



V Krompachu, 19.2. 2021

## OPONENTSKÝ POSUDEK HABILITAČNÍ PRÁCE

Mgr. Miloš Krist, Ph.D.: **Dlouhodobý výzkum hnízdní biologie dutinových pěvců**

V úvodu svého posudku chci předestřít, že jsem se oponování habilitační práce Dr. Miloše Krista zhostil s největším potěšením. Výzkum Miloše Krista sleduji zpovzdálí již mnoho let a s radostí se dozvídám podrobnosti o nových poznatcích, které přinesl. Je to částečně snad i tím, že jsme začínali oba jako studenti v přibližně podobné době s dlouhodobým terénním výzkumem volně žijících populací pěvců a měli jsme současně mimo jiné zájem o objasnění evolučních příčin mimopárových paternit u ptáků. Miloši Kristovi jeho elán v tomto výzkumném směru vydržel podstatně déle než mě, což skvěle ilustruje právě předložená habilitační práce shrnující přibližně dvacet let trvající výzkumu na stejné populaci lejska bělokrkého.

Předložená habilitační práce je souborem osmnácti vědeckých prací vybraných z celkového počtu více než čtyřiceti autorových publikací, z nichž 25 (aktuálně podle WOS) bylo publikováno v impaktovaných časopisech. Mezi vybranými pracemi nacházíme vysoce kvalitní studie publikované v prestižních mezinárodních časopisech, jakými jsou např. *Biological Reviews* anebo *Molecular Ecology*. To dokládá vynikající odbornou kvalifikaci Miloše Krista. Publikované práce pokrývají široké spektrum výzkumných témat a přístupů (molekulární ekologie, behaviourální ekologie, fenologie, reprodukční biologie), které jsou však všechny jednotně provázány s ústřední otázkou hnízdní biologie dutinových pěvců, která je nosným pilířem vědeckého působení uchazeče.

Do pozadí posuzovaného výzkumu čtenáře zasvěcuje úvodní část habilitační práce s komentáři k jednotlivým článkům. Zde se dozvídáme nejen o úspěších, ale také nesnázích a úskalích, které vědeckou práci provázely, včetně podnětných zamyšlení nad smyslem a efektivitou jednotlivých přístupů a jejich dopadem na vědeckou komunitu. Autor zcela trefně konstatuje, že v hnízdní ekologii existuje obecně mnoho modelů, které ale nejsou dobře empiricky otestované (str. 8). To je myslím zcela obecný problém v celé evoluční ekologii. V úvodní části práce jsem se také dozvěděl o historickém významu některých událostí, kterých jsem byl sám mimoděk svědkem – např. během účasti na konferenci ISBE v roce 2008 na Cornell University (str. 6). Takovéto komentáře zasazují celý prezentovaný výzkum do uceleného globálního kontextu potřebného k pochopení výzkumných trendů v oboru. Velmi se mi pak líbí optimistický závěr popisující jak systematické využití dlouhodobých bionomických dat v rámci širšího mezinárodního výzkumu, tak i plánované využití moderních přístupů a technologií.

Druhou část práce sestávající z jednotlivých článků zde nebudu jednotlivě rozebírat – předložené práce jsou ucelené a samy o sobě dobře vysvětlené (navíc, jak se dozvídáme právě z úvodních kapitol, mnohé prošly náročným recenzním řízením). Spíše zvědavé dotazy diskusního charakteru k jednotlivým publikacím vznáším níže. Z přehledu prací je patrné, že byl Miloš Krist po velkou část své profesionální kariéry spíše sólovým hráčem – většina prací je prvoautorských nebo jednoautorských, s relativně malým zapojením studentů v autorském kolektivu. Tady snad vidím jedinou určitou nevýhodu – z mého pohledu by bylo ve vysokoškolském výzkumu lepší studenty více zapojovat nejen do sběru dat, ale také do jejich analýzy a psaní publikací (zkrátka aby byla věda a výzkum týmová záležitost, které se studenti postupně společně učí pod vedením zkušenějších kolegů a pedagogů). Ale efektivitu individuálnějšího přístupu při dosahování hodnotných vědeckých výsledků rozhodně nechci rozporovat, pozitivům samostatné práce rozumím.

Díličí otázky (v rámci vlastního habilitačního řízení lze podle fakultních zvyklostí vybrat a blíže diskutovat jen menší počet vybraných otázek):

1. Jak konkrétně si lze představit kompetici o potravu mezi lejsky a pěnkavami? V metodice článku 1 (Krist 2004) se uvádí konkrétní evidence pro kompetici mezi lejsky a sýkorami a sýkorami a pěnkavami, ne však právě mezi lejsky a pěnkavami. Nemohla by agresivita odrážet pouhou nápadnost/viditelnost různých druhů v prostředí? (Pěvušky jsou obecně daleko nenápadnější než pěnkavy). Existuje nějaká evidence pro topologický překryv teritorií sýkor/pěnkav/pěvušek s lejsky?
2. Ve článku 2 (Krist et al. 2004) mne zaujal silně nevyrovnaný poměr pohlaví (80M:48F). Je možné tento poměr pohlaví vysvětlit rozdílnou mortalitou embryí lišících se pohlavím v průběhu inkubace? Bylo u nevylíhlých embryí pohlaví určováno? Anebo je tento poměr pohlaví u lejsků běžný i bez manipulace?
3. S chutí jsem si přečetl článek 4 (Krist et al. 2005), o kterém jsem již dříve slyšel nadšené vyprávění od svého někdejšího konzultanta doc. Pavla Munclingera, ale který jsem vlastně doposud neměl příležitost sám projít. Pokud se ale zamyslím nad kontextem, stále mi uniká, proč vlastně dochází k odlišnostem v načasování kladení vajec, z nichž se pak líhnou mimopárová a vnitropárová mláďata. V této práci (a podobně také ve článku 11) autoři navrhuji, že by si dřívějšími mimopárovými kopulacemi mohly samice pojistit případnou infertilitu sociálních samců. Jaká je ale pravděpodobnost samčí neplodnosti u lejsků (a jiných ptáků s mimopárovými paternitami)? U lidí bych předpokládal v důsledku slabší selekce vyšší míru sterility, a i tam se může jednat o něco kolem 7%. Může být u lejsků riziko vyšší? Pokud se týká křížení lejsků a infertility hybridů, heterogametické jsou přeci samice, nikoliv samci. Nemůže to spíš souviset s nějakou behaviourální změnou v chování samotných samců v čase?
4. Při čtení článku 5 (Remeš & Krist 2005) jsem si uvědomil, že bych vlastně očekával, že bude typ hnízda sloužit jako fenotypová adaptace. Pokud je tomu tak, pak by ovšem mělo prohození hnízd mezi druhy poškodit mláďata v prohozených hnízdech v důsledku nesouladu mezi konstrukcí hnízda a potřebami mláďat/rodičů. Bylo něco takového pozorováno? (ve článku se tato otázka nediskutuje, takže např. data o hnízdní úspěšnosti nejsou čtenáři dostupná).
5. Článek 6 (Krist 2006) diskutuje předpoklady Trivers-Willardovy hypotézy o alokaci zdrojů do mláďat různého pohlaví v závislosti na dostupných zdrojích. Aniž mám v tomto směru dostatek potřebných vstupních informací, vzpomněl jsem si na těhotenství své ženy, během kterého nám bylo opakovaně podsouváno, že si o vývoj dětí nemáme dělat starosti, protože „dítě si vezme co potřebuje“. To mě přivádí spíše k náhledu na tento problém ve smyslu konfliktu mezi zájmy matky a potomka (ne nepodobný parazitismu, ale to je už samozřejmě klišé). Je tedy možné Trivers-Willardovu hypotézu smysluplně testovat, aniž je zároveň ošetřena komponenta variability ve fenotypu potomka (úspěšnost v získávání zdrojů), která může být pohlavně vázaná a závislá na prostředí?
6. V případě článku 8 (Krist & Grim 2007) mi pro úplné pochopení interpretace chybí přehled o fyziologické dráze syntézy biliverdinu, který je považován za vzácný/limitovaný. Je možné, že vysvětlení variability v barvě vajec souvisí s odpadním metabolismem samic? (zde si nenárokuji intelektuální počin – mám utkvělý pocit, že jsem o biliverdinu a ptačím odpadním hospodářství něco někdy musel slyšet).
7. V souvislosti se článkem 10 (Krist 2011) mě napadá otázka, zda existují principiální rozdíly mezi vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitou v efektech velikosti vejce na fenotypové vlastnosti mláďat – lze na mezidruhovou variabilitu nahlížet jako pouhou extenzi vnitrodruhových rozdílů anebo se vztahy na mezidruhové úrovni dramaticky mění v závislosti na silnějších genetických efektech? Zároveň jsem si všiml, že byly vyloučeny studie na drůbeži – proč? Toto je celkem častý jev v ekologické literatuře. Může ale umělý výběr během domestikace významným způsobem ovlivnit základní biologické vztahy mezi velikostí vejce a vlastnostmi mláďat?
8. Velmi mne zaujal článek 11 (Krist & Munclinger 2011), kdy byla vejce mezi hnízdy vyměněna individuálně, tak, že v každém hnízdě byla kombinace vajec od jiných rodičů. Tento náročný design zcela randomizoval prostředí, ve kterém se mláďata vyvíjela. Přesto si neodpustím zvědavý (a snad možná nedomyšlený) dotaz – není možné, že genetická komponenta kvality může být manifestována pouze v určitém prostředí? Např. pokud se samci úspěšní v mimopárových paternitách v nějakém genetickém parametru liší od těch méně úspěšných, prostředí jejich hnízd může být odlišné a také genetická komponenta v mláďatech se pak může projevat odlišně.
9. Design studie publikované ve článku 13 (Krist & Munclinger 2015) mě přiměly nad zamyšlením, jak velká může být variabilita mikroprostředí jednotlivých hnízd na stejné lokalitě. Autoři navrhuji, že by tato variabilita mohla

reflektovat např. kvalitu teritoria nebo frekvenci krmení rodiči. Jsou ale tyto vlastnosti prostředí skutečně variabilní v rámci jedné lokality s relativně homogenním habitatem? Práce ukázala statisticky signifikantní efekty a věřím tomu, že vstupní předpoklady jsou nejlepší možné, ale přesto – nebylo by možné variabilitu ve kvalitě prostředí jednotlivých hnízd stanovit/ověřit i na základě jiných parametrů než je právě průměrná hmotnost mláďat v rámci smíšené snůšky? (vhodný by mohl být parametr koncepčně zcela nezávislý právě na velikosti vejce)

10. Nesmírně zajímavé jsou také výsledky publikované ve článku 15 (Edme et al. 2016). Zdá se být celkem pochopitelné, že si samice pro mimopárové kopulace volí (anebo nevolí, ale jsou k nim přesvědčeny) samce z okolních teritorií. Z tohoto pohledu mě napadá, zda by právě mimopárové kopulace na začátku hnízdění (mimopárová mláďata jsou ta první, že?) nemohly snižovat teritoriální agresi okolních samců k samicím (což by mělo smysl právě, pokud by k mimopárovým kopulacím docházelo na začátku vývoje teritoriálních vztahů, tedy před fází, kdy samice mohou potřebovat využívat teritoria okolních samců pro sběr potravy pro mláďata, jak se zmiňuje v diskusi). Případný vztah k ornamentům by pak mohl (ovšem ne nezbytně, tak, jak se ukázalo tady) reflektovat právě tendenci samic k využívání kvalitních teritorií. Neexistují nějaká data právě k míře agresivity samců k okolním samicím s nimiž mají/nemají mimopárová mláďata?
11. Při pročítání článku 17 (Edme et al. 2019) mne napadlo, zda nemůže nízká pozorovaná heritabilita také odrážet celkově nízkou genetickou variabilitu v konkrétní studované populaci – porovnávání druhů, od kterého se odvíjí diskuse, by pak bylo složitější. Lejsek je silně filopatrický, což může populaci geneticky homogenizovat. A pak mě také překvapilo, že heritabilita v morfologii spermií nebyla podle informací uvedených v úvodu doposud studována na kuru domácím, kde by naopak bylo možné očekávat největší variabilitu (diverzita plemen, umělý výběr na jiné znaky).
12. Konečně v případě rukopisu 18 (Krist et al.) bych chtěl poprosit o doplňující informace k vybraným genům predikovaným jako cirkadiálním regulátorům aktivity. Pokud tomu dobře rozumím, jedná se o mikrosatelity, které se liší délkou repetice – ty ale samotné nejspíš nebudou mít funkční význam. Nejsou známy nějaké konkrétní funkční geny regulující biorytmy? Na základě jakého funkčního mechanismu lze vlastně předpokládat vztah mezi cirkadiálními regulátory a cirkadiální variabilitou? (který je dále zpochybněn v diskusi). Jaký byl vlastně další osud tohoto rukopisu? Potažmo, v diskusi jsou naznačeny další moderní možnosti výzkumu, který by na tyto výsledky mohl navazovat (GWAS, transkriptomický výzkum, analýza metylace DNA) – plánuje tým nějaké takového navazující výzkumné aktivity?

Na závěr chci pouze zopakovat, že se jedná o vysoce kvalitní habilitační práci, která shrnuje cenné výsledky dlouhodobé náročné výzkumné terénní práce, která koncepčním způsobem přispívá k řešení důležitých otázek hnízdní biologie ptáků. Kvalita vědecké práce Miloše Krista, obsah i forma habilitační práce jsou plně v souladu se stanovenými habilitačními kritérii, a proto doporučuji práci ke kladnému hodnocení všemi následnými grémii.

Doc. RNDr. Michal Vinkler, PhD

Laboratoř evoluční a ekologické imunologie  
Oddělení evoluční biologie živočichů  
Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta  
Univerzita Karlova