



Pedagogická
fakulta
Faculty
of Education

Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích
University of South Bohemia
in České Budějovice

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Pedagogická fakulta
Katedra biologie

Bakalářská práce

**Lze při výuce biologie a přírodopisu demonstrovat selekci?
Simulace přírodního výběru na modelovém organismu.**

Vypracovala: Aneta Marvanová
Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

České Budějovice 2013

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě Pedagogickou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledky obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Milevsku 26. 4. 2013

Aneta Marvanová

.....

Děkuji RNDr. Tomáši Ditrichovi, Ph.D. za odborné vedení mé práce, za trpělivost, za zájem, čas a pomoc, kterou mi po celou dobu mé práce věnoval.

Děkuji Mirce Krovové za ochotu a poskytnutí technického zázemí.

Děkuji Mileně Mikeskové, Evě Hroudové, Ivaně Průžové, Lucii Paulové, Zuzaně Matúšové, Pavle Šalandové a Vojtěchu Kolářovi, kteří se podíleli na péči o laboratorní chovy.

Děkuji celé své rodině a Ladislavu Benešovi za trpělivost a podporu při vypracování této bakalářské práce.

Abstrakt:

Marvanová A., 2013: Lze při výuce biologie a přírodopisu demonstrovat selekci? Simulace přírodního výběru na modelovém organismu. Bakalářská práce, PF JU, České Budějovice. 50s.

Tato bakalářská práce se zabývá vlivem přírodního výběru na rychlost vývoje hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*). Přírodní selekce je nedílnou součástí evoluční biologie. Hlavním úkolem bylo zjistit, jestli se selekce na rychlost vývoje projeví na změně délky vývoje. Vybraní jedinci byli chováni ve stejných podmínkách od naklazení vajíček až po dospělost v celkem třech replikacích v linii selektované na rychlý vývoj, pomalý vývoj a v linii kontrolní.

Mezi jednotlivými replikacemi nedošlo k výrazným odchylkám. U všech kontrolních linií došlo mezi zakládající a první generací k výraznému zkrácení délky vývoje, v dalších generacích se potom vývoj zase zpomaloval. Podobná situace nastala u linií selektovaných na pomalý vývoj. Počáteční výrazně zrychlený vývoj nastal i u linií selektovaných na rychlý vývoj, tam však buď posléze nedošlo k opětovnému zpomalení vývoje, anebo toto zpomalení nebylo tak výrazné.

Vzhledem k nepříliš přesvědčivým výsledkům a značné časové i prostorové náročnosti tohoto výzkumu je nereálné provádět podobný dlouhodobý pokus ve školních podmínkách.

Výzkum byl podpořen projektem GAČR P505/10/0096.

Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

Abstract:

Marvanová A., 2013: Is it possible to demonstrate selection in science teaching? Simulation of natural selection in a model organism. Bachelor thesis, University of South Bohemia, Faculty of Education, České Budějovice. 50 pp.

This thesis examines the effect of natural selection on the rate of development of *Microvelia reticulata*. Natural selection is an integral part of evolutionary biology. The main task was to determine whether the selection of the developmental rate reflected in the change of development. Selected individuals were reared in the same conditions from egg to imago in a total of three replications in a strain selected for rapid development, slow development and unmanipulated control.

There was distinct increase in developmental rate between initial and first selected generation all replications of control strain, followed by slight decrease in all succeeding generations. Similar pattern was present in the strains selected for slow development. A comparably distinct increase in developmental rate appeared also in the strains selected for the fast development, but it was not followed by succeeding slowdown, or the slowdown of the developmental rate was not as remarkable as in other strains.

According to not too convincing results and remarkable time and space demands of this research, it is unreal to run similar long-term experiment in school conditions.

Research was supported by project of the Grant Agency of the Czech Republic no. P505/10/0096.

Supervisor: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Literární přehled:.....	2
2.1. Přírodní selekce.....	2
2.2. Formy výběru.....	3
2.3. Náhodný výběr.....	3
2.4. Závislost na frekvenci.....	4
2.5. Evolučně stabilní strategie (ESS).....	4
2.6. Kvantitativní znak.....	5
2.6.1. Stabilizující výběr.....	5
2.6.2. Disruptivní výběr.....	5
2.6.3. Usměrnující výběr.....	6
2.7. Výběr vnitrodruhový a výběr mezidruhový.....	6
2.7.1. Altruismus.....	7
2.8. Přirozený výběr podle druhu působení.....	8
2.8.1. Individuální výběr.....	8
2.8.2. Skupinový výběr.....	8
2.9. Příbuzenský výběr.....	8
2.9.1. Sobecký gen.....	9
2.10. Druhový výběr.....	9
2.11. Dědivost znaku.....	10
2.11.1. Teorie sobeckého genu.....	11
2.11.2. Teorie zmrzlé plasticity.....	11
2.12. Selekční výzkumy.....	12
2.13. Vliv teploty na vývoj ruměnice pospolné (podle Balashov a Kipyatkov, 2007).....	12
2.14. Přehled učebnic.....	14
2.14.1. Učebnice obsahující informace o selekci.....	14
2.14.2. Učebnice neobsahující informace o selekci.....	15
2.15. Studovaný materiál.....	16
3. Metodika na výzkum selekce na délku postembryonálního vývoje hladinatky pobřežní (<i>Microvelia reticulata</i>).	18
4. Výsledky.....	25

4.1.	Replikace „S1“	25
4.1.1.	Kontrolní skupina „S1C“	25
4.1.2.	Rychlá skupina „S1F“	27
4.1.3.	Pomalá skupina „S1S“	29
4.2.	Replikace S2	32
4.2.1.	Kontrolní skupina „S2C“	32
4.2.2.	Rychlá skupina „S2F“	34
4.2.3.	Pomalá skupina „S2S“	36
4.3.	Replikace „S3“	39
4.3.1.	Kontrolní skupina „S3C“	39
4.3.2.	Rychlá skupina „S3F“	41
4.3.3.	Pomalá skupina „S3S“	43
5.	Diskuse.....	46
6.	Závěr	47
	Seznam literatury.....	48

1. Úvod

Přírodní selekce (výběr) je důležitým evolučním procesem. Jeho působením získávají organismy nejrůznější vlastnosti pro přežití mezi jinými organismy či při změněných podmínkách prostředí – adaptují se. Jednou z důležitých vlastností každého organismu je rychlost vývoje, která je u ektotermních organismů závislá na teplotě. Zvláště v souvislosti se současnými klimatickými změnami se hodně mluví o možném vlivu vzrůstající teploty na vývoj hmyzu – rostoucí teploty možná zapříčiní, že budou zvýhodněni ti jedinci, kteří se v návaznosti na vyšší teploty budou vyvíjet rychleji. Otázkou však je, jaký skutečný vliv má působení selekce na zkrácení či prodloužení délky vývoje. Odpověď na tuto otázku by mohla mít značný edukační potenciál – pokud by v běžných školních podmínkách bylo možné ukázat, že se rychlost vývoje zřetelně mění působením (simulovaného) přírodního výběru, poskytlo by to žákům a studentům nejen empirické poznatky z evoluční biologie a ekologie, ale byla by to i demonstrace možných následků klimatických změn.

Cílem bakalářské práce je navrhnout a provést experiment ověřující selekci na délku larválního vývoje hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) a zhodnotit využitelnost pokusu ve školních podmínkách. Bakalářská práce by měla odpovědět na následující otázky:

Do jaké míry se v běžně dostupných učebnicích přírodopisu, resp. biologie vysvětluje a demonstruje téma přírodního výběru?

Mění se rychlost vývoje hladinatky *Microvelia reticulata* v závislosti na působení simulovaného přírodního výběru?

Je možné podobný experiment provádět v běžných školních podmínkách?

2. Literární přehled:

2.1. Přírodní selekce

Přírodní selekce neboli přírodní výběr (dále často jen selekce) je jeden z nejdůležitějších mechanismů evoluce. Díky jeho působení vznikají adaptivní vlastnosti. Díky působení selekce jsou systematicky vybírány z náhodně vznikajících dědičných změn právě ty vlastnosti, které jsou ve svých projevech výhodné, užitečné pro život daného organismu. Přirozený výběr tak testuje všechny změny v průběhu evoluce. Ty změny, které zvyšují funkčnost organismu, ponechává a ostatní odstraňuje (Flegr, 2005). Přestože je výběr (selekce) pouze mechanismus evoluce, v praxi se často personifikuje jeho působení („výběr fixuje, provádí, vytváří“ apod.) přestože je zřejmé, že správná formulace by měl být např. „díky působení selekce bylo fixováno, provedeno, vytvořeno“ apod. Z hlediska zjednodušení textu bude i v této práci občas tato personifikace používána, je však neustále nutno mít na paměti, že selekce není žádná myslící bytost a popisované skutečnosti se dějí jen působením výběru.

Přirozený výběr se skládá zejména ze dvou složek. První složkou je výběr prováděný prostředím, tj. přírodní výběr. K druhé složce dochází při soupeření příslušníků stejného pohlaví o partnery pro rozmnožování, tj. výběr pohlavní. Je možné do přírodního výběru ještě zařadit rodičovský výběr a neuvědomělý výběr prováděný člověkem (Flegr, 2005).

Zrzavý a kol. (2004) pokládá za podstatu selekce různě úspěšné rozmnožování nositelů různých alel a z toho vyplývající nenáhodné změny ve složení genofondu populace. Selektce je popis reprodukční dynamiky, která způsobí, že jen některé alely zůstávají v populaci.

Podle Flegra (2006) je z populace působením selekčního tlaku odstraňován nositel určitého znaku (jedinci s nadprůměrnou velikostí, podprůměrně malí) nebo je jim znemožněno rozmnožování. Selektční tlak nepůsobí vždy negativně, ale může i podporovat jedince s požadovanou formou znaku.

Evoluce může existovat v několika různých podobách. Četnost genů může být změněná migrací. V malé populaci může být frekvence genů změněná náhodným výběrem vzorku. Ale nejdůležitějším mechanismem evoluce je přírodní selekce, která funguje na různých úspěších jedinců při rozmnožování. Přírodní evoluce je tedy řídicím mechanismem evoluce. Rozhoduje v souladu mezi organismem a prostředím. Přírodní selekce určuje adaptace a udržuje je. Je to opravdu základní spojující teorie pro všechny organismy. Naprosté pochopení přírodní selekce otevřelo okno pro pochopení některých jevů v žijícím světě. Ale přetrvává názor z minulosti, že přírodní selekce je hlavně založena na úhynech mezi organismy nebo na rozdílu úmrtnosti. Selektce poté pokračuje v mnoha nepatrných a nenápadných

cestách. Kdy jeden organismus je úspěšnější a ponechává více potomků než druhý. Je to podmíněno dominantními geny (Pianka, 2008; přeložila Aneta Marvanová).

2.2. Formy výběru

První formou je tvrdý výběr. O tvrdém výběru hovoříme, jestliže z populace jsou výběrem odstraněni všichni jedinci, kteří nedosahují určité hraniční hodnoty vlastnosti, která se měří. Opakem je druhá forma a to měkký výběr. Tento výběr zanedbává absolutní hodnoty kritického znaku a eliminuje z populace jedince, kteří nedosahují v dané vlastnosti určitou relativní hodnotu. Z hlediska mikroevoluce je měkký výběr účinnějším evolučním faktorem než výběr tvrdý. Tvrdý výběr se může uplatnit dlouhodobě v měnícím se prostředí nebo v prostředí, ve kterém se vlastnosti v střednědobém horizontu oscilují. Tvrdý výběr může vést za určitých podmínek i k vymření určitého druhu (Flegr, 2005).

Důležité je upozornění Haldaneho (1957 in Flegr, 2005), který upozornil na to, že při současné selekci ve prospěch většího počtu výhodných alel od různých genů může dosahovat substituční zátěž pro danou populaci nerealisticky vysokých hodnot a množství genetických úmrtí může snadno převýšit reprodukční potenciál populace. *„Přirozeným výběrem je totiž vždy eliminováno konstantní procento jedinců z populace, a to bez ohledu na konkrétní hodnotu průměrné zdatnosti jedinců v populaci“* (Nunney 2003 in Flegr, 2005). Je zřejmé, že selekce může současně probíhat ve prospěch pouze omezeného množství znaků. Jestliže selekce probíhá ve prospěch velkého množství znaků, nedochází k ohrožení životaschopnosti populace, ale účinnost selekce jednotlivých znaků se proporcionálně snižuje. Je to tzv. Hillův-Robertsonův efekt (Flegr, 2005).

Haldane (1957) považoval všechny selekce za tvrdé tzv. selekce, která zvyšuje úmrtnost jedinců, kteří nesplňují požadavky. Ale i kdyby k žádné selekci nedocházelo, stále nějaké procento potomků vždy hyne. Měkká selekce je schopná Haldaneovo (1957) dilema obejít. Tvrdá selekce eliminuje jedince, kteří mají určitou vlastnost. Měkká selekce se zbavuje nejhorších jedinců bez závislosti na jejich vlastnostech (Zrzavý a kol., 2004).

2.3. Náhodný výběr

Jedinci jsou z populace odstraňováni buď náhodně, nebo diferencovaně. V prvním případě pravděpodobnost smrti určitého jedince není spojena s genotypem, zatímco v druhém případě je závislý na genotypu jedince. Nenáhodný i náhodný výběr je vždy provázen přirozeným výběrem. Nenáhodný výběr může vést k selekci ve prospěch jakéhokoliv znaku. Náhodný výběr vždy vede k rychlému množení. Jde tedy o společný znak s r – strategií, která směřuje k dosažení maximální rychlosti množení (Flegr, 2005).

2.4. Závislost na frekvenci

Biologická zdatnost (=fitness) organismu je závislá nejen na vlastním fenotypu, ale také na fenotypu ostatních členů populace. To znamená do jaké míry a kterým směrem se jeho vlastnosti odchyľují od vlastností průměrného člena populace. Zdatnost jedince se mění v závislosti na frekvenci alel v ostatní populaci skokově. Závislost selekce na frekvenci se uplatňuje při pohlavním výběru. U některých druhů organismů se uplatňuje tzv. fenomén vzácných samců. V tom případě se samice páří přednostně s nositeli vzácných znaků, tedy nositeli vzácných alel. Frekvence vzácných alel stoupne a výhodnějšími (vzácnějšími) se stanou jiné alely. Jedním z nejdůležitějších mechanismů, které vedou k dlouhodobému udržení polymorfismu v populacích, je právě selekce upřednostňující vzácné či méně hojné alely (Flegr, 2005). Tento typ selekce se může uplatnit nejen v rámci určitého druhu (zejm. při pohlavním výběru), ale může také být záležitostí mezidruhové kompetice (Flegr, 2005).

2.5. Evolučně stabilní strategie (ESS)

„Za evolučně stabilní strategii je považována taková strategie, která jakmile v populaci převládne, bude za každé situace úspěšnější než kterákoli minoritní strategie jiná“ (Maynard Smith & Price, 1973 in Flegr, 2005). Pokud v populaci převládne alela, která kóduje takovou strategii, která je evolučně stabilní, potom žádná jiná alela ji nemůže vytlačit. Změny ve frekvenci strategií závisejí na tom, jak úspěšně si jejich nositelé vedou v kompetici s ostatními členy populace (Flegr, 2005). Tato evoluční strategie je dobře viditelná na modelu holubice a jestřába. Holubice a jestřáb jsou dvě alternativní strategie. Pokud se dva jedinci stejného druhu utkají o potravu nebo o jiný zdroj mohou použít danou strategii. Strategie holubice spočívá v tom, že se spolu rozdělí o potravu. Oproti strategii jestřába je založena na tom, že se jedinci o daný zdroj utkají. Vítěz vyhraje celý zdroj a poražený nedostane nic. V případě, že holubice narazí na jestřába, holubice ustoupí bez boje a jestřáb si odnese vše. Podle toho jak si nositelé vedou v kompetici s ostatními členy populace, tak se mění frekvence strategií. Když se jestřáb dostane do populace holubic, zpočátku si vede dobře, protože bez boje dostává potravu. A platí to i na druhou stranu, když se holubice dostane do populace jestřábů, je také zvýhodňována. Holubice vzdá předem každý souboj, ale jestřábi po soubojích končí se zraněními. Nakonec se v populaci ustanoví stabilní poměr holubic a jestřábů. Tento poměr zajistí stejnou průměrnou zdatnost jestřábů a holubic (Flegr, 2005).

Podle Zrzavého a kol. (2004) se uplatňuje strategie jestřába a holubice při vnitrodruhovém soupeření. Jedinec při strategii jestřába útočí, bojuje, dokud nevíteží nebo není usmrcen. Za to při strategii holubice se jedinec tváří, že bude bojovat, ale uteče. O tom, která strategie bude úspěšnější, rozhoduje poměr

velikosti zisku k velikosti hrozících výdajů a na tom jak vysoce se hraje. Také záleží na složení zbytku populace.

2.6. Kvantitativní znak

Pokud sledujeme hodnoty určitého kvantitativního znaku, tak zjistíme, že znak má normální rozdělení. Kvantitativní znak bývá určován velkým množstvím relativně nezávislých a vzájemně zastupitelných genů. Z kombinatoriky vyplývá, že jen velmi málo jedinců zdědí od všech genů ty alely, který mají shodný efekt. Většina jedinců zdědí takovou část alel, která způsobí, že jejich fenotyp se bude blížit průměru. Po porovnání rozložení daného kvantitativního znaku před započítáním procesu přirozeného výběru a po jeho skončení, zjistíme podstatné rozdíly. Podle charakteru těchto rozdílů rozlišujeme tři typy přirozeného výběru (Flegr, 2005). Kvantitativním znakem rozumíme: délku těla, (Flegr, 2005), délka postembryonálního vývoje a jiné.

2.6.1. Stabilizující výběr

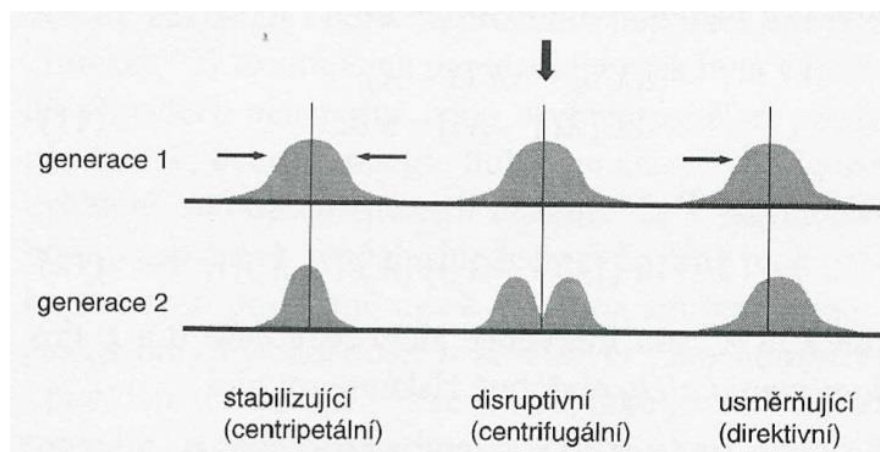
Při rozložení četností jednotlivých fenotypů před a po selekci mají shodný průměr. Rozložení po selekci je výrazně užší, protože z populace byli eliminováni jedinci s extrémními hodnotami daného znaku. Tento výběr nazýváme stabilizující, normalizující nebo centripetální. Pokud se populace nachází v nezměněných podmínkách, existují zde optimální hodnoty každého kvalitativního znaku. V průběhu evoluce působením přirozeného výběru se ustanoví taková frekvence alel jednotlivých genů, která ovlivňuje kvantitativní znak, takže u většiny potomků vzniklých genetickou rekombinací vykazují optimální nebo téměř optimální fenotyp (Flegr, 2005).

2.6.2. Disruptivní výběr

V tomto výběru jsou nejvíce postihováni jedinci s průměrnou hodnotou znaku. K této situaci dochází, pokud příslušníci stejného druhu vykazují dvě různé životní strategie. Disruptivní výběr (diverzifikující, centrifugální) je z hlediska populace i z hlediska typického jedince nevýhodný, protože nejvíce postihuje nejpočetnější frekvenční třídy. Je tedy zřejmé, že následkem selekčního tlaku se vyvinou genetické, ekologické nebo jiné mechanismy, které budou omezovat frekvenci jedinců s průměrnou hodnotou určitého znaku (Flegr, 2005). Například černé formy motýla, které splývají s tmavou kůrou stromů nebo bílé, které splývají s bílou kůrou břízy. Ale šedivé formy budou nápadné na smrcích, na břízách, tzn., že hmyzožraví ptáci budou lovit většinou je (Flegr, 2006).

2.6.3. Usměrnující výběr

Působením usměrnujícího (direktivního) výběru dochází k posunu maxima četnosti vpravo nebo vlevo. Účinkem tohoto výběru se mění průměrná hodnota určitého znaku, ale i variabilita daného znaku v populaci. K posunu maxima dochází, když jsou eliminováni přirozeným výběrem jedinci s extrémní hodnotou znaku. Působením direktivního výběru se druh postupně mění. Z evolučního hlediska jde pouze o přechodnou situaci, kdy jedinci reagují na změnu životních podmínek. Jedinci časem dosáhnou nové optimální hodnoty daného znaku (Flegr, 2005).



Obrázek 1: Vliv stabilizujícího, disruptivního a usměrnujícího výběru na distribuci kvantitativního znaku v populaci (převzato z Flegr, 2005)

2.7. Výběr vnitrodruhový a výběr mezidruhový

Vnitrodruhový výběr dokáže vytvářet a vylučovat postupně různé účelné biologické struktury, orgány, makromolekuly a vzorce chování. Mezidruhová kompetice je jednorázový proces schopný v konečné instanci rozhodnout, který ze vzájemně si konkurujících druhů je v daný okamžik na daném místě lepší. Konkurenčně slabší druh většinou nedostane ani šanci, aby se mohl konkurenci evolučně přizpůsobit. Pokud mají dva konkurující si druhy pouze částečně překryty niky a areál, slabší druh nemusí být eliminován úplně, ale výrazně se mu může změnit nika. To znamená, že přežívá jen za určitých podmínek a že se v jeho areálu nevyskytuje druhý druh. Tímto způsobem může získat čas, aby se přizpůbil a odehrály se evoluční změny. Mezidruhová kompetice je pouze důležitý evoluční mechanismus, zatímco vnitrodruhový výběr je nejdůležitějším faktorem evoluce. Mezidruhová kompetice vymezuje každému druhu určitou niku, životní strategii a účinkem vnitrodruhového výběru se druh v této strategii nejvíce zdokonalí (Flegr, 2005).

V sedmdesátých letech 20. století se začala rozvíjet ekologie chování neboli sociobiologie. Tento obor se zabývá ultimativními příčinami chování organismů. Prvním kdo se o tuto problematiku zajímal, byl John Maynard Smith. Dokázal, že

matematická teorie her užívaná ekonomy, je užitečná i pro biology. Organismy se přizpůsobují prostředí, ale spíše jeho složkám (jiným organismům). Hlavní složkou selekce je vzájemná konkurence o zdroje, a čím více jsou si organismy bližší, tím si více konkurují. Vždy tedy jde o vnitrodruhovou konkurenci (Zrzavý a kol., 2004).

Podle Flegra (2006) při mezidruhovém výběru mezi sebou soutěží jednotlivé druhy o nejúčinnější využití dostupných zdrojů, tj. přeměňování zdrojů na potomstvo. Tímto výběrem jsou často vysvětlované situace, při kterých jsou vlastnosti výhodné pro celý druh, ale nevýhodné pro jeho nositele. Příkladem je schopnost ptáků omezit svůj reprodukční cyklus, pokud se velikost populace začne blížit hranici úživnosti daného prostředí.

2.7.1. Altruismus

Altruismus je rys chování, kdy se jeden jedinec chová tak, že škodí sám sobě a prospívá sám sobě. Rodiče vystavují svůj život na ochranu svých potomků. Jedinci nechtějí zahynout v souboji a důsledkem nejistoty je ritualizace. Ritualizace je odpovědí na převládnutí riskantní jestřábí strategie v populaci. Je těžké rozpoznat, na které úrovni selekce pracovala. Zda jedinec něco udělal ve prospěch sebe sama, pro své geny, pro rodinu, pro skupinu, ve které žije nebo pro ekosystém. Pro tento problém byly zkoumány surikaty. Surikaty žijí v rodinách, kde jeden jedinec stojí na vyvýšeném místě a hlídá. Aby systém dobře fungoval, strážci rodiny by měli být sežráni častěji než jedinci nehlídající. Surikaty by se měly ve strážení pravidelně střídát. Ochota se vyměnit by neměla být závislá na pocitu hladu nebo pocitu nasycení a samotářští jedinci by se neměli střídát ve hlídání. Existuje ještě jedno vysvětlení. Najedená surikata hlídá, protože první uvidí nebezpečí a uteče. To znamená, že hlídá sebe sama. Výzkumy v Kalahari dokázaly, že hlídač uvidí predátora jako první a nikdy není obětí. Hlídání probíhá ne dále než pět metrů od své vlastní nory. Experimentálně bylo dokázáno, že nasycení jedince závisí na ochotě hlídat. Výzkum a experiment dokázaly, že surikaty hlídají samy sebe. Tedy individuální selekce vybudovala novou vlastnost, která je výhodná i pro skupinu. Ale může jít i o hendikepované chování, že hlídač se předvádí před ostatními jedinci. Pokud se budeme soustředit na altruistickou vlastnost, totiž na omezení vlastního rozmnožování ve prospěch skupiny. Výhodou altruistické skupiny může být to, že se jedinci shodnou na tom, že zpomalí svou reprodukční schopnost a tím se celá skupina bude lépe rozvíjet. A jedinci, kteří se budou rozmnožovat rychle, si vyčerpají své zdroje (Zrzavý a kol., 2004).

Podle Flegra (2006) altruističtí jedinci ponechávají v populaci méně potomků než jejich sobečtí konkurenti. Díky tomu jejich geny, které podmiňují altruistické chování, jsou časem vytěsňeny z populace individuálním výběrem. Altruistické znaky jsou produktem příbuzenského výběru. U evolučně zmrzlého druhu nemůže individuální výběr snadno odstranit altruistický znak z populace, protože jakákoliv

selekce je zde poměrně neúčinná. Vznik altruistické znaku může být ještě závislí na období evoluční plasticity druhu. I když je toto období krátké, stačí na to, aby vytěsnilo nositele altruistického znaku sobci v důsledku individuální selekce. Altruistické chování je podmíněné více geny a díky tomu je dědičnost většiny znaku vyznívající.

2.8. Přirozený výběr podle druhu působení

Přirozený výběr lze dále rozdělit podle jednotek předmětu, které působí. Ve vnitrodruhovém výběru rozlišujeme výběr individuální, skupinový, příbuzenský. Nad úrovní druhu rozlišujeme výběr mezidruhový a mezispolečenskový (Flegr, 2005).

2.8.1. Individuální výběr

Základní jednotkou tohoto výběru je jedinec. O pravděpodobnosti jeho přežití a rozmnožování rozhodují jeho kvality. Přirozený výběr podporuje takové vlastnosti organismu, které jsou nejvýhodnější pro nositele. Individuální výběr je nejdůležitějším typem přirozeného výběru, protože u většiny organismů se ani s jiným typem výběru nesetkáme. Podstatný význam ale má i tam, kde se vyskytují jiné typy výběru (Flegr, 2005). Jedinci soutěží v populaci vlastního druhu o tom, kdo předá do další generace více potomků (Flegr, 2006).

2.8.2. Skupinový výběr

Setkáváme se s ním všude, kde druh vytváří množství samostatných sociálních skupin (stáda, háje, tlupy), a kde přežití a reprodukční úspěch jednotlivce je úzce spjat s přežitím a úspěšností jeho skupiny. Pokud u druhu existuje skupinový výběr, tak jsou jeho působením upřednostňovány takové vlastnosti organismu, které jsou výhodné pro skupinu jako celek. Pro svého nositele nemusejí mít žádný význam nebo mu mohou i škodit. Důležitým doprovodem skupinového výběru je existence tzv. altruistického chování – tedy chování, potlačující zájmy jedince (snižující vlastní fitness) ve prospěch ostatních (Alexander & Borgia 1978; Shanahan 1998 in Flegr, 2005).

Mezidemová selekce je skupinová selekce, ale může se uplatnit pouze při určitých rychlostech vymírání, zakládání populací, umírání a množení jejich jedinců (Flegr, 2006).

2.9. Příbuzenský výběr

Velká část altruistického chování vzniká z příbuzenského výběru. Organismus může zvyšovat evoluční úspěch dvojím způsobem. Buď se snaží produkovat co nejvíce

vlastních potomků, nebo pomáhá produkovat co nejvíce potomků svým příbuzným. Pokud zvyšuje určitý vzorec chování šanci na přežití vlastních potomků, sourozenců, nebo jiných příbuzných je stejně selekčně důležitý jako vzorec, který zvyšuje šanci na přežití vlastního organismu. V přírodě nesoutěží mezi sebou jedinci, ale celé rodiny. Účinnost příbuzenského výběru záleží na poměru nákladů a výnosu altruistického chování a na příbuznosti pomáhajících si jedinců, ale i na relativním významu kompetice o zdroj mezi příbuznými. Pokud u daného druhu nedochází k dostatečné disperzi příbuzných jedinců, potom hlavními konkurenty o veškeré zdroje budou příbuzní jedinci a jakákoliv výhoda altruistického chování vůči příbuzným mizí (West a kol., 2002 in Fleger, 2005). Příbuzenský výběr asi pokaždé závisí na struktuře a dynamice populací příslušného druhu (Shanahan, 1998 in Flegr, 2005). Existence příbuzenského výběru velice úzce souvisí s teorií sobeckého genu (viz dále).

2.9.1. Sobecký gen

Daný model vychází z teoretických prací W. D. Hamiltona (Hamilton 1964a; Hamilton 1964b; Hamilton, 1967 in Flegr, 2005). Hamilton předpokládal, že objektem selekce nejsou jedinci, populace ani druhy, ale jediné alely jednotlivých genů. Sobectví zde znamená, že alela jedná jen sama za sebe. V evoluci uspěje pouze alela, která ovlivní vlastnosti organismu do takové míry, že zvýší šance, aby byla replikovaná častěji než ostatní alely téhož genu. Většinou alela zvyšuje biologickou zdatnost jedince, proto není sobectví genu vidět na první pohled (Flegr, 2005).

2.10. Druhový výběr

V současnosti je druhový výběr považován za důležitý evoluční mechanismus, který může být odpovědný za důležitý evoluční mechanismus. Tento mechanismus může být zodpovědný za existenci některých makroevolučních trendů. Při druhovém výběru mezi sebou soutěží druhy o to, který z nich bude podléhat s největší pravděpodobností speciaci (odštěpování dceřiných taxonů) a s menší pravděpodobností budou podléhat vymírání (extinkci). Druhy, které splňují tuto podmínku, budou z dlouhodobého hlediska evolučně úspěšnější. Je možné, že řada velmi důležitých znaků vyskytujících se u dnešních organismů vznikla díky druhovému výběru (Stanley, 1979 in Flegr, 2005). Za komplexní adaptivní znaky je však odpovědný pouze individuální výběr. Individuální výběr je jediný evoluční mechanismus, který dokáže vytvořit komplexní adaptivní biologickou strukturu nebo funkci postupnou kumulací drobných změn vedoucích k optimalizaci příslušné struktury či funkce. Velkým nedostatkem druhového výběru od individuálního je malý počet jednotek, které mezi sebou soutěží a malý časový prostor pro mnohastupňovou evoluci komplexnějších znaků. Výhodou druhového výběru od

individuálního výběru je, že má ve věci fixace určitého druhu konečné slovo (Flegr, 2005).

Jestliže srovnáme skupinový výběr s druhovým výběrem, vyjdou nám dvě velké výhody ve prospěch druhového výběru. První výhodou je, odolnost proti invazi alternativní formy znaku. Druhou výhodou je genetická různorodost druhů. Různorodost nemusí být nutně menší než genetická různorodost jedinců těchto druhů. Množství variability mezi individui, které je předmětem selekce, ovlivňuje účinnost selekce (Flegr, 2005).

Ronald Fischer v roce 1930 poprvé vysvětlil, proč si samice vybírají extrémní typy samců. Nepředpokládal, že by excesivní struktury měly jakýkoliv význam. Samice si vybírají samce podle obskurního kritéria. Když nastane okamžik, že v populaci převládne tento způsob výběru, tzn., že samicím se vyplatí daná vybíravost, protože jejich synové budou nosit preferovaný znak. A tito samci budou v budoucnu preferováni. Vybíravé samice mají větší reprodukční úspěšnost, jelikož o jejich syny jeví větší zájem jiné vybíravé samice. Počet vybíravých samic i počet samců se v populaci neustále zvyšuje, jestliže vybíravost a zároveň vyhovění kritériím této vybíravosti jsou silně korelovány. Pokud bude kritérium výběru relativní, tak se bude navíc daná struktura stále zvětšovat. Tento proces bude probíhat do okamžiku, než preferované znaky začnou znesnadňovat přežití jedinců a úplně se zastaví, kdy potenciálně preferovaní samci se nedožijí ani dospělosti. Nedojde ke změně směru, kterým pohlavní výběr působí (Zrzavý a kol., 2004).

K této Fisherově hypotéze byla vznesena námitka. Jestliže nejsou preferované znaky funkční, proč se stále zvětšují velikostně a mají i větší barevnost? Pokud samice budou podporovat menší velikost a světlejší zbarvení, povede to k zmenšení a k znenápadnění. To znamená, že sexuálně selektovaný orgán bude menší nebo úplně vymizí. Takovéto situace popisujeme tak, že pohlavní výběr zeslábl nebo ustal, ale může jít klidně o jeho přesměrování na jinou vlastnost nebo o složitou souhru mnoha různých, na sebe nezávislých selekcí. Evoluce nemusí směřovat jen ke zvětšování excesivních struktur (Zrzavý a kol., 2004).

Excesivní struktury vznikají jako extrémní projev znaků. Struktury dříve sloužily k druhovému rozpoznávání. Samice se musí dobře zaměřit na daný znak, aby poznala správného a vhodného partnera. Pokud samice nemusí pochybovat o samcově druhové identitě, tak samec je ve velké výhodě (Zrzavý a kol., 2004).

2.11. Dědivost znaku

Jestliže se předávají z rodičů na potomky náhodně vzniklé mutace i jejich fenotypové projevy, tak organismus v průběhu vývoje vytváří komplexní adaptivní struktury a vzorce chování. Při pohlavním rozmnožování potomci nedědí kopii genomu jako u nepohlavního rozmnožování, ale při vzniku zygoty vzniká unikátní

genom, který je kombinací genů vzniklých z poloviny od matky a z poloviny od otce. Pohlavně se rozmnožující jedinci mají omezenou dědivost (heritabilitu) fenotypových vlastností, protože stejná alela mezi různými jinými geny může podmiňovat vznik úplně odlišných fenotypových znaků. Také mají omezenou dědivost biologické zdatnosti, protože určitý znak může zvyšovat biologickou zdatnost svých nositelů, ale v kontextu s jinými znaky má opačné působení. Otázkou nízké dědivosti znaků a biologické zdatnosti u pohlavně se rozmnožující organismů se zabývá teorie sobeckého genu (Dawkins 1976) a teorie zmrzlé plasticity (Flegr, 1998) (viz Flegr, 2005).

2.11.1. Teorie sobeckého genu

Dawkins (1976) ukázal, že předmětem přirozeného výběru u pohlavně se rozmnožujících organismů nejsou jednotlivci, u kterých se genom nedědí z generace na generaci. Subjektem přirozeného výběru jsou pouze různé alely jednotlivých genů, které se předávají vždy z generace na generaci v nezměněné podobě. Jednotlivé alely mohou spolu určitým způsobem spolupracovat, ale ve skutečnosti hlavní roli v biologických procesech hraje sobecký gen. Podle Dawkinse je biologická evoluce závod mezi různými alelami určitého lokusu o co největší frekvenci v genofondu populace. Teorii sobeckého genu můžeme také pojmenovat model vnitrolokusové mezialelické selekce. Z této teorie vyplývá, že se v populaci může šířit alela, která snižuje biologickou zdatnost jedince, ale zároveň zvyšuje své předávání do genofondu následující generace. Příklad takovéto alely popsal Maynard Smith (Smith & Price, 1973 in Flegr, 2005). Tento model je nazván model modrovousů. Gen na Y- chromosomu samce, kterého alela M způsobuje, že samec zabije všechny své dcery a jejich maso použije na krmění synů. Výsledkem je, že samec s alelou M má o polovinu menší relativní biologickou zdatnost než normální samec. Tento samec bude mít jen polovinu mláďat. Synové budou zbaveni konkurence svých sester. Podle teorie sobeckého genu vyplývá, že modrovousovská alela bude vysoce úspěšná a v populaci se bude šířit. Alela je předávána z generace na generaci pouze prostřednictvím samců. K šíření alely přispívá i to, že synové jsou zbaveni konkurence dcer, jsou lépe živeni (Flegr, 2005).

2.11.2. Teorie zmrzlé plasticity

Flegr (1998) předpokládá, že v důsledku vzniku genetické homeostaze je pro pohlavně se rozmnožující jedince charakteristická punktuacionalistická evoluce. Jedinci se mění přechodně kvůli změnám životních podmínek. Vlastnosti druhu se mění pouze těsně po speciaci, kdy skupina nového druhu převezme jen minimum z polymorfismu mateřského druhu. Zásadní redukce genetického polymorfismu u nového druhu způsobí, že mutace je předávána z generace na generaci. Dokud se v genofondu populace nevyskytuje dostatek genetického polymorfismu, tento druh

je plastický a může reagovat na selekční tlaky. Po získání dostatečného množství polymorfismu druh evolučně zamrzá a v průběhu svého života čeká na změnu prostředí, která způsobí jeho extinkci (Flegr, 2005).

2.12. Selekční výzkumy

Přestože experimenty zkoumající proměnlivost délky vývoje v závislosti na selekčních mechanismech jsou z principu poměrně jednoduché, v reálu je jejich proveditelnost velice složitá. Kromě toho, že je nutné chovat v kontrolovaných podmínkách několik generací cílového organismu, je nutné všechna vývojová stádia každodenně studovat. V recentní literatuře jsou podrobně popsány dva výzkumy, zabývající se selekcí na různou délku vývoje u dvou druhů hmyzu. V následující kapitole je shrnut výzkum zabývající se selekcí na vývoj ruměnice pospolné (Balashov a Kipyatkov, 2007), v závěru potom stručně výzkum selekce na délku vývoje u zrnokaza fazolového (Šešlija a Tucić, 2003).

2.13. Vliv teploty na vývoj ruměnice pospolné (podle Balashov a Kipyatkov, 2007)

Pro výzkum byla vybrána ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*), protože vyhovovala daným požadavkům na jednoduchost chovu. Před začátkem vlastního pokusu byly chovány dvě generace potomků dospělců, odchycených na jaře v přírodě. Poté byly vytvořeny páry dospělců a jejich vajíčka byly každodenně přenášeny fototermostatů, kde na ně bylo nasvíceno 20 hodin, a teplota byla zvolena v rozsahu $20,0 \pm 0,5$; $22,0 \pm 0,5$; $24,0 \pm 0,5$; $26,5 \pm 0,5$ a $28,0 \pm 0,5$. Data rychlosti vývoje z těchto pěti teplot byla použita k výpočtu tzv. koeficientu vývojové termolability (směrnice regresní přímky závislosti délky vývoje na teplotě) a spodního teplotního vývojového prahu (průsečíku regresní přímky s osou teplot). Cílem celého výzkumu bylo zjistit, jestli se při selekci na rychlou / pomalou rychlost vývoje mění i tyto charakteristiky závislosti postembryonálního vývoje na okolní teplotě. Proto byly ve stejných podmínkách chovány i nymfy, které se také každodenně sledovaly, a hlídal se výskyt dospělců. Potomci tří samic a třech samců, chovaných při teplotě 28°C , byli následně použiti jako zakladatelé nové generace. Pro selekci na rychlý vývoj byli použiti dospělci, kteří se vysvlékli do dospělého max. dva dny po nejrychlejších dospělci. Naopak pro selekci na pomalý vývoj bylo vždy vybráno 5-6 nejpomalejších jedinců. Celkem byly na počátku založeny tři rodiny, z nichž byly selektovány čtyři linie: Z první rodiny byla ustanovena jedna linie pro rychlý a jedna pro pomalý vývoj, z druhé pouze linie pro rychlý vývoj a z druhé pouze linie pro pomalý vývoj.

Kvůli úmrtnosti jedinců se do páté filiální generace (F5) podařilo dochovat pouze jednu linii selekce pro rychlý vývoj. V obou liniích pro rychlý vývoj se nicméně

podářilo úspěšně odchovat čtyři filiální generace. Přestože se v jedné generaci celková doba postembryonálního vývoje v obou liniích poměrně významně zvýšila (v F2, resp. F1), na konci výzkumu se v obou liniích celková doba vývoje zkrátila o cca 10 %. V selekci na pomalý vývoj byla mortalita o poznání větší a tak se nepodařilo získat potřebná data ve všech generacích, nicméně zde bylo kolísání méně patrné a na konci pokusu došlo k prodloužení délky vývoje o 12, resp. 20 %.

Hlavním cílem výzkumu bylo nicméně získat představu o tom, jestli se při selekci mění i koeficient vývojové termolability a spodní vývojový práh. Z výsledků vyplynulo, že při selekci na rychlý vývoj se zvětšuje koeficient vývojové termolability (roste tedy závislost rychlosti vývoje na teplotě) a spodní vývojový práh tím pádem také roste (tedy roste hodnota spodní letální teploty, při které se jedinci již nevyvíjejí). Při selekci na pomalý vývoj se změna těchto charakteristik (díky malému počtu jedinců) nepovedla prokázat.

Z jiných výzkumů, prováděných na zrnokazu fazolovém (*Acanthoscelides obtectus*) vyplynulo, že selekce na rychlý vývoj (působící řádově desítky generací) je několikrát účinnější než selekce na vývoj pomalý, a že selekce na rychlost vývoje významně ovlivňuje i další důležité vlastnosti, např. tělesnou hmotnost, plodnost či délku života (Šešlija a Tucic, 2003).

2.14. Přehled učebnic

2.14.1. Učebnice obsahující informace o selekci

Vaněčková, Ivana a kol.: Přírodopis učebnice pro základní školy a víceleté gymnázia: Plzeň: Fraus 2006

Problematice evoluční biologie v kapitole „Genetika“ (str. 112 – 115) je zmínka o umělém výběru.

Kubišta, Václav: Obecná biologie: Praha 1: Fortuna 1992

Problematice evoluční biologie je v kapitole „Vznik biologických oborů“ (str. 24-25) věnován jeden odstavec Charlesu Darwinovi a jeho teorii.

Šmarda, Jan: Genetika pro gymnázia: Praha: Fortuna 2003

Problematice evoluční biologie je v kapitole „Klasická genetika“ (str. 67-68) věnován jeden odstavec se zmínkou o selekci, přírodním výběru, směru selekce, selekčních faktorech a selekčním tlaku.

Cílek, Václav a kol.: Přírodopis IV pro 9. ročník základní školy: Praha: Scientia 2000

Problematice evoluční biologie je v kapitole „Vývoj života“ (str. 74-75) věnován odstavec se zmínkou o přírodním výběru, pohlavním výběru, umělém výběru, teorie sobeckého genu.

Linc, Rudolf: Člověk: Praha: Scientia 1996

Problematice evoluční biologie je v kapitole „Četnost druhů“ (str. 196-197) věnován jeden odstavec se zmínkou o Darwinově selekci.

Bumerl, Jiří a kol.: Biologie 2 pro střední odborné školy: Praha 2: SPN 1997

Problematice evoluční biologie je v kapitole „Evoluce“ (str. 71- 73) věnována celá kapitol. Je zde zmíněno: teorie evolučních procesů, selekce, variabilita, pohlavní výběr, umělý výběr, reprodukční nadprodukce, konkurenční vztahy, mutace.

2.14.2. Učebnice neobsahující informace o selekci

Smrž, Jaroslav a kol.: Biologie živočichů pro gymnázia. První vydání. Praha: Fortuna. 2004. 208 stran. ISNB 80-7168-909-2

Dobroruka, Luděk a kol.: Přírodopis III pro 8. ročník základní školy: Praha: Scientia 1999

Dobroruka, Luděk a kol.: Přírodopis II pro 7. ročník základní školy: Praha: Scientia 2003

Černík Vladimír a kol.: Přírodopis 2 pro 7. ročník základní školy a nižší ročníky víceletých gymnázií Zoologie – Botanika: Praha 2: SPN 1999

Černík, Vladimír a kol.: Přírodopis 2 Zoologie 1. část pro žáky základní školy (7. ročník) a nižší ročníky víceletých gymnázií: Praha 2: SPN 1997

Kvasničková, Danuše a kol.: Poznáváme život Přírodopis s výrazným ekologickým zaměřením pro 7. ročník: Praha 1: Fortuna 1995

Kvasničková, Danuše a kol.: Ekologický přírodopis pro 6. ročník základní školy a nižší ročníky víceletých gymnázií: Praha 1: Fortuna 2002

Kvasničková, Danuše a kol.: Poznáváme život přírodopis s výrazným ekologickým zaměřením pro 6. ročník: Praha 1: Fortuna 1995

Novotný, Ivan a kol.: Biologie člověka pro gymnázia: Praha 1: Fortuna 2003

2.15. Studovaný materiál

Studovaným materiálem je hladinatka pobřežní *Microvelia reticulata* Burmeister, 1985 (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). Patří mezi semiakvatické ploštice, které mají bodavě sací ústní ústrojí, přední pár křídel je přeměněn v polokrovky.

Hladinatka pobřežní dorůstá do velikosti 1,4 - 1,8 mm. Žije při březích zarostlých vodními rostlinami střední Evropy (Korbel a kol., 2001).

Podle Hudce a kol. (2007) je hladinatka pobřežní černé barvy, podobná rašelinatkám. Od těch se liší čtyřčlankovými tykadly, dvoubarevnými stehny a přítomností dvou cihlových skvrn na štítu za hlavou. Většinou jsou apterní, na několika lokalitách v jižních Čechách bylo zjištěno 4,2 % makropterních jedinců (Ditrich a Papáček, 2010).

Hladinatka pobřežní se živí převážně utopeným hmyzem nebo malými členovci, kteří se vyskytují na vodní hladině. Vrcholovým predátorem je hladinatka pobřežní v zaplavených rýžových polích, kde se živí mšicemi a pakomáry (Numazawa a Kobayashi, 1985 in Paulová, 2012).

Podle výzkumu Paulové (2012) závisí růst a vývoj hladinatky pobřežní na teplotě prostředí a na intenzitě příjmu potravy. Při teplotě 21°C a každodenním krmení průměrná délka vývoje trvala 21,4 dnů. Oproti tomu jedinci, kteří byli chováni při stejné teplotě, ale krmeni obden, jejich délka vývoje byla delší a to průměrně 24,94 dne. Tento trend se potvrdil i při změně teploty, kdy jedinci byli chováni při 25°C. Při každodenním krmení průměrná délka vývoje jedince činila 16,28 dne a při krmení obden průměrně 21 dnů.

Kromě *M. reticulata* se v ČR vyskytuje ještě příbuzná *M. buenoi*, jejíž výskyt je mnohem omezenější a množství poznatků o biologii relativně chudé (Kment a Smékal, 2002).

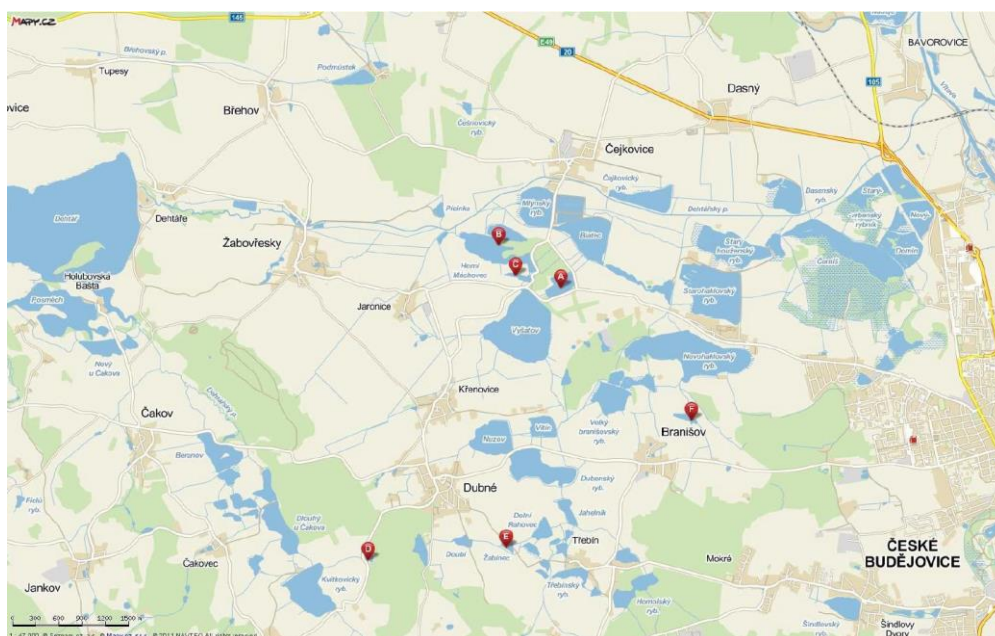


Obrázek 2: Samec hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) (foto:T. Ditrich)

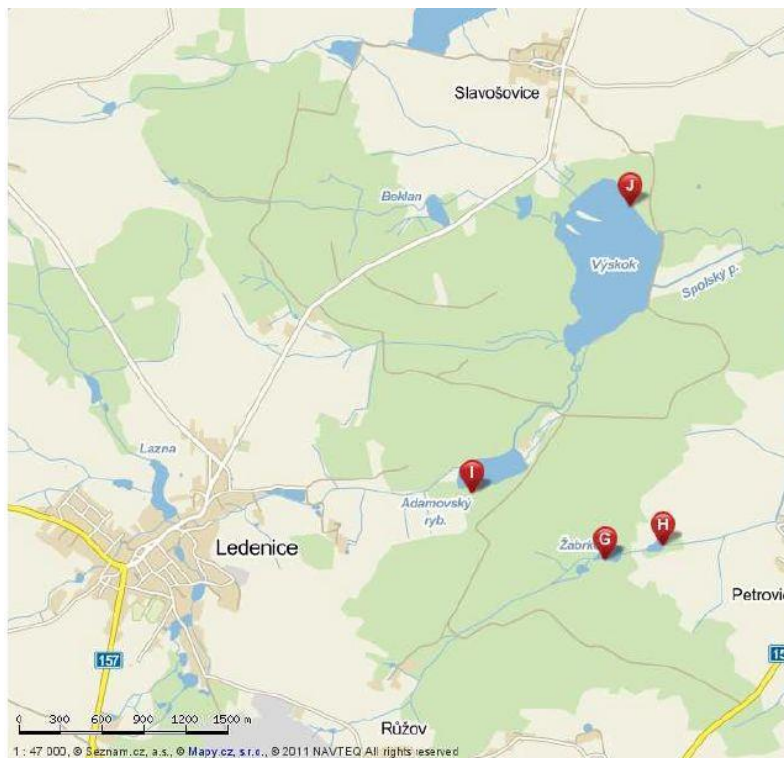
3. Metodika na výzkum selekce na délku postembryonálního vývoje hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*).

Příprava na celý experiment začala v průběhu října 2011, kdy bylo na 10 rybnících v okolí Českých Budějovic odchyceno 20 – 200 jedinců *M. reticulata*. Následně byli jedinci separováni podle pohlaví a umístěni do přezimovacích krabiček (plastové krabičky s vlhkým filtračním papírem). Přezimovací krabičky byly položeny do misek s ledovou tříští a vloženy do termostatu LBT 168 (Vanellus, ČB) nastaveného na 0°C. Toto uspořádání zamezilo fluktuaci teploty větší než 1°C. Odchyt jedinců na podzim byl zvolen kvůli tomu, že *M. reticulata* přezimuje ve stádiu pohlavně nezralého dospělce (Ditrich & Košťál, 2011) a díky separaci pohlaví byli jedinci po přezimování dosud nespáření.

Během přezimování byly některé krabičky napadeny plísněmi a jedinci z některých lokalit nemohli být do pokusu použiti. Proto byl v dubnu 2012 proveden ještě jeden dodatečný odchyt čerstvě přezimovaných jedinců na dalších rybnících v okolí ČB. U takto odchycených jedinců nebylo možné vyloučit již proběhlou kopulaci. Samice byly proto separovány a drženy v laboratorních podmínkách 12-14 dní, během nichž byla kontrolována přítomnost nakladených vajíček. Protože u samic ze dvou lokalit se nakladená vajíčka objevila, nebyli jedinci z těchto rybníků do pokusů zahrnuti. Celkem tak byli v dubnu 2012 k dispozici nespáření jedinci z celkem 10 lokalit kolem Českých Budějovic (viz obr. 3 a 4).



Obrázek 3: Přehled lokalit, ze kterých byli použiti dospělci odchyceni v říjnu r. 2011 a zároveň jich přežilo dostatečné množství k založení pokusu.



Obrázek 4: Přehled lokalit, ze kterých byli odebráni nespáření jedinci v dubnu 2012.

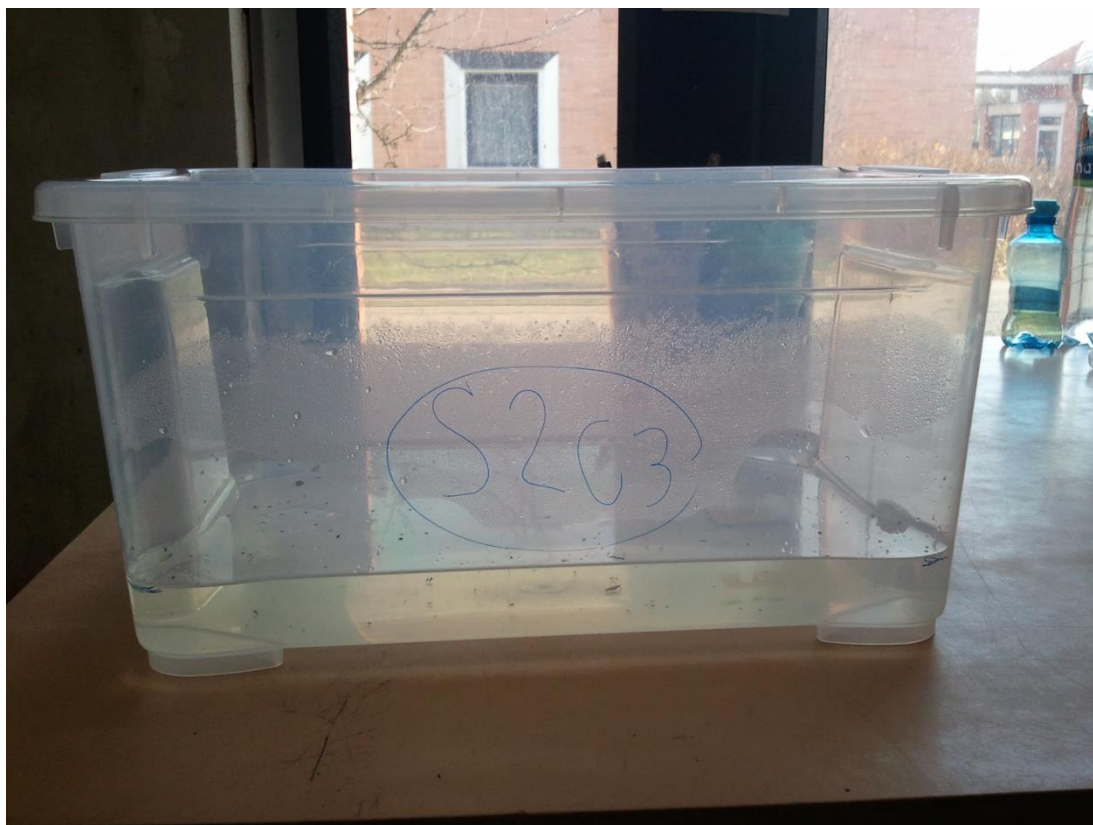
Základní design selekčního experimentu spočíval ve vytvoření počáteční populace o velikosti 120 jedinců (80 samic a 40 samců), chovaných ve společném chovu a krměných každý den. Z každé lokality bylo použito 8 samic a 4 samci. Vylíhnuté nymfy byly každodenně odebírány a chovány ve skupinkách max. 30 jedinců do té doby. Odebírání nymf probíhalo do té doby, než bylo k dispozici cca 1100 – 1200 nymf. Vytvořené se nymfy byly krměny obden. Po dosažení dospělosti byli jedinci seskupováni podle pohlaví a celkové délky larválního vývoje – jedinci stejného pohlaví a identickou délkou vývoje byli vloženi do jedné krabičky a uchovávaní do té doby, než dospěly všechny odebrané nymfy.

Po dospění všech nymf byli dospělci seřazeni podle délky vývoje a náhodně bylo vygenerováno 70 samic a 40 samců, kteří byli posléze použiti jako rodiče další generace (kontrolní, control – C). Ze zbytku jedinců byla vybrána třetina jedinců s nejrychlejším vývojem a z nich bylo náhodně vygenerováno také 70 samic a 40 samců, kteří sloužili jako rodiče „rychlé (fast – F)“ generace. Z třetiny jedinců s nejpomalejším vývojem bylo obdobným způsobem vybráno 70 samic a 40 samců s nejpomalejším vývojem – rodiče „pomalé generace (slow – S)“.

Takto tedy byli potomci původních rodičů rozděleni na tři linie podle délky vývoje - rychlé, pomalé a kontrolní. V dalších generacích byl zachován stejný postup chovu i rozdělení do linií, ale reálně se zachovávala pouze odpovídající linie („rychlí“ potomci od „rychlých“ rodičů atd.). Ostatní linie byly založeny pouze virtuálně a dospělci byli fixováni.

Shodným způsobem byly založeny tři replikace. Celkem tak po první generaci bylo ustanoveno devět linií (tři rychlé, tři pomalé a tři kontrolní). Se všemi liniemi bylo stejným způsobem nakládáno až do dospělosti nymf čtvrté generace (leden 2013).

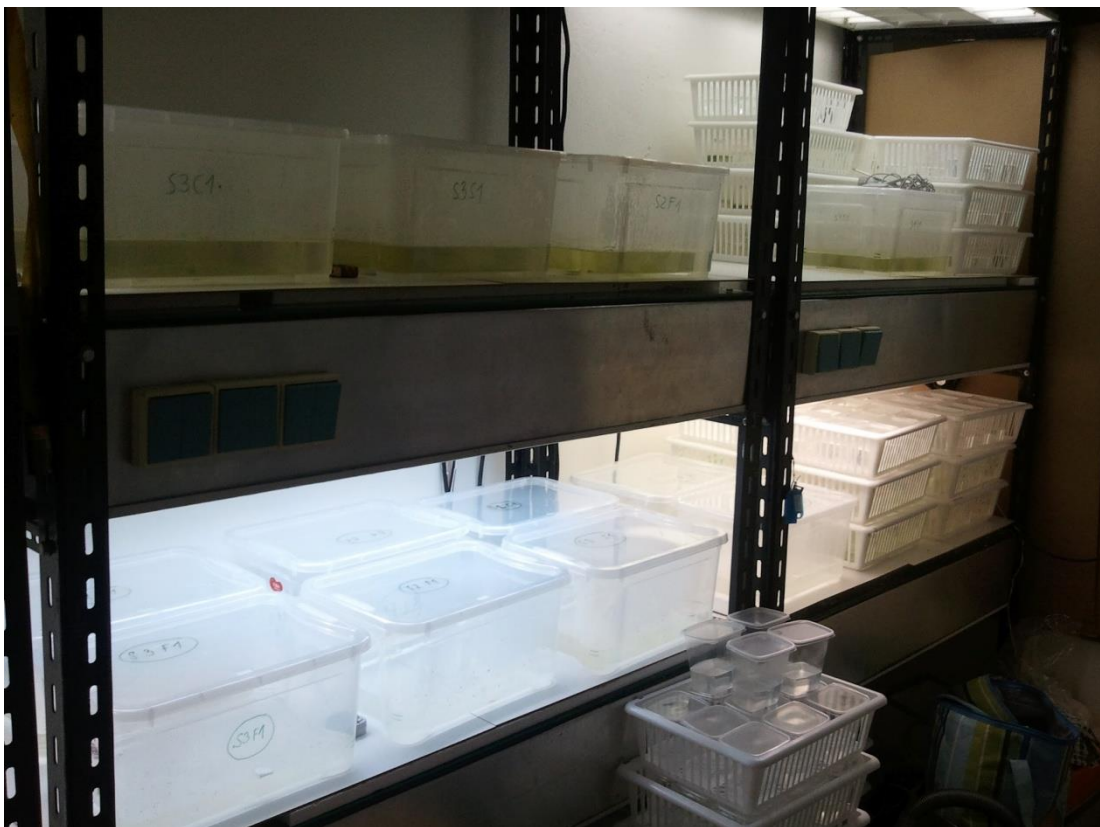
Pro chov dospělců spojeným s produkcí vajíček a odebíráním nymf byly použity plastové boxy o ploše cca 35 x 25 cm naplněných odstátou vodou do výšky cca 3 cm. Jako krmení sloužil mražený nasmýkaný hmyz (především různé Diptera a Hemiptera) + laboratorně chované octomilky *Drosophila melanogaster* a *Chymomyza costata*. Boxy byly umístěny v klimatizované místnosti s teplotou 22 ± 1.5 °C. Protože v místnosti byly boxy umístěny podél zdi, kde byl mírný teplotní gradient, byly všechny boxy pravidelně každý den rotovány tak, aby ve všech byly srovnatelné podmínky. Fotoperioda byla nastavena na konstantní podmínky dlouhého dne 18L:6D (18 hod. světlo, 6 hod. tma). Uhynulí jedinci byli každý den vybírání a fixováni, aby se předešlo případnému šíření infekcí. Boxy byly překryty víkem, což způsobovalo téměř relativní vlhkost v boxu téměř 100 %.



Obrázek 5: Vzhled plastového boxu 21. 7. 2012 (foto: A. Marvanová)



Obrázek 6: Náhled dovnitř boxu 21. 7. 2012 (foto: A. Marvanová)

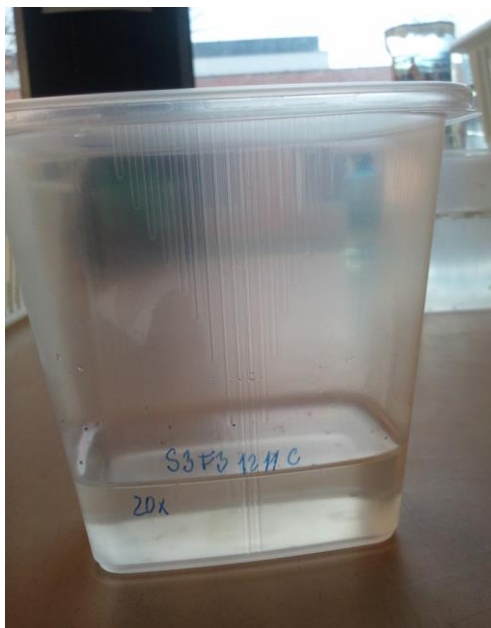


Obrázek 7: Uspořádání boxů v klimaboxu 21. 7. 2012 (foto: A. Marvanová)

Protože vlivem poměrně vysoké teploty a režimu dlouhého dne docházelo v boxech poměrně rychle k rozvoji blíže neurčených sinic a řas, byli při zhoršení kvality vody dospělci přemístěni do nového boxu. Kromě toho byli dospělci vždy separováni a umístěni do nového boxu, když se mezi nimi začaly líhnout nymfy z nakladených vajíček. Tímto způsobem bylo možno zredukovat intenzitu kanibalismu.

Líhnoucí se nymfy byly umísťovány do kelímků s plochou 8 x 5,5 cm a výškou hladiny cca 3 cm. Do každého kelímku bylo umístěno 8 - 30 jedinců, protože populační hustota ovlivňuje rychlost larválního vývoje (Ditrich & Papáček, 2010). Nymfy byly krmeny obden mraženými octomilkami *D. melanogaster* a *C. costata* v množství cca jedna octomilka na tři jedince mladších instarů, jedna octomilka na dva jedince prostředních instarů a jedna octomilka na jednu nymfu pátého instaru. Kelímky byly také opatřeny víčkem a uchovávány ve stejných podmínkách, jako boxy s rodičovskými populacemi. Protože kvůli velkému množství kelímků s nymfami (v jednu dobu cca 300) a omezenému prostoru, byly kelímky vkládány do plastových košíků po devíti a vrstveny na sebe až do pěti vrstev. Protože v takovém případě mohl hrát významnou roli i vertikální teplotní gradient, byly jednotlivé vrstvy kelímků každodenně rotovány odshora dolů. K tomu navíc probíhala stejná rotace celých sloupců kelímků, jako rotace rodičovských boxů. Na nejsvrchnější vrstvě kelímků byla umístěna ještě jedna vrstva shodných kelímků naplněných vodou (bez nymf), která sloužila jako teplotně pufrací vrstva pro zamezení případného vlivu zářivek ve výšce cca 40 cm nad touto vrstvou.

Vzhledem k nutnosti každodenní péče a kontrole o několik set i tisíce jedinců po dlouhé období se o celé chovy střídavě staralo devět poučených osob.



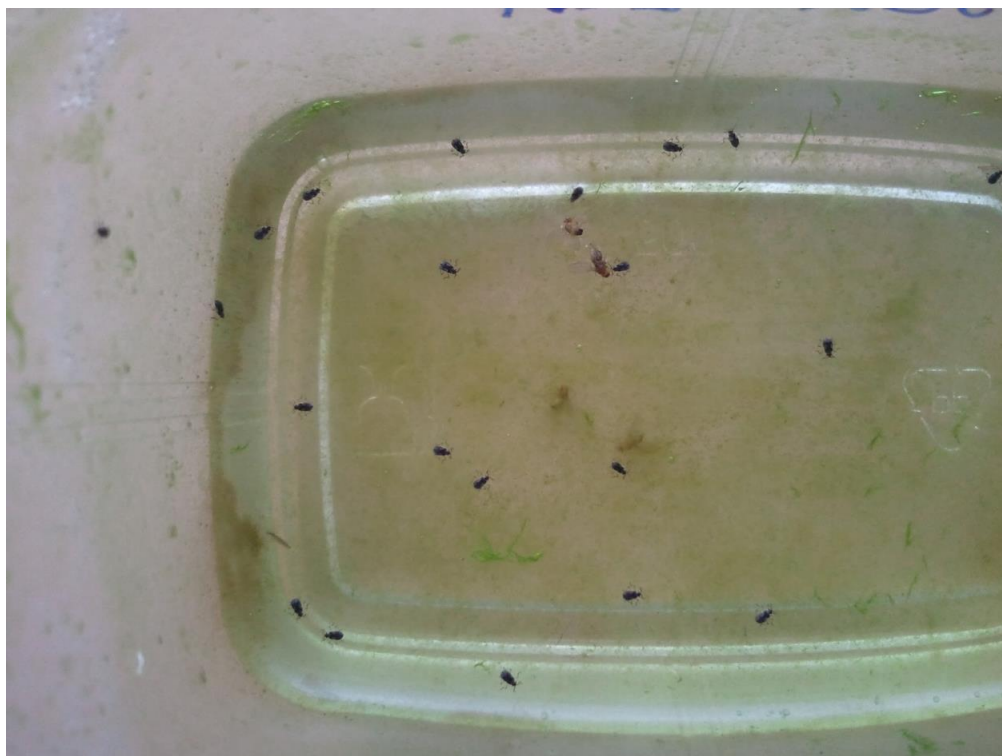
Obrázek 8: Plastový kelímek z boku s *M. reticulata* (foto: A. Marvanová)



Obrázek 9: Uspořádání plastových kelímků do plastových košíků (foto: A. Marvanová)



Obrázek 10: Krmení nymf 21. 7. 2012 (foto: A. Marvanová)



Obrázek 11: Krmení dospělců octomilkami (foto: A. Marvanová)

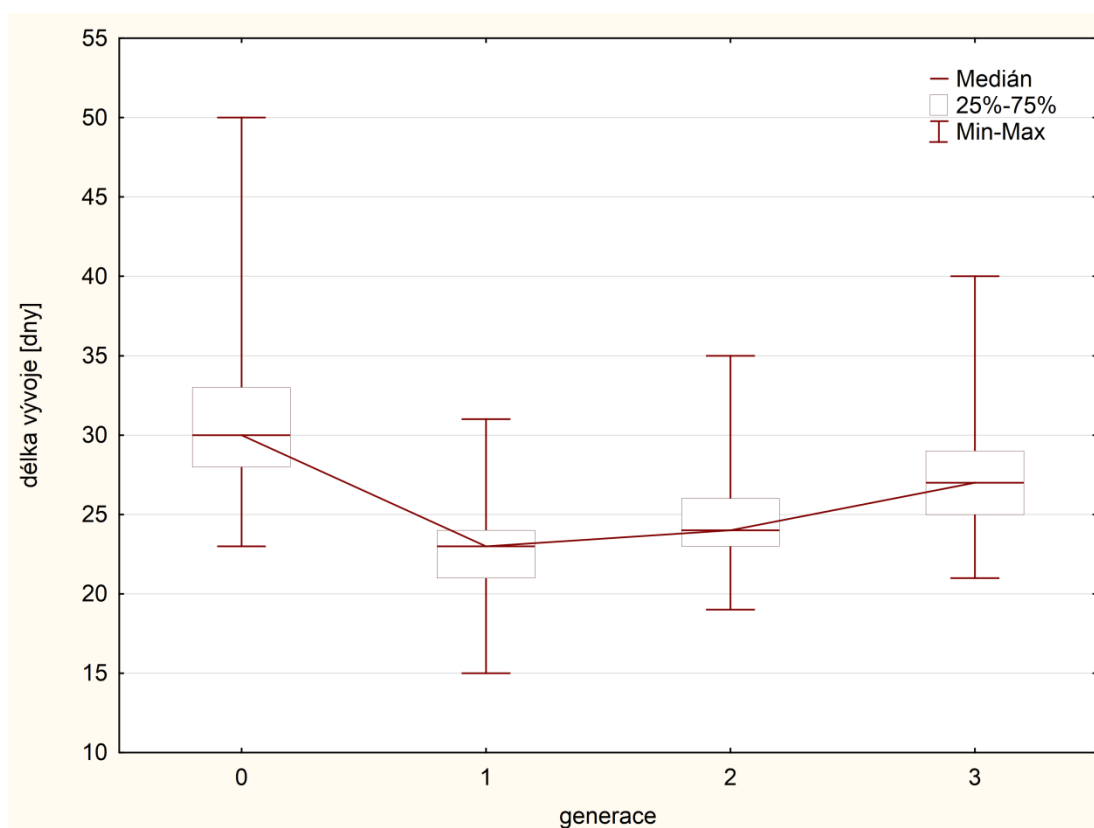
4. Výsledky

Ve všech replikacích a liniích (kontrolní, selekce na rychlý vývoj, selekce na pomalý vývoj) se podařilo úspěšně odchovat tři filiální generace. V následujících podkapitolách bude shrnut vývoj rychlosti larválního vývoje během celého selekčního experimentu tří jednotlivých replikací.

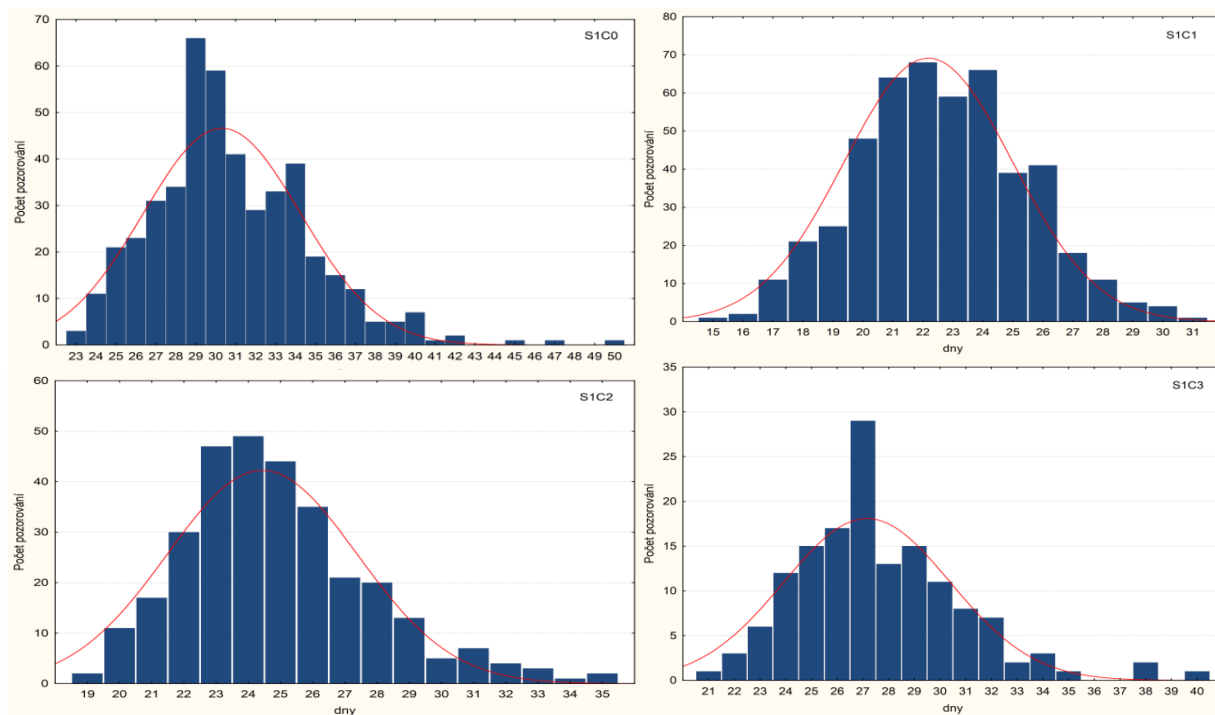
4.1. Replikace „S1“

4.1.1. Kontrolní skupina „S1C“

Generace kontrolní skupiny (S1C) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 24. 9. 2012; G2 = 4. 12. 2012 a G3 = 1. 3. 2013. Kompletní popisné statistiky celé první replikace (S1) jsou uvedeny v tab. 1. V kontrolní skupině došlo k nejrazantnější změně v rychlosti vývoje (střední pokles délky vývoje o 7 dní) mezi zakládající (generace 0: medián = 30) a první filiální generací (G1: medián = 23), v dalších generacích se rychlost vývoje zase pomalu snižovala (G2: medián = 24 a G3: medián = 27; obr. 12). Podobně klesla a následně se zvyšovala i celková variabilita délky vývoje, přičemž rozložení délek vývoje bylo ve všech generacích (s výjimkou G1) výrazně pozitivně šikmé (obr. 13, tab. 1).



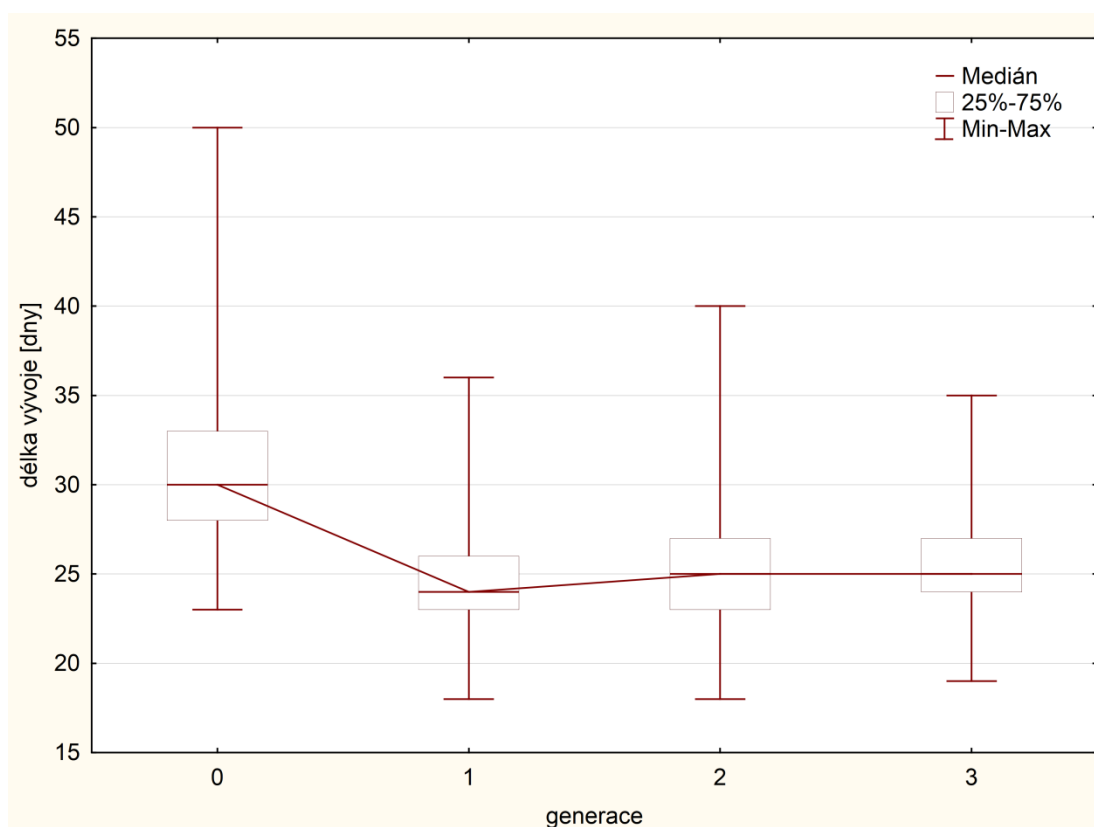
Obrázek 12: Délka vývoje kontrolní linie; první replikace (S1C). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje mírně prodlužovala.



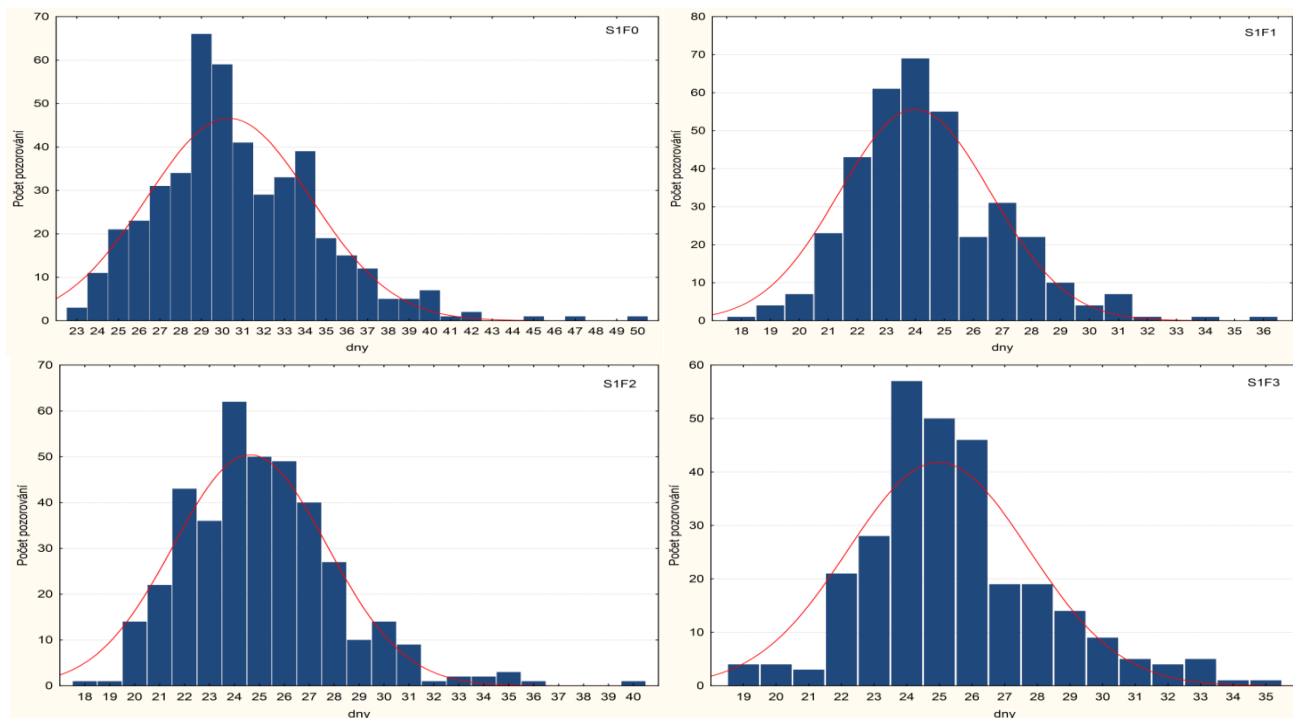
Obrázek 13: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací kontrolní linie (první replikace). Nápadné je snížení celkové variability v první filiální generaci a její následný mírný nárůst. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

4.1.2. Rychlá skupina „S1F“

Generace rychlé skupiny (S1F) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 5. 9. 2012; G2 = 29. 10. 2012 a G3 = 3. 1. 2013. Rychlá skupina (S1F) byla založena Linie selektovaná na vysokou rychlost vývoje měla zpočátku podobný průběh – střední délka vývoje klesla z počátečních 30 dní (G0: medián = 30; pozn. tato zakládající generace je shodná pro všechny linie jedné replikace, pro větší přehlednost však bude opakovaně uváděna u všech linií) na 24 dní (G1) a poté jen mírně stoupla (G2 a G3: medián = 25; obr. 14). Pozitivní šikmost rozdělení délek vývoje byla zřetelná u všech generací, celková variabilita po výrazném poklesu ze zakládající do první filiální generace kolísala (obr. 15, tab. 1).



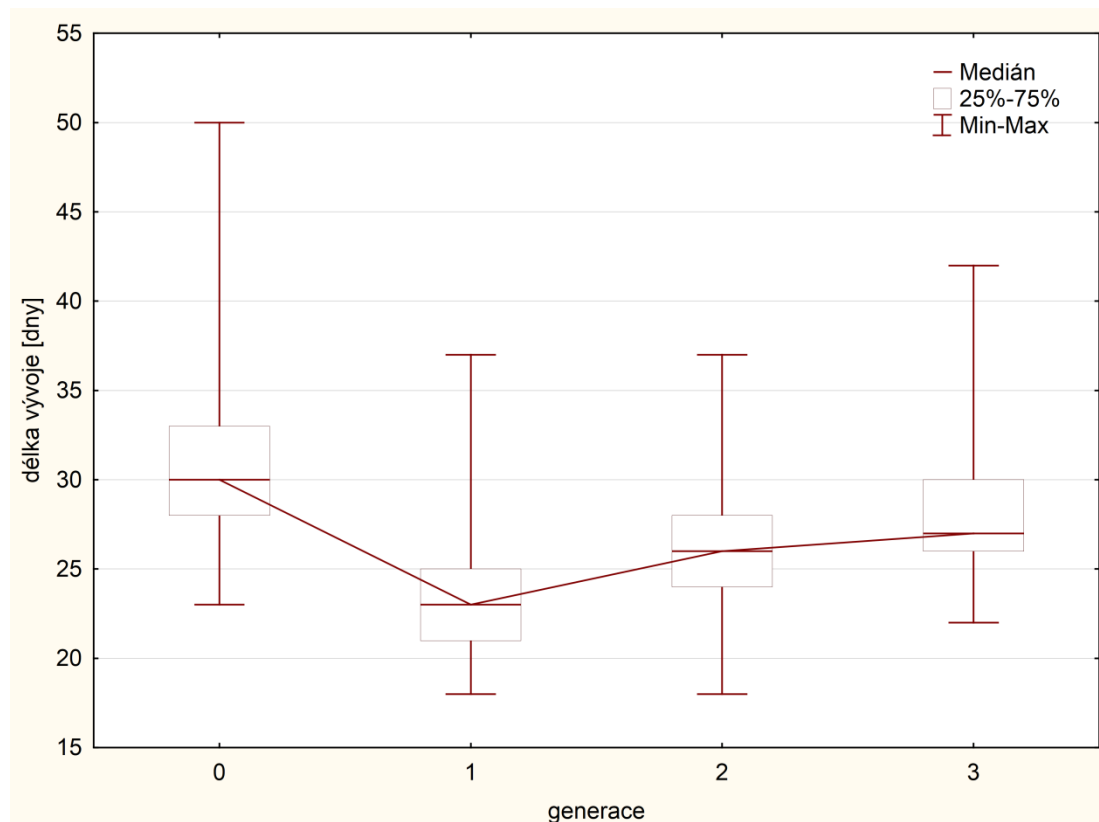
Obrázek 14:Délka vývoje linie selektované na rychlý vývoj; první replikace (S1F). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje téměř nezměnila.



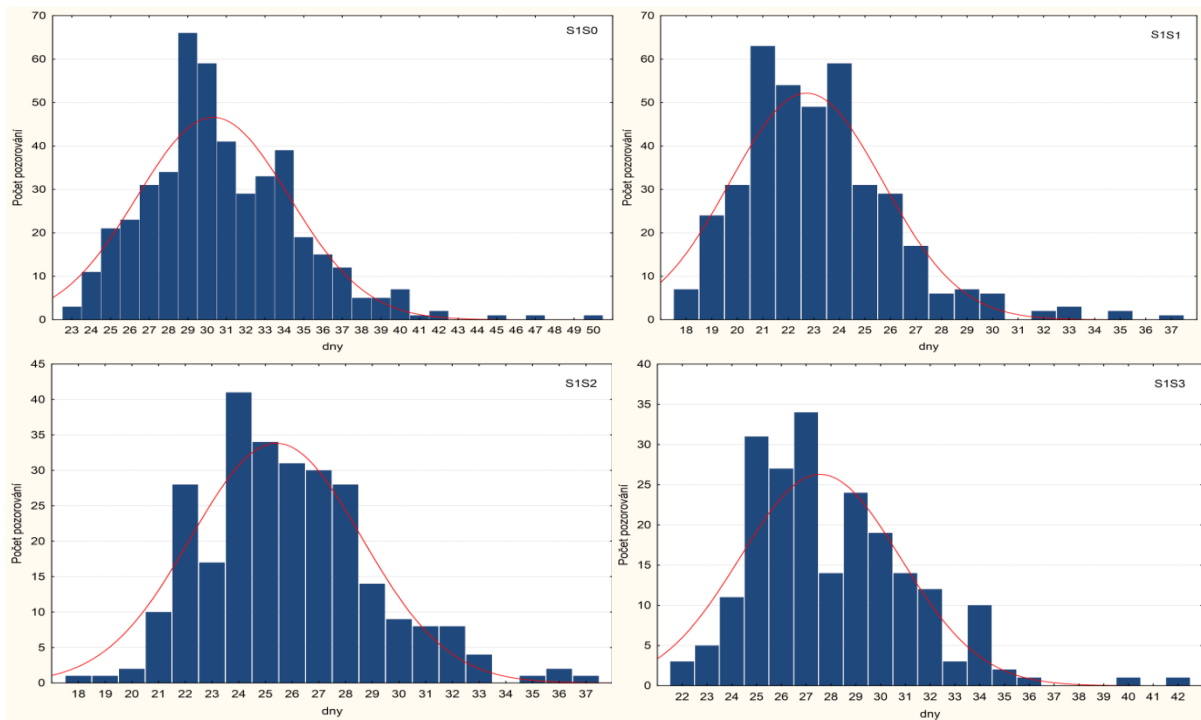
Obrázek 15: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací linie selektované na vysokou rychlost vývoje (první replikace). Celková variabilita v první filiální generaci výrazně klesla, po jejím mírném zvýšení (G2) však klesla znovu (G3). Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

4.1.3. Pomalá skupina „S1S“

Generace pomalé skupiny (S1S) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 17. 9. 2012; G2 = 21. 11. 2012 a G3 = 15. 2. 2013. Podobně jako v kontrolní linii, i v linii selektované na pomalý vývoj došlo po počátečním poklesu délky vývoje k opětovnému postupnému prodlužování (G0: medián = 30; G1: medián = 23; G2: medián = 26; G3: medián = 27; obr. 16). Pozitivní šikmost rozdělení délek vývoje byla zřetelná u všech generací, celková variabilita po výrazném poklesu ze zakládající do první filiální generace znovu rostla (obr. 17, tab. 1).



Obrázek 16: Délka vývoje linie selektované na pomalý vývoj; první replikace (S1S). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje postupně znovu zvyšovala.



Obrázek 17: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací linie selektované na nízkou rychlost vývoje (první replikace). Celková variabilita v první filiální generaci výrazně klesla, v dalších generacích mírně stoupala. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

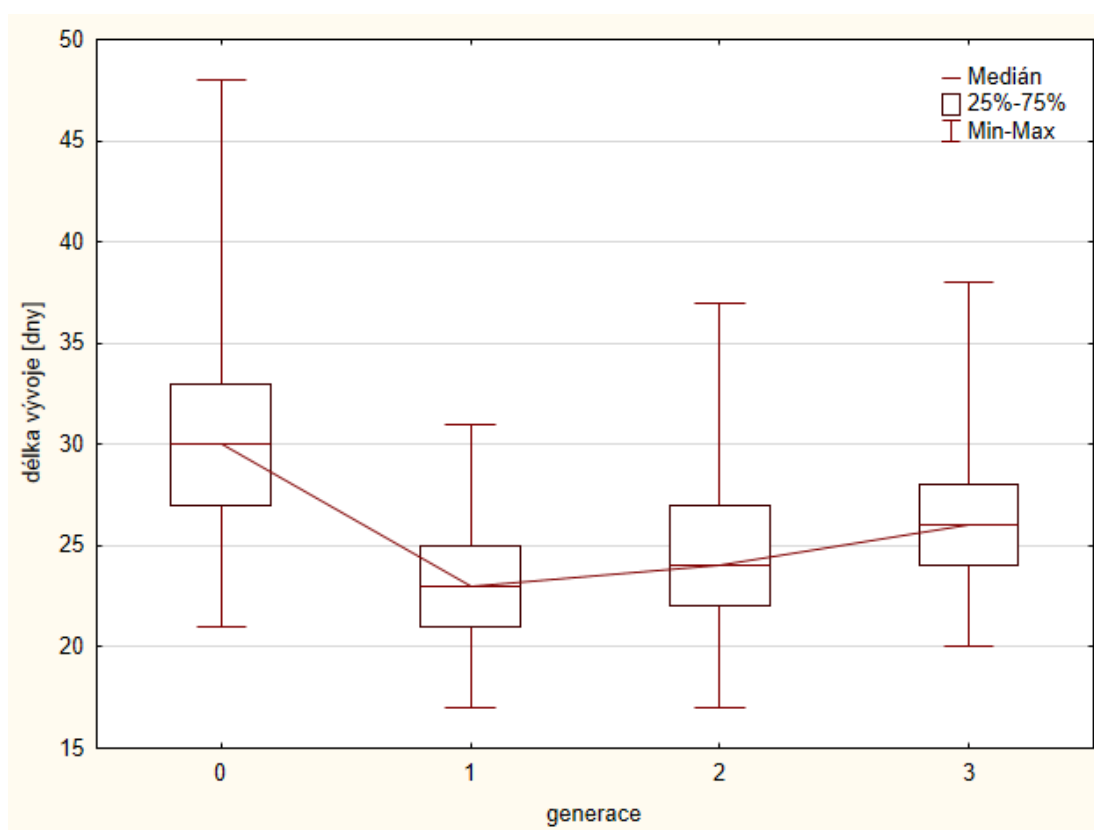
Tab.1. Popisné statistiky délky vývoje první replikace (S1) v počáteční generaci (ozn. jako 0) a třech následujících (1-3). Jako N je označen finální počet jedinců, kteří dospěli a byli použiti jako zdrojová populace pro další generace; Q1 první kvartil; Q3 třetí kvartil.

linie	gen.	pohlaví	N	průměr	sm. odchylka	medián	min	max	Q1	Q3	modus	četnost modu
S1 kontrola	0	samci	202	30.89	3.93	30	23	47	28	33	29	33
		samice	257	30.68	3.93	30	23	50	28	33	29; 30	33
		celkem	459	30.77	3.93	30	23	50	28	33	29	66
	1	samci	247	22.94	2.78	23	16	31	21	25	24	37
		samice	237	22.33	2.78	22	15	30	20	24	22	34
		celkem	484	22.64	2.79	23	15	31	21	24	22	68
	2	samci	139	25.23	2.87	25	20	35	23	27	23; 24	22
		samice	172	24.63	2.97	24	19	33	23	26	24; 25	27
		celkem	311	24.90	2.94	24	19	35	23	26	24	49
	3	samci	77	27.23	3.37	27	22	40	25	29	26; 27	13
		samice	69	28.06	3.01	28	21	38	26	30	27	16
		celkem	146	27.62	3.22	27	21	40	25	29	27	29
S1 rychlý vývoj	0	samci	202	30.89	3.93	30	23	47	28	33	29	33
		samice	257	30.68	3.93	30	23	50	28	33	29; 30	33
		celkem	459	30.77	3.93	30	23	50	28	33	29	66
	1	samci	164	24.77	2.55	24	20	36	23	26	24	39
		samice	198	24.18	2.61	24	18	34	23	26	23	39
		celkem	362	24.45	2.60	24	18	36	23	26	24	69
	2	samci	185	25.34	3.27	25	18	40	23	27	24	29
		samice	203	24.88	2.86	25	19	34	23	27	24	33
		celkem	388	25.10	3.07	25	18	40	23	27	24	62
	3	samci	144	25.64	2.69	25	19	35	24	26.5	26	31
		samice	146	25.24	2.83	25	19	34	23	27	24	27
		celkem	290	25.44	2.77	25	19	35	24	27	24	57
S1 pomalý vývoj	0	samci	202	30.89	3.93	30	23	47	28	33	29	33
		samice	257	30.68	3.93	30	23	50	28	33	29; 30	33
		celkem	459	30.77	3.93	30	23	50	28	33	29	66
	1	samci	177	23.06	2.94	23	18	37	21	25	22	27
		samice	214	23.29	3.03	23	18	35	21	25	21	38
		celkem	391	23.18	2.99	23	18	37	21	25	21	63
	2	samci	134	26.11	3.11	26	20	36	24	28	24	22
		samice	136	25.63	3.25	25	18	37	23.5	28	24	19
		celkem	270	25.87	3.18	26	18	37	24	28	24	41
	3	samci	109	28.17	3.26	28	23	42	26	30	25	17
		samice	103	27.89	3.19	27	22	40	26	30	27	20
		celkem	212	28.03	3.22	27	22	42	26	30	27	34

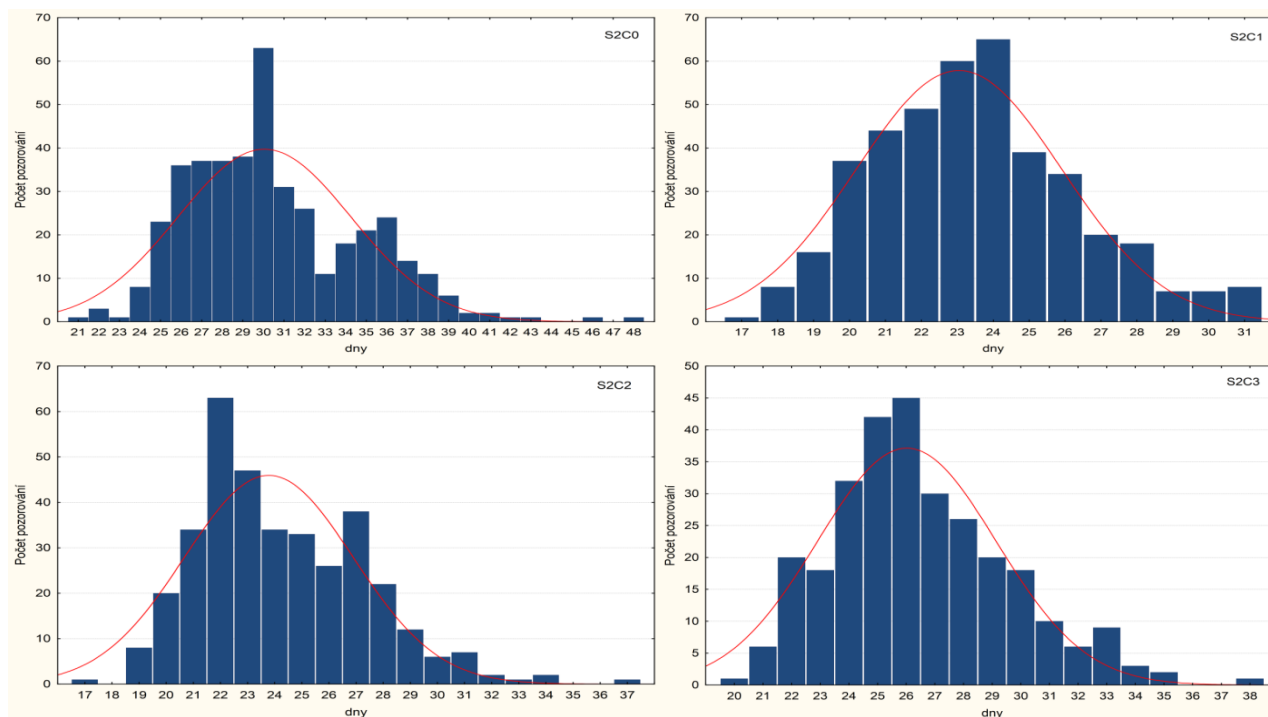
4.2. Replikace S2

4.2.1. Kontrolní skupina „S2C“

Generace kontrolní skupiny (S2C) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 12. 9. 2012; G2 = 6. 11. 2012 a G3 = 14. 1. 2013. Kompletní popisné statistiky celé druhé replikace (S2) jsou uvedeny v tab. 2. V kontrolní skupině došlo k nejrazantnější změně v rychlosti vývoje (střední pokles délky vývoje o 7 dní) mezi zakládající (generace 0: medián = 30) a první filiální generací (G1: medián = 23), v dalších generacích se rychlost vývoje zase pomalu snižovala (G2: medián = 24 a G3: medián = 26; obr. 18). Podobně klesla a následně se zvyšovala i celková variabilita délky vývoje, přičemž rozložení délek vývoje bylo ve všech generacích pozitivně šikmé (obr. 19, tab. 2.).



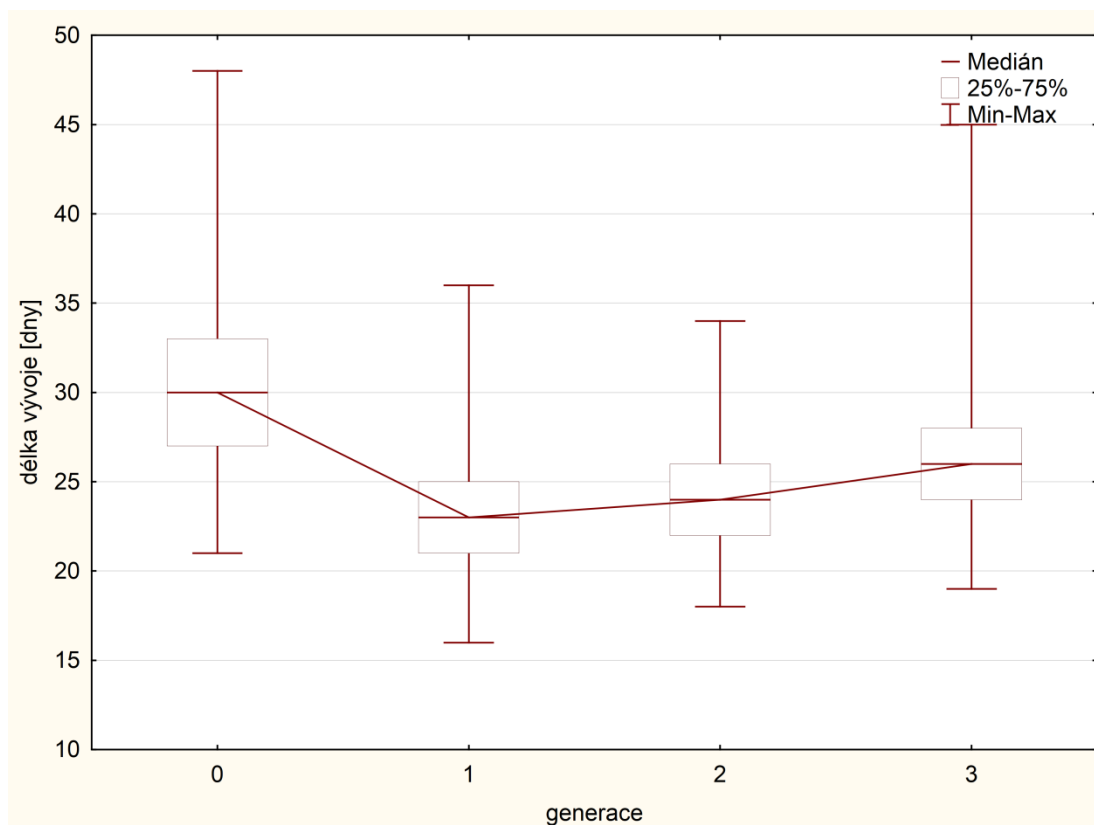
Obrázek 18: Délka vývoje kontrolní linie; první replikace (S2C). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje mírně prodlužovala.



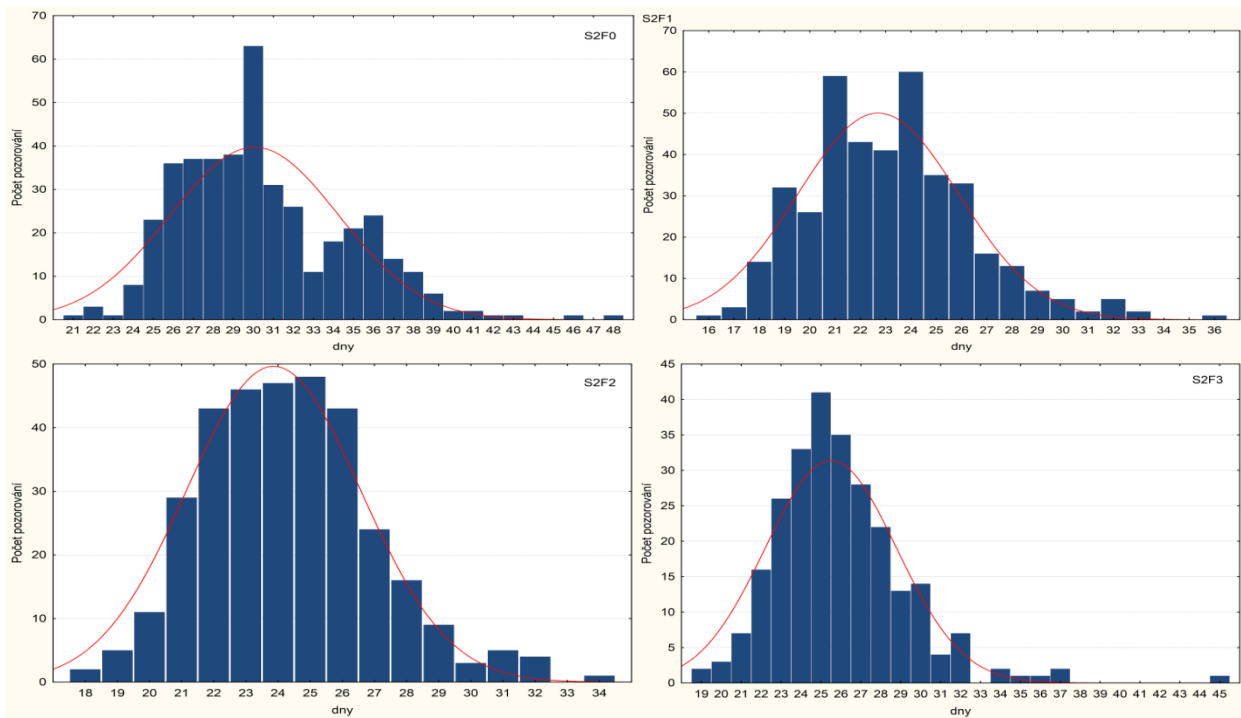
Obrázek 19: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací kontrolní linie (druhé replikace). Nápadné je snížení celkové variability v první filiální generaci a její následný mírný nárůst. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

4.2.2. Rychlá skupina „S2F“

Generace rychlé skupiny (S2F) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 13. 9. 2012; G2 = 7. 11. 2012 a G3 = 23. 1. 2013. Linie selektovaná na vysokou rychlost vývoje měla zpočátku podobný průběh – střední délka vývoje klesla z počátečních 30 dní G0: medián = 30 také na 23 dní (G1) a poté jen mírně stoupla (G2 medián = 24 a G3: medián = 26; obr. 20). Pozitivní šikmost rozdělení délek vývoje bylo zřetelné u všech generací.



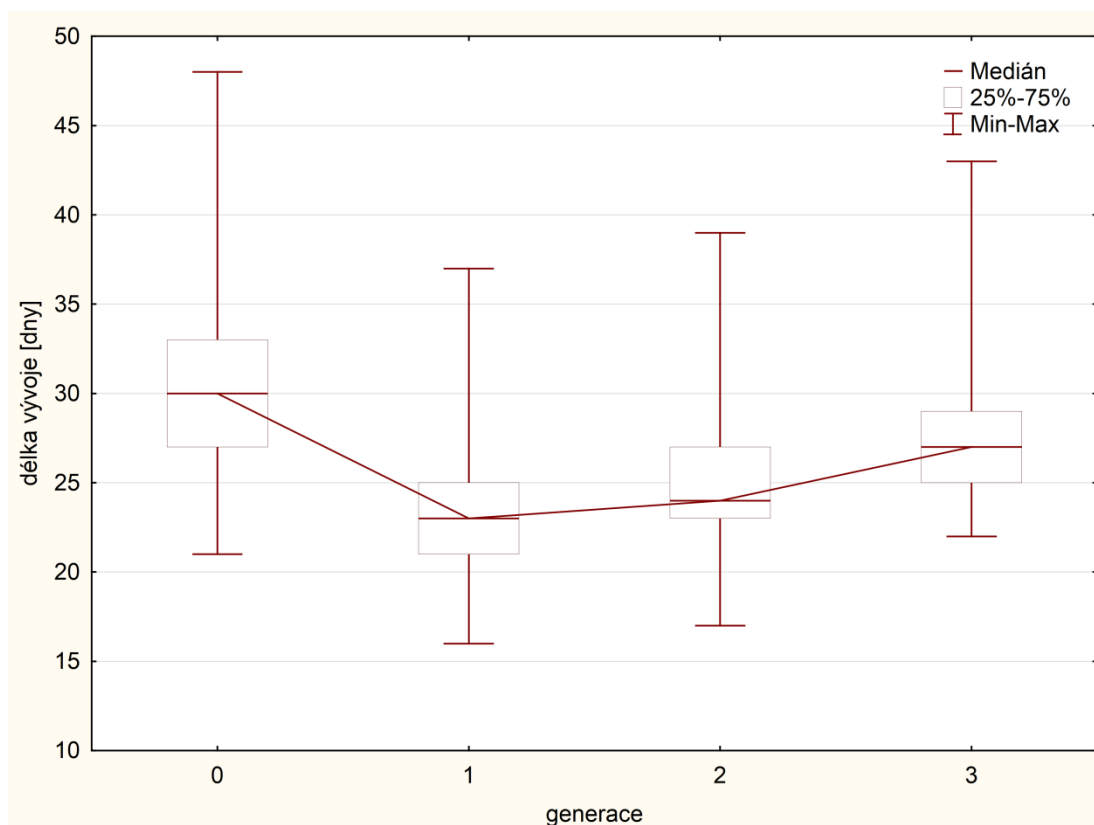
Obrázek 20: Délka vývoje linie selektované na rychlý vývoj; druhé replikace (S2F). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací došlo k mírnému nárůstu mezi druhou (G2) a třetí (G3) generací.



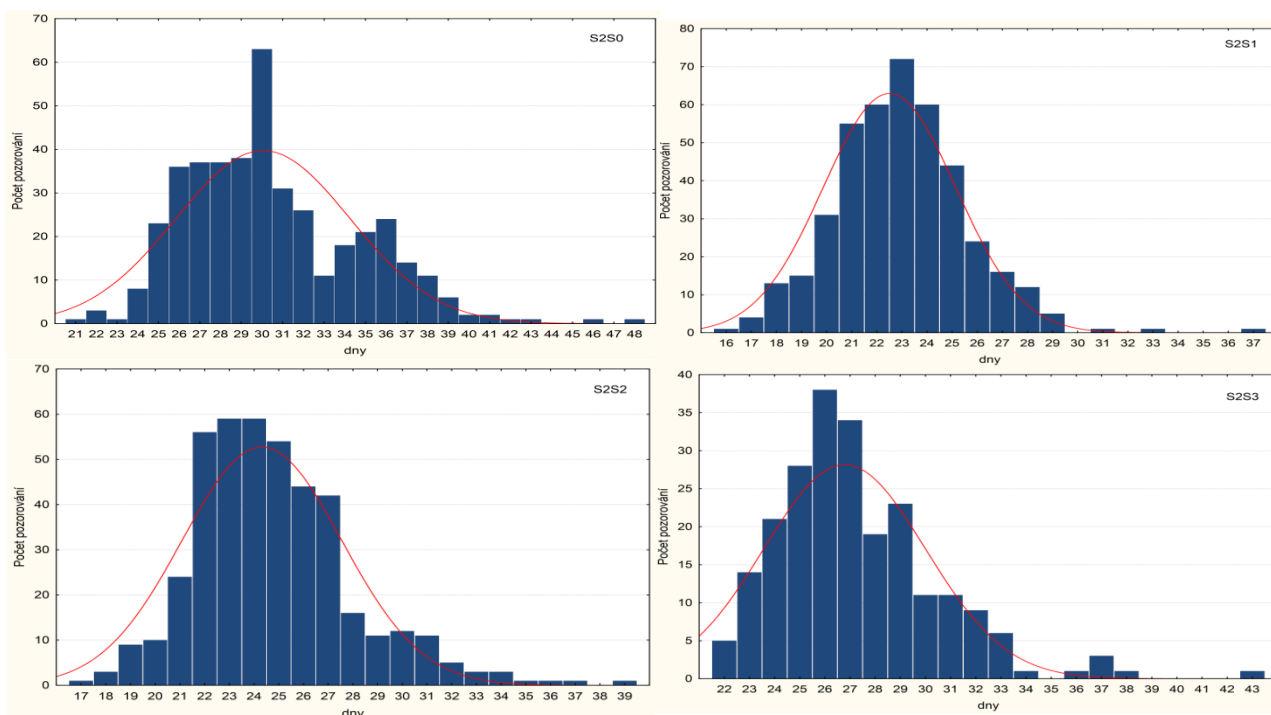
Obrázek 21: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací linie selektované na vysokou rychlost vývoje (druhé replikace). Celková variabilita v první filiální generaci klesla, ale nejnápadnější pokles je u (G2), ale došlo poté k nárůstu (G3). Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

4.2.3. Pomalá skupina „S2S“

Generace pomalé skupiny (S2S) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 11. 9. 2012; G2 = 8. 11. 2012 a G3 = 29. 1. 2013. Podobně jako v předchozích liniích této replikace, i v linii selektované na pomalý vývoj došlo po počátečním poklesu délky vývoje k opětovnému postupnému prodlužování (G0: medián = 30; G1: medián = 23; G2: medián = 24; G3: medián = 27; obr. 22). Pozitivní šikmost rozdělení délek vývoje byla zřetelná u všech generací, celková variabilita po výrazném poklesu ze zakládající do první filiální generace znovu rostla (obr. 23, tab. 2).



Obrázek 22: Délka vývoje linie selektované na pomalý vývoj; druhé replikace (S2S). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje postupně znovu zvyšovala.



Obrázek 23: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací linie selektované na nízkou rychlost vývoje (druhé replikace). Celková variabilita v první filiální generaci výrazně klesla, v dalších generacích mírně stoupala. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

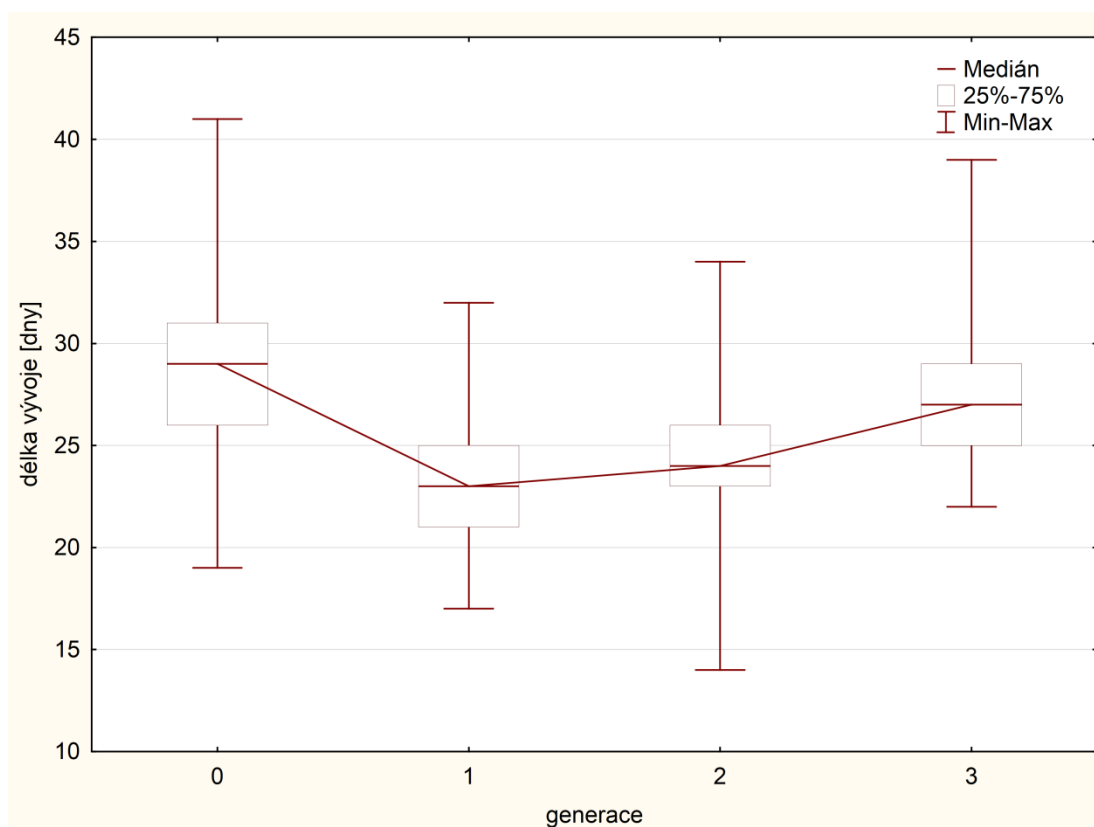
Tab. 2. Popisné statistiky délky vývoje první replikace (S2) v počáteční generaci (ozn. jako 0) a třech následujících (1-3). Jako N je označen finální počet jedinců, kteří dospěli a byli použiti jako zdrojová populace pro další generace; Q1 první kvartil; Q3 třetí kvartil.

linie	gen.	pohlaví	N	průměr	sm. odchylka	medián	min	max	Q1	Q3	modus	četnost modu
S2 kontrola	0	samci	204	30.47	4.43	30	22	48	27	33	30	34
		samice	213	30.53	3.95	30	21	41	27	33	30	29
		celkem	417	30.50	4.19	30	21	48	27	33	30	63
	1	samci	189	23.77	2.87	23	17	31	21	26	24	29
		samice	224	23.29	2.82	24	18	31	22	25	24	36
		celkem	413	23.51	2.85	23	17	31	21	25	24	65
	2	samci	168	24.51	3.00	24	19	37	22	27	22	28
		samice	189	24.01	3.17	23	17	34	22	26	22	35
		celkem	357	24.25	3.10	24	17	37	22	27	22	63
	3	samci	138	26.43	3.07	26	21	38	24	28	25	27
		samice	151	26.54	3.14	26	20	35	24	29	26	24
		celkem	289	26.49	3.10	26	20	38	24	28	26	45
S2 rychlý vývoj	0	samci	204	30.47	4.43	30	22	48	27	33	30	34
		samice	213	30.53	3.95	30	21	41	27	33	30	29
		celkem	417	30.50	4.19	30	21	48	27	33	30	63
	1	samci	182	23.46	3.22	23	17	31	22	26	24	29
		samice	216	22.92	3.12	21	18	31	21	25	24	39
		celkem	398	23.17	3.17	23	17	31	21	25	24	36
	2	samci	168	24.61	2.65	24	18	40	23	27	24	29
		samice	168	24.04	2.72	24,5	19	34	23	27	24	33
		celkem	336	24.33	2.70	24	18	40	23	27	24	62
	3	samci	137	25.83	3.33	25	19	35	24	26,5	26	31
		samice	121	26.10	3.23	26	19	34	23	27	24	27
		celkem	258	25.96	3.28	26	19	35	24	27	24	57
S2 pomalý vývoj	0	samci	204	30.47	4.43	30	22	48	27	33	30	34
		samice	213	30.53	3.95	30	21	41	27	33	30	29
		celkem	417	30.50	4.19	30	21	48	27	33	30	63
	1	samci	183	23.47	2.60	23	18	37	22	25	24	32
		samice	232	23.57	2.59	22	16	33	21	24	23	41
		celkem	415	22.97	2.63	23	16	37	21	25	23	72
	2	samci	216	25.20	3.22	25	19	37	23	27	23	31
		samice	210	24.34	3.18	24	17	39	22	26	24	33
		celkem	426	24.77	3.22	24	17	39	23	27	23;24	59
	3	samci	118	27,42	3.94	27	22	38	25	29	27	21
		samice	108	27.08	3.47	26	22	43	25	29	26	20
		celkem	226	27.26	3.20	27	22	43	25	29	26	38

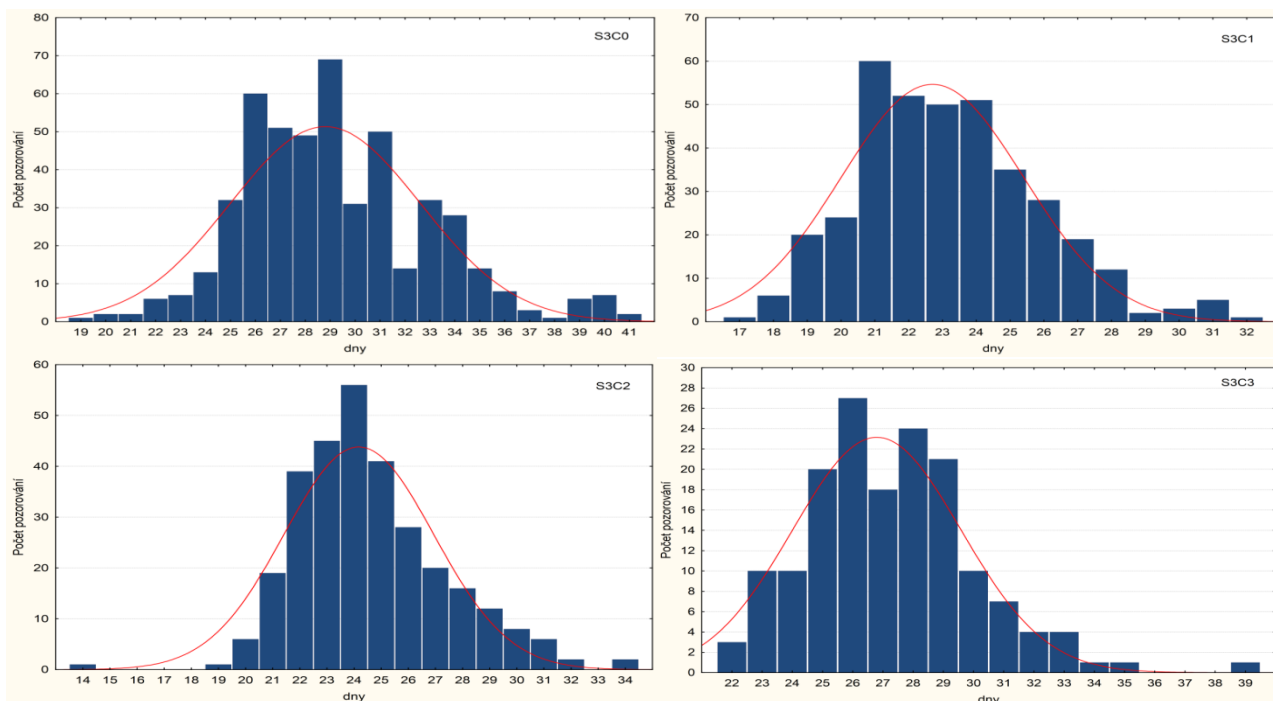
4.3. Replikace „S3“

4.3.1. Kontrolní skupina „S3C“

Generace kontrolní skupiny (S3C) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 18. 9. 2012; G2 = 26. 11. 2012 a G3 = 22. 2. 2013. Kompletní popisné statistiky celé třetí replikace (S3) jsou uvedeny v tab. 3. V kontrolní skupině došlo k nejrazantnější změně v rychlosti vývoje (střední pokles délky vývoje o 6 dní) zase mezi zakládající (generace 0: medián = 29) a první filiální generací (G1: medián = 23), v dalších generacích se vývoje mírně zrychloval (G2: medián = 24 a G3: medián = 27; obr. 24). Podobně klesla a následně se zvyšovala i celková variabilita délky vývoje, přičemž rozložení délek vývoje bylo ve všech generacích pozitivně šikmé (obr. 25, tab. 3).



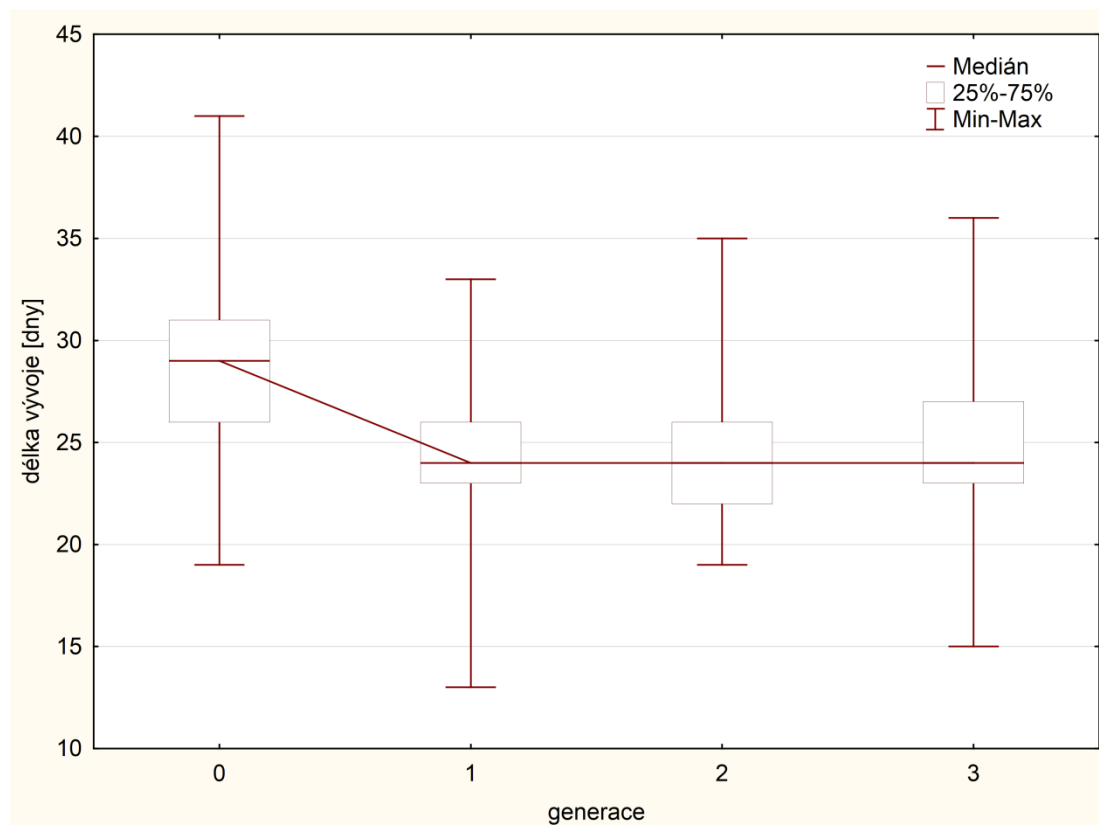
Obrázek 24: Délka vývoje kontrolní linie; třetí replikace (S3C). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje mírně prodlužovala.



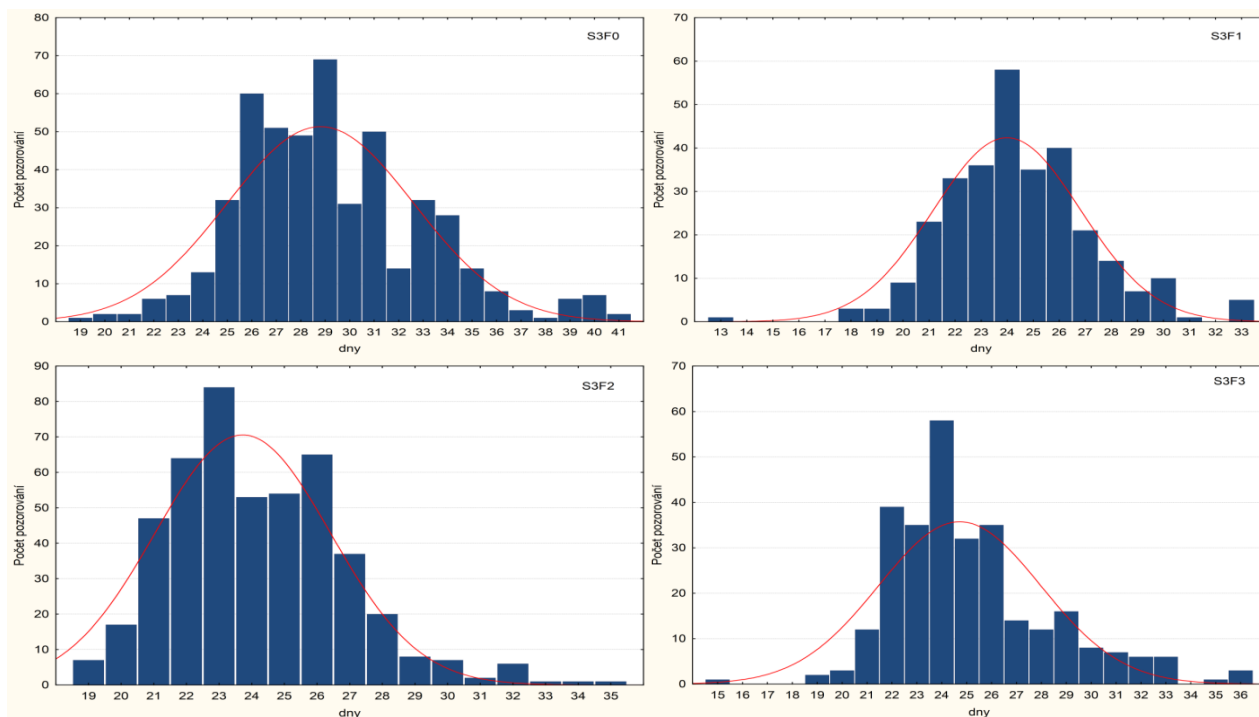
Obrázek 25: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací kontrolní linie (třetí replikace). Nápadné je snížení celkové variability v první filiační generaci a její následný mírný nárůst. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

4.3.2. Rychlá skupina „S3F“

Generace rychlé skupiny (S3F) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 5. 9. 2012; G2 = 25. 10. 2012 a G3 = 3. 1. 2013. Linie selektovaná na vysokou rychlost vývoje měla zpočátku podobný průběh – střední délka vývoje klesla z počátečních 29 dní (G0: medián = 29) na 24 dní. Střední hodnota délky vývoje (medián) dalších generací se již neměnila, pouze se mírně zvyšovalo rozpětí (obr. 26). Pozitivní šikmost rozdělení délek vývoje byla zřetelná u všech generací s výjimkou G1.



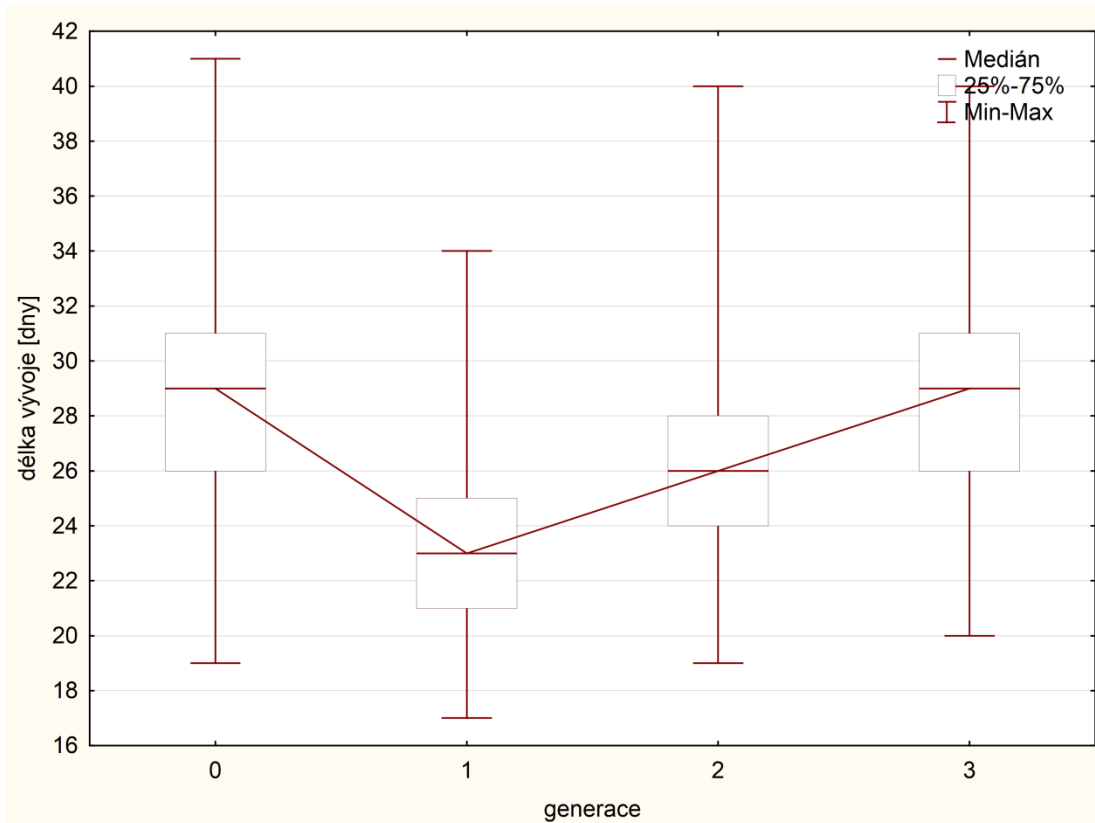
Obrázek 26: Délka vývoje linie selektované na rychlý vývoj; třetí replikace (S3F). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje téměř nezměnila.



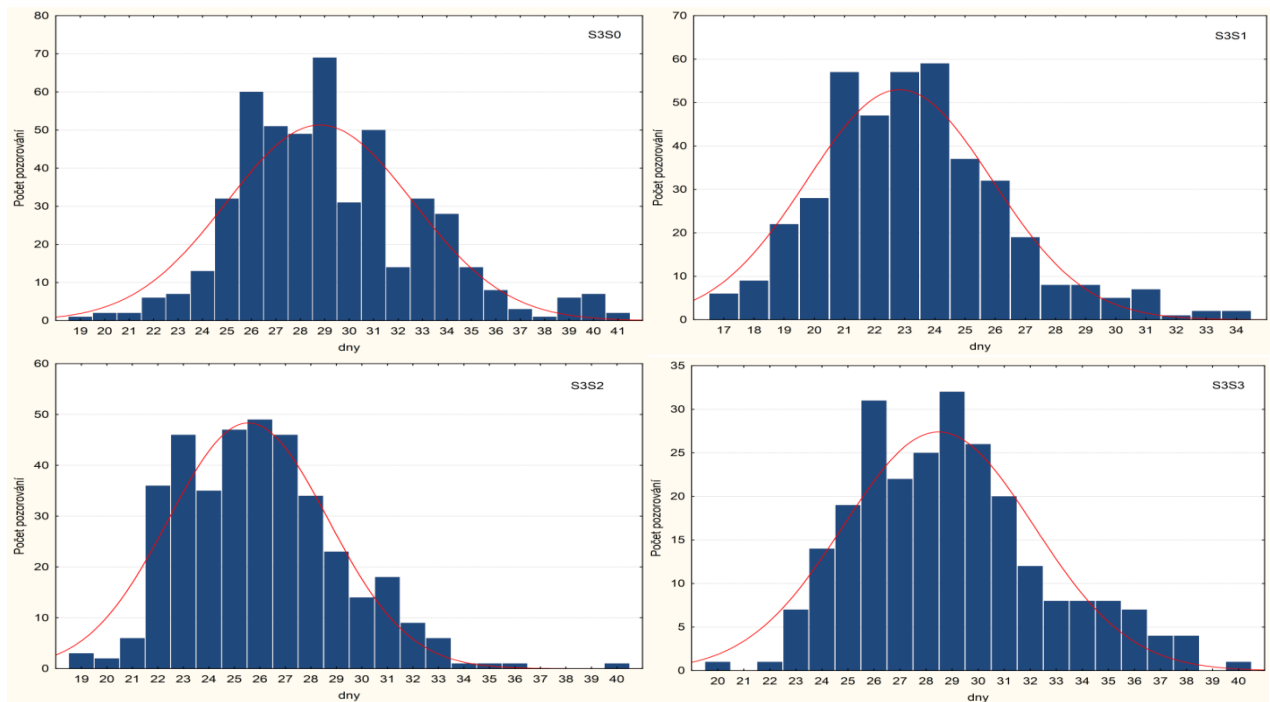
Obrázek 27: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací linie selektované na vysokou rychlost vývoje (třetí replikace). Celková variabilita v první filiální generaci výrazně klesla, poté stoupla. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

4.3.3. Pomalá skupina „S3S“

Generace pomalé skupiny (S3S) byly založeny následovně: G0 = 26. 6. 2012; G1 = 10. 9. 2012; G2 = 14. 11. 2012 a G3 = 15. 2. 2013. Podobně jako v kontrolní linii, i v linii selektované na pomalý vývoj došlo po počátečním poklesu délky vývoje k opětovnému postupnému prodlužování, které však bylo výraznější (G0: medián = 29; G1: medián = 23; G2: medián = 26; G3: medián = 29; obr. 28). Pozitivní šikmost rozdělení délek vývoje byla zřetelná u všech generací, celková variabilita po výrazném poklesu ze zakládající do první filiální generace znovu rostla (obr. 29, tab. 3).



Obrázek 28: Délka vývoje linie selektované na pomalý vývoj; třetí replikace (S3S). Po poklesu mezi zakládající (G0) a první filiální (G1) generací se délka vývoje postupně znovu prodlužovala.



Obrázek 29: Histogramy četností délky vývoje jedinců všech generací linie selektované na nízkou rychlost vývoje (třetí replikace). Celková variabilita v první filiální generaci výrazně klesla, v dalších generacích mírně stoupala. Červená křivka označuje hustotu normálního rozdělení s daným průměrem a směrodatnou odchylkou.

Tab.3. Popisné statistiky délky vývoje třetí replikace (S3) v počáteční generaci (ozn. jako 0) a třech následujících (1-3). Jako N je označen finální počet jedinců, kteří dospěli a byli použiti jako zdrojová populace pro další generace; Q1 první kvartil; Q3 třetí kvartil.

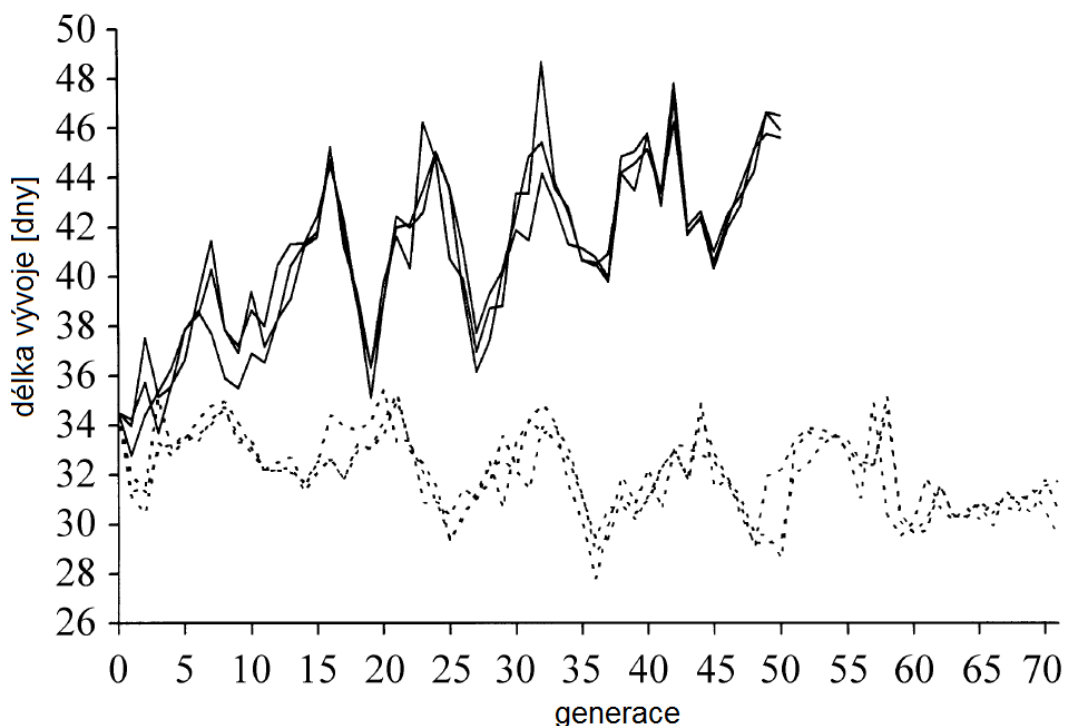
linie	gen.	pohlaví	N	průměr	sm. odchylka	medián	min	max	Q1	Q3	modus	četnost modu
S3 kontrola	0	samci	222	29.45	3.64	29	20	41	27	32	29	32
		samice	266	29.09	3.92	29	19	41	26	31	29	37
		celkem	488	29.25	3.79	29	19	41	26	31	29	69
	1	samci	167	23.04	2.64	22	17	30	21	25	22	29
		samice	202	23.28	2.74	21	18	32	21	25	21	41
		celkem	369	23.17	2.69	21	17	32	21	25	21	60
	2	samci	147	24.71	2.71	24	19	34	23	26	24	28
		samice	155	24.53	2.79	24	14	34	23	26	24	28
		celkem	302	24.62	2.75	24	14	34	23	26	24	56
	3	samci	77	27.25	2.57	28	22	35	26	29	28	15
		samice	84	27.29	2.97	26	22	39	25	29	26	14
		celkem	161	27.27	2.77	26	22	39	25	29	26	27
S3 rychlý vývoj	0	samci	222	29.45	3.64	29	20	41	27	32	29	32
		samice	266	29.09	3.92	29	19	41	26	31	29	37
		celkem	488	29.25	3.79	29	19	41	26	31	29	69
	1	samci	142	24.43	2.69	24	13	33	23	26	24	28
		samice	157	24.31	2.93	24	18	33	22	26	24	30
		celkem	299	24.43	2.82	24	13	33	23	26	24	58
	2	samci	206	24.31	2.58	24	19	34	23	26	23	48
		samice	268	24.11	2.75	24	19	35	22	26	22; 26	42
		celkem	474	24.20	2.68	24	19	35	22	26	23	84
	3	samci	135	24.96	3.14	24	19	36	23	26	24	30
		samice	155	25.35	3.15	25	15	36	23	27	24	28
		celkem	290	25.17	3.24	24	15	36	23	27	24	58
S3 pomalý vývoj	0	samci	222	29.45	3.64	29	20	41	27	32	29	32
		samice	266	29.09	3.92	29	19	41	26	31	29	37
		celkem	488	29.25	3.79	29	19	41	26	31	29	69
	1	samci	185	23.88	2.97	24	17	34	22	26	23	26
		samice	221	22.81	3.07	23	17	34	21	24	24	35
		celkem	406	23.30	3.06	23	17	34	21	25	21	59
	2	samci	182	25.77	2.96	25.5	19	34	23	28	23	27
		samice	196	26.23	3.25	26	19	40	24	28	26	26
		celkem	378	26.01	3.12	26	19	40	24	28	26	49
	3	samci	108	28.46	3.38	29	23	37	26	30	29	19
		samice	142	29.30	3.80	29	20	40	26	31	28	19
		celkem	250	28.94	3.64	29	20	40	26	31	29	32

5. Diskuse

Ve zkoumaném vzorku učebnic pro základní a střední školy se téma „ Přírodní výběr“ objevovalo pouze ve zmínkách (věta) nebo ojediněle v jednom odstavci. Pouze v učebnici Biologie 2 pro střední odborné školy tomuto tématu byla věnována jedna kapitola. Pokud se v učebnici vyskytlo téma přírodního výběru, tak v souvislosti s pohlavním a umělým výběrem nebo v souvislosti s Darwinem. Většina učebnic se nezaobírá touto problematikou.

U všech replikací i linií došlo mezi zakládající generací (G0) a první generací (G1) k podstatnému zrychlení vývoje. To mohlo být způsobeno několika faktory. Především by důležitou roli mohl hrát materiální efekt – zatímco zakládající generace byla tvořena potomky dospělců odchycených v přírodě, všechny ostatní generace již měly rodiče z laboratorního chovu. Mezi následnými generacemi docházelo také ke změnám, ale ne k výrazným. U linií selektovaných na pomalý vývoj došlo vždy od druhé generace (G2) ke zpomalení vývoje (S1S 26 dní, S2S 24 dní, S3S 26 dní) a ve třetí generaci došlo ještě k dalšímu zpomalení (S1S 27 dní, S2S 27 dní, S3S 29 dní). Kontrolní replikace měly téměř stejný průběh s linií selektovanou na pomalý vývoj. Nejprve došlo k zrychlení vývoje a od druhé generace docházelo ke zpomalování délky vývoje. Pouze linie selektovaná na rychlý vývoj byla mírně odlišná. U první replikace (S1F) mezi první generací (G1) a druhou generací (G2) došlo k mírnému zpomalení (o den), ve třetí generaci (G3) došlo k stálení délky vývoje na 25 dnů. U druhé replikace došlo mezi první generací (G1) a druhou generací (G2) ke zpomalení vývoje o den a ve třetí generaci (G3) došlo ještě k dalšímu zpomalení o 2 dny. U třetí replikace mezi první generací (G1) a druhou generací (G2) došlo k ustálení délky vývoje na 24 dnů, ale ve třetí generaci (G3) došlo opět ke zpomalení vývoje na 26 dnů. Ve všech případech ale byla rychlost vývoje v těchto liniích nejvyšší.

To, že se selekce na rychlost vývoje nijak výrazně neprojevila, neznamená, že by při dalších generacích nedošlo k výrazným změnám. Např. ve výše zmíněných výzkumech se zrnokazem fazolovým byla rychlost vývoje několika prvních generací (linií selektovaných na rychlý i pomalý vývoj) také srovnatelná (obr. 30).



Obrázek 30: Délka vývoje linií selektovaných na pomalý vývoj (plné čáry) a na rychlý vývoj (tečkovaně). Délka vývoje se měnila ve víceméně pravidelných cyklech, výrazného rozdílu bylo dosaženo až po cca 10 generacích. Převzato z Šešlija a Tucić (2003).

Velkým problémem v tomto výzkumu byla neustále rostoucí mortalita a naopak klesající plodnost jedinců (viz snižující se N v tabulkách 1 – 3). Při poslední generaci již byl problém s výběrem dostatečného počtu jedinců jakožto rodičů nové generace, a další generace by se již pravděpodobně nepovedlo účinně odchovat. Ukázalo se, že obecně nesnadná péče o vodní hmyz a predátory znemožňuje přesvědčivě selekci na rychlost vývoje na těchto organismech demonstrovat.

6. Závěr

Přestože po odchování čtyř filiálních generací existují náznaky, že selekce na rychlost vývoje může tuto rychlost podstatně ovlivnit (tedy náznaky o jisté heritabilitě rychlosti vývoje), výsledky nejsou zcela přesvědčivé. Vzhledem k relativní náročnosti chovu hladinatky *M. reticulata* (především každodenní výměna potravy) se ukázalo, že ve školních podmínkách je podobný dlouhodobý pokus určitě neproveditelný. Přírodní výběr by se ve škole musel demonstrovat buď na jiném znaku, anebo na jiném modelovém organismu.

Seznam literatury

Alexander, R.D. & Borgia, G., 1978: Group selection, altruism, and the levels of organization of life, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 9: 449-474

Balashov, S.V. and Kipyatkov V. E., 2008: The First Proof of a Possibility of Change of Temperature Norms of Insect Development as a Result of Artificial Selection for Fast or Slow Development by the Example of the Red Solider Bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 44(2): 190–197.

Bumerl, J., Hrabě, M., Nováková, J. & Pinkava, I.: *Biologie 2 pro střední odborné školy*: Praha 2: SPN 1997 str. 143

Cílek, V., Matějka, D., Mikuláš, R. & Ziegler, V.: *Přírodopis IV pro 9. ročník základní školy*: Praha: Scientia 2000 str. 135

Černík, V., Bičík, L. & Martinec, Z.: *Přírodopis 2 pro 7. ročník základní školy a nižší ročníky víceletých gymnázií Zoologie – Botanika*: Praha 2: SPN 1999 str. 128

Černík, V., Bičík, L. & Martinec, Z.: *Přírodopis 2 Zoologie 1. část pro žáky základní školy (7. ročník) a nižší ročníky víceletých gymnázií*: Praha 2: SPN 1997 str. 103

Dobroruka, L., Gutzerová, N., Havel, L., Chocholoušková, Z. & Kučera, T.: *Přírodopis II pro 7. ročník základní školy*: Praha: Scientia 2003 str. 151

Dobroruka, L., Vacková, B., Bartoš, P. & Králová, R.: *Přírodopis III pro 8. ročník základní školy*: Praha: Scientia 1999 str. 159

Flegr, J., 2005: *Evoluční biologie*. Praha: Academia, str. 101-124

Flegr, J., 2006: *Zamrzlá evoluce, aneb, Je to jinak, pane Darwin*, Academia, dotisk 2007, str. 40,68, 261 - 262, 282-284

Haldane, J. B. S., 1957: The cost of natural selection, *J. Genet.* 55: 511-524

Hudec, K., Kolibáč, J., Laštůvka, Z., Peňaz, M. & kol.: *Příroda České Republiky Průvodce faunou*, Academia, str. 120

Kment P. & Smékal A. 2002: Příspěvek k faunistice některých vzácných vodních ploštic (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) v České republice. (Contribution to the faunistics of some rare water bugs (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) in the Czech Republic). *Sborník Přírodovědného Klubu v Uherském Hradišti* 7: 155–181 (in Czech, English summary).

Korbel, L. & Krejča, J., 2001: *Velká kniha živočichů, Příroda*, str. 108

- Kubišta, V.: Obecná biologie: Praha 1: Fortuna 1992 str. 103
- Kvasničková, D., Fauerajzlová, V., Froněk, J. & Pecina, P.: Poznáváme život Přírodopis s výrazným ekologickým zaměřením pro 7. ročník: Praha 1: Fortuna 1995 str. 77
- Kvasničková, D., Jeník, J., Pecka, P., Froněk, J. & Cais, J.: Ekologický přírodopis pro 6. ročník základní školy a nižší ročníky víceletých gymnázií: Praha 1: Fortuna 2002 str. 128
- Kvasničková, D., Jeník, J., Pecka, P., Froněk, J. & Cais, J.: Poznáváme život přírodopis s výrazným ekologickým zaměřením pro 6. ročník: Praha 1: Fortuna 1995 str. 77
- Linc, R.: Člověk: Praha: Scientia 1996 str. 215
- Maynard Smith, J. & Price, G.R. 1973: The logic of animal conflicts, Nature 246: 15-18.
- Namazawa, K. & Kobayashi S., 1985: Predatory Characteristics of *Microvelia reticulata* Burmeister (Hemiptera, Veliidae) and Its Seasonal Prevalence in Paddy Fields. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 29: str. 210 –215
- Novotný, I. & Hruška M.: Biologie člověka pro gymnázia: Praha 1: Fortuna 2003 str. 239
- Nunney, L., 2003: The cost of natural selection revisited, Annales Zoologici Fennici 40: 185 – 194.
- Papáček, M., Matěnová, V., Matěna, J. & Soldán., J., 1994: Zoologie, Scientia, str. 92
- Paulová, L., 2012: Vývoj, růst a variabilit jedinců semiakvatické ploštice hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)
- Pianka, E. R., 2008: Evolutionary Ecology: Overview, University of Texas, Austin, TX, USA, Elsevier B.V. All rights reserved 5
- Shanahan, T., 1998: The troubled past and uncertain future of group selectionism, Endeavour 22: 57 - 60
- Smrž, J., Horáček, I. & Švátora, M.: Biologie živočichů pro gymnázia. První vydání. Praha: Fortuna. 2004. 208 stran. ISBN 80-7168-909-2
- Stanley, S. M., 1979: Macroevolution: Pattern and process, W.H. Freeman, San Francisco 57: 359-362
- Šmarda, J.: Genetika pro gymnázia: Praha: Fortuna 2003 str. 144
- Šešlija, D. and Tucić N., 2003: Selection for developmental time in bean weevil (*Acanthoscelides obtectus*): correlated responses for other life history traits and

genetic architecture of line differentiation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 106: 19–35.

Vaněčková, I., Skýbová, J., Markvartová, D. & Hejda, T.: *Přírodopis učebnice pro základní školy a víceleté gymnázia*: Plzeň: Fraus 2006 str. 128

West, P. M. & Packer, C., 2002: Sexual selection, temperature, and the lion's mane, *Science* 297: 1339-1343

Zrzavý, J., Storch, D. a Mihulka, S., 2004: Jak se dělá evoluce, *Paseka*, str. 34-55, 57-68.