

Posudek disertační práce Mgr. Lukáše Kubičky

„Reprodukční strategie gekonů: role makroevolučních novinek i fenotypové plasticity“

Disertační práce Lukáše Kubičky v pěti kapitolách zkoumá vybrané aspekty reprodukčních strategií gekonů. Předkládané výsledky jsou založeny především na vlastních laboratorních experimentech, doplněných v menší míře o jinde publikovaná data. Práci posuzuji z obecnějšího nadhledu evoluční ekologie – mé znalosti herpetologie jsou na úrovni poučeného laika.

Výsledná práce je z tohoto pohledu na vysoké úrovni a bez obav snese i mezinárodní měřítko. Úvodní část výstižně shrnuje zaměření, cíle a hlavní výsledků disertační práce. Čtyři z pěti následujících kapitol již byly publikovány v kvalitních a prestižních impaktovaných časopisech. Lukáš Kubička je navíc spoluautorem dalších prací, které nejsou součástí disertace. Na vlastní práci oceňuji její jasné zacílení a zejména to, že řada otázek, které vyvstávají při čtení metodiky a výsledků, je vzápětí zodpovězena nebo alespoň zmíněna v diskusi. Z formálního hlediska mám připomínku pouze k Závěru, jehož méně než půstránkový rozsah je nehodný tak kvalitní disertační práce. Chybí mi v něm zejména celkové shrnutí přínosu předkládané disertace, například z pohledu teorie životních cyklů, a nastínění možných rozšíření studovaných témat v budoucnu.

Přes tuto drobnou výhradu se domnívám, že Lukáš Kubička více než dostatečně prokázal svoji schopnost samostatně vědecky pracovat a že předkládaná práce splňuje všechny podmínky kladené na studenty PhD studia. Práci proto doporučuji k přijetí a těším se na podnětnou diskusi při vlastní obhajobě.

V Českých Budějovicích dne 12. srpna 2010

David Boukal

Příloha posudku disertační práce Mgr. Lukáše Kubičky

„Reprodukční strategie gekonů: role makroevolučních novinek i fenotypové plasticity“

(Poznámka: Uvědomuji si, že některé dotazy a připomínky se týkají témat jednotlivých kapitol jen částečně nebo jdou nad rámec předkládané práce. Domnívám se ale, že jiný úhel pohledu na studovanou problematiku může být užitečný. Během obhajoby nebude čas detailně zodpovědět všechny zde zmiňované dotazy – tato příloha je pouze rámcovým podkladem pro diskusi.)

Jednotlivé kapitoly se zabývají různými aspekty reprodukčních strategií, které přispívají k fitness jedince. V kapitole I to je velikost a počet vajec v jednotlivé snůšce, v kapitole II alokace energie u dospělých samic, v kapitole III teplotní závislost reprodukce, v kapitolách IV a V fyziologické aspekty určení/alokace pohlaví u potomků. Myslím si, že práce by si zasloužila syntézu, která by tyto různé aspekty vyhodnotila z pohledu celkové fitness jedince a umožnila tak detailnější zhodnocení ekologických omezení a evolučních dějů, vedoucích k pozorovaným výsledkům.

Takové zhodnocení mimo jiné vyžaduje znalost správné fitness měny, určené zejména tím, jak je rychlost růstu (šíření) daného genotypu ovlivněna počtem/hustotou jedinců v populaci s odlišnými genotypy. Je například známo, že v populaci s hustotně závislou reprodukcí a hustotně nezávislou mortalitou jedinců je správnou fitness měnou očekávaná celoživotní reprodukce (expected lifetime reproductive number, R_0) zatímco v populaci s hustotně závislou mortalitou a hustotně nezávislou reprodukcí to je rychlost populačního růstu r (Mylius a Diekmann 1995). Je možné z tohoto pohledu charakterizovat zkoumané druhy gekonů - máte představu o tom, jak by mohla mortalita ovlivňovat vámi zjištěné výsledky? K roli mortality se vrací zejména dotazy ke Kapitole I a II.

Jak se na vašich výsledcích mohou projevit důsledky laboratorního chovu skrz fenotypovou plasticitu, případně neúmyslnou selekci? Zcela obecně: jakou platnost mají podle Tvého názoru vaše výsledky pro populace v přírodě?

Kapitola I

Srovnáváte zde alometrické vztahy u několika skupin ještěřů. Mohou být výsledky ovlivněny zvolenými kritérii výběru skupin zahrnutých do studie? Existují skupiny, které byly vypuštěny, ale mají přitom atypické reprodukční charakteristiky?

Ve výsledcích a diskusi se objevuje několik polemických tvrzení. Nerozumím např. větě v posledním odstavci výsledků „we assume clutch and egg mass are fundamental life-history traits and their balance after body size shifts is reached quickly and independently in every species“? Předjímáte zde velikost selekčního gradientu pro jednotlivé znaky?

Dále nerozumím argumentaci na str. 23 (2. odstavce): „Our aim was to investigate past selective regimes leading to ICS evolution in anoles and geckos“. K tomu používáte srovnání alometrických křivek pro jednotlivé skupiny. Znamená to argument skupinové selekce na úrovni čeledí? Podle mého názoru je výpovědní hodnota prezentovaných alometrií pro srovnání selekčních režimů problematická – tyto alometrie pouze obecně indikují tvar výsledných fitness landscapes u jednotlivých populací (druhů), které určují selekční tlak na dané populace. Souhlasím proto s vaší interpretací, že z výsledku je možné odvodit více a méně pravděpodobné evoluční scénáře. Zároveň se domnívám, že zjištěné závěry by měly být podpořeny studiemi a argumenty zaměřenými na rozkrývání nejen proximálních (jak píšete na str. 24), ale i ultimálních evolučních omezení a působících selekčních tlaků.

Předposlední odstavce na str. 23: „Egg size is not optimized but constrained by female size“ – jak uvádíte v úvodu Kapitoly II, evolučně stabilní strategie nemusí optimalizovat žádnou komponentu fitness, ale jen výslednou celkovou fitness jedince v daném prostředí.

V práci diskutujete několik možných důvodů vzniku strategie ICS, jejíž součástí je malá velikost snůšky. Může být důvod vzniku ICS způsoben také náklady na fenotypovou plasticitu? Náklady spojené s plasticitou u snůšek 1 vs. 2 vejce budou zřejmě podstatně vyšší než u snůšek obsahujících například 21 vs. 22 vajec. Je možné tyto costs of plasticity nějak určit a kvantifikovat?

Další porozumění studované otázce by kromě zmiňovaných verbálních hypotéz mohly vnést evolučně ekologické modely. Modely alokace energie zahrnující alometrie příjmu a výdeje energie (Lester et al. 2004) například ukazují, že pro druhy s nižší mortalitou se evolučně stabilní strategie vyznačují pozdním dospíváním a nižší relativní alokací energie do reprodukce (t.j. mají nižší gonadosomatický index) než druhy s vyšší mortalitou. Je možné vaše výsledky interpretovat v tomto kontextu (Obr. 1 naznačuje nižší mortalitu u anolisů a nejvyšší mortalitu u sceloporinů)? Další modely zaměřené zejména na ryby (Winnemiller a Rose 1994) naznačují, že v případě nepredikovatelných podmínek pro vývoj mláďat je při stejné celkové alokaci do reprodukce evolučně výhodnější větší počet menších potomků. Dává tato hypotéza smysl i u gekonů?

Alokace do snůšky mohu ovlivňovat i reprodukční náklady (costs of reproduction). Jaké jsou u vámi zvolených druhů? Je známo, zda mají samice se zvýšenou alokací do reprodukce zvýšenou okamžitou mortalitu (viz např. zmiňovaná arboreální hypotéza), případně se jim zkracuje očekávaná doba dožití?

K přímému srovnání životních historií u jednotlivých lineages by kromě mortality bylo třeba znát i rychlost reprodukce, t.j. clutch mass by měla být normována na jednotku času. Jak by tato korekce ovlivnila pozorované vztahy mezi jednotlivými liniemi?

Technická poznámka: u některých druhů jste průměrnou váhu jednoho vejce museli odhadnout jako průměrnou váhu snůšky dělenou průměrným počtem vajec. Průměr podílu dvou veličin ale není podílem jejich průměrů; máte představu, jak velkou chybu tato nutná aproximace vnesla do výsledků?

Kapitola II

Tato studie sledovala reprodukci jednotlivých samic druhu *P. picta* ve dvou uspořádáních lišících se množstvím potravy. Z uvedených výsledků vyplývá, že samice byly téměř plně dorostlé (rozdíl mezi počáteční a konečnou délkou byl cca 5%) a výsledný rozdíl v kondici dobře a špatně krmených samic relativně malý. Máte představu, jak by výsledky pokusu ovlivnila dřívější separace samic do obou uspořádání? Je možné, že samice při reprodukci zohledňuje „integrál příjmu energie“ za určité předchozí období, t.j. při delším trvání pokusu nebo jeho dřívějším počátku by byly výsledky odlišné?

Jak významné jsou zjištěné závěry týkající se somatického růstu včetně schémat v obr. 3? Všechny samice ukončily růst velmi brzy po zahájení pokusu. Olssonův index navíc předpokládá izometrický růst, je to ve vašem případě splněno?

Rozdíly v kondici (BCI index) u obou skupin jsou relativně malé. Pohybovali jste se už blízko limitů daných plasticitou druhu, t.j. dobře krmené samice už byly blízko situace krmení „ad libitum“ a méně krmené samice by při snížené krmné dávce začaly umírat nebo se nerozmnožovaly?

Bylo by možné na základě výsledků srovnat fitness (např. rychlost růstu r) obou skupin samic a tak zjistit, nakolik jsou pozorované strategie adaptivní? Pozorovali jste kromě rozdílů mezi průměrnými intervaly mezi snůškami a velikostí mláďat také trendy v těchto veličinách v průběhu pokusu?

V obr. 3 i celé studii chybí zmínka o udržování tělesných funkcí (maintenance costs). Znamená to, že jste uvažovali prioritu maintenance nad všemi ostatními toky energie („net production model“ ve smyslu Noonburg et al. 1998)? Bylo by možné s přihlédnutím k údajům o množství podávané potravy kvantifikovat množství energie alokované do růstu, reprodukce a maintenance ve vaší studii?

Technická poznámka: Vzhledem k růstové křivce je zvolený model růstu nevhodný, lepší se jeví například model v práci Lester et al. (2004), který zahrnuje deterministický růst jako speciální případ. K lepšímu odhadu růstových parametrů by přispělo zahrnutí juvenilních růstových křivek.

Kapitola III

Tato kapitola se zabývá měřením termální reakční normy reprodukce u *P. picta*, interpretovanou zejména z pohledu metabolické teorie evoluce (MTE). Souhlasím s vámi uvedenou implicitní tezí, že MTE je užitečným balíčkem více či méně těsných regresních závislostí (viz poznámka k druhové specificitě alometrií na str. 45). Existují ovšem i další, méně sexy zabalené produkty (např. Kooijman, teorie Dynamic Energy Budgets). Z tohoto důvodu a vzhledem k jedné potenciálně kritické chybě zvolené metodiky jsem k předkládané interpretaci výsledků v této kapitole skeptický.

Podle Obr. 1 se zdá, že intervaly mezi snůškami jste zaznamenávali s přesností 1 den. Jak velká chyba vzniká zaokrouhlením skutečných intervalů na celá čísla? Rozdíly mezi teplotně korigovanou rychlostí reprodukce v Obr. 2C jsou signifikantní, ale relativní rozdíl mezi teplotami je cca 0,5%. Je to vzhledem k přesnosti měření intervalů interpretovatelný výsledek?

Poznámka k nelinearitě teplotních reakčních norem: jak pěkně zmiňujete v diskusi na str. 45, termální reakční norma je často silně nelineární, přinejmenším v krajních částech tolerovaného teplotního rozsahu (viz též vztahy pro teplotní závislost používané v DEB teorii). Máte představu, ve které části křivky pro *P. picta* jsou hodnoty 24, 27 a 30C?

Kapitoly IV a V

K posledním dvěma kapitolám mám spíše dílčí dotazy.

Podle Trivers-Willardovy hypotézy (Kapitola V, str. 66) mohou být poměry pohlaví u mláďat ovlivněny kondicí samice včetně jejího věku nebo sociálního statutu. Podobnou roli mohou hrát podněty z prostředí, pokud daný faktor ovlivňuje fitness samčích a samičích potomků rozdílným způsobem. Hypotetický příklad: pokud u daného sezónně se rozmnožujícího druhu dispergují mladí samci a potřebují k tomu akumulovat dostatečné zásoby energie, bude pro samice rozmnožující se opakovaně během sezóny výhodné nejprve produkovat samčí a až následně samičí potomky. Stejně tak mohou být poměry pohlaví u mláďat ovlivněny kvalitou samce (hypotéza dobrých genů).

Mohou být tedy závěry pro druhy s GSD v Kapitole V způsobeny experimentálním uspořádáním? Jinými slovy, jsou k dispozici laboratorní nebo terénní studie, které by samice vystavily výrazně kontrastnímu prostředí, včetně kvality samců, a zjistily signifikantní rozdíly v poměru pohlaví mláďat? Jaké výsledky v tomto ohledu poskytla studie z Kapitoly III? V kapitole V zmiňujete střídání pohlaví mláďat v následných snůškách u některých párů *E. macularius*. Pozorovali jste nějaké další měřitelné změny v poměru pohlaví během experimentů, případně rozdíly mezi samicemi (Kapitola III a V – zejména pokud jste v pokusu pokračovali delší dobu než je uvedeno v článku, uváděné sample sizes asi neposkytují dostatečnou oporu pro rozumný test)?

Kapitola IV: Zvolená metodika byla zatížena určitou chybou („81% of standards were recovered“). Mohla tato chyba nějak ovlivnit výsledky studie?

Kapitola V: Na základě jakých kritérií byly vybrány zmíněné druhy? Mohlo výsledky ovlivnit vyřazení jednovaječných snůšek? (t.j. je myslitelné, že by samice při alokaci pohlaví zohledňovaly pohlaví předchozích mláďat; viz též vaše data u některých dvojevaječných snůšek u *E. macularius*)?