

Oponentský posudek na disertační práci **Šárky Neužilové** s názvem **"Mezidruhový hnízdní parazitismus u potápivých kachen, poláka velkého *Aythya ferina* a poláka chocholačky *Aythya fuligula* a jeho vliv na reprodukční schopnosti"**

Předložená disertační práce odpovídá obsahem, členěním i formální úpravou současným zvyklostem. Po úvodní česky psané části následuje příloha sestávající ze čtyř prací v angličtině, z nichž tři již byly publikovány v mezinárodních časopisech, čtvrtá je v podobě rukopisu. Předpokládám, že formální požadavky PřF UK na počet publikací a autorský podíl, byly splněny. Taktéž předdesílám, že se mi práce líbí, ale úlohou oponenta je být především kritický.

Úvodní část je věcná a čtivá, ale možná až příliš stručná. Souhlasím, že úsilí je lépe věnovat psaní prací určených k publikování než samoučelným úvodům. Nicméně i minimalistický úvod by mohl být víc než přeložené pasáže z úvodních kapitol příložených článků. Zejména v případě, kdy od data publikování těchto článků uběhla delší doba (2x 6 let, 1x 5 let) bych uvítal aktualizaci závěrů (viz dotaz níže). Řada formulací by také mohla být konkrétnější, jak se na odborný styl sluší. Například věta (str. 7) "Zmíněné druhy [polák velký a chocholačka] se mezi sebou liší především tělesnou velikostí, načasováním hnízdění, délkou inkubace a velikostí vajec (Kear 2005)" v zásadě nic neříká; druhy se mezi sebou nutně liší – jsou to různé druhy. Nespecialista na kachny bez nahlížení do literatury neví, v jakém smyslu se tyto druhy mají lišit. Upravená věta znějící např. "Druh A je větší, hnízdí dříve, inkubuje déle a snáší větší vejce než druh B" nezabere víc místa a přitom je mnohem informativnější. Navíc zde mohl být odkaz na Tabulku 1 z příložené práce (Neužilová a Musil 2010), kde jsou tyto rozdíly kvantifikovány. Rovněž např. sdělení, že "Studovaná oblast [která ze dvou uvedených?] se nachází v typicky zemědělské krajině" (str. 14) není příliš užitečné.

Nyní k věcným připomínkám. Alespoň stručný přehled pozitivních a negativních vlivů na hostitele a parazita je podstatnou součástí práce o hnízdním parazitismu. Mezi negativními vlivy na hostitelské hnízdo je uvedeno (str. 9) že "s pravděpodobností parazitice [sic] roste i pravděpodobnost predace". To je zásadní tvrzení, ke kterému chybí vysvětlení možných mechanismů. Předně, pokud by pravděpodobnost predace rostla s pravděpodobností parazitace, jednalo by se o dva procesy nezávisle reagující na nějakou vlastnost hnízda, např. nápadnost pro parazita/predátora. Pokud by pravděpodobnost predace rostla s již uskutečněnou parazitací, znamenalo by to, že predátor reaguje na přítomnost parazitického vejce, nebo přímo na akt parazitace. Co o tom soudíte?

Jeden z možných mechanismů zmiňujete až v jedné z příložených prací (Neužilová a Musil 2010). Souhlasím, že s prodloužením hnízdního cyklu nutně roste kumulativní pravděpodobnost predace, ale nevidím souvislost s parazitací. Snesením parazitického vejce přece nedojde k prodloužení snášecí periody v hostitelském hnízdě, ledaže by zvětšená snůška následně vyžadovala delší inkubaci. Ostatně v uvedené práci zmiňujete, že ani experimentální parazitace neprodloužila snášecí periodu, přesto takto parazitovaná hnízda trpěla vyšší predací oproti kontrolním hnízdům. To považuji za zajímavý, ale nevysvětlený výsledek. Jde mi o vysvětlení efektu v rámci druhu, nikoli o rozdíl mezi oběma druhy kachen.

Dále uvádíte i hypotetický pozitivní efekt přítomnosti parazitického vejce v hnízdě – snížení rizika částečné predace hostitelských vajec. Nehledě k následnému opouštění částečně predovaných snůšek považuji za zajímavé se ptát, zda a jaká vejce predátoři upřednostňují v rámci hnízda, hostitelská, nebo parazitická? Jsou taková data k dispozici?

V souvislosti s predací mne ještě zajímá, co soudíte o (v práci nezmíněné) hypotéze "bet hedging", tj. pojištění neúspěchu vlastního hnízda snesením části vajec do cizích hnízd. Mohlo by to u kachen fungovat?

Následují připomínky a dotazy k jednotlivým pracím:

### **Musil a Neužilová (2009)**

V závěru diskuse zmiňujete potřebu dalšího monitoringu. Protože od datové uzávěrky uplynulo již 8 hnízdních sezón, ptám se, zda je potřeba na závěrech práce něco revidovat. Pokračují popsané trendy do současnosti?

Ač se to nesluší, zeptám se, zda byste s odstupem času něco změnila na Obr. 1 (nemyslím přidání nových dat)? Nejméně dvě věci tam nejsou v pořádku. Jednu napovím – v textu se mluví o korelaci, ale v grafu je regresní přímka. Protože běžná regrese není symetrická, musím se ptát, co je prediktor a co je odpovědní proměnná, a lze to vůbec rozhodnout? Formulace v textu (str. 181 vpravo nahoře: často parazitující druhy jsou sami často parazitovány) vybízí k prohození os v grafu. Chápu, že více parazitované druhy by mohly mít horší schopnost rozlišovat cizí vejce, ale proč by proto měly sami více parazitovat? Ledaže by si pletly cizí hnízda s vlastním. Nebo obráceně – samice více parazitujícího druhu tráví více času mimo vlastní hnízdo (ale viz dotaz k práci Honza et al. 2009) a tudíž poskytují více příležitostí stát se obětí parazitace? Prosím o vysvětlení.

Pokud je mezidruhový hnízdní parazitismus vedlejším produktem vnitrodruhového parazitismu, potom by bylo zajímavé vynést do podobného grafu na vodorovnou osu vnitrodruhovou "Host probability" místo mezidruhové. Kausalita a počítání regrese jsou v tomto případě jednoznačné. Jsou takové výsledky k dispozici?

### **Neužilová et al. (ms)**

Ačkoli řešená otázka, metodika, i výsledky jsou zdánlivě přímočaré, napadá mne řada možných problémů.

Předně, hodnocena jsou vejce tří druhů kachen podle tří rozměrů, tedy celkem 9 testů, z nichž některé jsou na hraně. Pouze dva rozměry pocházejí z originálního měření, třetí je z nich vypočten a oběma je přímo úměrný. Založit interpretaci výhradně na signifikanci těchto testů je tak trochu statistický lov. Ještě k samotným proměnným. Místo hmotnosti bych raději pracoval s objemem, protože ten je spočítán z původních rozměrů, zatímco hmotnost byla získána jen vynásobením konstantou (v citované práci Rohwer 1988 to mělo význam, protože bylo třeba kombinovat data získaná vážením i měřením). Místo samostatných testů pro délku a šířku vajec by stačil jeden test pro objem, který dobře vystihuje aspekt velikosti vejce. Naopak bych doplnil analýzu druhého biologicky smysluplného aspektu kterým je tvar vajec, vyjádřený např. jako poměr šířky a délky. S věkem samice, a o ten tu jde, roste nejen velikost vajec, ale obvykle i jejich relativní šířka (viz např. citovaná práce Robertson et al. 1994 o husách).

Výhrady mám rovněž k testu (jednoduchá ANOVA pro dvě skupiny). V jednoduchosti je síla, ale obávám se, že v tomto případě je ve hře spousta faktorů, které mohou výsledek snadno vychýlit. Jedná se o směsné vzorky pocházející z mnoha let, mnoha míst a jistě i z různých období sezóny. Co když se např. v letech, kdy vejce byla celkově větší, podařilo shodou okolností změřit více parazitických vajec? Je zkrátka potřeba nějak se vypořádat s existující variabilitou v rozměrech vajec. To lze např. zahrnutím kovariát do modelu. Alternativně by snad šlo pracovat s reziduály od hodnot "v místě obvyklých", tj. rozdílem mezi parazitickým vejcem a průměrem neparazitických vajec v nejbližším aktivním hnízdě/hnízdech. V této souvislosti je třeba se ptát, kam zanášejí parazitické samice, k sousedům, nebo kamkoli v rámci rybníka? Pokud by zanášely jen v nejbližším okolí, potom by výše nastíněná metoda analýzy reziduálů částečně suplovala analýzu efektu v rámci samice. Ví se něco o tom, zda se parazitická vejce liší od vajec snesených do vlastního hnízda v rámci jednotlivých samic? Zde nepřichází v úvahu vysvětlovat rozdíl věkem samic, jako při stávající analýze. Je vůbec možné pozorovaný rozdíl ve velikosti vajec rozumně interpretovat bez dekompozice celkové variability na složku v rámci/mezi jednotlivými samicemi, a bez znalosti toho, zda soubor parazitických vajec pochází převážně od výlučně parazitických samic, nebo od samic s vlastním hnízdem?

Poslední výhrada se týká absence úvahy o velikosti efektu a jeho biologické relevanci; interpretována je pouze statistická signifikance (diskutabilní, nejen z výše uvedených důvodů) a směr efektu. Co vypovídá o samicích, a jaký dopad může mít na kachňata, je-li parazitické vejce o cca 2,5 %

větší (oba poláci), případně o 5 % menší (zrzohlávka)? Jsou-li rozdíly mezi parazitickými a neparazitickými vejci připisovány věku samice, zajímalo by mne, jak velký rozdíl ve velikosti vajec se dá vůbec očekávat (na základě publikovaných dat) mezi mladými a starými kachnami, a jak to odpovídá zjištěným hodnotám. O vlivu velikosti vejce na různé komponenty fitness mláďat je k dispozici nedávné review.

Nakonec prosím o vysvětlení opačných trendů u poláků a zrzohlávky; nejsem si jistý, zda chápu. Domnívám se, že zatímco rozdílnými populačními trendy lze vysvětlit četnost parazitismu (viz Musil a Neužilová 2009), větší samice by na tom měly být vždy lépe u všech druhů.

### **Honza et al. (2009)**

Zaujalo mne, že k návštěvám cizích samic a aktům parazitace docházelo vždy v přítomnosti inkubující samice, tj. majitelky hnízda. Protože attentiveness zdaleka nedosahovala 100 % (Obr. 2) a velikost vzorku celkem vylučuje náhodu, znamená to, že parazitické samice nevyužívají nehlídaná hnízda. Očekával bych opak. Máte nějaké vysvětlení?

Pokud k přirozené parazitaci opravdu dochází výhradně v přítomnosti domácí samice, potom situace simulovaná experimentem, tj. vyplašení samice před přidáním vejce, je zcela umělá.

### **Neužilová a Musil (2010)**

V práci je uvedeno, že samice opouštěly hnízda ve stáří např.  $4.5 \pm$  dne po manipulaci, přičemž hnízda byla kontrolována vždy 1., 2. a 7. den po manipulaci. Jak byla přesná hodnota spočítána z intervalových dat? Znamená to, že pokud bylo hnízdo opuštěno např. mezi 2. a 7. dnem, byl čas opuštění stanoven na střed intervalu mezi kontrolami? Nebylo by lepší pracovat s tím jako s kategoričkou proměnnou?

Výsledky k frekvenci vyhazování vajec jsou založeny na 29/50 vejcích přidávaných do 15/24 hnízd. Počty vyhození jsou ale uvedeny jako "cases", přičemž není jasné, zda jde o počet vajec, nebo o počet hnízd, ze kterých byla nějaká vejce vyhozena. Uznávám, že těchto případů je tak málo, že s tím stejně nejde počítat. Obě situace je ale třeba důsledně rozlišovat, neboť tři vejce vyhozená z jednoho hnízda je něco jiného než vyhození vajec ze tří hnízd.

V diskusi se mi nelíbí tvrzení, že byla testována hypotéza o vlivu pozdního hnízdění na opuštění hnízd. Jedná se o ad hoc vysvětlení pozorovaného vzoru v datech, nikoli o test hypotézy. V úvodu/cílech práce chybí explicitní formulace nějaké hypotézy, ve výsledcích chybí test, a především, porovnáním dvou druhů to stejně nejde testovat. Tím netvrdím, že výsledek není zajímavý, ale je nevhodně formulován.

### **Závěrečné hodnocení**

Výše uvedené kritické připomínky necht' jsou chápány jako podnět k další práci. Disertační práci považuji za zdařilou. Zejména oceňuji komplexnost přístupu k centrálnímu tématu, od analýzy velkoškálových vzorů v datech, až po experimentální studium chování. Doktorandka doložila svou schopnost vědecké práce jak v obsahu, tak formě. Doktorskou disertační práci doporučuji plně k obhajobě.

V Olomouci 24. 8. 2015

Karel Weidinger