starcia zębów) u zajęczaków pniowych z paleogenu Ameryki Północnej. Badania te doprowadziły mnie do wniosku (zbieżnego z sugestią prof. López-Martínez z 1977 roku), iż jedną z najważniejszych różnic systematycznych u zajęczaków jest *sposób* rozwoju struktur zębowych a nie postać dorosła zębów, które często mogą być łudząco podobne nawet w odległych liniach.

**„The earliest occurrence of the steppe pika (*Ochotona pusilla*) i Europe near the Pliocene/Pleistocene boundary”** (2010), praca napisana wspólnie z Grzegorzem Frelikiem, prezentuje najwcześniejsze szczątki kopalne szczekuszki malutkiej (*Ochotona pusilla*) ze stanowiska Kielniki 3B datowanego na najpóźniejszy pliocen (około 2,6 miliona lat temu). Opisywany okaz pomimo braku zębów został zaliczony do powyższego gatunku na podstawie cech żuchwy, które zostały wszechstronnie przeanalizowane w odniesieniu do znanej i odpowiednio licznej próbki kopalnej oraz porównane z okazami współczesnymi. Przeanalizowaliśmy dwie rozróżniające cechy na żuchwie: kształt zębodołu p3 (opisany przez kąt górnego wierzchołka anterokonidu oraz szerokość i długość zębodołu) i stosunek wysokości trzonu żuchwy do długości rzędu zębowego. Wskaźnik ten ma znaczny potencjał przydatności taksonomicznej i pozwala rozróżniać plio-plejstocenijskie gatunki szczekuszek. Szczekuszka malutka współcześnie zamieszkuje obszary Kazachstanu i Rosji, sięgając zachodnich Chin, jednakże podczas ostatniego zlodowacenia gatunek ten był szeroko rozpowszechniony w Europie. W zapisie kopalnym jego obecność jest uważana za wskaźnik paleoekologiczny suchego, stepowego środowiska. Znajdź z Kielników 3B przesuwają datę pierwszego pojawienia się szczekuszki malutkiej w Europie o około milion lat wstecz. Obecność tego typowo stepowego elementu faunistycznego wskazuje, iż znaczące zmiany klimatyczne osuszania i stepowienia zaczęły się w Europie już pod koniec pliocenu, około 2,6 miliona lat temu.

W pracy **„A new species of Pliocene *Prolagus* (Lagomorpha: Ochotonidae) from Poland is the northernmost record of the genus”** (2010) opisuję jedno z najpóźniejszych wystąpień rodzaju *Prolagus* w środkowej Europie i zarazem pierwsze znalezisko z Polski, pochodzące ze stanowiska Raciszyn na Wyżynie Krakowsko-Wieluńskiej. Badany szczątek zaliczyłam do nowego gatunku, *Prolagus osmolskae*, popierając jego odrębny status od słabo poznanego *Prolagus bilobus* z Niemiec i sugerując jego pokrewieństwo z szeroko rozpowszechnionym

## Autoreferat

---

w późnym miocenie *Prolagus sorbinii*. Znaleździś to, reprezentowane przez ładnie zachowaną zuchwę dorosłego osobnika z kompletnym uzębieniem jest rzadkie wśród prolagidów, szczególnie z Europy środkowej, gdzie zazwyczaj znajdują się jedynie izolowane zęby.

Współautorska praca (z Grzegorzem Frelikiem i dr Mihálym Gasparikiem) „**Morphological phylogeny of pikas (Lagomorpha: Ochotona), with a description of a new species from the Pliocene/Pleistocene transition of Hungary**” (2010) zawiera analizę filogenetyczną opartą na 38 cechach czaszkowych i zębowych, obejmującą przedstawicieli współczesnych i kopalnych szczekuszek z rodzaju *Ochotona* (w sumie 20 gatunków) z Azji, Europy i Ameryki Północnej. Nasza analiza mocno popiera istnienie trzech głównych kładów wyróżnianych w badaniach molekularnych (*Ochotona*, *Conothoa* i *Pika*), chociaż nasze wyniki sugerują parafiletizm molekularnie zdefiniowanego kładu *Conothoa*. Ponadto otrzymane wyniki popierają pozycję szczekuszki malutkiej (*O. pusilla*), zgrupowanej w naszej analizie z kopalnym gatunkiem *O. gudrunae*, jako niezależnego bazalnego kładu rodzaju *Ochotona*, co pozostaje w zgodzie z danymi na temat długiej historii tej linii rodowej. Po raz pierwszy włączyliśmy do analizy drzewa rodowego rodzaju *Ochotona* gatunki kopalne. Plio-plejstoceny gatunki z Europy (*O. polonica*, *O. zabiensis* i nowo opisana *O. kormosi*) weszły w skład kładu *Conothoa*, razem ze współczesnym gatunkiem *O. roylei*, jako gatunkiem siostrzanym dla kładu gatunków kopalnych. Kopalny gatunek *O. dodogolica* wszedł w skład kładu *Pika*, podczas gdy *O. nihewanica* sytuuje się jako grupa siostrzana w stosunku do *O. daurica* + *O. thibetana*, wchodzącego w skład kładu *Ochotona*. Późnomioceny gatunek *O. chowmincheni* z Chin plasuje się jako takson bazalny, zbliżony do rodzaju *Ochotonoides* pod względem cech czaszkowych i zębowych. W pracy sugerujemy istnienie dwóch głównych morfotypów szczekuszek, pojawiających się na początku ewolucyjnej historii rodzaju: małych form z niewielkim anterokonidem na p3 (typ szczekuszki malutkiej) i większych form z dużym anterokonidem na p3 o skomplikowanej budowie (typ *Ochotonoides*). Sądzymy, iż typ pierwszy jest bardziej prymitywny i prawdopodobnie wyewoluował bezpośrednio z linii *Bellatona*–*Bellatonoides* między najpóźniejszym środkowym mioceniem a najwcześniejszym późnym mioceniem w północnych Chinach (Mongolia Wewnętrzna i obszary przyległe).

Praca współautorska z dr Tomaszem Sulejem „**Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003, from the Late Triassic of Poland**” (2010) dotyczy dobrze znanego (a nawet

sławnego) bazalnego dinozauiomorfa z Polski. Mikroarchitektura kości długich (kości udowej, piszczelowej i kości śródstopia) i żeber tego gatunku wskazuje na stosunkowo intensywne tempo wzrostu, porównywalne z obserwowanym u niewielkich dinozaurów i małego krokodylomorfa *Terrestriuchus*. Zewnętrzna warstwa kości (kość korowa), wytworzona przez okostną, o macierzy włóknisto-blaszkowatej lub o włóknach ułożonych równolegle względem siebie, wykazuje jedynie zaczątkowy stopień przebudowy. Podobnie, linie zatrzymanego wzrostu (ang. *lines of arrested growth*) widoczne są jedynie u największego osobnika, a i tu są bardzo nieliczne. Unaczynienie kości jest przeważnie gęste, lecz gwałtownie rozrzedza się w stronę powierzchni kości tworząc niemal nieunaczynioną warstwę zewnętrzną, wskazującą na dojrzewanie osobnika i znaczące spowolnienie wzrostu u największych z badanych okazów. Zasadniczo struktura tkanki kostnej u silezaura wskazuje na stosunkowo intensywny wzrost i sugeruje wysokie tempo metabolizmu. Nasze badania dostarczyły kolejnych danych na temat mikrostruktury kości korowej o macierzy włóknisto-blaszkowatej u wczesnych archozaurów, które sugerują, iż taka stosunkowo gwałtowna depozycja kości mogła być pierwotniejsza dla całej grupy niż dotychczas uważano i stanowiła wstępny warunek ewolucyjny dla wytworzenia mechanizmu szybkiego wzrostu tkanki kostnej typowego dla dużych dinozaurów ptasiomiednicznych, zauropodów i dużych teropodów.

W 2010 roku przyznano mi dwuletnie stypendium im. Teodora Roosevelta w Amerykańskim Muzeum Historii Naturalnej w Nowym Yorku. W ramach stypendium badałam kopalne zajęczaki Ameryki Północnej i Azji, współpracując z dr Jin Mengiem, wybitnym specjalistą od kopalnych siekaczowców (Glires), w tym grup pniowych Duplicidentata.

Praca „**New *Gobiolagus* (Mammalia: Lagomorpha) material from the middle Eocene of Erden Obo (Nei Mongol, China)**” (2012), napisana wspólnie z dr Chuan-Kui Li (Instytut Paleontologii Kręgowców i Paleoantropologii Chińskiej Akademii Nauk w Pekinie), nestorem chińskiej paleontologii małych ssaków, dr Yuan-Qing Wangiem (IVPP) i dr Jin Mengiem (AMNH), opisuje nowy gatunek zajęczaka, *Gobiolagus aliwusuensis* ze środkowoeoceńskich osadów niecki Erlian. Nowy materiał obejmuje pełne górne i dolne uzębienie zachowane we fragmentach szczęk i żuchwach z nieznanymi dotychczas dla tego rodzaju zębami P2 i M3 oraz górnymi i dolnymi zębami mlecznymi. *Gobiolagus*, jakkolwiek zaliczany do zajęczaków pniowych, jest uważany za jedną z bardziej wyewoluowanych linii zajęczaków eoceńskich, wykazuje bowiem zwiększony stopień hipsodontyzmu. Dobrze



## Autoreferat

---

zachowany materiał reprezentujący jeden z najwcześniejszych gatunków rodzaju pozwolił na prześledzenie układu guzków zębowych u młodych osobników. Zauważyliśmy, że część okazów P3 ma na przednio-policzkowej stronie zęba mały guzek, który nazwaliśmy 'guzkiem dodatkowym'. Ponieważ homologie górnych zębów przedtrzonowych i trzonowych zajęczaków są ciągle sprawą dyskusyjną, nie jest pewne czy odkryty guzek jest tożsamy z parakonem (zanikającym u późniejszych zajęczaków), czy też powstał *de novo* na jego miejscu.

W 2012 r. opublikowałam wspólnie z prof. Adamem Nadachowskim i dr Magdaleną Kowalewską-Groszkowską artykuł „**New data on the Miocene stem lagomorph *Eurolagus fontannesi*, and its northernmost record**”. W pracy tej opisujemy nowe szczątki zębowe stosunkowo rzadkiego europejskiego zajęczaka *Eurolagus fontannesi*, z osadów węgla brunatnego w Bełchatowie (środkowa Polska). *Eurolagus* był jednym z ostatnich przedstawicieli grup pniowych zajęczaków, które znikają z zapisu kopalnego w późnym miocenie. Materiał, który mieliśmy do dyspozycji, stanowi stosunkowo liczną próbkę, uboższą jedynie od znaleziska ze stanowiska typowego La Grive Saint-Alban we Francji. Celem przeprowadzonego studium było zebranie wszechstronnych danych o badanym gatunku, nie tylko o morfologii zębów, lecz także poznanie preferencji pokarmowych i środowiskowych tego dosyć zagadkowego ssaka. Nasza analiza dostarcza pierwszych informacji na temat mikrostruktury szkliwa zębów przedtrzonowych i trzonowych, rzadko badanej u zajęczaków, a nieznaney w grupie zajęczaków pniowych. Prezentujemy pierwszą dla zajęczaków analizę mikrośladów abrazji na powierzchni żującej zębów, która pozwoliła nam wnioskować na temat przystosowań pokarmowych tego zwierzęcia. Artykuł ponadto podsumowuje dane na temat środowiska depozycji poziomu faunistycznego A w serii lignitowej Bełchatowa. Według naszych badań *Eurolagus fontannesi* był typowym gatunkiem leśnym o przystosowaniach zębowych typu 'szperacza', a jego dieta składała się najprawdopodobniej z miękkiej roślinności zielnej, liści krzewów oraz miękkich części owoców. Ustalenia te są zgodne z informacjami o paleośrodowisku Bełchatowa uzyskanymi z badań kopalnej flory, fauny ssaków, mięczaków oraz z danymi sedymentologicznymi.

*Z. F. - Bielicki*