

Oponentský posudek disertační práce

Název: **Human population history and evolution of culture: A phylogenetic approach**

Autor: **Mgr. Pavel Duda**

Vedoucí práce: **prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.**

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 2017

Disertační práce Mgr. Pavla Dudy vychází ze čtyř studií, z nichž dvě byly publikovány v časopisech s IF. Zahrnuje 276 stran a její struktura sleduje logický postup – po obecné úvodní stati popisující fylogenetické aspekty genetické variability a vysvětlující cíle disertační práce následují čtyři kapitoly obsahující výše uvedené publikace, na nichž se kandidát autorsky podílel. Práci jsem si přečetl se zájmem, líbila se mi a považuji ji za jeden z docela zajímavých pokusů o netriviální skloubení biologických a kulturních dat. Úkolem oponenta je nicméně zaměřit se na sporné body, což učiním v následujících řádcích.

První kapitola je věnována použití tzv. „supertree metody“ (publikované rozumím-li tomu dobře již v 90. letech minulého století) na ohromné množství dat, resp. již publikované fylogenetické stromy a/nebo tzv. *admixture* ploty, které byly vypracovány na genetických a jazykových datech. Jedná se tedy vlastně o syntézu již vytvořených fylogenetických rekonstrukcí s cílem vytvořit jakýsi přehled celosvětové genetické fylogeneze a jejího vztahu k jazykové struktuře (tzv. genetické klasifikaci). Nedovedu si představit úsilí vynaložené k sestavení tak ohromné databáze – jednalo se o 973 populací publikovaných v 200 publikacích obsahujících 257 stromů a 44 plotů, byť k základním analýzám bylo použito „jen“ 182 populací. Je třeba připomenout, že fylogeneze se obvykle používá pro klasifikaci separátních druhů (taxonů), v případě člověka (tedy vnitrodruhově) obvykle pro uniparentálně děděné haplotypy především z důvodů fylogeografických; jako fylogeneze lidských populací se mi zdá její použití vzhledem k vysoké vnitrodruhové variabilitě a vysoké míře genového toku spíše problematické. Také se domnívám, že při použití již publikovaných výsledků, nebylo ani možné očekávat dosažení nějakých zásadně nových poznatků, takže autoři nakonec konstatují celkem známý fakt, že koevoluce mezi jazyky a geny prostě není moc výrazná; je ovšem otázkou jak by takové srovnání dopadlo při použití jiných klasifikačních metod lingvistiky. Problematické je dle mého názoru rovněž zahrnutí stromů založených na různých genetických systémech. Je známo, že např. mitochondriální DNA a nerekombinantní část Y chromozomu vykazují (v podstatě logicky ...) docela odlišnou populační historii (např. *Karmin et al. 2015. Genome Res 25(4):459-66*), takže mi přijde poněkud nepatřičné srovnávat jednu populaci charakterizovanou jedním lokusem s druhou populací popsanou lokusem jiným; podobné rozpory lze pravděpodobně očekávat i při použití různých autozomálních lokusů. Závěrem si neodpustím poznámku o chybě v původní práci – Fulbové (v angl. *Fulaní*) jazykově nepatří ke kúšitské větvi afroasijské rodiny, ale k atlantské větvi nigerokonžské rodiny.

Otázka: Je možné uvést, kolik použitých stromů/populací bylo původně založeno na mitochondriální DNA, kolik na Y chromozomové a kolik na dalších lokusech (HLA ... atd.)? A v případě mitochondriální DNA jaký podíl stromů/populací je založený na kompletních sekvencích a jaký na kontrolním úseku?

Druhá kapitola se věnuje problematice evoluce vybraných náboženských prvků na základě jejich výskytu u současných lovecko-sběračských společností v celosvětovém měřítku. Poněkud mě neseďí to, že náboženské proměnné jsou jednoduše nasazeny na geneticko-jazykovou fylogenezi, jako by ona měla nějak reflektovat vývoj náboženských systémů u tak etnicky, kulturně a geograficky izolovaných skupin. Je to dle mého názoru výrazně problematický bod této studie. Zajímavým poznatkem je nicméně to, že víra ve vyšší božskou bytost není nijak vázána na předchozí náboženské prvky, objevuje se do značné míry nezávisle. Je to dáno jakýmsi zjevením, jako je to v extrémní míře ukotveno v monoteistických náboženstvích, jejichž proroci a poslové měli díky sedentarizaci a vyšší společenské hierarchii i vyšší potenciál propagace své představy a nastolení nového morálního kodexu?

Otázka: Bylo by teoreticky možné, zacílit studii na menší region a zapojit do ní i společnosti zemědělské event. pastevecké? Jaké výsledky by se poté daly očekávat?

Třetí kapitola je přehledovým textem evolučně biologických studií populace afrických pygmejů. Přesto, že se jedná o text populárně naučný, autor by měl být v některých formulacích přesnější. Např. „*Genomy pygmejů Mbuti vykazují nejnižší podíl bantuských genů*“ jistě se nejedná o geny, ale o alely. Čtenář by tak mohl nabýt dojmu, že se některé lidské skupiny mezi sebou liší výskytem některých genů. Ty jsou ovšem i v rámci vyšších taxonomických kategorií stejné, lišíme se obvykle jen mutacemi regulačních oblastí. Rovněž používání termínu hobit pro člověka trpasličího vzrůstu z ostrova Flores mi nepřipadne vhodné, byť se to v literatuře objevuje. Důvody malého vzrůstu pygmejů jsou popsány celkem dostatečně, chybí mi ale nějaké celkové zhodnocení, jakýsi integrovaný model pygmejského fenotypu, který by mohl autor najít v jím citované publikaci *Perry et Dominy 2009; Trends in Ecology and Evolution 24(4):218-225*.

Otázka: Pišete: „*K introgresi bantuské Y-chromozomální DNA docházelo skrze nemanželské styky s pygmejskými ženami i skrze uzavírání legitimních smíšených sňatků*“. Jakým způsobem se mohly bantuské Y chromozomální haplotypy dostat do populace pygmejů v bantuské patrilokální společnosti?

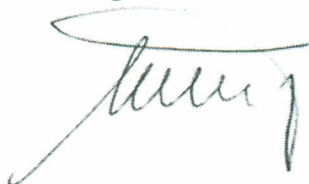
Čtvrtá kapitola je do tisku předaným rukopisem pojednávajícím o kulturní fylogenetice; stejně tak by ovšem mohla sloužit jako úvod celé dizertace. Autor se zde zamýšlí nad rozdíly a podobnostmi vertikálního a horizontálního přenosu (genetických a kulturních) znaků a snaží se ospravedlnit použití fylogenetických metod na převážně horizontálně přenášené kulturní znaky. Je možná sice pravda, že „*výška nebo barva očí nemají o nic vyšší dědivost*“

než jazyk nebo náboženství“ (chybí zde citace), ovšem netřeba zapomínat, že v Evropě adoptované dítě původem ze subsaharské Afriky pravděpodobně nebude na rozdíl od svých biologických sourozenců mluvit v dospělosti plynule jorubsky a uctívat Olodumareho, ale barvou kůže a oči se odlišovat bezesporu bude. Srovnání dědivosti kulturních a genetických znaků se bude s vyšší migrační aktivitou pravděpodobně dále komplikovat. Autor v textu dále uvádí, že byl na základě historické lingvistiky, kulturní fylogenetiky a populační genetiky vytvořen „ucelený“ obraz kolonizace Oceánie mluvčími austronéských jazyků, kteří pocházeli z Tchaj-wanu. Myslím, že tomu tak není minimálně v úrovni populační genetiky. Polynésané mají prokazatelně vyšší poměr Y chromozomů z Melanésie než z jihovýchodní Asie (včetně Tchaj-wanu) a naopak je to v úrovni mitochondriální DNA. Je zřejmé, že na variabilitě uniparentálních genetických systémů se zde podílely i kulturní jevy, konkrétně matriolokalita, např. *Kayser et al. 2008. Am J Hum Genet 82:194-8*. Těto kapitole mě také chybí jakýsi závěr či shrnutí.

Otázka: V textu uvádíte studii náboženství: „jejímiž autory jsou antropologové *Hervey Peoplesová a Frank Marlowe z Univerzity v Cambridgi*“. Z citace ovšem vyplývá, že se jedná o kapitolu 2. Mezi autory se tedy nepočítáte? Jaký byl vlastně váš autorský podíl?

Přes výše uvedené poznámky a komentáře, nemám k práci vážnější připomínky. Jedná se o kvalitní a ucelený spis, který je psán s vysokou erudicí a přehledem. Ocenil jsem v tomto ohledu také úvodní část, kde autor ukazuje, že se s problematikou důkladně seznámil. Pozitivně na mě rovněž působí jeho populárně naučná aktivita v časopise *Vesmír*. Mrzí mě snad jen absence sběru vzorků, vlastní laboratorní práce a generování nových dat. Použití zajímavých metod je tak omezeno jen na publikované studie nebo notoricky známé databáze, což omezuje potenciál objevit něco zásadně nového. Mgr. Pavel Duda nicméně přesvědčil o schopnostech své poznatky publikovat v časopisech s mezinárodním ohlasem, což je podmínkou předložení dizertace k obhajobě v oborové radě zoologie na Jihočeské univerzitě v Českých Budějovicích. Předloženou práci považuji za výrazný počín v bádání z oblasti kulturní fylogenetiky a jednoznačně ji **doporučuji k obhajobě**.

Doc. Mgr. Viktor Černý, Dr.



Laboratoř archeogenetiky
Archeologický ústav AVČR, Praha, v.v.i.

Posudek oponenta disertační práce

Autor disertační práce:	Mgr. Pavel Duda
Název disertační práce:	Human population history and evolution of culture: A phylogenetic approach
Pracoviště:	Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita
Oponent:	Mgr. Lukáš Friedl, Ph.D. Katedra antropologie, Fakulta filozofická, Západočeská univerzita

Předložená disertační práce Pavla Dudy se zabývá rekonstrukcí populační historie moderních lidí a na ni navazující evolucí kultur jednotlivých skupin. Kolega Duda používá fylogenetické metody široce rozšířené v biologii a aplikuje je na otázky spojené s šířením lidské kultury a jazykových systémů. Takovýto metodologický přístup je v antropologii stále relativně nový a tak i předložená práce je v jistém smyslu svěžím větrem v oboru. Přijde mi příznačné, že tato disertace nevznikla na antropologickém, ale zoologickém pracovišti. V každém případě jsem rád, že taková disertace v českém kontextu vznikla.

Samotná práce je vedle teoretického úvodu sestavena ze čtyřech publikací, jež Pavel Duda opublikoval nebo opublikuje v blízké budoucnosti. Zde musím rovnou napsat, že i přesto, že takový postup je běžný na přírodovědeckých fakultách, v případě práce Pavla Dudy si myslím, že klasická forma disertační práce (tj. ucelený text k jednomu tématu) by byla vhodnější. Pravděpodobně by totiž umožnila autorovi rozpracovat téma do té míry, aby opravdu svojí prací pokryl témata vycházející z názvu a jejích cílů, tak jak jsou definována na str. 15 a 16 v úvodu práce. Název práce, i její cíle, jsou podle mého názoru příliš ambiciózní (vizte druhý odstavec na straně 16). Ze čtyřech předložených textů prezentují pouze první dva výsledky původního výzkumu autora a tyto texty zdaleka nepokrývají ambice celé disertační práce. Abych byl konkrétní, vývoj lidské kultury (kultur) je jistě extrémně komplikované téma, leč předložené články se vztahují jen ke dvěma aspektům, jmenovitě k jazyku a náboženství (když pominu rekonstrukci populační historie jako hlavní téma kapitoly 1).

Tato zdánlivá kritika mě ale přivádí k hodnocení dalších, velice pozitivních aspektů práce Pavla Dudy. Z disertační práce je zřejmé, že autor zvládnul řadu klíčových dovedností ve vědě. Zmínit bych chtěl především velmi kvalitní rešerši literatury, zvládnutí poměrně komplikovaných metodologických postupů vyžadujících vysokou míru organizovanosti včetně práce se specifickým softwarem a výpočetními algoritmy, rozvíjení badatelské spolupráce jak na národním, tak mezinárodním poli a v neposlední řadě také schopnost publikovat výsledky své práce v kvalitních mezinárodních časopisech. Tyto aspekty samy o sobě jsou jednoznačným indikátorem badatelských kvalit Pavla Dudy, za které je hodno udělovat titul Ph.D.

Metodologickým postupům, které Pavel Duda v práci využívá rámcově rozumím, nicméně jsou natolik komplikované, že bez hlubšího vhledu do tvorby datasetů a jejich zpracování nejsem schopen plně ohodnotit validitu takových postupů (konstrukce supertrees jako metoda inference fylogeneze se mi zdá v pořádku). Z toho důvodu se omezím na komentáře a otázky, které budou směřovat primárně k teoretickým aspektům práce, případně k jednotlivostem hodných vysvětlení.

- 1) Ve své práci předpokládáte, že fylogenetická rekonstrukce lidské kultury v globálním měřítku možná je. Citujete celou řadu prací, které se zabývají fylogenezí buď jednotlivých kulturních atributů nebo i většími soubory znaků, ale to spíše na regionální úrovni. Nejsou ale lidské kultury natolik komplexní (tj. že oněch kulturních atributů je velké množství) a nefunguje horizontální přenos natolik často, aby tyto aspekty samy o sobě znemožňovaly globální rekonstrukci vývoje kultury?
- 2) V kapitole 2 (str. 262 článku) tvrdíte (se spoluautory), že vnímáte náboženství jako biokulturní adaptaci. Můžete rozvést v jakém smyslu by šlo náboženství vnímat jako biologickou adaptaci?
- 3) Taktéž v kapitole 2 (str. 275 článku) uvažujete, že raná náboženství mohla sloužit jako vyjednávací nástroj lidí při dlouhých migracích a osidlování jednotlivých regionů světa. S tím nemám problém souhlasit, nicméně to implikuje, že osidlování světa moderními lidmi nabývalo majoritně formy migrací. I v odborných textech se velmi často používá termín migrace pro celou řadu populačních procesů, které pravými migracemi vlastně nejsou. Ve vaší práci tento aspekt také nemáte příliš dobře uchopený. Podle mého názoru je třeba rozlišovat mezi migrací (relativně rychlý přesun skupiny lidí na delší vzdálenost, při kterém jsou překročena celá území bez jejich kolonizace) a šířením skrze relativně malé mezigenerační posuny, protože oba procesy zanechávají jinou stopu v biologické i kulturní variabilitě (diskrétní vs. klinální rozložení znaků). Napadl by vás nějaký příklad kulturního znaku, jehož variabilita v prostoru je odrazem migrace nebo mezigeneračního šíření?
- 4) Na straně 7 a poté v kapitole 4 tvrdíte, že jazyk je neutrální znak a že „...words should not have a fitness implications.“ Zatímco samotná slova, jako arbitrární zvuky asi opravdu adaptivní nejsou, o jazyku jako celku si to nemyslím. Být mluvčím konkrétního jazyka (nebo jazyků) může vcelku podstatně zvýšit či snížit fitness jedince skrze jeho možnost reprodukovat se či naopak nereprodukovat, případně kolik potomků bude mít a jak sami potomci budou fit. Napadl by vás nějaký příklad, kdy se jazyk promítá do fitness jedince?
- 5) V kapitole 3 o Pygmejích věnujete část textu nálezům *Homo floresiensis*, u kterých zmiňujete, že vzhledem k datování lokality (95-13 tis. let) přežíval tento druh na ostrově Flores ještě dlouho poté, co Indonésii osídlil moderní člověk. Nálezy *H. floresiensis* byly nicméně nedávno

předatovány (Sutikna et al., 2016) do starších období a tudíž ke styku s moderními lidmi nemuselo vůbec dojít.

- 6) V kapitole 3 na straně 89 píšete, že „je jisté, že drobná těla dokáží úspěšněji čelit krátkodobému nedostatku potravy,...“. Můžete toto tvrzení vysvětlit?

Závěrečné hodnocení:

Disertační práce Pavla Dudy je, dle mého názoru, prací kvalitní, splňující formální i obsahové požadavky kladené na takové práce. Autor prokázal zvládnutí většiny dovedností, které jsou očekávány od badatelů s doktorským titulem a proto nemohu jinak než **doporučit tuto práci k obhajobě.**

V Plzni, 12. dubna 2017



Mgr. Lukáš Friedl, Ph.D.