

Oponentský posudek na disertační práci Mgr. Veroniky Roubové s názvem: „Social grooming in Barbary macaques“

Předkládaná disertační práce sestává z: (1) teoretického úvodu do problematiky dotýkajícího se především různých funkčních aspektů vzájemné péče o srst u makaků magotů a hypotézách, které existenci tohoto fenoménu vysvětlují; (2) ze tří článků objasňujících: (a) zda je či není vzájemná péče o srst spojena specificky s výhodami při páření, (b) zda je či není vzájemná péče o srst spojena s alloparentální péčí, (c) které behaviorální parametry nejlépe vysvětlují distribuci vzájemné péče o srst; (3) dále ze závěru shrnujícího hlavní výsledky z výše uvedených prací. V apendixu je uveden odborný životopis autorky. Dle informací uvedených v přiloženém životopisu jsou dva z těchto článků (a, b) v podobě manuskriptů již zaslaných do prestižních časopisů *American Journal of Primatology* (a) a *Primates* (b). Třetí článek (c) byl již publikován v uznávaném mezinárodním časopise *Plos One* (Roubová, V., Konečná, M., Šmilauer, P., & Wallner, B. (2015). Whom to groom and for what? Patterns of grooming in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *PloS one*, 10(2), e0117298). Ve dvou případech je Veronika Roubová prvním autorem, jednou druhým a vždy se spolupodílela na psaní rukopisů a sběru původních dat v terénu, a jednou i na designování a statistickém zpracování celé studie, čehož si velmi cením. Podíl autorky na vzniklých manuskriptech byl tedy nemalý a je jasně vyjádřen u seznamu prací zařazených do disertačního spisu. Je však zarážející, že její autorský podíl a vklad do publikace byl největší na začátku u prvního článku a pak spíše klesal. U disertační práce bych očekávala spíše opačný trend.

Disertace zpracovává v primatologii klasické téma vzájemné péče o srst, tedy chování, které u sociálních druhů primátů přináší mnoho informací o vzájemných vztazích mezi členy skupiny a faktorech, které tyto vztahy ovlivňují. Přínos práce spočívá v tom, že se získané výsledky střídavě a dle mého názoru správně interpretují v novém kontextu, a to i tehdy, když nejsou plně v souladu s dosud publikovanými a převládajícími hypotézami na toto téma. Což se týká především prvních dvou manuskriptů. Dalším kladem, ale trochu i omezením celé práce, je vlastně její úzké vymezení. Práce je zaměřena na detailní behaviorální analýzu vzájemné péče o srst a dalších aspektů sociálního chování z jednoho velice bohatého a komplexního datasetu nasbíraného během terénních expedic v roce (2008 a 2009). To umožnilo komplexní data o chování makaků magotů rozdělit a publikovat je v podobě tří vzájemně provázaných prací, které analyzují různé parametry ovlivňující výměnu vzájemné péče o srst. Některé z těchto parametrů jsou typické pro samce, jiné zase pro samice. Přesto se práce, především díky interpretační stránce, neduplikují, ale spíše doplňují. Je jisté, že získat takto podrobná terénní data o chování jedné skupiny primátů není lehké, a taková

data jsou určitě cenná a je záslužné je beze zbytku vytěžit. Je ale otázkou, zda takový úkol není pro Ph.D. projekt příliš malý. To ~~je~~ však spíše souvisí s koncepcí postgraduálního studia na jednotlivých fakultách a nesnižuje úroveň jednotlivých prací. Chtěla bych se pouze zeptat, jak moc a v jakých aspektech se překrývá datový materiál pro manuskript III. (Roubová, Lhota, Wallner, Konečná: Time constraints rather than attraction to infants may explain the effect of maternal status on grooming among Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) females?) a pro již publikovanou práci Roubová et al. (2015)? Pokud překryv ve využívaném datovém souboru existuje, měl by být jasně deklarován v novém manuskriptu.

Nyní se vyjádřím k obsahové stránce, první článek (Not just payment for mating: patterns of grooming and sexual activity in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*)).

Na teoretickém úvodu je patrné, že autorka se ve spletnosti problematiky vzájemné péče v návaznosti na další prvky sociálního chování dobře orientuje. Vzájemná péče o srst, její různorodé funkce i vysvětlení selekčních tlaků, které mohou existenci tohoto chování u různých druhů primátů ovlivňovat, je podána komplexně a přehledně. Autorka se u jednotlivých témat vždy snaží o obecné shrnutí a vyzdvižení případných rozporů a otázek, které ještě čekají na objasnění. Závěrečná kapitola o makacích jako modelové skupině, o různých variantách sociálního uspořádání makaků vzhledem k míře despocie uvnitř skupiny i vysvětlení výhod ohledně výběru makaka magota jako modelového druhu pro výzkum vzájemné péče o srst se mi velice líbila. Proto jsem čekala, že práce bude končit v podobném duchu stanovením hlavních cílů projektu či vyzdvižením hlavních otázek, ale tato část disertace na konci teoretického úvodu chybí. To pak ztěžuje posuzovateli roli, protože není jasné, zda bylo vytčených cílů dosaženo nebo ne. Jinak se teoretický úvod i celý projekt jeví jako myšlenkově úzce provázaný. Za všeobecný přehled a velmi dobré zpracování odborné literatury ohledně problematiky vzájemné péče o srst a její důsledky pro individuální i sociální chování primátů velmi chválím. Pokud byste měla stanovit obecné cíle celého projektu dodatečně, jak by zněly? Které hlavní (obecné) otázky všechny vaše práce dohromady řeší?

Nyní k jednotlivým publikacím. **První práce** (Lhota, Roubová, Gregorová, Konečná: Not just payment for mating: patterns of grooming and sexual activity in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*)) se zabývá vzájemnou péčí o srst, a to zejména z pohledu výhod a nevýhod především pro samčí pohlaví. Páry samců a samic, které mají dlouhodobě kladné vztahy, se častěji páří a také si častěji vzájemně pečují o srst, nejedná se však o tvrdě obchodnický vztah něco za něco, ale spíše o model „přátel s výhodami“. Proměnná sexual activity rate je vlastně hlavním prediktivním faktorem ve všech modelech, ať už se data seskupují jakkoliv. Tato neotřelá interpretace je tedy postavena na velice kvalitních a komplexních behaviorálních datech o vzájemné péči o srst a o sociálním chování (včetně znalosti dominance) a na pečlivé statistické analýze dat. Oceňuji tento pohled a odklon od většinově přijímané hypotézy vzájemného výměnného obchodu: péče o srst vs.

výhoda při páření.

Otázka 1: Předpoklad, že efekt rozdílného dominantního postavení na míru vzájemné péče o srst by měl být nápadnější u samců, protože celou věc iniciují, mi není jasný. Naopak, lze argumentovat i tak, že samice by mohly získat na základě vlastního statutu a interakce s dominantnějším samcem více potenciálních výhod, více tolerance, ochrany, lepší geny. A tudíž by efekt vlivu dominance mohl být průkaznější u samic. Proč byl definován výše zmíněný předpoklad vlivu dominance na péči o srst, který bychom měli nacházet především v chování samců? Pokud je ve výsledcích někde pozitivní efekt pro jedno pohlaví, jsou to samice, v diskuzi to příliš nezmiňujete, považujete tento výsledek spíše za statistický artefakt?

Otázka 2: Během dvou sezon pozorování, koreloval mezi lety vámi určený dominantní index u samců (změnili 3 noví samci ve skupině dominanci podstatně či nikoliv) i u samic (byla pozice starších zvířat stabilní)?

Otázka 3: Ve vašem datasetu vycházejí modely pro celou sezonu i pro vybrané krátké úseky přibližně stejně. Jak byste podpořila vaši ideu (nějakým dalším experimentem, selekcí a přepočítáním dat), že záleží hlavně na dlouhodobých vztazích mezi samci a samicemi? Interpretace se mi jinak líbí, myslím, že je správná.

Formální připomínky: sub-adult (ne sub adult, str. 52, Study subjects); based on (ne based in, str. 49, první odstavec); v části věnované statistickému zpracování by mělo být napsáno, zda a jak jste ověřovali normalitu vysvětlovaných behaviorálních dat (jenom letným pohledem na rozpětí a průměry odhaduji, že moc normální nejsou, co reziduály, mají normální rozložení?); v diskuzi trochu pozor, co je diskuze vašich výsledků a co znovu interpretované výsledky jiných studií; někdy je citace práce až za dlouho a člověk podléhá dojmu, že diskutujete a zamýšlíte se nad vlastními výsledky.

Druhá práce (Roubová, Lhota, Wallner, Konečná: Time constraints rather than attraction to infants may explain the effect of maternal status on grooming among Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) females) řeší téma vzájemné péče o srst z docela jiného úhlu pohledu, tj. zda matky dostávají více či méně péče o srst výměnou za „půjčení mláděte“. Většina prací na podobné téma předpokládá, že samice bez mláděte vyměňují péči o srst za možnost „pochovat si“ mládě cizí. Jelikož je přístup k mláďatům cennou položkou, měly by se matky věnovat méně péči o druhé samice a také více péče o srst od nich výměnou získávat. V této reanalýze se sice ukázalo, že matky o srst ostatních dospělých samic pečují méně, ale ani více péče nedostávají. Líbí se mi interpretace autorů, kdy tvrdí, že za tímto vztahem je časové omezení/limit (péče o potomka), které matkám nedovoluje věnovat se podobným aktivitám, a v důsledku toho asi i méně péče o srst obdrží. I když striktní reciprocita zde také neplatí.

K této práci mám jen velmi obecný komentář, doporučovala bych trochu zeštíhlit diskuzi a na jejím konci zvýraznit, za kterou interpretací si nejvíce stojíte. Ale zase, styl a délka diskuze záleží i na zvyklostech příslušného časopisu. Dále mám jen několik doplňujících otázek: (1) Mohla byste prosím blíže osvětlit hypotézu časového omezení, které vysvětluje, proč se matkám dostává menší množství péče o srst? (2) V případě této práce byly použity různé statistické postupy, mohla by autorka osvětlit princip výpočtu reciprocity? (3) Jaký byl přibližně poměr matek a ne-matek (popřípadě interakcí mezi ne-matkami a těch mezi ne-matkami a matkami) v jednotlivých sezonách? Nemůže za nezájmem o výměnu (péče o srst za pochování mláďate) i fakt, že všechny (většina) dospělé samice mají ve stejnou dobu podobně stará mláďata a se sub-adulty se „obchodovat“ nevyplatí? (4) Jaký je podle vás hlavní zdroj sociálního stresu u makaků magotů vzhledem k jejich pohlaví v raně postnatálním období, v dospívání a v dospělosti?

Třetí prací zařazenou do spisu je publikace (Roubová, Konečná, Šmilauer, Wallner (2015): Whom to groom and to what? Patterns of grooming in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) Plos One 10(2): e 0117298). Práce vlastně také řeší, které parametry významně ovlivňují míru vzájemné péče o srst mezi samicemi. Míru vzájemné péče o srst mezi samicemi ovlivňují pozitivně přátelské, ale i nepřátelské vztahy, snaha pečovat o srst dominantnější samice a v některých parametrech i příbuzenství a již obdržená hodnota v předchozí interakci v podobě „péče o srst“ („grooming received“, reflektuje reciprocitu). Poslední z parametrů získává na důležitosti, pokud jsou hodnoceny jenom interakce mezi samicemi podobného ranku. Právě zvířata v dlouhodobém vztahu jsou nejvíce spolu a nejvíce spolu interagují v přátelských i méně přátelských interakcích. Tato interpretace je zase nová a nabízí jednoduché vysvětlení oproti jiným, tradičním hypotézám. V práci je také mnoho příloh, které osvětlují výpočet jednotlivých proměnných (jak byly vypočítány přátelské vztahy apod.), některé z nich by bylo pěkné mít i přímo v textu. Práce je komplexní a vlastně stejně jako první článek ukazuje důležitost dlouhodobých, ať už pozitivních, nebo negativních vztahů i mezi samicemi. Práce již prošla standardním recenzním řízením a není třeba ji zvlášť diskutovat.

Závěrem konstatuji, že výše uvedené komentáře a dotazy jsou příspěvkem do diskuze o podobě a nárocích na standardní Ph.D. práci a nesnižují kvalitu jednotlivých prací v rámci předložené disertace. Předložený spis splňuje obsahově a do jisté míry i formálně náležitosti vyžadované pro práce tohoto typu na PřF JČU, bohužel na spodní hranici tohoto limitu. Přes nesporné klady jednotlivých prací takto hodnotím hlavně díky tomu, že její podstatná část není dosud publikována. Což je ovšem škoda, protože zajímavost odeslaných rukopisů si pozornost a publikaci v odborném tisku určitě zaslouží. Nicméně, publikační proces není snadnou záležitostí a nemalé úsilí do celého publikačního procesu bude muset být ještě vynaloženo, aby tento vědecký

projekt skončil úspěšně. Na druhou stranu, všechny předložené práce jsou kvalitní, ať ty publikované, tak ty v podobě manuskriptů. Doporučuji proto tuto disertaci k obhajobě a udělení příslušného titulu ponechávám k posouzení příslušné odborné komise, která je lépe obeznámena s interními požadavky k udělení titulu Ph.D. na PřF JČU.

A handwritten signature in black ink, reading "Eva Landová". The script is cursive and fluid, with a long horizontal stroke at the end of the last name.

V Praze 1. 11. 2018

RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Oponentský posudek dizertační doktorské práce Veroniky Roubové

"Social grooming in Barbary macaques"

Marek Špinka

Jádro dizertační práce Veroniky Roubové tvoří tři vědecké články, z nichž jeden byl publikován v roce 2015 v časopise Plos ONE a další dva jsou předloženy ve formě rukopisů zaslaných do kvalitních primatologických časopisů American Journal of Primatology a Primates. Vzhledem ke kvalitě výsledků a celkové úrovni zaslaných rukopisů lze s vysokou pravděpodobností očekávat jejich úspěch v recenzním řízení a přijetí k publikaci. Ve dvou článcích je doktorandka uvedena jako první autor, ve třetím jako druhý autor. Rozsahem výsledků tedy dizertace naplňuje kritéria obvyklá na přírodovědeckých větvích českých univerzit, i když podíl výsledků již publikovaných či alespoň přijatých k publikaci je obvykle vyšší.

Soubor 3 článků je v dizertaci předznamenán zhruba pětadvacetistránkovým úvodem (Chapter I. General Introduction). Tento úvod se skládá ze 6 sekcí. Prvních 5 sekcí se zabývá různými stránkami čištění těla jako behaviorální kategorie (dále v tomto posudku používám „čištění“ jako předklad termínu grooming behaviour), a to v tomto pořadí: popis tohoto chování, jeho možné adaptivní funkce, hypotéza sociálního trhu jako nejvíce zkoumaná potenciální funkce, čištění jako konkrétní komodita v rámci sociálního trhu a výběr partnerů k čištění. Konečně šestá sekce úvodu velmi stručně popisuje makaka magota jako druh, zejména z aspektů důležitých pro tematické zaměření práce.

Tato úvodní část dizertace je vyváženě a přehledně zpracována, takže je snadné se v ní orientovat. Nejdůležitější současné znalosti o čištění jsou v ní výstižně popsány a podpořeny odkazy na původní studie od mnoho desetiletí starých seminálních teoretických článků až po velmi recentní empirické práce. Pozitivně hodnotím skutečnost, že každá sekce je uzavřena posledním odstavcem, který uvedená fakta a souvislosti výstižně shrnuje.

Pokud jde o vlastní soubor tří empirických studií, vážím si na něm těchto skutečností:

- studie navazují na velmi úspěšný výzkumný program Martiny Konečné, jedná se tedy o soustavný výzkum, jehož výsledky vcelku přinášejí vyšší vědeckou hodnotu, než by tomu bylo u stejně kvalitních izolovaných empirických studií.
- všechny tři studie na sebe navzájem navazují a doplňují se ve zkoumaných otázkách. Čištění u zkoumané populace magotů analyzuje studie zaslaná do časopisu American Journal of Primatology (Chapter II) z hlediska vztahu čištění k sexuálními aktivitám, studie zaslaná do časopisu Primates (Chapter III) z hlediska vztahu čištění k mateřskému statutu a konečně studie publikovaná v Plos ONE (Chapter IV) z hlediska reciprocity, dominance a příbuznosti. Dohromady tak tento soubor prací poskytuje mnohorozměrné poznání o souvislostech čištění s dalšími vrstvami uspořádání tlupy magotů.
- výsledky jsou založeny na dostatečně rozsáhlém materiálu, který umožňuje na zkoumané otázky s dostatečnou jistotou odpovědět.
- články jsou přehledné a přímočaře směřují k zodpovězení stanovených otázek. U výsledků jsou většinou uvedeny velikosti efektů a 95% konfidenční limity namísto pouhých p hodnot, což čtenáři přináší důkladnější informaci o síle studovaných efektů.
- výsledky přinášejí cenné poznání, neboť přesvědčivě prokazují, že u studované populace nelze rozložení čištění v populaci vysvětlit nejčastěji proponovanými hypotézami odvozenými z myšlenky tzv. sociálního trhu.

Určitou slabinou dizertace je skutečnost, že v ní pro čtenáře není nijak zprostředkován přechod od obecného úvodu k následujícímu souboru třech empirických studií. Tyto dvě hlavní části dizertace stojí vedle sebe odděleně. Ačkoli návaznost je v řadě případů dosti patrná, přece by se slušelo otázky kladené ve vlastním výzkumu explicitně odvodit z úvodu.

Za druhý a závažnější nedostatek považuji fakt, že výsledky tří studií nejsou žádným způsobem v dizertaci propojeny, shrnuty či integrovány, například v podobě závěrečné celkové diskuse, byť si třeba jen kompaktní a stručné diskuse. To je velká škoda, protože výsledky na sebe dobře navazují a celková diskuse by proto měla značnou přidanou hodnotu. Chápu, že přetištění třech článků a jejich opatření obecným úvodem zřejmě naplňuje požadovaná formální kritéria na podobu dizertační práce, nicméně to bohužel zanechává dojem, že do sestavení dizertace bylo vloženo právě jen nutné minimum a o nic více.

K obhajobě si dovoluji položit několik otázek, a to nikoli jako výtky či vyjádření pochybností, nýbrž jako podněty k doufám zajímavé diskusi.

Otázky k obecnému úvodu:

1. K části 4.1 (Reciprocal grooming). V této sekci je diskutována možnost, že reciprocita v čištění může být omezena kognitivními limity daného druhu. Chybí mi zde zmínka a ohodnocení dvou dalších možných mechanismů různých četností vzájemného čištění, kterým jsou tzv. nepřímá reciprocita (indirect reciprocity) a zobecněná reciprocita (generalized reciprocity) {Majolo, 2012 #17497}. Jakou roli podle současných poznatků hrají či nehrají tyto mechanismy v čištění u primátů?

2. Sekce 4.3 je zaměřena na směnu čištění za příležitost k páření, soustředí se však na tuto otázku pouze u druhů s nemonogamním reprodukčním systémem. Byla tato otázka také zkoumána u monogamních druhů? Zde by se „neobchodovalo“ převážně s rozhodováním, s kým se pářit, ale například s rozhodováním, kdy či jak často se pářit, v čemž může být mezi pohlavími rozdíl i u monogamních druhů.

3. Sekce 4.4 V této sekci se zdůrazňuje, že čištění míří především vzhůru hierarchií a obchoduje se za komodity vlastněné výše postavenými jedinci. Stálo by však za to prodiskutovat také případy čištění dolů hierarchií, například u samců šimpanzů budujících koalici.

Otázky k Chapter II:

4. Str. 47 versus sekce 5.3 úvodu. V této studii se mluví o hodnotě (value) a výhodách (benefits) dlouhotrvajících vazeb, což považuji za správnou interpretaci výsledků. Tato možnost se mi zdá chybět v úvodní části a konkrétně její sekci 5.3. V té se mluví o kvalitě vztahů, ale nikoli o hodnotě vazeb. Jak se možnost trvalých hodnotných vazeb mezi konkrétními jedinci slučuje s myšlenkou „volné trhu s komoditami“? Volný trh „bez přívlastků“ by znamenal, že sjednám nejvýhodnější směnu podle okamžité situace. Naproti tomu trvalé vazby naopak zdůrazňují hodnoty konkrétního vztahu mezi určitými jedinci (i když by třeba jiní jedinci mohli poskytnout stejnou službu za srovnatelnou nebo i nižší cenu). Jak jsou tyto dva koncepty slučitelné? Můžou se doplňovat?

5. str. 58 a 59. Jak vysvětlíte, že v Table 3 nemá dominance na četnost čištění významný vliv, ale podle dalších výsledků (poslední odstavec na str. 59) dominance vliv má?

Otázky k Chapter III:

6. Str. 81: definice „přátelství“ na základě času stráveného „v kontaktu“. Co zde znamená „kontakt“? Počítá se do kontaktu také právě čištění? Pokud ano, jaký podíl času stráveného

v kontaktu je naplněn čištěním? Není pak z definice předem dáno, že „přátelé“ se budou víc čistit, protože přátelství je kvantifikováno (zčásti) čištěním?

7. str. 85 první věta Discussion. Zde se říká, že rozvržení čištění nelze „plně“ vysvětlit atraktivitou mláďat „vlastněných“ matkami. Není tomu ale podle zjištěných výsledků tak, že atraktivitou mláďat nelze rozvržení čištění VŮBEC vysvětlit? Vždyť v míře přijatého čištění nebyl mezi matkami a nematkami vůbec žádný rozdíl, a to by znamenalo, že vlastnění mláďat nehraje v zacílení čištění žádnou roli.

Otázky k Chapter IV:

8. Dají se výsledky studie interpretovat tak, že vztahy jedinci s podobným postavením v hierarchii mají z nějakého důvodu pro samice magotů vyššího hodnotu než jiné vztahy?

9. Pozitivní asociace mezi mírou agrese a mírou čištění v dyádě a její interpretace. Zde se ukazují limity observační metody a následné korelační analýzy dat. Z charakteru tohoto výzkumu přímo plyne, že není možné rozlišit, zda vyšší čištění v páru preventivně snižuje vzájemnou agresi (v tom případě by se měl objevit ve shodě s původní hypotézou negativní statistický vztah), nebo zda vyšší čištění je reakcí na preexistující vyšší úroveň agrese v páru (a proto se ukázal pozitivní statistický vztah) anebo zda je vztah mezi těmito veličinami dán tím, že na obě působí nějaký třetí faktor, třeba vzájemná blízkost. Dovedete si alespoň teoreticky představit uspořádání terénního či laboratorního pokusu, ve kterém by některá z těchto veličin bylo manipulována a tím zjištěn směr kauzálního vztahu? Byla někdy taková studie u primátů provedena?

10. Ještě k předchozí otázce.: dovedete si představit, že by to u samic magotů fungovalo tak, že „kamarádky se rády občas poperou“ a proto existuje pozitivní statistický vztah mezi čištěním a agresi? Domníváte se, že by agrese (v nějaké podobě či četnosti) mohla párový vztah posílit?

Závěrem konstatuji, že kvality předložené dizertační práce dokládají, že autorka dosáhla schopnosti samostatně vědecky pracovat. Dizertační práci proto doporučuji k obhájení.

V Říčanech 30. října 2018


doc. RNDr. Marek Špinka, CSc.