



Zurich, 9th September 2012

### **Report on PhD thesis by Ema Hrouzkova**

#### **'Vibrational communication of subterranean rodents'**

In recent years research interest on the complexity of social life in relation to the communicative complexity of animal species has increased substantially. However, so far only few empirical studies have been available to investigate this in phylogenetically closely related species, within e.g. the same family. Yet, such studies, where species share most likely similar ecological conditions but differ in their social structure will help to identify, how the social environment may influence the communication of animals. Ema Hrouzkova's thesis focused on different species of African mole-rats within the family *Bathyergidae*. This is in particular interesting because they all live underground and will likely show specific adaptations to the constraints imposed by this ecological environment. Furthermore, the family of *Bathyergidae* consists of many species that differ in their social structure and group size. They therefore offer an ideal opportunity to test the social complexity hypothesis on the evolution of the communication in relation to group structure under different ecological conditions than what is typically found in mammals.

Ema Hrouzkova investigated the vocal repertoire in several mole-rat species with different social structure, from a solitary living species to the social species with the biggest known vocal repertoire. She also investigated the seismic communication in more detail in one species. In her investigations, she analysed recordings of the different animals in typically captive groups in sometimes different set ups. The thesis begins with an introduction, in which Ema introduces aspects of communication in general, and then in particular on vocal and seismic communication, the focus of her PhD work on the different mole-rat species. She then briefly discusses Morton's motivational rules that may explain the variation of the acoustic structure of the calls, and how sociality may relate to the variation in vocal repertoire. Furthermore, she introduces the importance of seismic communication in mole-rats. She describes the natural history of the African mole-rats and also the genus *Tachyoryctes*. She summarises the results by presenting the abstracts of the five data chapters within her thesis and discusses them in a general discussion. Here, in particular she brings in a comparison of 5 different mole-rat species, by adding the results of two species that had already published, and shows that the solitary species have the smallest number of calls and in particular affiliative calls. However, within social species it does not relate to group size, but rather to the need of group coordination. The seismic signals in mole-rats show impressive variation from foot drumming chest beating, to head striking, with different functions from group coordination, warning signals, territorial advertisement to mating signals.

The thesis of Ema Hrouzkova consists of five data chapters, of which two have already been published, one has been accepted for publication and two are in preparation for submission. In the first chapter of the three already published studies a comparison of the vocal and seismic communication of the so far studied mole-rats in relation to their social structure is presented. The second chapter provides an extensive analysis of the vocal repertoire of the solitary species the silvery mole-rat. It shows that the variation in the





acoustic structure correlates with the predictions of Morton's motivational rules. Also, surprisingly, seismic signals seem not be used as communicative means in this species. In chapter three in contrast the vocal repertoire of the social giant mole-rat species with the highest number of different call types is presented, although they only live in groups up to 10, they show a bigger variety of vocal signals than the naked mole-rats living in groups up to 70. This clearly supports it is not only the number of group members, but more likely relates on the quality of social interactions within a species.

In chapter 4 the vocal repertoire of the social Mashona mole-rat (*Fukomys darling*) is presented. They found 11 vocalisation types and likely teeth grinding as a communicative signal. Vocalisations occur in the typical context of social interactions in friendly and aggressive context. Alarm calls were not observed. The vocal repertoire of this species appears to be typical for subterranean rodents, with a shift to low frequencies in their acoustic structure. This chapter is structured in the same way as the already published chapter. An important additional information would be to describe in more detail the context and over what duration the animals had been recorded. In comparisons of different species, populations or groups a difference may already occur due to the fact that they may not have been sampled over the same time, or may not have experienced the same context, challenges during this time period.

In chapter 5 the seismic communication in *Tachyoryctes* sp. is described. Animals within this genus produce seismic pulses by striking their heads against the ceiling of the tunnel. Thereby two types of signals, depending on their rate are distinguished and seem to relate to context, i.e. the slow signal seems to function as alert signal in response to disturbances, whereas the fast signal is likely a territorial advertisement. Also, individual differences appear to exist. This is a nice and simple experiment that has produced interesting results on the production side. It will be interesting to identify the response of the receivers to them. Why is it not possible to identify the species within the genus of *Tachyoryctes*?

In summary, I believe that Ema Hrouzkova's thesis constitutes a good dissertation with a very interesting topic. Three data chapters go along the same structure with describing the vocal repertoire of several different species. The last chapter includes a nice experimental set up to investigate the production of a seismic signal. Chapter one provides an interesting comparison of the vocalisations in mole-rat species in relation to their social structure. The thesis, therefore contributes important empirical evidence to the discussion on how social complexity affects the communicative complexity. Ema Hrouzkova has put together a professional synthesis of the subject and has already shown with her publications and presentations at international meetings that she is capable to also communicate her scientific achievements.

I recommend this thesis by Ema Hrouzkova to the faculty for acceptance without any reservation as fulfilling all the requirements for the Degree of a PhD.

Yours faithfully,

M. Manser

Prof. Marta Manser



## Oponentský posudek na disertační práci Mgr. Emy Hrouzkové

Předložená disertační práce Mgr. Emy Hrouzkové „Vibrational communication of subterranean rodents“ je tvořena komentovaným souborem publikací a rukopisů pro tisk z let 2007-2012. V jedné z již tří publikovaných prací figuruje jako první autor, ve druhé práci, představující kapitulu v knize, je třetím autorem a ve třetí práci, která je aktuálně v tisku je jako druhý autor. Další dva rukopisy jsou ve stadiu připravovaných rukopisů.

Autorkou studovaná komunikace podzemních hlodavců představuje atraktivní téma nejenom pro specialisty zaměřené na akustickou komunikaci jako takovou, ale i pro pochopení obecnějších evolučních mechanismů, proto prezentované téma má potenciál přilákat široké spektrum čtenářů. Navíc problematika seizmické komunikace představuje jeden z nejméně prostudovaných typů přenosu informací vůbec a skýtá tak pro výzkumníky velmi nadějnou oblast realizace. Práce je standardně členěna a citována, bez závažnějších formálních nedostatků.

Soubor výše jmenovaných prací je uveden komentářem v rozsahu 19 stran včetně seznamu literatury a je členěn do tří hlavních kapitol: Introduction, Results, General discussion. Celá práce je pak v rozsahu 132 stran. Úvodní kapitola se zabývá obecnější definicí komunikace a kategorizací signálů, vibrační komunikací, vnímáním vibrací, vokální a seizmickou komunikací, Mortonovým motivačním pravidlem, socialitou a komunikací a nakonec představením modelových zvířat: rypošů a hlodounů rodu *Tachyoryctes*.

Prezentovanou disertační práci doktorandka prokazuje znalost studované problematiky na požadované úrovni. K předložené práci mám následující připomínky:

Úvodní část spisu, obsahující definici komunikace, kategorizaci signálů atd. zahrnuje natolik notoricky známé a v každé učebnici opakované informace že zájem natěšeného čtenáře poněkud opadne hned na začátku. Přitom již první rukopis, a nejen on, prokazuje schopnost autorky zaujmout a dále gradovat čtenářovu pozornost již od prvních vět.

V úvodní části bych uvítal podstatně větší prostor pro seizmickou komunikaci, zvláště když se jí autorka sama také aktivně zabývá. Bližší přiblížení designu těchto signálů např. publikované spektrogramy, jakými parametry jsou kódovány informace, bližší behaviorální kontext apod. by rozšířil poměrně chabé znalosti o tomto typu komunikace u většiny čtenářské obce a navíc významně přispěl ke čtivosti spisu. V kapitole zabývající se „Mortonovým strukturálně-motivačním pravidlem“ by pro větší pochopení pomohly spektrogramy jak např. vypadá „harsh“ vs. „tonal“ signál. A podobně jako v předešlé připomínce, by vzhledem k tomu, že se touto problematikou autorka poměrně intenzívně zabývá i ve svých výzkumech, by komplexnější zpracování této kapitoly bylo přínosné.

Tři publikované práce prošly standardním recenzním řízením, ve dvou pracích autorka figurovala na druhém a třetím autorském pořadí, deklaruje participaci při vypracování a revizích manuskriptů, tím prokázala schopnost úspěšně absolvovat požadované publikační procedury. Přesto mám několik připomínek a otázek:

Popis hlasu „Teeth grinding“ (rukopis II.) uvádí frekvenční rozsah do 10.65 kHz přitom na příslušném spektrogramu lze vidět rozsah dosahující až k 15 kHz. Jakým způsobem byl měřen frekvenční rozsah? Podobnou nekonsistenci vidím v hodnotách uvedených v Tab. 1. (str. 45). Např. spektrogram „Squeals“ (Obr. 1c) ukazuje přesah frekvenčního rozsahu spektrogramu který je pravděpodobně 20 kHz (navíc chybí hodnoty na frekvenční ose). Přitom zmiňovaná tabulka uvádí „Main frequency range“ 1,42-7,15 kHz. Podobně se to týká i dolní hranice frekvenčního spektra, které u širokospektrých hlasů nejsou často distinktní ale plynule přecházejí do



nízkofrekvenčního hluku, např. u „Squeaks, Chirp, Hiss, Grunt“. Jakým způsobem byly tyto parametry měřeny, když tabulka ukazuje poměrně přesné hodnoty? Umožnilo frekvenční rozlišení spektrogramu daných parametrů takto přesná měření? Měření byla prováděna ze spektrogramu nebo z powerspektra? Nebo autorka zvyšovala frekvenční rozlišení spektrogramů pomocí snížení smplovací frekvence nahrávek? V metodice se totiž nedozvídám definici nebo způsob měření tohoto parametru.

Připomínka platí i pro podobné typy hlasů v rukopise III a IV. Uvedené hodnoty Maximální frekvence mechanických hlasů (skoro 22 kHz) v manuskriptu III. přesahují frekvenční rozsah použitého mikrofону (18 kHz). Někteří oponenti s tímto mívají poměrně problém.

V diskuzi III. rukopisu autorka zmiňuje výskyt nelineárních fenoménů u rypoše obřího. Více se o tomto zajímavém fenoménu nedozvídám. Přitom se evidentně vyskytuje i u rypoše stříbřitého (viz Obr. 1c, str. 49). Jaké typy nelinearit, jak často, v jakých kontextech a u kterých druhů je autorka pozorovala?

Zásadnější připomínku mám pro diskriminační analýzy v manuskriptech III., IV. a V. Použité diskriminační modely nezahrnují validaci, výsledky klasifikace pak mohou, a často i bývají nadhodnoceny. Problém spočívá v tom, že jednotlivé hlasy, které jsou klasifikovány, byly samy součástí diskriminačního modelu. Jednou z metod řešení tohoto problému je z části dat udělat diskriminační model a následně testovat klasifikaci na hlasech, které nebyly součástí tohoto modelu. Validačních procedur je více, v závislosti na použitém statistickém programu. Mnohé časopisy již diskriminační analýzu bez příslušné validace neakceptují.

Nejasnost mám u použitých rozptylových grafů (rukopis III, IV, V), u kterých se uvádí, že zobrazují faktory získané pomocí PCA. Znamená to, že vedle diskriminačních analýz byly vykonány i PCA analýzy? Je samozřejmě možné použít obě metody. Ve výsledcích ale nevidím žádné výstupy z PCA, jako např. kolik variability dané modely vysvětlují, včetně parciálních příspěvků jednotlivých komponent, kolik signifikantních komponent zahrnují apod. PCA byly použity pouze pro ordinační diagramy? Pokud tomu tak je, proč nebyly použity scatterploty přímo z diskriminačních analýz? Rozptyl hlasů v prostoru prvních dvou faktorů z PCA a DFA se totiž může zásadně lišit, distinkce testovaných kategorií (kategorií hlasů či jedinců) obě metody počítají jiným způsobem.

Zajímavým výstupem, často diskutovaným v podobně zaměřených pracích, a který jsem nenalezl ve výsledcích, je i informace o tom, které akustické parametry byly pro testované kategorie důležité. Lišily se mezi studovanými druhy?

Závěrem konstatuji, že předložená práce Mgr. Emy Hrouzkové představuje významný příspěvek v mozaice komplexních výzkumů biologie podzemních hlodavců, autorka prokázala hlubokou znalost problematiky a schopnost kvalitně prezentovat výsledky svých výzkumů. Práce tak splňuje požadavky kladené na doktorskou disertační práci na katedře zoologie PřF JCU a doporučuji ji k obhajobě.

Mgr. Richard Policht, Ph.D.

V Praze, 6.9.2012

Výzkumný ústav živočišné výroby, v.v.i.  
Přátelství 815  
Praha Uhřetěves

Institut tropů a subtropů, ČZU v Praze  
Kamýcká 129  
165 21, Praha 6 – Suchbátka



## **Oponentský posudek na disertační práci Mgr. Emy Hrouzkové: „Vibrational communication of subterranean rodents.“**

Disertační práce Mgr. Emy Hrouzkové je sepsána celá v anglickém jazyce a je založena na pěti původních vědeckých pracích, z nichž dvě již byly publikovány, jedna byla k publikaci přijata a dvě další práce jsou sepsány do podoby manuskriptů. Autorský podíl uchazečky je řádně uveden u každé práce a odráží vědecké zrání studentky. Dále práce obsahuje krátký úvod do problematiky akustické a vibrační komunikace u podzemně žijících živočichů a základní informace o sociální a ekologii studované skupiny rypošů a hlodounů, shrnutí nejdůležitějších otázek a zjištění pomocí abstraktů jednotlivých prací a celkovou diskuzi nejdůležitějších výsledků celého projektu. Práce má celkem 129 stran a jednotlivé práce na sebe navazují a celkově verifikují různé hypotézy o funkci akustické a vibrační komunikace u studovaných skupin podzemních hlodavců.

Práce je stavěna na solidních základech a oceňuji jak množství vykonané experimentální práce odrážející mnohaleté úsilí, tak i určitou kontinuitu celého výzkumu. Velice kladně hodnotím i to, že se autorka podílela na vzniku kapitoly (Acoustic communication in subterranean rodents) do knihy (The Biology of the Naked Mole-rat) (viz Manuscript I). Účast na takovém projektu většinou umožní širší vhled do studované problematiky ve srovnání s dílčími a často metodicky či ideově částečně typizovanými články.

Autorka se věnovala nesmírně zajímavému tématu: detailnímu popisu a studiu funkce akustické a vibrační komunikace u několika druhů podzemních hlodavců. Dalo by se namítnout, že charakter některých prací je více méně popisný a testované hypotézy jsou až na druhém místě. Nicméně, vzhledem k tomu jak málo je známo o vokální a vibrační komunikaci u podzemních hlodavců (viz seznam citované literatury v úvodu disertace) ve srovnání s jinými skupinami např. ptáky, zdá se mi práce Emy Knotkové vcelku průkopnická. Za současného stavu znalostí, je tedy sběr ekologických a etologických dat zcela namístě a tvoří dobrý základ pro testování základních hypotéz o vztahu mezi sociální komplexitou a komplexitou akustické-vibrační komunikace.

Avšak k detailnímu popisu funkce jednotlivých identifikovaných typů hlasů je potřeba vždy provést ověřovací experimenty a mít celkově velmi dobrý přehled o ekologii a etologii daného druhu, což u podzemně žijících druhů není vůbec jednoduché (viz Poznámky a dotazy). Funkce jednotlivých identifikovaných zvuků byla v této práci většinou ověřována v souvislosti s výsledkem vzájemného setkání (s výsledným behaviorálním kontextem, např. páření, agonistické chování ap.). Tato metoda poskytla relevantní data pokud byl dostatek jedinců obojího pohlaví a tedy i dostatek kontextuálně získaných zvuků. V případě, že bylo zvířat méně (nebo i pro ověření funkce jednotlivých hlasových projevů), by bylo dobré doplnit tuto metodu provedením dalších např. playbackových experimentů.



Asi nejvíce se mi líbí Manuskript III. (Vocalization of the giant mole-rat (*Fucomys mechowii*)) popisující zatím nejbohatší vokální repertoár u sociálního rypoše obřího. Hlasy jsou detailně popsány a interpretovány z hlediska sociálního kontextu i vzhledem k etologicky i akusticky podobným zvukům jiných druhů podzemních hlodavců. Líbilo se mi zejména porovnání hlasového repertoáru s dalším vysoce sociálním druhem – rypošem lysým. To, že má rypoš obří více typů kontaktních hlasů než eusociální druh je netriviální zjištění. Řada identifikovaných typů hlasů u rypošů je i individuálně specifická a může potenciálně sloužit k rozpoznávání členů skupiny. Otázka míry individuálního rozpoznávání u různých druhů rypošů je podle mého názoru nesmírně zajímavé téma pro budoucí experimentování.

#### **Poznámky a dotazy:**

V úvodu bych ocenila podrobnější informace o sociální organizaci studovaných druhů (individuální rozpoznávání, sexuální chování, péče o potomstvo ap.) a hypotézách o faktorech, které podmiňují vznik komplexnější sociální struktury.

Ocenila bych obecné definování cílů (hlavních záměrů) disertace propojující jednotlivé práce. Práce má vnitřní kontinuitu a tvoří logický celek, ale ten už si musí doplnit čtenář sám.

Manuskript č.4. (Vocal repertoire of social Mashona mole-rat (*Fucomys darlingi*)). Opět na konci úvodu by měly být uvedeny cíle celé práce. Hlavní body diskuze se hodně opakují vzhledem k Manuskriptu č. 3 (chápu, že některé informace je nutné uvést znovu), chtělo by to ještě nějaký specifický nápad.

Manuskript č.5. (Seismic communication in *Tachyoryctes* sp. from Tanzania) má poněkud stručnou diskuzi. Uvítala bych diskuzi některých faktorů, které mohly výrazně ovlivnit experiment.

- 1) Zнала se zvířata před pokusem individuálně, tj. jak byla chována vzhledem k potencionálnímu přenosu vibračního signálu? Pro možnou interpretaci rychlého vibračního signálu jako možného individuálního markeru je nutné vědět zda zvířata komunikují poprvé (mohou to být obecně výstražné signály při bezprostředním kontaktu, nebo signály ověřující vhodnost druhého zvířete pro rozmnožování). Pokud se zvířata znají individuálně již dlouho, může to být kontaktní-teritoriální hlas (jsem soused, neútoč na mě) jako je tomu u ptáků (dear enemy hypothesis).
- 2) Diskutujte prosím, co to bylo za zvířata jejichž signál byl nejlépe individuálně rozpoznatelný, samice?, samci? , zvířata větší než ostatní?
- 3) K ověření funkce vámi popsaných vibračních signálů u druhu *Tachyoryctes* sp. by bylo potřeba nadesignovat ověřující experimenty, jaké navrhuje?

#### **Otázky do diskuze:**



- 1) V souvislosti s „žebavými“ hlasy mláďat hlodouna *Ctenomys talarum* (Manuscript I) by mě zajímalo, co je známo o socialitě a vokální komunikaci u pravděpodobně nejsociálnějšího druhu hlodouna *Ctenomys sociabilis*?
- 2) Objev specifického typu vibrační komunikace u sociálního druhu rypoše obřího (*Fucomys mechowii*) je velice zajímavý. V této souvislosti mě napadá řada otázek o souvislosti mezi stupněm sociality a používáním vibrační komunikace: Je rypoš *Fucomys damarensis* eusociální, je eusociální druh rypoš lysý *Heterocephalus glaber* schopný vibrační komunikace? Je vibrační komunikace (bez ohledu na funkční různorodost) u sociálních druhů podzemně žijících zvířat výjimečná, nebo je tento způsob komunikace sdílen sociálními i nesociálními druhy?
- 3) Čím je ekologicky a etologicky podle vás zvláštní rypoš obří (*Fucomys mechowii*) oproti ostatním studovaným druhům rypošů?
- 4) Co se ví o individuálním (čichovém) rozpoznávání u sociálního druhu u rypoše obřího (má nejbohatší vokální repertoár) ve srovnání s ostatními studovanými sociálními druhy? Schopnost individuálního rozpoznávání by mohla sama o sobě indikovat těsnější sociální vztahy, pachová komunikace by u jiných druhů mohla kompenzovat chudší komunikaci vokální.
- 5) V závěrečné diskuzi na str. 11 je uvedena Tab.č. 4. sumarizující celkový počet typů hlasů a přátelskou vokalizaci, šla by podobná tabulka sestavit i pro hlasy doprovázející agonistické interakce? Byla by tato tabulka zrcadlově obrácená?

**Formální nedostatky** ilustrují spíš pozorné čtení oponenta a nesnižují nikterak kvalitu předkládané práce:

Str.6. První odstavec ;nominotypické rodové jméno by mělo být *Bathyergus* ne *Bathyurgus*

Str. 8. První odstavec; název druhu *Ctenomys talarum* by měl být kurzívou

Str.12. Konec kapitoly 3.2.; tečka stačí jedna a za všemi citacemi

### **Celkové hodnocení:**

Práce významě přispěla k rozšíření našich znalostí o akustické komunikaci podzemních hlodavců (zejména rypošů) a nastolila celou řadu otázek pro další experimentální práci v tomto směru. Práce Emy Hrouzkové tedy každopádně přinesla řadu nových etologických poznatků o vokálním repertoáru několika druhů, což se mi zdá důležité vyzdvihnout, neboť řada dnešních prací stále dokola ověřuje již jednou nastolené hypotézy, zatímco o etologii řady druhů víme velmi málo. Formálně předložená disertační práce plně odpovídá kvantitou odvedené experimentální práce i kvalitou publikačních výstupů nárokům kladeným na práci tohoto typu a proto ji doporučuji k obhajobě.

V Curychu 5.9.2012

Mgr. Eva Landová, PhD.

*Eva Landová*