



UFZ – Centre for Environmental Research Leipzig-Halle

Dept. of Community Ecology
Head of Animal Ecology
Theodor-Lieser-Str. 4
06120 Halle
Germany

PD Dr. Josef Settele
Tel. xx49/345/558-5320
Fax xx49/345/558-5329
email: Josef.Settele@ufz.de

Prof. Dr. Oldrich Nedved
Head of Dept. Zoology
Faculty of Biological Sciences
University of South Bohemia
Branisovska 31
CZ 370 05 Ceske Budejovice
Czech Republic

Halle, 22 December 2005

Evaluation of PhD thesis of Zdenek Fric

It was a great pleasure to read the PhD thesis of Zdenek Fric, who worked on

“Dispersal Characters of Butterflies”.

Virtually all of the chapters 2 to 6 contained very interesting and often completely new approaches and ideas (due to language restrictions I can't judge on chapters 1 and 7 – but I guess these are just chapters to frame the thesis).

The entire thesis spans an amazing circle of aspects which all relate to dispersal and thus – in each of its elements but in particular in the combination of the different aspects - delivers totally new insights to a key topic in contemporary ecological research.

Chapter 2: “Red & black or black & white...”

As this is already published in a quite respected journal, there is not much to add from my side. It was nice to read. In particular I appreciated the chapters on polyphenism and the evolution of wing patterns.

Chapter 3: “Mechanical design indicates mobility differences among butterfly generations”

This chapter was convincing because of the somewhat seemingly simple transfer of ideas from other insect groups (e.g. aphids) to butterflies. It is exactly this kind of thinking where I have to admit that I'm really jealous. After reading the chapter it (in principle) was all so crystal clear that one asks oneself, why didn't I come across these ideas? The results match very much with my own experience with another species: *Lycaena dispar* – The Large Copper (not analysed in this work), that I was immediately convinced of the value of research conducted here.

One question I have in this context is formulated in the annex, as for me it seems that there is quite some potential for general applicability also with dried specimens – of course with some restrictions, as you e.g. can't analyse the fresh weight.

✗ Minor point: I found figures 1c, e, and h, and 2c, e, and h, not particularly convincing.

Chapter 4: “Dispersal of four fritillary butterflies in the same habitat network”

This is the only study I know of, in which 4 species have been analysed within an identical network of patches. Despite some shortcomings (which are adequately discussed by the authors), this approach offers very good possibilities to search for general patterns.

The main conclusions are quite relevant for conservation biology, namely that:

- the NEF functions in males and IPF in females best described movement probabilities (but see also results of chapter 6!)
- model parameters differed from those found for the studied species elsewhere
- differences between sexes were more prominent than differences among species
- geometry of habitat network affects mobility considerably, and
- transferring dispersal parameters across systems is unwarranted.

As far as I can judge, all these results are well supported by the original data presented within the manuscript. It would be desirable to have more such studies to see whether the surrounding matrix affects all the butterflies quite similarly in other areas as well, and whether this statement also holds true for less closely related species.

If your conclusions - that within a single system decisions based on models for a particularly well studied species would unlikely harm related species of conservation interest – should prove to be generally applicable, we would make quite a big step forward in Conservation Biology and practical nature protection! This is a very good first step for analyses in such a direction.

X Minor points:

It would have been good to have headlines on pages 53 to 55 (as 53 seems to be the abstract and 54-55 the introduction).

Your citation “Tolman and Lewontin” on page 69 should read: Tolman & Lewington (1997), I assume.

Figure 4 is quite a bit too small!

Figure 5 is too small – and it would be good to have the same scales on the y-axis in particular for the two graphs on the bottom

Chapter 5: “Partitioning dispersal – relative effects...”

This again presents a thorough study which has been conducted with high intensity of field work (if I e.g. look at the recapture rates which are around 50%!) and based on some well-thought hypotheses. It is quite interesting that only weak effects of patch area have been found.

The general conclusion that the application of hierarchical partitioning for a high number of movement correlates facilitates comparing their relative effects is rather straightforward. Its appeal lies in the fact that it can be easily applied to standard mark-recapture data.

X Minor comment:

Here the authors “admit” that the study system was close to a continuous situation (see page 97) as indicated by me in my questions in chapter 5).

Chapter 6: “Self-similarity in butterfly movements”

This rather brief final chapter adds another interesting and very relevant methodological aspect to the entire thesis. It offers good opportunities to analyse data which so far have been regarded as insufficient for a thorough analysis. As the IPF performed robustly and gave identical prediction of long distance movements for complete and reduced

data, this paper (as soon as published) should have a big impact and make people re-analyse their data. This would yield a wealth of information concerning dispersal characteristics of many populations of different species in different geographical settings. It also will help to avoid spending too many resources if we want to have some good ideas about the mobility of species.

Also here the authors have chosen a simple approach to tackle with the problem – but the main achievement was to simply think in this direction – and therefore it is so convincing! I also very much appreciated the discussion in the context of fractal patterns.

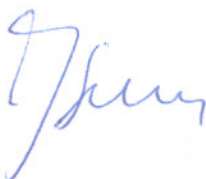
X General minor comment:

It would have been nice if there would have been some indication of how much (in percent) and which aspects have been the contributions of co-authors in the different papers; but obviously Zdenek Fric as first author always had the largest share in these.

Overall judgement:

Summarizing my impressions of the entire PhD thesis I have to admit that this is the best thesis I ever came across (including the theses of my own students). In our system it surely would deserve a “summa cum laude” (the highest mark one can get). I congratulate Zdenek Fric to this excellent piece of work and to his many new and innovative ideas!

Sincerely yours



PD Dr. Josef Settele

Head of Animal Ecology at UFZ & Co-ordinator of MacMan and ALARM
(www.macman-project.de & www.alarmproject.net)

Adjunct Professor for Ecology, Martin-Luther University Halle-Wittenberg (Germany)

OPONENTSKÝ POSUDEK DISERTAČNÍ PRÁCE

Název práce: Disperzní vlastnosti denních motýlů

Řešitel: Mgr. Zdeněk Fric

Autor posudku: Prof. RNDr. Zdeněk Laštůvka, CSc.

Doktorand řeší ve své disertační práci některé problémy spojené s disperzalitou denních motýlů, tedy otázky zásadní jak z ekologického hlediska, tak bezprostředně související s vymíráním druhů a jejich ochranou a v návaznosti na to s utvářením středoevropské krajiny. Práci tvoří pět publikací, kterým předchází na 12 stranách vysvětlující a stmelující úvod. První práce již byla publikována, další čtyři jsou předloženy k tisku, všechny v renomovaných vědeckých časopisech. Disertační práci uzavírá jednostránkový souhrn a obsáhlý přehled autorových publikačních aktivit. Celý spis má 143 stran.

První práce se zabývá rekonstrukcí fylogeneze baboček z okruhu rodu *Araschnia* se zřetelem na evoluci sezónního polyfenismu a souvislostí tohoto jevu s odlišnou disperzalitou jarní a letní generace. Výsledkem studia jsou některá zajímavá zjištění, zejména že odvozeným typem je černobílá letní generace, že polyfenismus v rámci skupiny vznikl patrně vícekrát nezávisle a že vznik polyfenismu primárně nesouvisí s termoregulací. Krátce jsou diskutovány evoluční tlaky vedoucí k mimetickým a kryptickým vzorům.

Druhá práce řeší na osmi druzích denních motýlů rozdíly v disperzalitě mezi jarní a letní generací v závislosti na morfologických a pohybových vlastnostech (plocha a tvar křídel, hmotnost hrudi a zadečku). U všech studovaných druhů byly zjištěny statisticky významné rozdíly mezi generacemi. Převládly druhy s vyšší disperzalitou ve druhé generaci, přičemž zjištěné výsledky byly konfrontovány a jsou obvykle v souladu s ekologickými nároky a bionomií daných druhů. Zde mám dotaz, zda autor bral při svých výzkumech sezónních rozdílů v úvahu také kvalitu a kvantitu potravy v době vývoje jednotlivých generací. Jsou druhy (*Papilio machaon*), kde se velikostní rozdíly mezi generacemi obecně připisují potravě, možná by tímto způsobem byly vysvětlitelné rozdíly i u dalších druhů (*Polyommatus icarus*).

Další rukopis přináší výsledky studia disperzality čtyř druhů motýlů – *Euphydryas aurinia*, *Melitaea athalia*, *M. diamina* a *Brenthis ino* v jedné oblasti. Studium bylo realizováno v okolí Karlových Varů na ploše kolem 30 ha. Prvotně zkoumaným druhem zde byl *Euphydryas aurinia*. U všech druhů byly odchyceny reprezentativně velké vzorky jedinců, přičemž i podíl znovu chycených kusů byl poměrně vysoký a pohyboval se velmi přibližně kolem 50 %. Výsledky práce jsou velmi důležité při hodnocení struktury krajiny z hlediska možného uchování metapopulační struktury některých druhů. Zajímalo by mě, jestli je známo, jak častá výměna jedinců mezi populacemi musí být, aby metapopulační struktura zůstala uchována. Existují poznatky autora o korelaci mezi velikostí dílčí populace a frekvencí nutné imigrace? S tím pak souvisí praktický dotaz, zda terénní studie jsou dostatečně dlouhodobé, aby zachytily statistickou pravděpodobnost výměny jedinců.

Čtvrtá práce souvisí bezprostředně s předcházející. Na modelovém druhu *Euphydryas aurinia* jsou studovány některé faktory ovlivňující disperzalitu, zejména struktura krajiny, kvalita biotopu a charakter samotné populace. Získané poznatky jsou zásadní při zpracovávání managementu biotopů i utváření krajiny v širším měřítku.

Poslední rukopis se věnuje aplikaci různých modelů při studiu druhů v terénu. Za nejvhodnější pro rychlé použití považuje autor negativně exponenciální funkci, která

umožní rychlý a věrohodný odhad disperzality, tj. je opět i prakticky využitelná při potřebě získat objektivní podklady pro tvorbu struktury krajiny a rozmístění biotopů.

Všechny rukopisy jsou velmi pečlivě zpracovány, rozdíl v uspořádání textu a stylu psaní jsou zřejmě dány redakčními požadavky jednotlivých časopisů.

Drobné formální poznámky:

- str. 10 – body uvedené jako cíle práce konstatují, co bylo řešeno, ale ne co bylo cílem; zde by byla vhodnější jiná formulace (zjistit, vyzkoumat, vysvětlit, odhalit, objasnit...);
- str. 10-12 – zkratky křestních jmen autorů jsou psány bez teček, což myslím pravidla české gramatiky nepřipouštějí;
- v rukopisech jsou v citacích prací s více autory někdy vypisováni všichni, jindy jen první, i u téže práce;
- str. 120 dole – místo Rottemburg, 1758 patří 1775.

Závěr:

Disertační práci Mgr. Zdeňka Frice hodnotím vysoce kladně jako konsistentní dílo přinášející řadu nových poznatků. Autor v ní potvrdil schopnost zorganizovat a realizovat vědecký výzkum i formulovat a prezentovat získané poznatky. Tím současně splnil stanovené cíle. Disertační práci proto doporučuji k obhajobě a po jejím obhájení doporučuji uděli Mgr. Zdeňku Fricovi titul Ph.D.

V Brně dne 11.12.2005



Oponentský posudek

na doktorskou disertační práci

Disperzní vlastnosti denních motýlů

Dispersal Characters of Butterflies

Mgr. Zdeňka Frice

Disertační práce je souborem 1 publikace a 4 manuskriptů původních vědeckých prací, které jsou v současnosti v recenzním řízení a na kterých je doktorand prvním autorem. Přiložený seznam dalších 10 publikací v impaktových časopisech ale naznačuje, že autorský potenciál doktoranda je mnohem větší a je již na počátku jeho vědecké dráhy nezvykle vysoký. Takový přepych při obhajobě disertace si může dovolit jen minimum doktorandů u nás. Oponent má v takové situaci poměrně snadnou práci, neboť je v podstatě rozhodnuto po letném prolistování. Pro mě osobně to znamená jisté oddechnutí nad tím, že nebudu nucen k nepříjemným zásahům do něčí akademické kariéry. Ve svém posudku se zaměřím na to, co kritizovat lze, tj. (1) úvodní kapitola, ve které jsou dílčí řešené problémy zasazeny do širšího teoretického i praktického rámce a (2) manuskripty, kde je vždy co zlepšovat a některé z mých postřehů by jim, dle mého soudu, mohly v dalším řízení pomoci. První publikace má recenzní řízení za sebou a nemohu se k ní vyjadřovat jinak než s uznáním.

Nejdříve bych se ale rád zastavil u názvu práce. Spojení disperzní vlastnosti, který je zde použit jako český ekvivalent anglického dispersal characters, není zcela adekvátní a jeho použití bych v souvislosti s termínem dispersal příliš nedoporučoval. V angličtině existují dva termíny: dispersal a dispersion, které se poněkud liší svým významem. Bohužel, do češtiny jsou překládány velmi nekonzistentně a ostatně i v angličtině panuje kolem termínu dispersal obrovský zmatek. Dispersal je dobře vystižen českým slovem rozptyl, neboť jde o proces, který je měřen počtem (proporcí) emigrujících jedinců z místa narození za nějakou časovou jednotku. Dispersion, česky disperze neboli rozmístění jedinců v prostoru, je výsledkem tohoto procesu, a proto se často používá pro označení typu rozmístění jedinců v prostoru (disperze náhodná, pravidelná, shloučená) nebo pro jejich typ rozmístování, kdy se měří lineární vzdálenosti z jednoho místa do druhého. Tyto termíny tudíž není dobré zaměňovat. Bohužel, termín „disperzní vlastnosti“ implikuje spíše termín disperze než rozptyl (u nás také někdy novotvar disperzalita, který ovšem spíše odpovídá schopnosti rozptylovat se, než aby vyjadřoval proces). Na druhou stranu je nutné uznat, že základ práce stojí na měření vzdáleností. Velmi se přimlouvám za to, aby se do užívání těchto termínů v českém jazyce

dostalo pochopení toho, co tyto termíny ve skutečnosti označují, tj. proces a stav neboli pattern. Chápu, že to v mnoha situacích nemusí být vždy jednoduché.

Pokud jde o úvodní kapitolu, uvítal bych, kdyby byla delší (alespoň 2×) a mnohem propracovanější, co se týká její struktury a organizace. Objevují se tam velmi nešikovné obraty, jako např. „Obecným problémem všech terénních studií bývá to, že při sběru dat nutně dochází k jejich redukci.“ Na s. 9 je použit termín „kusy“. V ekologické terminologii jsou jedinci, populace a společenstva. Zavlékání žargonu do formálního ekologického textu a ještě k tomu na akademické půdě se mi vůbec nelíbí (to bychom mohli rovnou používat místo očí světla, místo ocasu ohánka a místo zvířat zvěř).

Nyní k manuskriptům (MS).

MS 1 (Kap. 3) se zabývá vztahem morfologických struktur a letových schopností motýlů z různých generací. Předpokládá se, že vysoká míra rozptylu je spojena s větším rozvojem letových struktur. Na s. 30 v kapitole Summary, bod 1, se text zmiňuje o testování hypotézy, která se ovšem nijak blíže nespecifikuje. Z kontextu ale vyplývá, že se za hypotézu považuje skutečnost, že se generace motýlů liší v rozptylových schopnostech. To je ale spíše „pattern“, než ekologická hypotéza o mechanismu, který takový pattern generuje. Stabilitu takové proměnlivosti lze testovat statisticky, ale i zde bych H_0 považoval za málo pravděpodobnou. Naopak dobrou hypotézou by zde bylo testování propozice, že rozdíly v míře rozptylu jsou způsobeny odlišným biomechanickým uspořádáním. To už se ale asi ví. Formální struktura textu v kapitole Results je jen těžko přijatelná (dvě podkapitoly a co věta, to odstavec) a neumím si představit, že by takto mohla být zveřejněna.

MS 2 (Kap. 4) se zabývá pohyby u 4 hnědásků. Úvod je zbytečně dlouhý a poměrně chaotický s pasážemi opakujícími stejnou informaci (např. informace o studovaných druzích). Přesto se čtenář nedoví téměř nic o tom, co je cílem práce. Je zde jen velmi hrubé sdělení, že budou porovnány pohyby u 4 druhů motýlů. Domnívám se, že většina oponentů bude volat po radikálním přepracování této kapitoly, pokud se tak již nestalo. V kapitole Methods je poté čtenář zasypán lavinou podkapitol o použitých metodách a analýzách (např. Mark-recapture, Dispersal kernels, Virtual migration model, Simulations) a dost dobře nechápe, proč a nač budou všechny použity. Přesto zde již nezbylo místo na popis statistických testů, které se objevují později v kapitole Results. Jak byly například testovány mezipohlavní rozdíly v průměrných rozptylových vzdálenostech? Byl použit parametrický nebo neparametrický test nebo nějaká transformace? Jaký test byl použit pro mnohonásobná porovnání parametrů v tabulce 3? Navíc se zde chybně uvádí, že byl použit model Jollyho-Cormacka-Sebera. Předně, správné znění je model Cormacka-Jollyho-Sebera. Bohužel, toto označení navržené Lebretonem (1992) k uznání předchozích zásluh Cormacka, se používá pro metodologii, která

se vůbec nezabývá stanovením populační velikosti (N) nebo rekrutmentu (B), ale koncentruje se na podmíněné modelování pravděpodobnosti ulovení a míry přežívání. Populační velikost a rekrutment jsou v práci ale základními odhadovanými parametry, a proto je správné uvést, že byl použit model Jollyho-Sebera tak, jak je implementován v programu Jolly. Ten totiž navíc předpokládá, že parametry stanovené na označených jedincích platí i pro jedince neoznačené. Ve výsledcích jsem našel spoustu drobností, které práci škodí a vyvolávají otázky. Proč jsou v tabulce 1 měsíce znázorněny malými římskými číslicemi, když jde o anglický text? Proč jsou v jedné tabulce vzdálenosti vyjádřeny v metrech, zatímco ve druhé v kilometrech? Jak mohou nižší hodnoty (s. 62) ve směrnici k (z rovnice 2 na s. 59) odpovídat kratším rozptylovým vzdálenostem? Jak má čtenář rozumět grafům na obrázku 5, ze kterých vyplývá, že jedinci studovaných motýlů stráví v rodné plošce asi 1000 až 3000 dnů a mimo rodnou plošku dokonce až 30 000 dnů? Proč osy nenesou název proměnné, kterou znázorňují? Z formálního hlediska, proč je s. 63 v kapitole Results psána opět stylem co věta to odstavec? Ve vědeckém textu je takové plýtvání těžko přípustné. Na druhou stranu se mi líbily některé pasáže v Diskusi, které naznačily, že doktorand dokáže o řadě věci psát velmi zasvěceným a vyzrálým způsobem. V každém případě ale předpokládám, že finální verze práce bude tak o 5-10 stran kratší (nyní 32 stran ms).

MS 3 (kap. 5) se podle názvu zabývá příčinami rozptylu u denních motýlů na příkladu hnědáka osikového. Úvod této práce je velmi příjemné čtení a je napsán velmi zručně s dobrou angličtinou, i když je stále na můj vkus poněkud „wordy“ (přes 3 strany) a určité zkrácení je i tady žádoucí. Chci se zeptat, proč je v práci závisle proměnná veličina definována poměrně komplikovaně jako „počet pohybů vážený velikostí zdrojové subpopulace“, když by stačila mnohem jednodušší definice „proporce jedinců z dané subpopulace“? Ta je také v souladu s moderními definicemi rozptylu. Na s. 92 není vysvětlen význam čísel v závorce (2000: 272, ...). Rovněž nechápu, proč bylo k výběru nejlepšího statistického modelu použito Akaikeho informační kritérium, když stejně nebyly vybrány modely s více než 3 prediktory. Stanovení vlivu jednotlivých roků na migrace jako fixních efektů (nebo separátní analýzy v jednotlivých letech) má jen malý smysl, neboť meziroční proměnlivost vzniká náhodně a rok je tudíž typickým náhodným efektem. Naopak bych doporučil jako mnohem vhodnější přístup použití generalizovaných lineárních smíšených modelů (GLMM, např. v SAS, S+ nebo R), které si umí poradit nejen s problémem nezávislosti dat (tj. overdispersion a příslušným počtem stupňů volnosti), ale také se vzorkovací chybou na vyšší úrovni dat (např. roky) a zpracovat ji do testů signifikance fixních efektů. Bohužel, s těmito problémy si neporadila ani metoda hierarchical partitioning. Kapitola Výsledky a tabulky 3 a 4, včetně grafu 3, tak připomínají něco, čemu se někdy v angličtině

nechvalně říká „fishing“ nebo „data dredging“. Nemohu se tak připojit k výzvě ostatním autorům na závěr práce, aby zvýšeně používali tento typ analýzy dat, aniž by současně byla uvedena všechna jiná omezení tohoto přístupu.

MS 4 (Kap. 6) aplikuje princip self-similarity na funkce popisující distribuci pohybových vzdáleností u denních motýlů. V kap. Dispersal kernels ... by jistě slušely odkazy na původní zdroje. Parametry v rovnici 3, která jistě nespada z nebe, nejsou definovány a tak poskytují čtenáři jen malý prostor k tomu, aby sledoval tok myšlenek. Domnívám se, že koncept self-similarity zatím v ekologii nenašel takového obecného rozšíření, aby již nemusel být detailně vysvětlován s odkazy na základní literární prameny. Nicméně platí, že každý pattern je podobný sám sobě tehdy, jestliže se nemění na prostorové škále. Tady si nejsem jist, jestli znáhodněná redukce dat představuje takovou změnu v prostoru a je tudíž dokladem self-similarity. Uvedený postup spíše připomíná obecně doporučovaný postup k testování validity jakéhokoliv matematického modelu na vyčleněné části datového souboru a pro mě osobně je tedy určitě dokladem dobře zvolené funkce. Ptám se proto, jak náhodné redukce v datových souborech vedou ke změně prostorové dimenze, tj. ke změně řádu v pozorovaných vzdálenostech.

Závěr

Výše uvedené kritické připomínky k jednotlivým pracím jsou z mé strany vedeny snahou přispět k vyšší kvalitě dosavadních verzí a zvýšit tak jejich šance na přijetí. Zdůrazňuji, že pro mě osobně stojí zcela mimo rámec úvah o doktorandově vědecké potenci. Ta byla pro mě jednoznačně doložena, jak v obsahu, tak formě. Naopak bych zde chtěl ocenit jak příkladnou terénní píli, tak obrovský teoretický přehled doktoranda v dané oblasti a vyzdvihnout jeho snahu o aplikaci rigorózních analytických přístupů. Uvedenou doktorskou disertační práci doporučuji plně k obhajobě.



prof. MVDr. Emil Tkadlec, CSc.

Olomouc, 20.12.2005