



UNIVERSITAS
OSTRAVIENSIS

OSTRAVSKÁ UNIVERZITA

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA - Katedra biologie a ekologie

Chittussiho 10, 700 10 Slezská Ostrava



KATEDRA BIOLOGIE A EKOLOGIE

POSUDEK NA DIZERTAČNÍ PRÁCI

Autor práce: Mgr. Pavel Foltan

Název práce: Facultative scavenging on invertebrate cadavers

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Martin Konvička, Ph.D.

Oponent práce: RNDr. Petr Kočárek, Ph.D.

Doktorská dizertační práce Mgr. Pavla Foltana je tvořena vstupní částí, která vymezuje rámec řešené problematiky a přibližuje aktuální stav znalostí fakultativní nekrofágie na mrtvých tělech bezobratlých, a souborem pěti samostatných studií zaměřených na dílčí aspekty řešeného tématu, které byly publikovány v mezinárodně uznávaných biologických časopisech. Studie jsou prezentovány ve podobě článků ve formátu a úpravě jednotlivých časopisů. Tato forma dizertace sama o sobě dokládá její kvalitu, jelikož je zřejmé, že jednotlivé studie prošly rigorózním procesem oponentních řízení časopisů, které ve vlastním zájmu podstupují příspěvky kritice špičkových specialistů na daná témata.

Charakteristika a aktuálnost dizertační práce

Fakultativní nekrofágie je u převážně dravých skupin hmyzu velmi běžnou potravní strategií, avšak studií, které se jí detailně zabývají je k dispozici jen velmi málo. Jedním z hlavních důvodů bude zřejmě celá řada metodologických komplikací spojených s vyhodnocováním míry nekrofágie, ať již prostřednictvím přímého pozorování v přirozených nebo laboratorních podmínkách, tak prostřednictvím analýzy obsahu trávicího traktu. Na rozdíl od herbivorního hmyzu, je detekce a determinace fragmentů potravy v případě měkkých živočišných tkání prakticky nemožná bez použití molekulárních metod. Proto je velmi cenným metodologickým příspěvkem studie Foltana et al. (2005) zaměřená na využití PCR technik pro zjištění rozdílů v detekovatelnosti DNA v obsahu trávicího traktu predátora/nekrofága při přijímání čerstvé (ulovené) nebo rozkládající se potravy. Výsledkem je zjištění, že použitými molekulárními metodami není možné bezpečně rozlišit potravu konzumovanou ve formě živé či uhynulé kořisti, díky čemuž mohou být u těchto metod nadhodnocovány výsledky o vlivu predace na škůdce, např. právě u střevlíků.

Studie Foltana (2004) se zabývá vlivem obranných mechanismů pěti druhů slimáků na potravní preference střevlíka *Pterostichus melanarius* (nespecializovaný predátor/nekrofág). Bylo zjištěno, že obranné mechanismy slimáků mají zásadní vliv na jejich predaci střevlíky a jsou druhově odlišné a odlišně účinné. Vzhledem k tomu, že se jedná vesměs o škůdce v zemědělství a střevlíci jsou využitelní pro jejich řízenou kontrolu, mají tyto výstupy potenciální význam v biologickém boji.

Další dvě studie (Pechova, Foltan 2008; Foltan, Puza 2009) se zabývají moderní a dosud málo objasněnou problematikou ovlivňování chování hostitelů svými parazity. Předmětem studia byly hlístice komerčně využívané v boji se škodlivými druhy hmyzu a slimáků, takže získané teoretické poznatky mají aplikační význam. Hlístice ovlivňují chování svých hostitelů prostřednictvím bakteriálních symbiontů takovým způsobem, že omezují požívání jejich mrtvých těl predátory. Parazitovaní slimáci hynou pod povrchem půdy,

kde epigeické druhy střevlíků neloví (Pechova, Foltan 2008), a parazitování jedinci slimáků a housenek zavíječů odpuzují predátory/mrchožrouty (testováno na střevlicích *Pterostichus melanarius*).

Příspěvek Foltana a Konvičky (2008) popisuje novou metodu pro velmi efektivní a dlouhodobé značení slimáků pomocí UV fluorescenčního barviva. Pomocí experimentů bylo ověřeno, že metoda nesnižuje přežívání označených jedinců a zdá se, že tento způsob značení má potenciál pro širší používání v rámci sledování populační hustoty a pohybové aktivity měkkýšů.

Vhodnost použitých metod vzhledem k dosažení vytýčených cílů

Modelovými skupinami jednotlivých výzkumů jsou měkkýši (Agriolimacidae - slimáčkovití), mšice (Aphididae) a zavíječi (Pyralidae), coby předměty predace či nekrofágie, a střevlík *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae), jakožto modelový predátor a příležitostný nekrofág. V případě kořisti se vesměs jedná o druhy škodící v zemědělství, což předurčuje možný aplikační význam získaných poznatků. Střevlík *Pterostichus melanarius* je rovněž velmi vhodný modelový organismus pro tento typ výzkumu, jelikož se jedná o nespécializovaného predátora a příležitostného nekrofága. Z praktického hlediska je to dobře dostupný, poměrně dobře prozkoumaný druh, který má navíc potenciál pro biologickou ochranu před škůdci (zejm. slimáky) v zemědělství. Nezanedbatelným hlediskem pro výběr vhodného modelového druhu je v současnosti také jeho scientometrický význam, tedy citační potenciál, který se odvíjí od míry využívání druhu jakožto modelu pro výzkumy nejružnějšího charakteru.

Při studiu predace vs. nekrofágie autor využívá moderních molekulárních technik. Metodický příspěvek (Foltan et al. 2005) o možnosti využití PCR technik pro zjištění rozdílů v detekovatelnosti DNA v obsahu trávicího traktu při přijímání čerstvé nebo rozkládající se potravy přináší cenné poznatky využitelné při posuzování míry predace/nekrofágie i u jiných organismů. Význam této publikace dokládá i její vysoká citovanost (22 citací v databázi WOS).

Posouzení výsledků dizertační práce s uvedením kritických připomínek

Dizertace přináší řadu původních údajů týkajících se fakultativní nekrofágie na uhynulých bezobratlých. Skládá se z pěti samostatných studií zaměřených na některé dílčí aspekty této potravní strategie, přičemž některé práce se nekrofágie týkají jen okrajově (Foltan 2004), nebo pouze popisují metodiky využitelné při těchto studiích (Foltan, Konvička 2008). Jednotlivým prvkem těchto dílčích studií pak zůstává využití modelových organismů - střevlíka *Pterostichus melanarius* a slimáků. Vzhledem k tomu, že se vždy jedná o studium biologie vybraných modelových druhů využívaných i v navazujících studiích, práce i tak působí konzistentním dojmem.

Jelikož všechny články obsažené v dizertační práci prošly rigorózním řízením renomovaných biologických časopisů, ve kterých byly publikovány, je jejich vědecká úroveň a kvalita apriori zajištěna a je bezpředmětné je z tohoto hlediska hodnotit. Následující drobné připomínky se proto budou týkat výhradně vstupního autorova komentáře.

- v úvodní části postrádám širší literární úvod do problematiky obligátní vs. fakultativní nekrofágie. Chybí rozsáhlejší přehled znalostí o skupinách bezobratlých, které této potravní strategie využívají, přičemž se autor zaměřuje téměř výhradně na modelový druh střevlíka a jeho kořist.

- nekrofágie byla na bezobratlých řešena mnohem častěji, než autor zmiňuje v odstavcích 1 a 2 na str. 1. Existuje celá řada studií zabývajících se např. nekrofágními druhy Diptera, které se vyvíjejí na bezobratlých vč. slimáků (např. Buck 1997 – Eur. J. Entomol 94: 137-151; Buck et al 1997 – Entomol. Probl. 28: 131-139; Kühlnhorn 1986 – Angew. Parasit. 27: 123-130 a další).

- na první pohled je zřejmé, že autor nevěnoval sepisování úvodní části stejnou pozornost, jako jednotlivým článkům, což je škoda, protože úvodní část je to první, co čtenář/recenzent pročítá a celkový dojem z jinak kvalitní práce to může ovlivnit

- autor se zde dopustil několika školáckých formálních chyb, jako např. opomenutí citace v seznamu literatury (Polis and Strong 1996), chyby v roce u citace (King et al 2008/2009), nebo změny citace (v textu Putman 1983, v literatuře Putman 1978 – myšlena však byla zřejmě práce z roku 1983). Citace mají nejednotný formát (čárky před ročníky časopisů vs. tečky, rok v závorce vs. bez závorky ...), místy nejsou citace řazeny podle abecedy (viz Seastedt et al. 1981).

- úvodní část obsahuje také několik překlepů, což při rozsahu 4 stran jistě bylo možné pohlídat. Překlep je dokonce i v Anotaci.

Uvedené připomínky jsou vesměs formálního charakteru a nijak nesnižují vědeckou kvalitu práce.

Celkové zhodnocení s uvedením, zda dizertační práce splňuje podmínky pro konání obhajoby

Autor v předložené práci jednoznačně dokázal, že je schopen tvůrčím způsobem zpracovat, erudovaně interpretovat a následně publikovat výsledky své vědecké práce v kvalitních vědeckých časopisech. Předložená doktorská dizertační práce odpovídá všem kladeným požadavkům a doporučuji ji k obhajobě. Autor dizertační práce Mgr. Foltan si zasluhuje vědecko-akademickou hodnost „philosophiae doctor“ a udělení titulu Ph.D.

V Ostravě 20. 3. 2010



RNDr. Petr Kočárek, Ph.D.
Katedra biologie a ekologie
Přírodovědecká fakulta Ostravské Univerzity v Ostravě
710 00 Ostrava 2

Examination of PhD thesis:

Facultative scavenging on invertebrate cadavers, by Pavel Foltan.

In this thesis, the student attempts to characterise the effect of scavenging of invertebrates using a combination of techniques including PCR, choice experiment in the laboratory and field experiments using detection by UV fluorescence. As such the student has not only demonstrated that he is capable of designing and carrying out controlled experiments, but has also produced valid and significant contributions to this field. I am therefore happy to report that this thesis meets all the requirements for the award of a PhD degree. It presents new and exciting results, which could potentially re-evaluate the way in which we quantify links in the trophic levels of ecosystems.

The following are my observations from the thesis. Some of these observations require that the candidate make changes to the document. Others are comments, which would be put forward to the candidate for a response in the event of an oral examination, which is regrettably not possible. I therefore suggest that the supervisor determine whether or not the candidate has sufficiently answered each comment.

1. I have detected several typographical and grammatical errors in the introduction that must be seen to before the degree is awarded.
2. Paper 2 proposes an evolutionary basis for the significantly different spatial distribution of slugs that were infected with nematodes and those that were not. I should like to know if the candidate has any idea what mechanisms could be involved in this potentially interesting slug-nematode interaction. How does the nematode parasite actually get the slug to burrow under ground, thereby avoiding predation?
3. For the evolution of such a slug-nematode interaction, one would expect a high degree of species specificity in infection. If the nematode could easily infect another slug species, there would be no reason for evolving such a mechanism specifically for *D. reticulatum*. Or has this mechanism of burrowing to avoid predator detection after death also been observed in other nematode infected slug species?
4. There is something slightly contradictory in the findings of papers 2 and 3. Both papers note that the removal of invertebrate cadavers in the field is extremely fast. Furthermore, paper 2 suggests the interesting mechanism of spatial manipulation by the nematodes to avoid predation. Yet, paper 3 shows through choice experiments that predators prefer non-nematode-infected slug cadavers. If this were indeed true, why would there be a need for the evolution of spatial manipulation (Paper 2), since the predators prefer not to eat infected slugs on the surface anyway?
5. My opinion is that one or the other (or most likely some combination of both) of these strategies prevents the predation of slugs until the nematode life cycle is complete.
6. However, I have trouble understanding the following statement (abstract, Paper 3): "As *P. hermaphrodita* cannot infect an insect host, we hypothesise the deterrent effect being and evolutionary adaptation of the nematode/bacteria complex rather than the

ability of the beetles to avoid potentially infective cadavers". This was a choice experiment in which the beetles chose significantly to avoid infected cadavers. The burden of choice is therefore on the insect, since the cadaver cannot move itself to avoid being chosen. The insect therefore must detect some kind of signal, olfactory or other, that prevents it from choosing the infected nematode. Why does it make this choice if there are no downstream consequences (in terms of fitness) in eating an infected nematode?

Monday

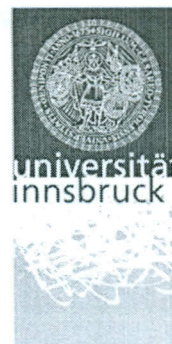
PD Dr. **Michael Traugott**

Institute of Ecology
University of Innsbruck

Technikerstrasse 25
6020 Innsbruck, Austria

Tel.: +43-512-507-5693, Fax: +43-512-507-2817

Email: Michael.Traugott@uibk.ac.at



To
Prof. Frantisek Sedlacek
Chairman of the Advisory committee
University of South Bohemia

20 March 2010

Dear Prof. Sedlacek,

Please find overleaf my review on the PhD-thesis of Mgr. Pavel Foltan. I hope that my report provides you with the information necessary to complete your assessment.

Kind regards,

A handwritten signature in blue ink, reading 'Michael Traugott', is positioned below the text 'Kind regards,'. The signature is written in a cursive style with a long horizontal stroke at the end.

Assessment of the PhD-thesis 'Facultative scavenging on invertebrate cadavers' by Pavel Foltan, submitted in 2009 to the University of South Bohemia

Within his PhD thesis Pavel Foltan examines the importance of carrion prey (here specifically slugs) for invertebrate generalist predators (the carabid *Pterostichus melanarius*) as well as slug defence mechanisms and carabid prey preferences. Moreover, work on nematode-induced behavioural changes in moribund slugs, which should reduce the risk of nematode-infected cadavers of getting consumed by surface-active carabid predators, and a technique to mark slugs with UV-fluorescent dyes are presented. All of this work has been published in international journals which are well chosen for to the topics of the different experiments. The acceptance of this work peer-reviewed journals demonstrates the scientific significance and novelty of this work. In addition to these five published manuscripts, the thesis contains an introductory chapter, describing the general topic of the thesis work and the putative importance of carrion prey as food source for (invertebrate) predators. Within this starting chapter Pavel Foltan also explains how the five papers are interrelated to each other. As the experimental work has already been published in peer-reviewed journals, I refrain from extensively examining the presented papers for their scientific merits. Instead, I am focussing in my assessment on the introductory chapter and the whole thematic package of this thesis work.

The importance of invertebrate carrion as food source for facultative scavengers surely has received little attention so far, although this topic is of great importance to ecologists who are interested, for example, in food webs, predator-prey dynamics, community ecology or pest control. Hence, this thesis clearly addresses an important topic. As Pavel Foltan explains in his introduction to the thesis, the lack of data on the significance of carrion food sources is mainly caused by the difficulties inherent to the identification and quantification of carrion-consumer feeding links in the field. Although the work presented mostly dwells on one specific predator-carrion/prey system (*P. melanarius* and slugs as carrion and prey), different approaches to the topic (e.g. carrion removal rates in the field, behavioural aspects of both predator and prey, methodological issues such as prey-DNA detection success of live and carrion prey in carabids) have been employed. These topics nicely complement each other and provide an excellent thematic package to the topic investigated. The methodology employed and the design of the experiments are adequate and include choice experiments (papers 2, 3, 5) as well as molecular and observational approaches to carrion consumption under field conditions (paper 1). The results gained by these investigations provided new scientific insights and will stimulate future work on this important research topic.

Although I am strongly favouring the work conducted in its general significance, I want to add a few critical comments on the introductory part. The introduction chapter in general seemed to be a bit hastily prepared as indicated by

several language deficiencies and typos (e.g. page 1: lines 12, 16, 19, first sentence of last paragraph). By the way, the word 'predated' which has been used several times in the introduction and also in paper 2 cannot be used to refer to 'predation' as it means 'backdate something' (*pre-date*). Moreover, the references in the reference list have been formatted inconsistently (e.g. ref. 1 and 12 are formatted differently to most of the other refs). Although these things are minor flaws, it would have been easy to avoid them and they somewhat 'spoil' the otherwise good overall impression I got from the other work presented in the manuscripts. Also, I disagree with some statements within the introductory chapter and the use of certain references: for example, on page 1/line 4 Calder et al. (2005) has been used as an example for the general importance of invertebrate scavenging. This study, however, does not present such data but merely presents findings on antibody prey protein detection and prey acceptance rates in beetle predators fed carrion and prey. I also doubt that the outcomes of the paper by Sheppard et al. (2005) indicate that secondary predation poses a significant source of error in molecular gut content analysis: the results presented in this article are quite similar to the ones reported in the paper by Harwood et al. (2001), which has been cited as an example where secondary predation has not been found to significantly affect molecularly derived predation rates. I also missed a discussion on which alternative approaches/strategies could be employed for estimating the proportion of scavenged prey in field studies. For example, Juen and Traugott (2005, 2007) discuss this topic with regard to PCR-based prey detection in invertebrate predators, however, no reference has been made to this work.

Despite these minor flaws, I feel that the work Pavel Foltan presented in his PhD-thesis qualifies him as a scientist who is able to generate scientific work of high quality. Hence, I have no reservation to recommend Pavel Foltan to be promoted to a holder of a PhD degree.

PD Dr. Michael Traugott
20/03/2010