

Posudek disertační práce

Název: Jak ťuhýk obecný (*Lanius collurio*) rozpoznává nepřátele

Autor disertace: Michal Němec

Úvod disertace je čtivý a velmi dobře uvádí do problematiky o obranném chování hnízdících ptáků. U všech prací je přehledně zpracovaná úvodní část a také dobře propracována argumentace v diskuzích. Modelovým výzkumným druhem je ťuhýk obecný. Oceňuji přehled v daném oboru a kvalitní práci s literaturou. Většina mých připomínek se týká spíše metodických sekcí jednotlivých prací.

s. 8: Autor uvádí, že je obtížné dokázat, zda obránce vnímá hnízdního parazita jinak než predátora. Cituje zde práce, které všechny naznačují, že obránci nerozeznávají hnízdního parazita od predátora. Nicméně rákosníci obecní (Welbergen a Davies Anim Behav 2008) a r. velcí (Trnka a Grim Front Zool 2013) kukačku jako parazita rozeznávají (viz také reference v Trnka et al. Plos One 2012). Tyto studie autor diskutuje až později na s. 17-18 v souvislosti s rozlišováním hrozby podle klíčových znaků.

s. 10: Nevím, jestli dobře rozumím termínu heterokonspecifický. Je to obvyklý termín? Myslí se tím heterospecifický, tedy mezidruhový?

s. 38: Byli jednotliví ťuhýci označení? Pokud nikoli, jaká byla šance testování stejného jedince na různých hnízdech? Jaká byla šance, že stejný samec brání více testovaných hnízd?

s. 39: Proč je v GLMM modelu použit logit link k normálnímu rozdělení namísto klasického identity linku? GLMM s takovou kombinací (normální rozdělení s logit linkem) by ani nemělo jít spočítat. Pokud byla nakonec odpověď modelovaná opravdu jako normální, je důležité zkontrolovat, zda mají reziduály modelu normální rozdělení (viz např. sekce Statistical analyses v Trnka et al. PloS ONE 2012).

Poznámka - mobbing frequency je definován jako počet mobbingů na atrapu. Taková závislá proměnná implikuje raději použití Poissonovské nebo ještě lépe (a nezbytné při overdispersi) negativně binomiální distribuci. Použití normálního rozdělení nicméně bývá běžně akceptováno, pokud jsou reziduály modelu v pořádku. To stejné platí pro další práci na s. 58.

s. 39: Straka a holub nebyli v modelu zahrnuti, kvůli "unbalanced design". Takové zdůvodnění mi nezní přesvědčivě, protože o GLM(M) je známo, že se s tímto problémem "nevyváženosti" umí efektivně vyrovnat. Umím si ale představit, že binomiální model autorům nekonvergoval pro nízký počet stupňů volnosti, protože velikost vzorku nedostačuje.

Pozn.: Pokud toto byl problém, pak by mohlo pomoci přepočítání modelu se zahrnutím všech atrap v balíku lme4 s použitím argumentu nAGQ > 1.

s. 40: "As the analysis output did not provide general effects of particular categorical explanatory variables with more than two values on the variability of

tested data, these effects were assessed according to pair-wise comparisons of these variables."

V softwaru R je možné spočítat post-hoc srovnávací testy z GLMM výstupů pro kategorické proměnné o více než dvou úrovních (a to i v době psaní tohoto článku před několika lety). Např. funkce "glht" z balíku "multcomp" umí počítat post hoc testy pro nejnámější balíky glmer, glmmadmb, glmmPQL, apod.

s. 40: Ve výsledcích u mobbing frequency i mobbing hazardousness se DF pro prediktory "age of nestling" a "dummy" velmi liší, 16 vs 156, jde u hodnoty 16 o překlep?

s. 57: Nehrozilo, že 12–13 denní mláděta při pokusu vyskočí z hnízda (na s. 75 se uvádí až 14 denní)?

s. 57: Hodinový interval mezi experimenty se začal počítat od konce předešlého experimentu?

s. 59: Byla vzdálenost mezi bidýlky měřena přesně (na metry?) nebo odhadovaná ze záznamu? Pokud ze záznamu, nakolik je takový odhad přesný?

s. 59: Proč v druhém modelu nebyly také použity prediktory "the date in the season" a "the age of nestlings" stejně jako v prvním modelu?

s. 70(–88): Před submitací manuskriptu doporučuji nechat anglický text překontrolovat a opravit, ideálně rodilým mluvčím.

s. 70: Ťuhýci rozeznávají predátory podle lokálních znaků, nikoli globálních. Možná by čtenář (např. laik jako já) uvítal v textu upřesnění, co se v této studii myslí globálními a lokálními znaky? Z pár prací, které jsem kdysi četl, jsem totiž nabyt dojmu, že lokálními znaky se rozumí přítomnost znaků bez ohledu na jejich pozici, zatímco globální znak představuje pozice a relativní poloha znaků. Jakým znakem je zbarvení peří?

s. 74: (viz také už komentář ke s. 38) Byli ťuhýci kroužkovaní barevnými kroužky? Pokud nikoli, jaká je šance opakovaného testování stejného jedince napříč jednotlivými roky? Jak výrazná je fidelita u ťuhýků?

s. 75: Užívání plyšových atrap je velmi zajímavé řešení. Je výroba takových plyšových atrap náročná? Jaká je jejich odolnost? Mohl by autor uvést výhody a nevýhody užívání těchto atrap podle vlastní zkušenosti? Má plyšová atrapa potenciál plnohodnotně nahradit skutečnou vycpaninu?

s. 76: Opět i zde je nutné ověřit, nakolik úspěšná byla log transformace odpovědi a to pomocí kontroly reziduálů modelu. Ty musí vykazovat parametry normálního rozdělení. Pokud to splněno není, použije se Poissonovské nebo ideálně negativně binomiální rozdělení (protože jde o počty útoků měla by se taková rozdělení použít přednostně, viz poznámka ke s. 39).

s. 76: Jako důvod pro užití "pair identity" jako náhodného efektu v modelech se uvádí silná korelace v útočení mezi samcem a samicí ve stejném hnízdě. Dalším ještě zásadnějším důvodem pro nutnost užití tohoto náhodného efektu je opakované testování stejného jedince (konkrétní testovaný pár nebo jedinec může být prostě ke všem prezentovaným atrapám konzistentně agresivnější než je průměr nebo naopak). Opakovaným testováním hnízda dochází k pseudoreplikaci, a proto je zahrnutí náhodného efektu "hnízdo" (= "pair identity") zcela nezbytné, i kdyby nebyla detekována korelace mezi pohlavími.

Možná stojí za úvahu statisticky ošetřit opakované testování každého jedince, což by nejspíše šlo pomocí random slope modelu, kde náhodným efektem by bylo pohlaví "uhnížděné" v identitě hnízda (pohlaví by i nadále zůstalo mezi fixními prediktory). Nejsem si ale jistý, zda při daném množství testovaných hnízd bude model dobře konvergovat. Doporučuji to promyslet nebo aspoň vyzkoušet, pro mnoho recenzentů může být statisticky nedostatečně ošetřená pseudoreplikace problémem.

s. 76: Dnes se již stává standardem kontrola prokorelovanosti mezi prediktory. Účinným nástrojem je spočítání "variance inflation factor", který lze v softwaru R jednoduše spočítat. Dobře to popisuje i v disertaci citovaný Zuur (viz použití např. v Trnka a Grim Anim Behav 2014).

s. 77: Je nutné uvést, jakým způsobem byl získán finální model z globálního (viz např. citovaná práce Trnka et al. PloS ONE 2012, sekce Statistical analyses). Používá se například nějaká varianta od "stepwise model selection" nebo výběr podle kritérií AIC, BIC, Adjusted R², apod. Za vhodné se považuje také prezentovat odhady parametrů a jejich statistiku pro globální i finální modely nebo alespoň zkontrolovat, jestli se odhady parametrů nebo dokonce závěry mezi globálním a finálním modelem změnil. To stejné platí pro předešlé studie na s. 40 a 59.

s. 79: V Table 1 bych pro lepší představu o míře (ne)významnosti uvítal i prezentaci Z a p-hodnot pro statisticky nevýznamné kombinace. Ještě lepší informaci o míře a (ne)významnosti rozdílu by zprostředkovala prezentace effect sizes s konfidenčními intervaly.

s. 79: Popisek v Fig. 2, "vertical span of the box represents the non-outlier values", jak je přesně definována hranice, kde už je outlier?

s. 83–84: Odstavec věnovaný studii Curio 1975 je podle mého názoru zbytečně podrobný a dlouhý.

s. 98: "The experimenter then removed the cloth and started recording the birds' behaviour". Výzkumník se někde ukryl? V jaké vzdálenosti a jak zaznamenával reakci ůhýků (na kameru, pouhým sledováním)?

s. 100: Jen praktická otázka: plyšová atrapa se dá měřit spektrometrem stejně jednoduše jako atrapy s jinými povrchy nebo se používá nějaký "trik"?

s. 101: Korelace v reakci mezi pohlavími ve stejném hnízdě je: $r = 0.325$, $t = 3.89$, $df = 52$, $P \ll 0.001$. Tato konkrétní korelace je označena jako velmi silná, což není pravda (přestože se významně liší od nuly) a naopak jde spíše v behaviorálních vědách o slabou až středně silnou závislost (viz interpretace korelačních koeficientů v stat. člancích a knihách, např. Hinkle et al. 2003 Applied Statistics for the Behavioral Sciences, atd.). Velmi by pomohlo prezentování i konfidenčních intervalů, které se doporučují používat při hodnocení míry asociace. Dále, signifikance odlišnosti od nuly pro $r = 0.325$ při daném počtu stupňů volnosti ($df = 52$) by neměla být $\ll 0.001$ (to lze jednoduše ověřit v stat. softwarech - samozřejmě při dostatečně velkém vzorku bude významně odlišná od nuly i zanedbatelná korelace $r = 0.1$).

s. 101: Autoři odkazují na práci Tryjanowski a Goławski (2004) s tím, že použili podobný postup pro analýzu svých dat (modely s náhodnými efekty). Tuto práci jsem četl a její autoři zde nepoužívali statistické modely s náhodnými efekty. Také nevím, že by kontrolovali pro "pair identity" v nějakém z jimi použitých testů.

s. 103: Pokud je interakční člen v modelu významný, lze ostatní prediktory (např. "dummy type") interpretovat pouze tehdy, jsou-li vycentrované nebo standardizované (viz. např. Schielzeth Methods Ecol Evol 2010). Jinak jsou odhady parametrů (kromě interakčního členu) a jejich významnost více nebo méně zkreslené. V metodice se o centrování ani standardizaci dat autoři nezmiňují.

s. 105: "The latency to the first attack (trials with attack only) was not affected by any of the tested variables." Ale chybí zde jakákoli statistika (nebo odkaz na tabulku se statistikou).

Další dodatky:

s. 37: "...lays 3–7 eggs during 14 days" ... ťuhýci nemají ve zvyku klást jedno vejce denně jako ostatní pěvci? Anebo to mělo původně odkazovat na délku inkubační periody?

s. 39: Termín "hierarchical random factor" se používá výjimečně a jen u náhodných faktorů, kdy jeden je uhnízděný v druhém. Správné statistické označení jednoduchého náhodného efektu v angličtině je jednoduše "random effect".

s. 39: Zajímalo by mě, jestli může v míře agresivity rodičů nějakou roli hrát i velikost investice do snůšky (vyjádřeno počtem mláďat nebo vajec). Bohužel statistický model asi nemá dostatek stupňů volnosti.

s. 40: Hodnoty p ve výsledcích jsou na 4 desetinná místa (viz hned první věta výsledků) a některé na 2. Standardně používá na 2, pokud zrovna nejde o hraniční hodnotu kolem $\alpha = 0.05$, např. $p = 0.047$. Viz texty o prezentaci výsledků v knihách i na webu, např. na

<http://www.sportsci.org/jour/9901/wghstyle.html> (viz také komentář ke s. 60 a 77 níže)

s. 58: Nebylo by vhodnější modelovat prediktor "order of the dummy" jako ordinální nebo kategorickou (více konzervativní výsledky) namísto kontinuální?

s. 60: Ve výsledcích jsou hodnoty p a F opět na příliš mnoho desetinných míst (tři) než se běžně používá a považuje za dostatečné. Byl k tomu nějaký zvláštní důvod?

s. 71: "configural" namísto "configural"

s. 76: Místo "values" pro označení úrovní kategorického prediktoru se v angličtině používají raději jiné ekvivalenty, např. "levels".

s. 77: Hodnoty jako " $F_{1,329} = 0.718, p = 0.397$ " bohatě stačí na 2 desetinná místa.

s. 77: V " $F_{1,329} = 11.799, p < 0.001$ " chybí čárka.

s. 79: V Table 1 je hodnota u stuffed pigeon vs. raptor natural pro Z statistiku " < 0.001 ", je to opravdu správně?

s. 81: Namísto "we guess" bych použil raději "we suppose"

s. 82: Citace na konci věty jsou z nějakého důvodu rozdělené do dvou závorek "(Goethe 1937) (Krätzig 1940; Lorenz 1940 ex Tinbergen 1948)"

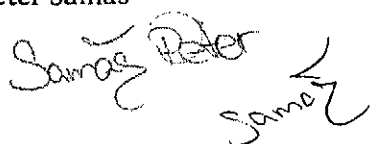
s. 86: "cuckoo" namísto "cockoo"

s. 88: poslední odstavec: "agree with (Schleidt et al. 2011) that suggest" opravit na "agree with Schleidt et al. (2011) that suggests"

Závěr: Autor disertace prokázal, že je schopen klást si originální vědecké otázky, nasbírat kvalitní data, interpretovat je a úspěšně zveřejnit v uznávaných vědeckých časopisech. Autor se výraznou měrou podílel na přípravě všech prací. Disertace splňuje formální i odborné požadavky, a proto ji plně doporučuji k obhajobě.

Ve Znojmě 9.4.2015

Peter Samaš



Oponentský posudok

na dizertačnú prácu RNDr. Michala Němca: **Jak ťuhýk obecný (*Lanius collurio*) rozpoznáva nepriateľé.**

Dizertačnú prácu tvorí súbor 3 publikovaných článkov a 1 pripravovaného rukopisu dizertanta monotematicky zameraných na antipredátorské správanie vtákov a ich kognitívne schopnosti. V 3 z nich je dizertant prvým, v jednej i korešpondujúcim autorom, a v jednej druhým autorom. Na všetkých týchto štúdiách sa sám i výraznou mierou podieľal, a to tak pri príprave dizajnu výskumu, v rámci terénnych prác, na analýze výsledkov ako i na samotnom písaní rukopisu. Práca je doplnená okrem úvodu a súhrnu 21 stranovým komentárom opierajúcim sa o 150 literárnych prameňov. Komentár je po obsahovej stránke rozdelený do niekoľkých kapitol zameraných na variabilitu a faktory ovplyvňujúce aktívnu obranu potomstva dospelými vtákmi, rozpoznávanie predátorov a na možnosti využitia rôznych typov modelov pri antipredátorských experimentoch. V jednotlivých kapitolách dizertant podáva základný prehľad súčasného stavu poznania danej problematiky a poznatky dopĺňa vlastnými publikovanými výsledkami. Prezentácia množstva príkladov poukazuje na jeho dobrú znalosť danej problematiky, hoci súčasne robí text menej prehľadným. Zameranie dizertačnej práce je vysoko aktuálne o čom svedčí i počet štúdií publikovaných v ostatných rokoch na túto tému (viď napr. práce vo WOS).

Odborná kvalita práce dizertanta je vyjadrená tiež kvalitou časopisov, v ktorých sú (alebo by mali byť) jednotlivé štúdie publikované. Z nich k najvýznamnejším patrí nesporne *Animal Cognition* (ale pozor, dizertant v práci uvádza mylne rok publikovania daného článku 2014, správne má byť 2015!). Keďže všetky publikované práce prešli prísnyim recenzným konaním (recenzentom jednej z nich som zhodou okolností bol i ja), po odbornej stránke k nim nemám vážnejšie výhrady a hlbšie diskusie ohľadom metodiky či interpretácie výsledkov sú už ďaleko nad rámec tohto hodnotenia. Otázky v jednotlivých prácach sú formulované jasne, metodika opísaná precízne a samotný experimentálny prístup priniesol i jednoznačné a dobre interpretovateľné výsledky. Tie významne dopĺňajú a prehľbujú naše poznatky týkajúce sa obranného správania vtákov a mechanizmov rozpoznávania predátorov.

K práci mám preto len niekoľko pripomienok a otázok:

1. Hoci dizertačná práca predstavuje súhrn samostatne publikovaných štúdií s jasne formulovanými cieľmi, v úvode mi chýba všeobecný cieľ práce, ktorý by obsahovo zjednocoval jednotlivé prezentované témy.
2. Podobne v práci nie sú explicitne formulované celkové závery týkajúce sa významu dosiahnutých výsledkov dizertanta a ich dopadu na ďalší vývoj daného vedného odboru. Môže ich (podobne ako hlavné ciele práce, viď bod 1) dizertant špecifikovať pri obhajobe?
3. Dizertant v práci uvádza viacero faktorov ovplyvňujúcich typ a intenzitu aktívnej obrany hniezda, medzi nimi i pohlavie a zmenu vedúcej úlohy rodičov pri obrane (*sex-role reversal*, str. 5). Intenzitu obrany u samcov do značnej miery môže však ovplyvniť i istota ich otcovstva

(*paternity*). Do akej miery mohol tento faktor ovplyvniť obranné správanie samcov študovaného druhu?

4. Na str. 8 poukazuje dizertant na obťažnosť dokázať, že obrancovia hniezd vnímajú hniezdných parazitov inak ako predátorov odvolávajú sa na štúdie, ktoré zistili, že mnohí hostitelia atakujú hniezdných parazitov rovnako intenzívne v období kladenia vajíčok ako i výchovy mláďat, kedy by hniezdny parazit už nemal pre potomstvo predstavovať tak vážnu hrozbu. Ako „kukučiarovi“ mi nedá odvolať sa na naše výsledky (Trnka & Prokop, 2012, Anim. Behav. 83: 263-268), ktoré naopak jasne dokazujú, že hostitelia (aspoň niektorí) vnímajú hrozbu zo strany hniezdných parazitov inak ako zo strany predátorov, čo sa prejavuje práve zmenou intenzity ich obranného správania v období výchovy mláďat.

5. K zaujímavým výsledkom dizertanta¹ patrí „pasívne“ správanie rodičov modelového druhu voči jednému z najvýznamnejších predátorov vtáčích hniezd – strake obyčajnej. Autori toto správanie vysvetľujú snahou rodičov neupozorňovať mobbingom straku na prítomnosť ich hniezda, pretože tá sa môže neskôr vrátiť a hniezdo vyplieniť za ich neprítomnosti. Niektoré štúdie ale naznačujú, že reakcie voči predátorom môžu byť ovplyvnené aj samotným hniezdením predátora v blízkosti hniezda potenciálnej obeť (viď. napr. Rytkönen & Soppela, 1995, Condor, 97: 1074-1078, Trnka & Grim, 2014, J. Ethol., 32: 103-110). Keďže habitatové nároky strák a strakošov sú podobné a straky mohli hniezdiť v blízkom okolí testovaných vtákov, nemohol tiež tento faktor do určitej miery ovplyvniť ich obranné reakcie?

6. V poslednej pripravovanej štúdií dizertant testoval význam kľúčových znakov dravcov (zobák, pazúry, oko) a ich špecifického sfarbenia na sokolovi myšiarovi (poštoľka obecná). Naše najnovšie výsledky (Trnka et al., in press., Biol. J. Linn. Soc.) naznačujú, že významnú úlohu pri rozpoznávaní dravcov (konkrétne poštoľky od krahujca) môže zohrávať i farebný vzor (spotted – poštoľka vs. barred – krahujec) na spodnej strane tela. Nerozmýšľal dizertant v budúcnosti testovať aj tento znak?

Vyššie uvedené body sú skôr námetmi do diskusie a pre ďalšiu prácu doktoranda a v žiadnom prípade neznižujú odbornú ani formálnu úroveň jeho práce. Dizertant jasne preukázal schopnosť samostatne a tvorivo pracovať, dobre sa orientuje v literatúre, jasne a stručne formuluje myšlienky a interpretuje výsledky.

Dizertačnú prácu preto odporúčam prijať k obhajobe a po jej úspešnom obhájení udeliť doktorandovi v zmysle platnej legislatívy titul PhD.

v Trnave 17.4.2015



Prof. RNDr. Alfréd Trnka, PhD.

¹ chápe sa „dizertant a kolektív“, pretože všetky prezentované práce sú dielom viacerých autorov.