

Posudek oponenta doktorské disertační práce

Práce Jana Robovského s názvem „Evoluce hrabošovitých hlodavců (Mammalia: Cricetidae): fylogenetický přístup“ má 216 stran.

Jan Robovský je zoologické veřejnosti znám jako pilný popularizátor, znalec velkých savců, pedagog, kompilátor datových matic a podporovatel svého školitele v úsilí prokázat všeobecnou užitečnost total evidence přístupu. Při zpracování disertace prokázal sdostatek píle a literárních znalostí, aby nebylo pochyb o úspěchu disertačního projektu. Jedna práce ze souboru již byla publikována v časopisu s IF a nepochybuji, že i další rukopisy najdou ochotné a souhlasící editory. Nicméně disproporce mezi délkou studia, širokým spektrem zájmů a rozhledu doktoranda a pomalým postupem publikační aktivity není příliš pochopitelný.

Celá disertační práce se odvíjí od článku v Zoologova Skripta, obsahem kterého je výsledků fylogenetických analýz hrabošovitých na základě tří datových matic, dvou založených na molekulárních a jedné založené na morfologických znacích. Tento článek je úctyhodný a je vhodným podkladem k obhajobě disertační práce. Další kapitoly (s výjimkou nepřiliš organicky navazující poslední) jsou pak navázáním a rozvinutím původního přístupu se všemi jeho omezeními.

Poznámky k dílčím kapitolám:

Krátký úvod je spíše jen přehledem jednotlivých kapitol respektive publikací či rukopisů článků.

Chapter 1. Výše zmíněná již práce publikovaná v kvalitním periodiku, kde prošla recenzním řízením. Pro disertaci a její celkové hodnocení je tento spis rozhodující a dle mínění oponenta i nejlepší.

Chapter 2 je pouhým přehledem metodických změn a datových dodatků pozdějších analýz ve srovnání s první publikací.

Chapter 3 je formálním přehledem chování vybraných morfologických znaků v provedených analýzách zahrnujících fosilní formy.

Chapter 4 obsahuje z pohledu oponenta zajímavé analýzy potravních strategií a jejich korelace s morfologickými znaky. Zařazení obsáhlých tabulek formálních korelací s jednotlivými znaky do textu se vymyká jakékoli soudnosti.

Chapter 5 popisuje formální vztahy mezi přítomností populačních cyklů a studovanými znaky.

Chapter 6 je publikovaná kapitola v knize pojednávající popularizačním způsobem bez důkazního materiálu o pleistocénních klimatických změnách a Sajano-Altajském refugiu.

Kritické poznámky recenzenta vyplývají z následujících problematických bodů v autorově přístupu:

- (1) Formalistní přístup k výsledkům vede k poměrně nepřehledné mase výstupů, která je pro čtenáře dosti nudná a fakticky málo rozlišuje mezi výsledky zajímavými, předem zřejmými a těmi, které jsou spíše jen statistickými artefakty. Diskusní a interpretační partie jsou k množství presentovaných primárních výstupů neúměrně stručné.
- (2) Významným problémem je sama povaha evoluce hrabošů s množstvím alopatických a rychlou radiací vzniklých druhů přítomných v korunových skupinách (*Microtus*, „*Pitymys*“, *Clethrionomys*). Tam je nejasné, zda lze vůbec důvodně předpokládat, dichotomickou evoluci a pokud ano zda takovou strukturu lze relevantně odhalit a proč, když mám říct jen málo.

- (3) Nedávná radiace korunových skupin pak vytváří ještě problém s vnitrodruhovou variabilitou a fenotypovou plasticitou znaků. Domnívám se, že u takto velkého souboru druhů a znaků nemohly být tyto faktory dostatečně zohledněny a výsledky jsou touto skutečností patrně poznamenány. Závěry o paralelismu a reversích znaků jsou nedostatečně podloženy. V mnoha případech by mohlo jít o persistenci homologického znaku v malé frekvenci.
- (4) Základní problém vidím právě v nakládání s morfologickými znaky. Množství použitých znaků je excesivní, metodou čím více tím lépe. Ovšem s výjimkou první práce (kde asi zapracoval tlak recenzentů) nejsou sloučeny ani opakovaně skórované seriálně homologické znaky. Domnívám se, že použité znaky by měly být takové, aby bylo lze alespoň rozumně předpokládat, že jsou na sobě nezávislé (myslím nikoli ve fylogenezi, ale ve fenotypu jedince). Proto by výběru znaků měla předcházet rozvaha kolik a jakých znaků lze použít. Opakované použití projevu téhož znaku v maticích vytváří zmatek a falešnou podporu protože stromy jsou konstruovány hlasováním nezávislých znaků. Zvláště v situaci, kdy kongruence mezi znaky je velmi chabá, je tato vada potenciálním zdrojem artefaktů.
- (5) Spearmanovy korelace mezi znaky neříkají u znaků s fylogenetickým pattern skoro nic a není tedy důvod je tabelárně dávat do výsledků. Kontrasty jsou lepší, ale poskytují informaci nesrovnatelnou s kvalitativními metodami rekonstrukce ancestrálních stavů resp. závislostí mezi změnami stavu znaků. Tedy není ani třeba se nad takovými rozpory příliš podívat.
- (6) Fylogenetická komponenta populačních cyklů je věcí pohledu a škálování. Byly popsány významné rozdíly v cyklování mezi populacemi téhož druhu. A na druhou stranu některé druhy a klady v přírodě necyklují vůbec. To jsou ale zcela různé věci. Soudím, že teorii cyklů bude zjištění o fylogenetické komponentě v rámci celé skupiny hrabošů jen pramálo užitečné neb se týká podmínek nutných (např. druh s nízkým reprodukčním potenciálem se kupodivu moc nepřemnožuje) nikoli však postačujících, které hledají ekologové.

Závěrem konstatuji, že i přes uvedené sporné body hodnocenou práci plně doporučuji k obhajobě. Je jistě relevantním výstupem doktorského studia. Příznačné ovšem je, že si doktorand při příležitosti obhajob minulých gradů nenechal od oponentů a diskutujících ani trochu poradit. V opačném případě by nebylo nutno tyto připomínky znovu opakovat. Ovšem, dobře vím, že „marnost jen marnost a marnost je všechno“.



Daniel Frynta

**Jan Robovský: Evoluce hrabošovitých hlodavců (Mammalia: Cricetidae):
fylogenetický přístup.**

Posuzovanou práci (216 str. včetně početných tabulí, kladogramů, seznamů literatury apod.) tvoří 18 str. úvodního textu, 6 věcných kapitol, představujících ucelená samostatná sdělení ve formě studií již publikovaných resp. v různém stadiu publikačního procesu, a 48 str. doplňujících materiálů (vesměs formálních definic jednotlivých polí vstupních matic a přehledu literárních zdrojů znakových informací). Klíčovým textem je kapitola 1 tvořená obsáhlou studií publikovanou v Zoologica Scripta, poskytující ucelenou analýzu problematiky a představující základní referenční rámec předloženého spisu. Kapitoly 3, 4 a 5 předkládají výsledky obsáhlých navazujících analýz soustředěných na dílčí specifická témata: posici vybraných fosilních taxonů a evoluci morfologických znaků (kap. 3), fylogenetický význam úprav skloviny a fylogenesi potravních a stanovištních nároků (kap. 4) resp. evoluční historii populačních cyklů (kap. 5). Metodické pozadí provedených analýz (resp. metodologické extenze kap. 3-5 vůči vstupní studii) ilustruje vedle přílohy doplňujících materiálů kratičká kapitola 2, poskytující rovněž komentáře k nové verzi konsensuálních kladogramů zohledňujících rozšíření příslušných znakových a taxonových souborů. Uvedenému rozvrhu se poněkud vymyká kap. 6, tvořená publikovanou studií o savčích společenstvech tundrového a stepního biomu a jejich přežívání v oblasti Altaje. Pomineme-li toto sdělení, lze konstatovat, že konceptuální rozvrh spisu robustně vymezuje mimořádně důsledná aplikace formálně dokonale zvládnutých postupů fylogenetické analýzy a rozvinutí technik totální evidence, jako potenciálního nástroje k analýze fylogenetického významu různých znakových systémů. Výsledky provedených analýz jsou presentovány formou rigorosních tabelárních přehledů provázených telegrafickým komentářem, omezujícím se v duchu přísné objektivnosti na výčty netriviálních momentů příslušných výstupů a jejich odlišnosti od tradičních literárních představ. Seznam literatury v příloze (presentovaný zejm. jako zdroj znakových informací) zahrnuje 330 položek, další reference jsou v jednotlivých dílčích kapitolách.

Co do rozsahu provedených sledování, množství zahrnutých taxonů (153 recentních + 34 fosilních spp.) a znaků (476 nemolekulárních znaků – MOR, 291 DNA sekvencí) a úrovně jejich formalisace je posuzovaný spis skutečně monumentálním dílem. Více než zřetelně poskytuje přesvědčivý doklad autorových mimořádných schopností, znalostí, péle a důslednosti. Jako aplikace vysoce formalisovaných nástrojů objektivní analýzy na velmi náročné a komplexní téma je posuzovaný spis metodologicky a myšlenkově vzácně konsistentní. Ve všech těchto ohledech velmi výrazně přesahuje požadavky, kladené na doktorské disertační práce, jeho přijetí a udělení příslušného titulu tedy zcela jednoznačně doporučuji.



Prof. Dr. Ivan Horáček CSc.,
oponent

Uvedeným konstatováním byl můj úkol recensenta fakticky naplněn, mimo jeho rámec nemohu se, nicméně, zdržet několika víceméně osobních poznámek. Ty se odvíjejí od

skutečnosti, že řízením osudu jsem byl oponentem i většiny předchozích verzí diskutovaného projektu (včetně Robovského bakalářské a magisterské práce), vůči nimž jsem vznesl nejednu připomínku a celé baterie dobře míněných otcovských rad. S poněkud ambivaletními pocity musím konstatovat, že autor všechny mé rady, tak jak byly předloženy, se vzácnou důsledností ignoroval – což bezpochyby dobře ilustruje robustnost a konsistenci autorova myšlenkového rozvrhu t.j. skutečnost, jež v dnešní době všeobecného oportunistu a konjunkturalistického kolotání intelektuálních aktivit zasluhuje zvláštního ocenění, vyvolává ovšem současně jistý pocit zbytečnosti. Nemalou část minule vyřčených připomínek bych v souvislosti s nyní posuzovanou prací mohl takřka doslova opakovat – a to, přesto, že posun a vylepšení - v kvalitativním i kvantitativním smyslu - od předchozích etap je skutečně radikální (pro zajímavost přikládám jako ilustraci posudek magisterské práce, bakalářský jsem již nedohledal).

Zásadním momentem, který mi vadí, je hlavní formální klad práce – její vrcholná vědeckost. Přesněji řečeno dětinská sveřepost, s níž autor sleduje fantom objektivitu, který zdá se plně vymezuje jeho zájem o hraboší problematiku – o dotyčná zvířátka samotná a jejich reálnou minulost tu očividně zas tak moc nejde. Svou posici oddaného ctitele (fylogenetické) Metody zde Robovský rozšiřuje do role jejího důsledného a přísného vykonavatele. U výzkumníka jako Robovský, který bezpochyby představuje jednoho z nejvýraznějších zoologů své generace, mne tato skutečnost mrzí obzvláště - přinejmenším proto, že interpretační horizonty, k nimž se v daných souvislostech vztahuje, jsou až příliš shodné s technickými omezeními metody a jsou zjevně hluboko pod úrovní autorových faktických dispozic.

Nebudu se pokoušet o podrobnější zdůvodňování a vyjmenovávání dílčích argumentů pro tento závěr – ostatně, nehodlám jej vydávat za objektivní konstatování a nebudu se bránit vysvětlení (bude-li jej kdo potřebovat), že jde o inkonsistentní výlev senilního nepřítel moderních věd, neschopného smířit se s představou významové stejnocenosti znaků a pochybujícího o věcném opodstatnění excesivního rozšiřování znakového a taxonového spektra a heuristickém potenciálu totální evidence a kumulativních postupů typu supertree. Věřím, že pro podobné postupy existují třeba nějaká robustní zdůvodnění - pohřichu, jako o spoustě jiných věcí, povědomost o nich nemám a necítím se tak oprávněn kritizovat ani autorovy postupy, které z nich vyplývají: důslednou metodickou resignaci na možnost rozdílného fylogenetického významu znaků, absenci vážení znaků (s výjimkou kap. 1) a analýz variačních komponent fenotypu a znakové kongruence. Nebudu ani zvědavě zkoumat postupy, jimiž autor vymezoval jednotlivé OTU a zohledňoval míru neúplnosti jejich znakové reprezentace. Očekával bych sice, že podobné informace budou v práci systematicky uváděny včetně rozborů konkrétních důsledků pro výsledné obrazy a alternativních výstupů parciálních analýz korigovaných ad hoc redukcí znakového resp. taxonového souboru (tento přístup byl pohřichu omezen na formální redukci Matice I / II pp. 177-199), chápu nicméně, že na podobné kroky vzhledem k rozsahu prováděných šetření, nedošlo resp. takovéto detaily byly vypuštěny (ostatně: nevylučuji, že podobné informace jsem – možná díky telegrafickému stylu práce a obtížné sledovatelnosti textu – přehlédl: s výjimkou základního spisu v kap.1, kde podobné explicitní uvedení těchto informací byly možná vyžadováno i přísnými nezávislými peer reviewery). Ani v otázkách typu jak asi byly skorovány např. ekologické resp. behaviorální znaky 279-296, nebo znaky, které jsou ontogeneticky proměnlivé (např. přítomnost odvozených typů skloviny, *Mimomys-Kante*, *insula apod.*) resp. znaky, jejichž vnitropopulační variabilita u některých taxonů, pokrývá více tříd užitého kategoriálního vymezení (např. některé tvarové charakteristiky molárů) se nebudu nijak vrtat. A to přesto, že místy jsem byl poněkud zaražen, jak snadno jsou očividné nedostatky resp. nekompatibility v tomto směru přehlíženy a vysvětlující síla příslušných proměnných skze jejich nekongruenci s topologií kladogramu znevažována apodiktickými tezemi hraničícími s demagogií (srv. str. 144-145). Neodpustím si nicméně alespoň pár letmých poznámek k využití fosilních taxonů, přinejmenším proto, že podobné vyjádření se, počítám, ode mne očekává. Prvním momentem je dosti nejasný výběr taxonů – je produktem nějakého znáhodňovacího postupu? Jakého? Proč by jinak chyběly velmi podrobně dokumentované taxony pokladané za vůdčí fosilie příslušných horizontů: např. *Mimomys pusillus*, *Mimomys polonicus*, *pliocenicus*, *savini*, *Mimomys pitymyoides*, *Borsodia* spp., *Microtus hintoni* apod.

příp. formy s nerozřešenými vztahy, kde fylogenetická analýza by skutečně mohla poskytnout zajímavé alternativy (např. *Ischymomys*, *Afganomys*, *Microtus nivaloides*, *M.ratticepoides*, *M.coronensis*)?

Autor píše o četných paralelismech a inverších morfologické evoluce (v 57 znacích!). Bohužel, jediný bezpečně prokázaný doklad inverse fylogenetické morfokliny (kromě příležitostných obskurností v topologii stromu, jimž z dále uvedených důvodů se zdráhám přikládat přílišný význam) jsem pohříchu v práci nenašel. Naopak, jeden z mála případů, který takovému nároku splňuje – Ellobiini při akceptování posice naznačované nukleární DNA (srv. Abramson et al. 2009) – Robovský smete ze zřetele větou, že totální evidence tomu nenasvědčuje (Str. 71). Tomuto kroku tedy opravdu nepříliš rozumím a zajímalo by mne jak si autor představuje, že bude paralelismy a inverse prokazovat, když i v tomto případě, kde vzájemná korelovanost dentálních znaků typicky odpovídajících adaptivním přestavbám dentice u fosoriálních hlodavců (která pochopitelně statisticky nasvědčuje spíše podobnosti *Ellobius* – *Prometheomys* než vztahu *Ellobius*-*Microtus*) je více než zřetelná a presumci outplesiomorfni konstituce zjevně neodpovídá, ostentativně – v duchu všeobecné stejnocennosti znaků – chápe redundantní aparát morfologických znaků jako relevantní protiváhu vůči výpovědi robustních molekulárních dat. Nehledě k tomu, že pliocenní a staropleistocenní formy *Ellobius* (např. *E.primigenius* Savinov, 1974, *E.lakhutensis* Zazhigin, *E.tarchankutensis*) vykazují zjevně výrazně odvozenější stav M/1 či M3/ než druhy recentní.

Ostatně, překvapuje mne – to platí i v případě dalších témat – že autor alespoň cvičně nevyzkoušel standardní postup – t.j. mapování distribuce jednotlivých znaků na robustně podpořený molekulární strom. Nebylo by to užitečnější než složité vyvozování nepřímé informace z metodologicky nepřilíš transparentní totální evidence? Možná by vyšly i zajímavější závěry než neslaná nemastná tvrzení podpořená pouze konstatováním formální správnosti provedených analýz.

Zvláště záračející je, že s nevyřčeným odkazem k sylogismu formální objektivitě Robovský bez větších komentářů a korektur přechází zjevné obskurity tytu sesterské posice rodů *Ondatra* a *Arvicola* či velmi neortodoxní spojení jako *Mimomys tornensis* co sesterský taxon mexického *Microtus umbrosus*, nebo *Allophaiomys pliocaenicus* jako sesterský taxon všech moderních hrabošů (*Microtus*-*Lagurus*-*Lemniscus*-*Clethrionomys*-*Alticola* -*Lemmus* etc.). Velmi by mne zajímalo co autor pokládá za *Mimomys tornensis*, a co za *Allophaiomys pliocaenicus* a jak nahlíží sám pro sebe (bez ohledu na povinnou úctu Metodě a jejím výdobytkům) relevanci svých zjištění ve světle fosilního záznamu uvedených taxonů.

Není jev popisovaný v předposledním odstavci na str. 72 (zkrácení stromu, zvýšení konsistenčního indexu po zahrnutí fosilií a indexových znaků, které u fosilií nejsou k dispozici) spíše ukázkovým dokladem metodického artefaktu než podpůrným argumentem pro techniky totální evidence? Nezaráží autora, že v daném případě se takřka všechny fosilní taxony objevují v polytomických clusterech v basální části stromu (str. 90)? Stručně řečeno: já jsem teda jen vobyčejnej slon, do škol jsem nechodil, řekl bych ale, že kladogram s takovým objemem basálních polytomii moc kvalitní není. Ale mohu se samosebou mýlit.

Posudek doktorské disertační práce Mgr. Jana Robovského
„Evoluce hrabošovitých hlodavců (Mammalia: Cricetidae): fylogenetický přístup

Posuzovaná doktorská disertace je složena z úvodu, šesti kapitol a přehledu materiálu v suplementu. Úvodní část je poměrně stručná a obsahuje 8 stran textu doplněných seznamem literatury a bibliografií autora. Obsahuje určité shrnutí hlavních východisek, metodických přístupů a závěrů celé práce. Stěžejní kapitoly disertace představují většinou původní vědecké práce, z nichž první byla publikována v impaktovaném časopise, druhá nabízí stručný přehled zpracovaného materiálu a použitých metod, další tři kapitoly jsou rukopisy, připravované k předložení do tisku, a poslední je publikovaným příspěvkem ve sborníku.

Již v úvodu posudku bych se měl zmínit, že jsem byl oponentem autorovy bakalářské a magisterské práce, které byly zaměřeny na víceméně stejné téma jako předložená doktorská disertace. Tato dlouhodobá recenzní činnost mi umožnila poměrně důkladně sledovat průběh autorovy vědecké práce a jeho myšlenkový i metodický vývoj. Podrobnější informace v tomto ohledu je možné nalézt v mých písemných posudcích datovaných 16. června 2002 a 15. května 2004. S ohledem na tuto monotematicnost kvalifikačních prací by mě zajímalo, jaké bylo původní zadání doktorské disertace Jana Robovského, které bylo projednáno v oborové radě.

Pravidelné posuzování autorových kvalifikačních prací mi umožňuje učinit jednoznačný závěr o originalitě jeho vědecké práce i o jednoznačném tvůrčím podílu na publikovaných nebo připravovaných pracích, které mají více autorů. Musím zvláště ocenit neobyčejnou zarputilost Jana Robovského, se kterou se potýkal s velice obtížným úkolem obhajoby užitečnosti morfologických znaků v studiu fylogeneze hrabošů. Nakonec se mu podařilo vytvořit velmi kvalitní a hodnotný výstup v podobě článku otištěného v *Zoologica Scripta* v roce 2008. Je ovšem zřetelné, že přesvědčivost fylogenetické hypotézy navržené v této práci je výrazně ovlivněna narůstající dostupností sekvenačních dat a jejich využitím, které výslednou topologii stromu nakonec zformovalo (strom není v zásadním rozporu s fylogenií odvozenou v různých molekulárních studiích).

Tento hlavní výstup je využit také ve třech následujících pracích, které hodnotí distribuci různých nemolekulárních znaků ve větvích navrženého fylogenetického stromu. To je jistě atraktivní tematika, které vede k zajímavým výsledkům a věřím, že posléze také k hodnotným publikacím. Obávám se ovšem, že rukopisy vložené do disertace ještě nejsou v této podobě zcela zralé k odeslání do tisku, především pro značný obsah faktologických údajů, který asi nebude pro většinu časopisů dobře stravitelný.

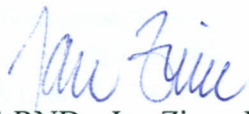
Poslední kapitola disertace, věnovaná úvahám o tundře, klimatické změně a savcích, téměř nijak s předcházejícími částmi nesouvisí. To je patrně také příčinou toho, že tato esej je taktně zamlčena v anotaci uvedené na začátku disertace. Domnívám se proto, že autor by býval udělal lépe, kdyby tuto publikaci do spisu vůbec nezařazoval.

V celé disertaci mě poněkud překvapuje, že v jednotlivých předložených pracích téměř nelze najít informace o tom, jaká primární data autor získal vlastním výzkumem. Výjimkou je pouze údaj o vyšetření zubní formule u tří jedinců *Alticola strelzovi* a dvou jedinců *Lasiopodomys brandti* (chapter 4, s. 100) a dále soupis analyzovaných jedinců v suplementu (s. 176-177), ze kterého však není zřejmé, co vlastně bylo prostudováno. Tuto okolnost

pokládám za neobvyklou, nikoliv však apriorně odsouzeníhodnou. Bylo by možná užitečné, kdyby se uchazeč k této otázce při obhajobě vyjádřil.

Závěrem mohu vyslovit přesvědčení, že disertant je nesporně ohromně talentovaným a pracovitým zoologem s širokým rozhledem a tyto schopnosti jednoznačně dokládá v předložené doktorské práci. Disertace nepochybně splňuje všechny zákonné i podzákonné požadavky a s klidným svědomím ji mohu doporučit k obhajobě jako kvalitní podklad pro řízení. Zároveň však musím přiznat, že ani na třetí pokus se kolegovi Robovskému nepodařilo přesvědčit mě o zásadní důležitosti morfologických znaků v moderním studiu fylogeneze. Spíše soudím, že morfologie si v tomto ohledu již dávno svoji historickou úlohu odbyla a nyní má zajímavost hlavně to, jak jsou morfologické znaky konvergentně rozmístěny na robustním stromu odvozeném molekulovou cestou. To je však záležitost vědecké disputace, jejíž průběh a výsledek nijak neovlivňují mé kladné hodnocení disertace.

V Brně 31. května 2011


prof. RNDr. Jan Zima, DrSc.