

**Oponentský posudek na diplomovou práci Bc. Daniela Bendy „Evoluce hostitelské specializace a fylogeografie řasníků čeledi Xenidae (Strepsiptera)“, předloženou k obhajobě na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze**

Diplomová práce Daniela Bendy se zabývá fylogenezí čeledi Xenidae z řádu Strepsiptera, čili řasníků. Řasnici až donedávna patřili k nejméně známým skupinám hmyzu, a to především kvůli jejich skrytému, převážně endoparazitickému způsobu života a značně odvozené a zároveň redukované morfologicko-anatomické stavbě těla, která znesnadňovala a dosud zčásti znesnadňuje nejen jejich zařazení do systému hmyzu, ale i jejich vnitřní systematiku. Zatímco základní příbuzenské vztahy na úrovni čeledi řasníků se dnes zdají být uspokojivě vyřešeny, pojetí nižších taxonů včetně identity základních taxonomických jednotek, tj. druhů, vyžaduje důkladnou revizi. Dosavadní taxonomie řasníků byla totiž tradičně založená na kombinaci nepočetných morfologických znaků s různou mírou variability, kterou však mimo jiné ovlivňuje typ hostitele, a předpokládané, ale až donedávna nijak netestované hostitelské specializace. Jako účinný nástroj k revizi se v tomto případě nabízí především molekulárně-fylogenetické metody. I s jejich využitím je ale studium systematiky řasníků obtížné, jelikož řasníky obvykle není jednoduché v přírodě najít a dostupný materiál v muzejních sbírkách je relativně málo početný a často sbíraný již před drahnou dobou, z čehož pramení praktické potíže při pokusech z něj získat sekvence nukleových kyselin. Oceňuji proto odvahu Daniela Bendy, který se do řešení takového tématu pustil.

Jeho diplomová práce má celkem 69 stran textu a do něj zařazených obrázků a tabulek a dále 21 převážně nečíslovaných stran příloh. První kapitola „Úvod a cíle diplomové práce“ na jedné straně stručně představuje zasazení práce do obecného kontextu a heslovitě podané cíle diplomové práce. Přestože jsou cíle práce formulovány konkrétně a jejich uspořádání v bodech je přehledné, jejich heslovitost bez dostatečné návaznosti na předchozí obecný text na tomto místě působí poněkud nepatřičně. Bylo by vhodnější cíle alespoň trochu rozvést do podoby celých vět a případně je přesunout až za druhou kapitolu „Literární přehled“, který na sedmi stranách představuje již mnohem podrobnější úvod do problematiky a lépe tak zdůvodňuje i cíle samotné. K této druhé kapitole mám následující připomínky. Oceňuji široký přehled autora diplomové práce o historických i zcela nedávno publikovaných pracích o systematice řasníků (seznam literatury má celkem 110 položek vesměs anglicky psaných publikací z let 1793 až 2016, přičemž tři další publikace citované v textu byly v seznamu literatury opomenuty – Buschbeck 2005, Buschbeck et al. 1999 a Tribull & Cook 2013). Vzhledem k zaměření diplomové práce bych však očekával menší prostor věnovaný např. historii měnícího se postavení řasníků v systému hmyzu a přehledu fylogenetických vztahů mezi všemi jednotlivými čeleděmi řasníků (u obojího by více méně stačilo jen v pár větách shrnout současný stav poznání s odkazem na relevantní publikace), a naopak výrazně větší prostor systematice a biologii samotné čeledi Xenidae, které je zde bohužel věnováno jen 14 řádků (str. 13). Z nich např. není patrné, jakou má současná rodová klasifikace čeledi historii (čtyři zmíněná jména rodů nejsou zde, ani jinde v práci doprovázena jmény autorů jejich popisu a příslušným rokem, což by v tomto ohledu představovalo alespoň minimální přísun informací), zda se kromě rozdílů v hostitelských skupinách blanokřídlých opírá i o nějaké

morfologické znaky, zda se liší pojetí čeledi, rodů a druhů mezi jednotlivými autory (dále na str. 15 je jen bez bližšího upřesnění nebo alespoň odkazu na nějaký literární zdroj udáno, že se v rámci čeledi vyskytuje mnoho synonym), zda existuje nějaký fosilní doklad Xenidae, ani z jakého zdroje autor diplomové práce převzal údaj, že čelad' v současnosti zahrnuje celkem 110 popsaných druhů. Požádal bych jej proto, aby všechna tato fakta alespoň stručně objasnil během své obhajoby. Na straně 11 je nejspíš chybně udána polarita znaků u čeledi Mengenillidae: volně žijící samice a absence speciálních přichytných struktur na tarsech samců jsou pravděpodobně plesiomorfie, nikoli apomorfie, jak je v diplomové práci uvedeno.

Ke třetí kapitole, Materiál a metodika, naopak žádné závažnější připomínky nemám. Ač nejsem přímo odborníkem na molekulární metody, jeví se mi popis použitých metod věcně stručný a přitom dostatečně detailní na to, aby práce v laboratoři šla podle něj přesně zopakovat. Rozsah analyzovaného materiálu (celkem 206 vzorků prakticky z celého světa) považuji za zcela mimořádný vzhledem k výše zmíněné obtížnosti sehnat materiál řasníků ve stavu vhodném k sekvenaci. I když byla většina materiálu nasbírána jinými kolegy, z Přílohy 4 je zřejmé, že se Dan aktivně snažil nasbírat materiál i vlastními silami a podnikl kvůli tomu zřejmě několik cest do blízkého i vzdálenějšího zahraničí. Z popisu metod je dále zřejmé, že se velmi snažil i v laboratoři, zejména při navrhování a testování velkého počtu primerů, aby z materiálu získal maximum dat. K analýzám drobná terminologická poznámka: místo termínu „mapování ancestrálních stavů“ bych doporučil v celé práci používat „rekonstrukce ancestrálních stavů“ – termín „character mapping“ se ve fylogenetické literatuře používá obvykle jen pro vyznačení stavů znaků k jednotlivým terminálním taxonům na fylogenetickém stromu, nikoli pro jejich optimalizaci na celém stromu směrem ke kořenu.

Kapitola 4, Výsledky zahrnuje 7 stran textu a 17 celostránkových obrázků fylogenetických stromů a stručný komentář k nim. Pro větší srozumitelnost a přehlednost bych doporučoval jednotlivé klády na stromu, který si autor zvolil k podrobnému komentování, očíslovat a na tato čísla pak odkazovat v textu. I přes slabou podporu některých větví je výsledná fylogenetická hypotéza velmi detailní, značně upravuje dosavadní představy o příbuznostech v rámci skupiny, jasně dokazuje nepřirozenost stávající klasifikace a dají se z ní odvodit zajímavé, nečekané a přitom přijatelné evoluční scénáře s ohledem na hostitelské skupiny i historické rozšíření Xenidae. Dalším důležitým výsledkem práce je zpřesnění představy o druhové diverzitě čeledi Xenidae: řada z analyzovaných vzorků zřejmě představuje dosud nepopsané druhy, pojetí již známých druhů pak bylo objektivně otestováno pomocí reciproční monofylie a genetických vzdáleností.

Kapitola 5 Diskuse má celkem 11 stran. Většina textu je věcná a dále vysvětluje dosažené výsledky. Z diskuze je také patrné, že si je autor vědom některých limitů pro interpretaci výsledků, daných jak daty samotnými, tak použitými metodami. Pochopení závěrů autora v kapitole 5.2.1. Fylogenetické vztahy mezi rody nicméně naráží na absenci jasně představené historie klasifikace čeledi v úvodním literárním přehledu (nejednou se zde např. objevuje dříve nezmiňované rodové jméno *Brasixenos* Kogan & Oliveira 1966). Při úvahách o tom, které rodové jméno by bylo platné pro jednotlivé nově definované monofyletické skupiny, hraje podle Mezinárodních pravidel zoologické nomenklatury zásadní roli typový druh rodu, což autor diplomové práce nijak nereflktuje. Do práce by ideálně patřilo zahrnout přehled všech

použitelných jmen skupiny rodu v rámci čeledi Xenidae i s uvedením jejich typových druhů. Kapitola 5.3 Evoluce hostitelské specializace je v podstatě jen pouhým shrnutím výsledků. Schází mi v ní především jakékoli, alespoň stručné srovnání s evoluční historií hostitelů, tj. žahadlových blanokřídlých. Jelikož je v souvislosti s parazitismem velmi často zkoumaným tématem koevoluce, nabízí se zde poměrně velký prostor k diskusi s literaturou, který nebyl využit. Rovněž v kapitole 5.4. Rekonstrukce biogeografické historie mi schází alespoň nějaký pokus zjištěné hypotézy o historickém rozšíření Xenidae vysvětlit v souvislosti s geologickou historií (kromě jediné zmíněné události, rozpadu prakontinentu Gondwana) nebo najít paralely u jiných skupin organismů. Místo termínu „přeskok“, který se používá spíše v souvislosti s parazity a jejich hostiteli, bych navrhoval v souvislosti s druhy a geografickými oblastmi používat termíny „rozšíření“, případně počeštěné verze v biogeografii zavedených anglických termínů „disperze“ či „disperzní událost“ (dispersal, resp. dispersal event). V kapitole 5.5 je při srovnávání šíře hostitelské specializace řasníků kladen zbytečně velký důraz na klasifikaci hostitelů (např. „jednotlivé druhy řasníků čeledi Xenidae jsou specializovaní maximálně do úrovně hostitelského tribu“, „nezřídka je jeden druh řasníka specializován na několik příbuzných rodů v rámci jednoho tribu (vos, kutilek)“, „u rodu *Stylops* bylo zjištěno, že jednotlivé druhy jsou specializovány na podrody svého hostitelského rodu *Andrena*“ apod.). Ač chápu nutnost použít při srovnávání nějaké měřítko, bylo by dobré si uvědomit, že klasifikace taxonů vyšších než druh je čistě záležitostí konvence a výsledkem historické snahy taxonomů, nikoli něčím objektivně daným. Diverzitu vyšších taxonů mezi jednotlivými skupinami, v tomto případě vosami, kutilkami a včelami, proto není moc smysluplné srovnávat (to co u rodu *Andrena* dnes platí z historických důvodů jako podrod, by taxonom pracující v kutilkách možná popsal jako rod apod.). Pro interpretaci výsledků diplomové práce by naopak mohlo být smysluplnější se podívat, např. do jaké míry mají hostitelé jednotlivých druhů podobnou biologii.

Po formální stránce diplomová práce obsahuje přijatelné množství klasických překlepů, vyskytují se v ní ale pravopisné chyby, zejména v psaní velkých písmen, které autor často přebírá z angličtiny, přičemž čeština má pravidla poněkud jiná (např. *Nový Svět*, *Perm*, *Baltský jantar*, *Bayesovská analýza* apod.), a ve shodě podmětu s přísudkem. Ještě více však čtení textu kazí šroubovanost nebo logická nedomyšlenost řady větných konstrukcí (např. viz str. 59: „Pravděpodobnou hypotézou na základě těchto dat by mohlo být, že právě etiopsko-palearktická oblast bylo (sic!) hlavním generátorem diverzifikace čeledi Xenidae a linie v Novém světě a v orientální či australské oblasti se tam jen sekundárně rozšířily“). Tyto chyby jsou v podstatě zbytečné a daly by se asi poměrně jednoduše odstranit, kdyby autor příště poprosil nějakého jazykově zdatnějšího kolegu o přečtení celé práce a vyznačení obtížně srozumitelných či chybných míst.

Závěrem mohu shrnout, že diplomová práce Daniela Bendy splňuje všechny potřebné náležitosti pro diplomové práce obhajované na katedře zoologie PřF UK. Obsahuje původní a vědecky kvalitní a zajímavá data založená na analýze unikátního materiálu a velkém osobním a časovém nasazení autora. I přes výše zmíněné nedostatky v interpretaci výsledků a

formálním zpracování nepochybuji, že z diplomové práce má šanci vzniknout článek do kvalitního mezinárodního časopisu a držím dalším aktivitám Dana a jeho kolegů v tomto směru palce. Práci proto doporučuji k obhajobě.

V Brně 7. září 2016

Mgr. Igor Malenovský, Ph.D.

Ústav botaniky a zoologie, PřF MU, Brno

## **Dotazy pro diskusi**

1. Ač jsem si vědom, že morfologie nebyla předmětem této práce, lze některé z tradičně uznávaných nebo naopak v diplomové práci nově vylišených taxonů definovat na základě jakýchkoli morfologických znaků? Autor v závěru práce uvádí, že morfologii skupiny se hodlá věnovat do budoucna – které znaky považuje za perspektivní pro taxonomii Xenidae?
2. Je možné fylogenetický strom čeledi Xenidae nějak plus minus přesně datovat, tj. je možné na stromě určit ještě nějaký další časový bod, kromě odhadu doby divergence čeledi Xenidae a Stylopidae převzatého z práce McMahon et al. 2011?
3. Mohl by autor zkusit dát do souvislosti fylogenezi Xenidae a jejich hostitelů? Lze alespoň část současné diverzity Xenidae vysvětlit koevolucí/kospeciací s hostiteli nebo je pravděpodobným hnacím motorem ve všech případech geografická izolace?
4. Jak by autor vysvětlil jím předpokládané několikanásobné disperze řasníků čeledi Xenidae ze Starého světa do Ameriky? Zná nějaký podobný případ u jiné skupiny organismů?
5. V biogeografické analýze provedl autor rekonstrukci ancestrálních oblastí pomocí jednoduchých optimalizací znaků na fylogenetickém stromě. Ze závěrů práce je patrné, že si je vědom existence komplexnějších metod k analýze historicko-biogeografických dat. Jakými způsoby by tedy mohl svá data analyzovat jinak a co by mu mohly složitější metody přinést oproti těm použitým navíc?