



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

**Možnosti demonstrace heritability ve školním akváriu –
dlouhodobý experiment**

Milena Mikesková

Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.
České Budějovice 2014

Bakalářská práce je v nezkrácené podobě.

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 Dolním Bukovsku dne 30. 4. 2014

Milena Mikesková

.....

Poděkování patří především mému vedoucímu práce RNDr. Tomáši Ditrichovi, Ph.D. za odborné vedení a metodickou pomoc při psaní mé bakalářské práce.

Dále děkuji spolupracovníkům, konkrétně pak Anetě Marvanové, Evě Hroudové, Ivaně Průžové, Lucii Paulové, Mirce Krovové, Pavle Šalandové, Vojtěchu Kolářovi a Davidu Boukalovi, kteří pomáhali zabezpečit náročný chov hladinatek.

A v neposlední řadě děkuji celé své rodině za trpělivost a podporu, hlavně Petrovi Zahradníkovi a Haně Pourové za pomoc při realizaci praktické části této bakalářské práce.

Abstrakt

Mikesková M., 2014: Možnosti demonstrace heritability ve školním akváriu – dlouhodobý experiment. Bakalářská práce, PF JU, České Budějovice. 32 s.

Tato bakalářská práce je zaměřena na heritabilitu rychlosti vývoje u hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) (Heteroptera: Gerromorpha) jakožto modelového organismu vodního hmyzu. Hlavní náplní bylo stanovit míru heritability rychlosti vývoje a zhodnotit, jestli je reálné takový experiment provádět ve školních podmínkách.

Na tento výzkum byla použita metoda nested full-sib/half-sib designu. Při tomto uspořádání dochází k tomu, že několik potomků má unikátní matku a otce společného s dalšími skupinami potomků.

Díky této metodě a následnému vyhodnocení výsledků se došlo k závěru, že heritabilita délky vývoje je velice nízká (odhad heritability $h^2 = -0.03$; SE = 0.25), a proto potomci obecně nesdílí shodnou rychlost vývoje jako jejich rodiče.

Tento dlouhodobý experiment není vhodný pro školní podmínky, neboť je velmi časově náročný na každodenní práci a neprokázal přesvědčivé výsledky.

Klíčová slova: heritabilita, dědivost, evoluce, rychlost vývoje, *Microvelia*

Výzkum byl podpořen projektem GAČR P 505/10/0096.

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

Abstract

Mikesková M., 2014: A potency of heritability demonstration in a classroom aquarium – longterm experiment. Bachelor thesis, Faculty of Education, University of South Bohemia in České Budějovice, 32 pp.

The bachelor thesis is focused on a heritability of a development rate in a semiaquatic bug *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Gerromorpha) as a model species of an aquatic organism. The main aim of this study was to estimate the heritability and evaluate if such experiment can be proceeded in a school conditions.

A nested full-sib / half-sib design was used for the experiment. This setting is based on an analysis of several offspring of a unique mother and a father shared among several groups of siblings. The final estimate of a heritability is low ($h^2 = -0.03$; $SE = 0.25$), offspring thus do not share a development rate with their parents.

This long-term experiment is not appropriate for school conditions because of an extreme daily-care demands and unpersuasive results.

Keywords: Heritability, evolution, developmental rate; *Microvelia*

The research was supported by a project of the Grant Agency of the Czech Republic GAČR P 505/10/0096.

Supervisor: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

Obsah

Úvod.....	1
1. Heritabilita.....	2
1.1. Dědivost v širokém smyslu.....	2
1.2. Dědivost v úzkém slova smyslu.....	2
1.3. Dědičná a nedědičná složka.....	3
1.4. Kvalitativní a kvantitativní znaky.....	3
1.4.1. Dědičnost kvantitativních znaků.....	3
1.4.2. Složení kvantitativních znaků.....	4
1.5. Poměr dědivosti.....	4
1.6. Stanovení míry dědivosti znaku.....	4
1.6.1. Stanovení korelace (parent-offspring regression).....	4
1.6.2. Zákon regrese k průměru.....	5
1.6.2.1. Výpočet z velikosti odpovědi populace na usměrněnou selekci určité známé intenzity.....	5
1.7. Dědivost fenotypových vlastností.....	6
1.8. Životní strategie v závislosti na parametrech životního cyklu a biodemografických parametrech.....	7
2. Metody výpočtu.....	8
2.1. Odhady dědivosti morfologických znaků u bruslařky zubaté <i>Gerris odontogaster</i>	9
2.2. Dědivost doby vývoje u komára <i>Wyeomyia smithii</i>	10
2.3. Dědivost délky spermií u čmeláka zemního <i>Bombus terrestris</i>	12
3. Příklady u hmyzu.....	14
4. Heritabilita v učebnicích ZŠ, popř. SŠ.....	15
4.1. Učebnice pro základní školy, ve kterých se pojem dědivost nevyskytuje.....	15
4.2. Učebnice pro střední školy, ve kterých se pojem dědivost nevyskytuje.....	17
4.3. Učebnice pro střední školy, ve kterých se pojem dědivost vyskytuje.....	17

5.	Metodika na výzkum míry heritability na postembryonální vývoj.....	18
5.1.	Sběr jedinců	18
5.2.	Laboratorní chov.....	19
5.3.	Analýza dat	20
6.	Výsledky	23
7.	Diskuse a závěr	28
	Seznam literatury.....	29

Úvod

Heritabilita (dědivost) je důležitou součástí evoluční biologie a genetiky. Vyjadřuje schopnost předávat určité znaky při přenosu z generace na generaci.

Rychlost vývoje patří k důležitým demografickým parametrům. Nabízí se otázka, zda rychlost vývoje u potomků bude podobná jako u rodičů, nebo bude-li odlišná. Na tuto otázku by měl odpovědět výzkum v rámci této práce. Protože evoluční biologie obecně není v rámci školní docházky příliš probírané téma, cílem práce je i zhodnotit, jestli by v rámci školních podmínek bylo možné využít podobný experiment pro přiblížení základních aspektů evoluční biologie. Dílčím cílem práce byl proto orientační průzkum dostupných školních učebnic, jestli se o dědivosti vůbec obecně zmiňují.

Jako modelový organismus byla vybrána hladinatka pobřežní (*Microvelia reticulata*) (Heteroptera: Gerromorpha), kterou lze pro její malé rozměry poměrně snadno chovat ve velkých počtech na omezené ploše.

Konkrétní otázky, na které by měla BP odpovědět, tedy zní:

- Věnují se školní učebnice tématu heritability?
- Jaký je odhad heritability délky vývoje hladinatky *M. reticulata*?
- Bude tento experiment vhodný do školního prostředí?

1. Heritabilita

Heritabilita neboli dědivost je číselné vyjádření dědičné a nedědičné složky proměnlivosti kvantitativního znaku. Značí se h^2 a pohybuje se v rozmezí 0 – 1.

Při $h = 0$ je celá proměnlivost kvantitativního znaku způsobena faktory prostředí (genetické pozadí má tedy na hodnotu znaku nulový vliv), zatímco $h = 1$ vymezuje celou proměnlivost kvantitativního znaku genetickými faktory (nulový vliv má tedy prostředí) (Jelínek a Zicháček, 1998).

Podle Šípka (2011) je heritabilita popsána jako hodnota, která určuje, do jaké míry je hodnota znaků závislá na genotypu jedince, a na kolik je konečná hodnota fenotypu výsledkem působení vnějších faktorů.

1.1. Dědivost v širokém smyslu

U dědivosti v širokém smyslu (broad-sense heritability) (H^2) se jedná o podíl variance (rozptylu) fenotypu způsobený genetickými faktory (V_G) a celkového rozptylu hodnot fenotypu (V_P) (wikipedie, 2013).

Pro tuto dědivost se používá vzorec: $H^2 = \frac{V_G}{V_P}$.

Genetické faktory jsou složeny ze tří složek a to:

- 1) aditivním účinkem genů (V_A) – výsledný efekt odpovídá součtu jednotlivých aktivních alel
- 2) účinkem dominance (V_D), která není aditivní – jedná se o variabilitu podmíněnou interakcí mezi alelami v rámci téhož lokusu
- 3) epistáze neboli nealelní interakce (V_I) - jedná se o variabilitu podmíněnou interakcí mezi alelami různých lokusů (Flegr, 2005)

K výpočtu genetického faktoru se využívá vzorec: $V_G = V_A + V_D + V_I$

1.2. Dědivost v úzkém slova smyslu

Jedná se o složku variability daného znaku, za níž zodpovídají geny, jejichž účinky se jednoduše sčítají, tj. geny s aditivními účinky (Flegr, 2005).

Slouží pro výpočet aditivní složky (V_A) na celkové varianci fenotypu a označuje se h^2 (wikipedie, 2013).

Platí proto vztah: $h^2 = \frac{V_A}{V_P}$.

1.3. Dědičná a nedědičná složka

Dědičná složka se v heritabilitě jeví jako složení genotypu, což znamená, že se jedná o soubor všech genů, který je k dispozici pro zajištění biochemických, fyziologických a morfologických složek a znaků. Naopak nedědičná složka proměnlivosti kvantitativních znaků je složena z faktorů vnějšího prostředí (Jelínek, Zicháček, 1998).

1.4. Kvalitativní a kvantitativní znaky

Kvalitativní znaky se vyskytují, jak již je v názvu zmíněno, v různých kvalitách (formách); např. barva korunních lístků květů u růže může být bílá, žlutá, rudá, atd. Barva je tedy znakem kvalitativním a bývá dědičně určena pouze jedním genem (Šmarda, 2003).

Podle Flegra (2005) jsou kvalitativní znaky vyjadřovány jako pravděpodobnost, že se přenesou v nezměněné podobě do další generace.

Kvantitativní znaky se u různých jedinců vyskytují v různých stupních, mírách – kvantitách, mezi které řadíme například tělesnou výšku či krevní tlak. Tyto znaky lze měřit a jejich míru vyjadřovat ve vhodných jednotkách (Šmarda, 2003).

Podle Šmardy (2003) jsou kvantitativní znaky dědičně určeny celou skupinou působících genů, z nichž každý má jen velmi malý účinek.

Flegr (2005) popisuje kvantitativní znaky jako míru, v jaké se znaky přenesou z generace do další generace.

1.4.1. Dědičnost kvantitativních znaků

Kvantitativní znaky jsou většinou genotypově podmíněny větším počtem genů malého účinku, které zároveň ovlivňují a vytváří polygenní systém. Tento systém je složen z neutrálních a aktivních alel. Velký vliv na fenotypový projev u kvantitativních znaků mají faktory životního prostředí (Jelínek, Zicháček, 1998).

Podle Jelínka a Zicháčka (1998) je tedy obvyklé, že se někteří jedinci se stejnými genotypy liší svými kvantitativními znaky v závislosti na vnějších podmínkách.

1.4.2. Složení kvantitativních znaků

Kvantitativní znak je složen z neutrálních a aktivních alel. Neutrální alely nemají žádný vliv na základní hodnotu kvantitativního znaku, kdežto aktivní alely zvětšují o určitou hodnotu kvantitativní znak (Jelínek, Zicháček, 1998).

1.5. Poměr dědivosti

Podle Flegra (2005) se větší dědivost vyskytuje u znaků morfologických, méně pak u znaků behaviorálních, týkající se chování a nejmenší procento obhájí biodemografické parametry populace, mezi které se řadí například délka života, rychlost dospívání, počet potomků. Nízkou dědivostí se v přirozených populacích také vyznačují znaky, jejichž přítomnost či absence má velký vliv na biologickou zdatnost svého nositele. Pokud se totiž v populaci objeví taková alela, která velkou měrou ovlivňuje fitness, je tato alela z populace buď rychle eliminována, nebo fixována. Tyto znaky velmi snadno podléhají selekci, a proto vykazují nízkou dědivost (Flegr, 2005).

1.6. Stanovení míry dědivosti znaku

Ke stanovení míry dědivosti znaku existují dva základní přístupy. F. Galton použil první přístup již v 19. století. První přístup vysvětluje vzájemný vztah mezi průměrnou hodnotou určitého znaku u obou rodičů a hodnotou daného znaku u jejich potomků. Druhý přístup v sobě zahrnuje výpočet z velikosti odpovědi populace na usměrněnou selekci určité známé intenzity, tj. velikost posunu populačního průměru hodnoty daného znaku z generace na generaci (Flegr, 2005).

Lynch a Walsh (1998) zjistili, že tyto metody, kterými se odhaduje dědivost jednotlivých znaků nejsou přesné, neboť se mohou výrazně lišit na základě vlastností rodičů a jejich potomků a sledování fenotypové odpovědi na selekční tlak.

1.6.1. Stanovení korelace (parent-offspring regression)

Jedná se o stanovení korelace mezi průměrnou hodnotou znaku obou rodičů a hodnotou daného znaku u jejich potomků. V genomu potomka existuje polovina alel ze všech genů rodičů, proto je třeba vynásobit získaný koeficient korelace

dvěma, aby vznikl koeficient dědivosti h^2 . Zároveň, aby nedošlo k nějaké chybě týkající se vlivu neaditivní složky dědivosti, studuje se často daná korelace mezi vlastnostmi sourozenců sdílejícího pouze jednoho z rodičů, a ne vztah mezi vlastnostmi rodičů a jejich potomků. V 19. století studoval Galton dědivost tělesné výšky, u které dokázal, že dědivost v daném znaku skutečně existuje a zároveň formuloval tzv. zákon regrese k průměru (Flegr, 2005). Stanovení heritability metodou parent-offspring regression (kvůli standardnímu užívání v literatuře bude nadále používán tento anglický termín) je však často zatíženo značnou střední chybou (viz Arnqvist 1990).

1.6.2. Zákon regrese k průměru

Lewontin (1974) a Bateson (2001) svými pokusy dokázali, že čím dále leží průměrná výška rodičů od populačního průměru, tím větší byla pravděpodobnost, že se velikost jejich dětí vrátí zpátky směrem k populačnímu průměru, místo aby se od tohoto průměru odchýlila více, než se odchyluje průměrná výška rodičů. Tato odchylka se může vysvětlit výskytem neaditivních složek genově podmíněné variability. Pokud by tělesná výška byla dána pouze geny s aditivními účinky, nemělo by u potomků k návratu k populačnímu průměru docházet.

Galton (19. století) nemohl ve své době tento zákon zcela přesně interpretovat, a proto vysvětlil existenci regrese k populačnímu průměru tak, že 50 % vlastností jedince pochází od rodičů, 25 % od prarodičů, 12,5 % od praprarodičů, atd.

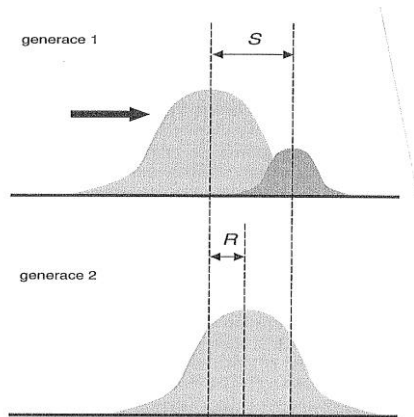
Toto tvrzení však zpochybňuje fakt, že veškeré geny jsou získávány od svých rodičů. Vlohou však může být i některá z kombinace alel, kterou určitý jedinec dědí, a která se může s určitou pravděpodobností rozpadnout nebo naopak nově vzniknout, pak je toto tvrzení v podstatě správné. Pravděpodobnost zdědění určitých alel je nejvyšší u rodičů a s odstupující generací se pravděpodobnost ještě více snižuje (Flegr, 2005).

1.6.2.1. Výpočet z velikosti odpovědi populace na usměrněnou selekci určité známé intenzity

V tomto případě se jedná o velikost posunu populačního průměru hodnoty daného znaku z generace na generaci. Podle Flegra (2005) lze intenzitu selekce vyjádřit jako tzv. selekční diferenciál, což znamená rozdíl před selekcí a po ní u hodnoty populačního průměru u daného znaku. Dále Flegr (2005) popisuje míru evoluční odpovědi tak, že ji lze odvodit posunutím

hodnoty populačního průměru mezi dvěma generacemi. Na závěr se vydělí selekční diferenciál evoluční odpovědí, a tím se získá přímo koeficient dědivosti daného znaku. Proto platí: $h^2 = \text{selekční diferenciál} / \text{míra evoluční odpovědi}$.

Selekční odpověď (S) je rovna změně sledovaného znaku během selekčního působení. Evoluční odpověď (R) označuje rozdíl původní hodnoty znaku a hodnoty, která byla zjištěna v generaci následující po skončení selekčního působení. Díky zákonu regrese k průměru bývá $R < S$. Poměr S/R je číselně rovný aditivní dědivosti daného znaku (obr. 1) (Flegr, 2005).



Obrázek 1: Určení dědivosti kvantitativního znaku pomocí selekčního experimentu.

Převzato Flegr, 2005.

1.7. Dědivost fenotypových vlastností

U jedinců s nepohlavním rozmnožováním si jedinci odnášejí genomy té samé kopie jako je jejich mateřský jedinec. U pohlavního rozmnožování jedinci získávají polovinu genů od matky a polovinu genů od otce. Dochází tedy k přenosu mutace z rodiče na potomka, ale už jen s 50% pravděpodobností, avšak tedy její dopad na fenotyp u potomka může být zásadně jiný, než u rodičů kvůli interakci s jinými geny (alelami) a crossing-overu. Jedinci s pohlavním rozmnožováním mají proto značně omezenou dědivost fenotypových vlastností. Podle Flegra (2005) je toto zapříčiněno tím, že mezi jednotlivé geny může vstoupit stejná alela v kontextu různých genomů a to poté odlišuje jedincovy fenotypové znaky. Biologická zdatnost jedince je v tomto případě také ovlivněna a to z důvodu, že stejný znak může v kontextu určitých fenotypových znaků právě tuto zdatnost zvyšovat nebo naopak s jinými znaky snižovat (Flegr, 2005).

1.8. Životní strategie v závislosti na parametrech životního cyklu a biodemografických parametrech

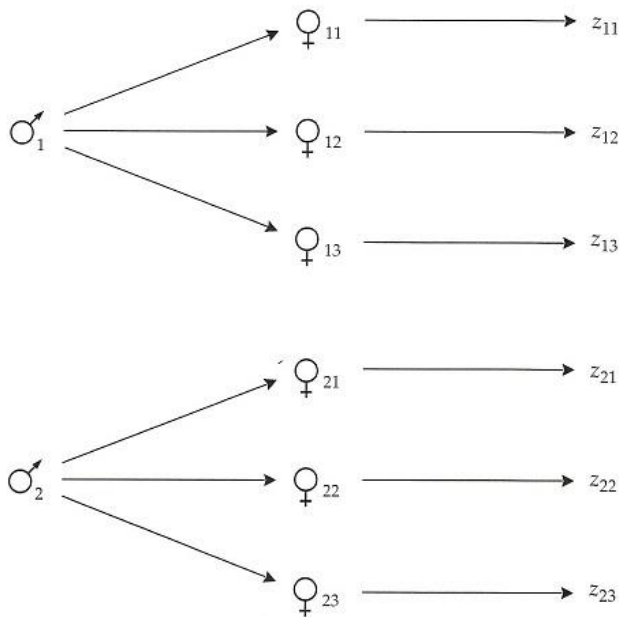
Biologická zdatnost jedince je ovlivňována parametry životního cyklu a biodemografickými parametry. Podle stupňů dědivosti příslušných fenotypových vlastností lze nepřímo odhadnout významnost jednotlivých typů mutací (Houle, 1992 in Flegr, 2005). Díky přirozenému výběru jsou z populace eliminovány formy daného znaku, a proto v ní nemohou dlouhodobě přetrvat v polymorfním stavu geneticky podmíněné znaky, ovlivňující biologickou zdatnost jedince. Toto se v populaci projeví tím, že zde dojde k výskytu negenetické složky. Může dojít i k projevu genetické povahy, ale jen s velmi nízkou dědivostí, tj. mírou, v jaké (nebo s jakou pravděpodobností) se přenesou z rodičů na potomka (Flegr, 2005).

2. Metody výpočtu

Pomocí dostupných informací z textů, ve kterých se autoři také zabývali dědivostí, se vyskytují různé metody, které byly využity k výpočtu. Kromě parent-offspring regression a působení selekce (viz výše) jsou to především metody, založené na sledování určitého znaku u jedinců s definovanou příbuzností. Díky tomu stačí sledovat pouze jednu generaci, což tyto metody činí někdy jednodušší, vlivem obtížné (i v laboratorních podmínkách) reprodukovatelnosti faktorů prostředí mezi generacemi často přesnější, než ty dříve zmíněné (Lynch a Walsh, 1998). Konkrétně jsou to metody založené na full-sib designu, half-sib designu a nested full-sib/half-sib designu.

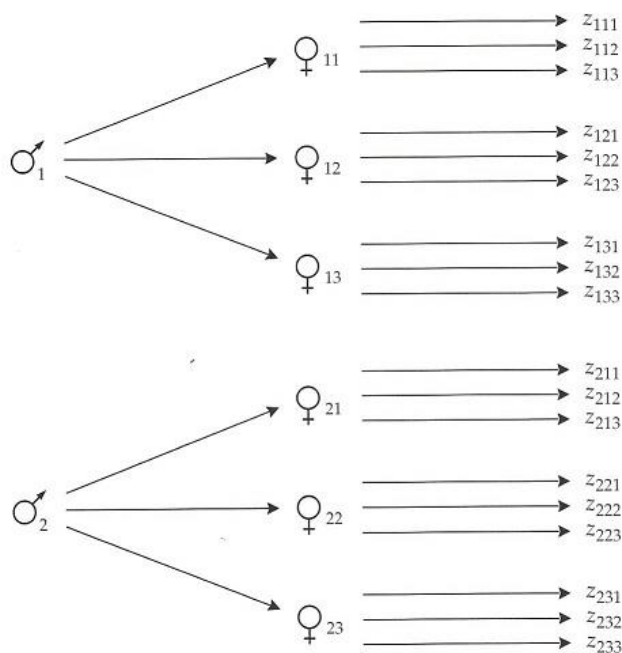
Full-sib design je metoda, kdy potomci mají shodnou matku i otce a všichni jsou si vzájemně nepříbuzní.

U half-sib designu je otec pro všechny potomky stejný, ale matku mají potomci odlišnou (obr. 2). Sleduje se přitom vždy jeden potomek každé matky. Tzv. rodinu tak tvoří otec, variabilní počet matek a jejich potomci.



Obrázek 2: Half-sib design. Převzato Lynch a Walsh, 1998.

A v poslední řadě nested full-sib/half-sib design je kombinací obou dvou předchozích designů. Více potomků má unikátní matku a otce společného s dalšími skupinami potomků (obr. 3) (Lynch a Walsh, 1998).



Obrázek 3: Nested full-sib/half-sib design. Převzato Lynch a Walsh, 1998.

Dále jsou popsány příklady, kdy k odhadu heritability různých znaků byly použity zmíněné typy metod (parent-offspring regression, selekce a definované příbuznosti).

2.1. Odhady dědivosti morfologických znaků u bruslařky zubaté *Gerris odontogaster*

Arnqvist (1989) se zabýval dědivostí u bruslařky zubaté, konkrétně pak dědivostí několika morfologických znaků.

Nedospělí jedinci byli pochytní na severu Švédska a následně použiti při laboratorním experimentu za účelem prokázání odhadů dědivosti různých morfologických znaků. Mezi tyto morfologické znaky byly řazeny: délka těla, délka pronota, šířka pronota, forma pronota, šířka předního laloku pronota, délka hlavy, šířka hlavy, šířka očí, délka očí, délka prvního tykadlového segmentu, délka předního stehna, délka přední holeně, délka prostředního stehna,

délka prostřední holeně, délka prostředního tarsálního segmentu 1, délka prostředního tarsálního segmentu 2, délka zadního stehna, délka zadní holeně, délka zadního tarsálního segmentu 1, délka zadního tarsálního segmentu 2, délka, pronotální skvrny, vzdálenost mezi laterálními konečky sedmého zadečkového segmentu.

Dvacet párů bruslařek bylo izolováno v plastových nádobách a vajíčka od každého páru se následně vylíhla v laboratoři. Všechno potomstvo tedy bylo vychováno za laboratorních podmínek v plastových nádobách a každý den byl každý potomek krmen třemi octomilkami. Po dosažení dospělosti bylo potomstvo konzervováno v sedmdesátiprocentním ethanolu, následně byli všichni jedinci (i rodičovské generace) opatřeny kódy a nakonec došlo k měření dvaadvaceti morfologických znaků. Odhady dědivosti byly vytvořeny na základě průměrů hodnot jedinců (jak rodičů – mid-parent; tak i potomků – mid-offspring). Jelikož je bruslařka zubatá pohlavně dimorfní co do velikosti všech znaků, měření samců bylo přizpůsobeno samičím ekvivalentům tak, aby byly průměry stejné jak u samců, tak i u samic.

Ve výsledku došlo k vyprodukování potomstva od osmnácti párů, kdy každý pár vytvořil v průměru 2,39 potomků. Hodnoty u potomků korelovaly s hodnotami u rodičů v sedmi z dvaadvaceti měřených znaků. Těchto sedm znaků mělo pro tuto studii významný vliv v odhadech dědivosti. Odhady heritability byly mezi 0,44-1,02.

2.2. Dědivost doby vývoje u komára *Wyeomyia smithii*

Tento článek autorů Bradshaw a kol. (1997) pojednává o délce vývoje u komára *Wyeomyia smithii*.

Dva tisíce larev bylo sesbíráno mezi léty 1987-1988 z přezimujících generací ze šesti lokalit ve východní části Severní Ameriky. Poté z těchto divoce žijící larev komárů vypěstovali dospělou generaci a z nich poté generaci F2. Dále došlo ke spuštění selekce u této generace, která byla uložena v místnostech s kontrolovaným prostředím a představovala simulaci přírodních podmínek. Simulace přírodních podmínek spočívala v tom, že fotoperioda byla nastavena na podmínky dlouhého dne. Teplota byla v denním rozmezí 13-29°C o průměru 21°C. Relativní vlhkost byla udržována na konstantních 80% ($\pm 5\%$). Potravou se pro laboratorně vyvíjející generaci stala *Drosophila melanogaster*, která byla poskytována každé vyvíjející se skupině po dobu tří týdnů, aby došlo k napodobení přirozeného cyklu lovu. Pro každou ze šesti populací byly stanoveny tři linie: výběr pro rychlý vývoj, výběr pro pomalý vývoj a nevýběrové pozorování. Aby bylo možné sladit vývoj v rámci všech linií,

potomstvo každé generace bylo chováno v Petriho miskách během krátkých dnů za konstanty 21°C za účelem přivolení diapauzy. Poté, co došlo u potomstva k synchronizaci v diapauze, došlo k ukončení diapauzy převodem na dlouhé dny. Potom došlo k vychování larev do dospělosti a jejich následné potomstvo bylo vychováno na uměle vytvořeném habitatu a stalo se předmětem dalšího výběru. Tím pádem došlo k selekci pouze u každé druhé generace. Tato technika umožnila zvýšit pravděpodobnost náhodného páření s ohledem na doby vývoje před tím, než došlo k výběru. Každá zvolená řada v každé populaci a každá generace se skládala ze 400 larev. Doba vykuklení *Wyeomyia smithii* trvala 4-5 dní, a proto mohlo dojít ke shromáždění, oddělení a uchování v každé linii produkci samčích i samičích kukel blížící se době vylíhnutí. Tím bylo možno i zvýšit schopnost sjednotit intenzitu výběru u každého pohlaví v rámci každé zvolené linie, dále pak dědivost a dodatečné genetické odlišnosti doby vývoje odděleně pro každé pohlaví. Šestá generace výběru byla dokončena v F12 laboratorní generaci, linie byly sjednoceny vyvoláním diapauzy u F13 laboratorní generace a dědivost, společně s dodatečnou genetickou odlišností doby vývoje, byla určena u F14 generace.

Uskutečněná dědivost doby vývoje byla vypočítána z podílu celkové odezvy výběru (R) na

celkový diferenciál (S) po šesti generacích: $h_{DT}^2 = \frac{R}{S}$.

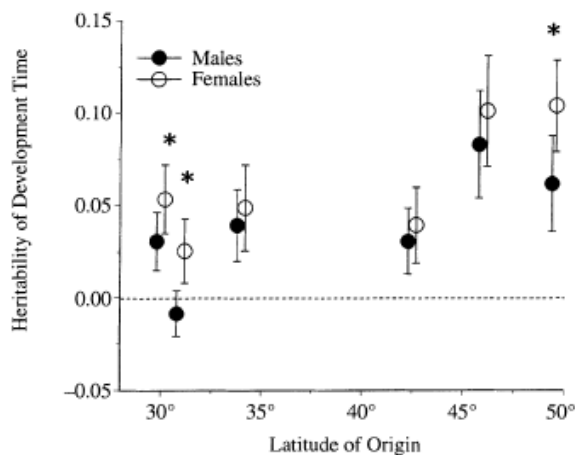
Odlišnost dědivost byla vypočítána jako $\partial^2(h_{DT}^2) = \partial^2\left(\frac{R}{S}\right)$.

Dědivosti byly zaznamenány značně vyšší než nula pokud $h_{DT}^2 - 2\partial(h_{DT}^2) > 0$.

Na úrovni druhu byl rozdíl v dědivosti u samců a samic testován párovým t-testem.

Pomocí párového t-testu je dědivost doby vývoje u samic výrazně vyšší než u samečků, ačkoli obecně hodnoty dosahovaly nízkých hodnot

mezi -0.01 – 0.1 (obr. 4).



Obrázek 4: Dědivost doby vývoje u samců a samic. Převzato Bradshaw a kol., 1997.

2.3. Dědivost délky spermií u čmeláka zemního *Bombus terrestris*

Výzkum prováděl Baer a kol.(2006). Královny čmeláka *Bombus terrestris* byly posbírány v okolí Curychu a uchovány byly v klimatických boxech za standardizovaných podmínek (28°C a 60% vlhkost), kde započaly kolonii a vyprodukovaly potomstvo. Královny a kolonie byly krmeny pylem a cukrovou vodou po celou dobu experimentálního chovu. Jakmile došlo k vyprodukování samečků, bylo z nich odebráno 4-7 jedinců z každé z těchto kolonií a udržovali je jako bratrské skupiny v plastových krabicích a opět je krmili cukrovou vodou a pylem. Odběr vzorků nově přidružených samečků pokračoval jednou týdně po dobu čtyř po sobě jdoucích týdnů a vyústující maximálně ve 28 jedinců na jednu kolonii. Použito bylo tedy 14 královen a změřilo se 5 spermií od každého z 285 mužských potomků. Samci byli zabiti sedm dní po jejich vyloučení z kolonií a sperma bylo rozpitváno a rozetřeno a vysušeno vzduchem a poté byly vytvořeny obrazové materiály.

Postupně docházelo k odvození teoretických očekávání pro dostatečné genetické odlišnosti založené na genetické teorii. Zaprvé, že došlo ke vztažení dodatečné genetické odlišnosti k odlišnosti mezi bratrskými skupinami, což je odlišnost přes královny v průměrné hodnotě synů. Zadruhé, že tyto genetické odlišnosti mohly být odhadnuty díky hierarchické ANOVĚ, která byla použita k odhadu odlišností vyvolaných faktory prostředí. Odhady dědivosti tedy

vyjadřovaly odlišnosti jak genetické, tak i ve vztahu k prostředí. Zatřetí bylo ukázáno, jak došlo k odhadu standardních odchylek. Toto všechno bylo odhadnuto na dodatečné genetické odlišnosti u sameček. K těmto odhadům bylo zapotřebí mít sérii matek a jejich syny, bez ohledu na to, zda se matka páří s jedním či více samečkami, jelikož otcové nejsou u haplo-diploidního systému geneticky zastoupeni u mužského potomstva.

Kromě délky spermie byla změřena také velikost těla, aby mohlo dojít k přímému a nepřímému vztahu mezi velikostí těla samečka a jeho délkou spermie. Toto bylo provedeno několika způsoby. Zaprvé, kdy se délka spermie měřila u samečka s průměrnou velikostí těla, zadruhé, že to bylo vztaženo na individuální velikost těla samečka a zatřetí, že průměrná délka spermie napříč všemi vzorky byla korigována na průměrnou velikost těla samečka.

Především v závislosti na volbě ne/závislosti parametrů použitých při výpočtech byly spočítány různé odhady heritability. Odlišné metody tak vedly k výsledkům heritability $h^2 = 0.197 \pm 0.092$; $h^2 = 0.24$; $h^2 = 0.181$; $h^2 = 0.429 \pm 0.165$ a $h^2 = 0.347$.

3. Příklady u hmyzu

V tab. 1 jsou uvedeny vybrané příklady výzkumu heritability různých znaků u hmyzu.

Tabulka 1: Jednotlivé příklady u dalších druhů hmyzu.

Druh	Znak	Metoda	h^2	Zdroj
<i>Ophraella communa</i>	letová aktivita (ano – ne)	umělá selekce	0.206-0.864	Tanaka 2009
	letová aktivita (délka letu)	umělá selekce	0.125-0.531	
<i>Melanoplus sanguinipes</i>	migrace	umělá selekce	0.5-0.6	Kenta a Rankina (2001)
<i>Cydia pomonella</i>	letové vzdálenosti u terénního kmene	full-sib/halb-sib design	0.57	Schumacher a kol. (1997)
	letové vzdálenosti u laboratorního kmene	full-sib design	0.37	
<i>Gryllus integer</i>	frekvence páření	parent-offspring regression	0.69	Solymar a Cade (1990)
<i>Drosophila montana</i>	laboratorní samčí námluvy	selekce	-0.23-0.80	Aspi a Hoikkala (1992)
	samčí námluvy v přírodě		-0.15-0.43	
<i>D. littoralis</i>	laboratorní samčí námluvy	parent-offspring regression	-0.33-0.18	Aspi a Hoikkala (1992)
	samčí námluvy v přírodě		-0.04-0.15	
<i>Ips pini</i>	hostitelské chování	full-sib design	0.78	Wallin a kol. (2002)

4. Heritabilita v učebnicích ZŠ, popř. SŠ

4.1. Učebnice pro základní školy, ve kterých se pojem dědivost nevyskytuje

- Nakladatelství SPN – pedagogické nakladatelství, a.s.
Přírodopis 6 pro základní školy, zoologie a botanika, V. Černík, M. Hamerská, Z. Martinec, J. Vaněk, Praha 2007
Přírodopis 7 pro základní školy, zoologie a botanika, V. Černík, M. Hamerská, Z. Martinec, J. Vaněk, Praha 2008
Přírodopis 8 pro základní školy, biologie člověka, V. Černík, Z. Martinec, V. Vodová, Praha 2009
Přírodopis 9 pro základní školy, geologie a ekologie, V. Černík, Z. Martinec, J. Vítek, V. Vodová, Praha 2010
- Nakladatelství České geografické společnosti s.r.o. Natura
Přírodopis pro 6. ročník; učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií; Bakterie, řasy, houby, bezobratlí; M. Maleninský, J. Smrž, B. Škoda; Praha 2004
Přírodopis pro 7. ročník; učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií; Obratlovci, vyšší rostliny; M. Maleninský, J. Novák, M. Švecová, V. Toběrná; Praha 2000
Přírodopis pro 8. ročník; učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií; Člověk; M. Maleninský, B. Vacková; Praha 2005
- Scientia s.r.o., pedagogické nakladatelství
Přírodopis pro 6. ročník základní školy; L. J. Dobroruka, V. Cílek, F. Hasch, Z. Storchová; Praha 1999
Přírodopis pro 7. ročník základní školy; L. J. Dobroruka, N. Gutzerová, L. Havel, Z. Chocholoušková, T. Č. Kučera; Praha 2003
Přírodopis pro 8. ročník základní školy; L. J. Dobroruka, B. Vacková, B. Králová, P. Bartoš; Praha 2001
Přírodopis pro 9. ročník základní školy; V. Cílek, D. Matějka, R. Mikuláš, V. Ziegler; Praha 2000

- Nakladatelství Fortuna
 - Ekologický přírodopis pro 6. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; D. Kvasničková, J. Jeník, P. Pecina, J. Froněk, J. Cais; Praha 2002
 - Ekologický přírodopis pro 7. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; 1. část; D. Kvasničková, J. Jeník, P. Pecina, J. Froněk, J. Cais; Praha 2004
 - Ekologický přírodopis pro 7. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; 2. část; D. Kvasničková, J. Jeník, P. Pecina, J. Froněk, J. Cais; Praha 1999
 - Ekologický přírodopis pro 8. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; D. Kvasničková, V. Faierajzlová, P. Pecina, J. Froněk; Praha 2002
 - Základy ekologie; D. Kvasničková; Praha 2001

- Nakladatelství Jinan – pedagogické nakladatelství, spol. s.r.o.
 - Přírodopis pro 6. ročník základní školy; RNDr. Eduard Kočárek Dr., RNDr. Eduard Kočárek, CSc., 1998
 - Přírodopis pro 7. ročník základní školy; RNDr. Eduard Kočárek Dr., RNDr. Eduard Kočárek, CSc., 1998
 - Přírodopis pro 8. ročník základní školy; RNDr. Eduard Kočárek Dr., RNDr. Eduard Kočárek, CSc., 1998
 - Přírodopis pro 9. ročník základní školy; RNDr. Eduard Kočárek Dr., RNDr. Eduard Kočárek, CSc., 1998

- Nakladatelství Fraus
 - Přírodopis 8 pro základní školy a víceletá gymnázia; J. Vaněčková, J. Skýlová, D. Markvartová, T. Hejda; Plzeň 2006

- Nakladatelství Prodos spol s.r.o., pedagogické nakladatelství
 - Přírodopis 6; J. Jurčák, J. Froněk a kol; Olomouc 1997
 - Přírodopis 7; J. Jurčák, J. Froněk a kol; Olomouc 1998

- Nakladatelství Nová škola s. r. o.
 - Přírodopis pro 6. Ročník, Mgr. I. Havlík, Brno 1998
 - Přírodopis pro 7. Ročník, Mgr. I. Havlík, Brno 1998

4.2. Učebnice pro střední školy, ve kterých se pojem dědivost nevyskytuje

- Nakladatelství Fortuna
Obecná biologie pro gymnázia, 1. ročník; V. Kubišta; Praha 2000
Biologie rostlin pro 1. ročník gymnázia; L. Kincl, M. Kincl, J. Jakrllová; Praha 1999
Biologie živočichů pro gymnázia; J. Smrž, I. Horáček, M. Švátora; Praha 2004
Biologie člověka pro gymnázia; I. Novotný, M. Hruška; Praha 2003
- Scientia, spol s.r.o., pedagogické nakladatelství
Přehled biologie; S. Rozsypal a kol.; Praha 1998

4.3. Učebnice pro střední školy, ve kterých se pojem dědivost vyskytuje

- Nakladatelství Fortuna
Genetika pro gymnázia; J. Šmarda; Praha 2003 – V oddílu Klasická genetika autor popisuje dědivost tak, že každý znak organismu je do jisté míry dán dědičně, do jisté míry ovlivňován vlivy vnějšího prostředí. Míra dědičného určení znaku v procentech se tedy nazývá heritabilita.
Konkrétně pak používá tento pojem v souvislosti s výzkumem dvojčat, kdy dvojčata umožňují zjišťovat dědivost znaku matematickými postupy, zejména podle vzorce:
$$H = \frac{K_{MZ} - K_{DZ}}{100\% - K_{DZ}},$$
 kdy H - dědivost, K – konkordance; tj. výskyt shodné formy znaku u obou členů párů dvojčat jednovaječných - monozygotních (MZ), nebo dvouvaječných – dizygotních (DZ) udaná v procentech.
- Nakladatelství Olomouc
Biologie pro gymnázia; J. Jelínek, V. Zicháček; Olomouc 1998 – Autoři Jelínek a Zicháček (1998) popisují dědivost tak, že udává vzájemný podíl mezi dědičnou a nedědičnou složkou proměnlivosti kvantitativního znaku. Označuje se symbolem h^2 .

5. Metodika na výzkum míry heritability na postembryonální vývoj

5.1. Sběr jedinců

Začátek celého výzkumu začal v říjnu 2011, kdy byli na osmi rybnících v okolí ČB nachytáni jedinci hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) (obr. 5). Tato semiakvatická ploštice (Hemiptera: heteroptera: Gerromorpha) z čeledi hladinatkovití (Veliidae), s délkou těla 1.6 – 1.8 mm, žije běžně na hladině stojatých vod ČR, kde se živí vysáváním drobných členovců. Jedinci byli odchytni již na podzim, protože přezimují výlučně nespáření dospělci (Ditrich a Košťál, 2011)

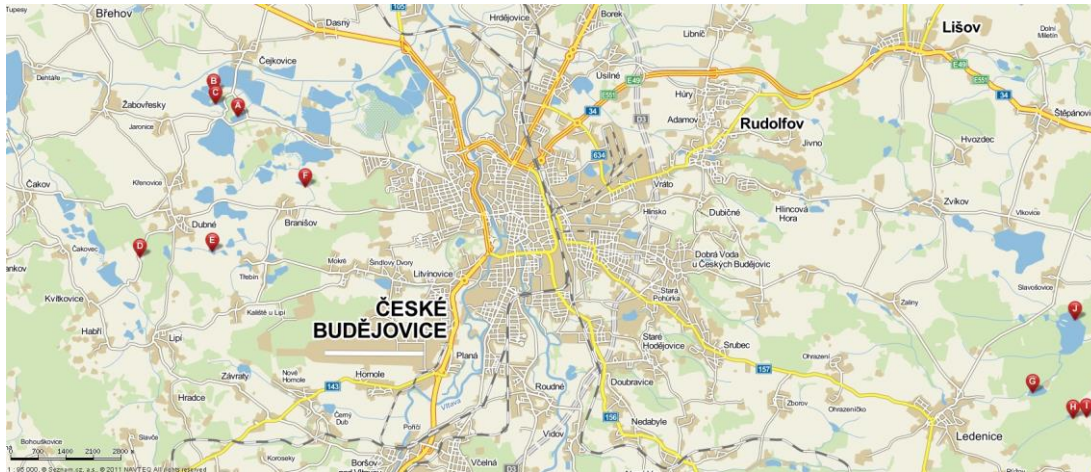
a právě nespáření jedinci (resp. samice) jsou pro výzkumy heritability nutní.



Obrázek 5: Hladinatka pobřežní (*Microvelia reticulata*). Foto T. Ditrich.

Podmínky přezimování byly navozeny tak, že do konce listopadu byli jedinci (separováni dle pohlaví) drženi v přirozené fotoperiodě a teplotě. Po výskytu prvních mrazů (teplot mírně pod 0°C) byli jedinci vloženi do plastových krabiček s vlhkým filtračním papírem a krabičky položeny na ledovou tříšť. Takto uspořádané krabičky byly umístěny do termostatu LBT 168 (Vanellus, ČB) nastaveného na 0°C. Díky tomu se teplota v krabičkách pohybovala v rozmezí 0 ± 1°C. Během zimy však v některých krabičkách způsobil výskyt nespécifikovaných plísní vysokou mortalitu, proto byl v dubnu 2012 proveden na 6 dalších rybnících v okolí ČB dodatečný odchyt přezimovavších dospělců hladinatek. Protože však nemohla být vyloučena

kopulace odchycených jedinců, byli separováni dospělci drženi 12-14 dní pro kontrolu kladení vajíček. Po vyloučení samic ze dvou lokalit, kde skutečně došlo k naklazení vajíček, byli nakonec dostupní jedinci z 10 různých lokalit (obr. 6).



Obrázek 6: Přehled lokalit, ze kterých byli použiti dospělci pro výzkum heritability rychlosti vývoje. Zdroj: mapy.cz

5.2. Laboratorní chov

Pro stanovení heritability rychlosti vývoje byl použit nested half-sib / full-sib design, tedy takové uspořádání, kdy je analyzováno několik potomků každé samice (matky), přičemž několik samic sdílí jednoho samce (otce).

Dostupní jedinci byli náhodně (algoritmem programu R) rozřazeni do rodin – vždy tři samice a jeden samec z jiné lokality. Tímto způsobem byli spárovaní vždy nepříbuzní jedinci (za předpokladu, že v různých lokalitách jsou vždy nepříbuzní jedinci. To sice není jisté, ale vzhledem k omezeným disperzním možnostem převážně apterní hladinatky *M. reticulata* je to pravděpodobné), díky čemuž bylo zamezeno inbreedingu. Celkem tak bylo založeno 56 rodin. Samice (matky) chovány izolovaně v plastových kelímcích o průměru 36 mm (dno) a výšce vody cca 2 cm. Samec (otec) byl každý den přehozen od jedné samice k další. Dospělci byli krmeni jednou mraženou octomilkou (*Drosophila melanogaster*) / den.

Všechny kelímky byly vyrovnány do plastových košíků po 24 ks. Košíky byly umístěny do klimatizovaného inšektária na Entomologickém ústavu BC AV ČR konstantních podmínkách – teplota 21°C a fotoperioda dlouhého dne 19:5. Protože vzhledem k velkému množství kelímků i košíků byla obsazena téměř celá jedna stěna v inšektáriu a košíky byly pokládány

na sebe až v pěti vrstvách. Podél uložení košíků byl zjištěn teplotní gradient dosahující až 2°C. Do insektária byly proto nainstalovány přídatné větráčky, zajišťující cirkulaci vzduchu. Kromě toho byly každodenně vrstvy košíků rotovány podél stěny insektária tak, aby případné teplotní odlišnosti působily na všechny košíky stejnoměrně. Podobný teplotní gradient byl zjištěn i v rámci jednotlivých vrstev košíků – díky odpadnímu teplu z tepelných zdrojů (umístěných nad košíky), byly košíky v horních vrstvách vystaveny vyšší teplotě, než košíky ve spodních patrech. Na svrchní košík byla ještě proto vložena „pufrační vrstva“ – košík s kelímky vyplněnými vodou, což zajišťovala pozvolnější změnu teplot při rozsvícení / zhasnutí. Kromě toho byly také všechny košíky každodenně rotovány – vždy ze svrchní vrstvy do spodní, všechny ostatní naopak o jedno „patro“ nahoru.

Každý den byl sledován výskyt nymf, každá nová nymfa se vložila izolovaně do nového kelímku. Nymfy byly krmeny obden a sledovala se ekdyse, indikovaná přítomností svlečky (exuvie). Svlečky byly fixovány v 80% glycerolethanolu a unikátním kódem každého jedince a s příslušným datem. Po imaginální ekdysi se tímto způsobem zafixoval i dospělec. Díky tomuto uspořádání tak bude možné později (analýzou svleček) stanovit nejen heritabilitu délky vývoje, ale i různých morfometrických charakteristik.

Náročná (v období maxima živých jedinců až 31 „člověkohodin“) každodenní péče po téměř dva měsíce byla zabezpečena v koordinaci s celkem 7 dalšími spolupracovníky (studenty a zaměstnanci PF, PřF JU a BC AV).

5.3. Analýza dat

Pro analýzu dat byli vybráni pouze ti jedinci, kteří dokončili postembryonální vývoj a prodělali imaginální ekdysi (tj. 399 z 978 jedinců, kteří úspěšně dokončili alespoň první larvální instar a jejichž data byla tedy zaznamenávána). Kromě toho bylo z analýzy vyřazeno dalších 68 jedinců, kde z experimentálních protokolů plynou nejasnosti ohledně délky vývoje (především počet svlékání odlišný od pěti).

Pro definitivní kompletní výsledky bude nutné podrobně analyzovat svlečky těchto „problémových“ jedinců a zkontrolovaná / opravená data doplnit. Vzhledem ke značným časovým nárokům na třídění a analýzu jednotlivých svleček (uložených ve více než 6 000 mikrozkuškách) nebyla tato reanalýza dosud provedena.

Výpočet celkové heritability délky vývoje proběhl podle lineárního modelu „nested design“ (Lynch a Walsh, 1998). Nejprve byla data analyzována hierarchickou ANOVOU s matkou vnořenou do rodiny, matka jako faktor s náhodným efektem (získány průměry čtverců MS_s ; MS_d a MS_e). Odhad celkové heritability h^2 byl spočítán podle vzorce:

$$h^2 = 4 \times t_{PHS} = 4 \times \frac{Var(s)}{Var(z)},$$

kde

$$Var(s) = \frac{MS_s - MSe - (k_2/k_1)(MS_d - MSe)}{k_3} = \text{odhad variance rodin/otců (sires)}$$

$$Var(z) = Var(s) + Var(e)$$

$$Var(d) = \frac{MS_d - MSe}{k_1} = \text{odhad variance matek (dams)}$$

$$Var(e) = MSe = \text{odhad celkové variance matek (error)}.$$

Koeficienty k_1 , k_2 a k_3 které korigují počty pozorování (počet jedinců a matek celkový a v rámci rodin; počet rodin), je nutné použít kvůli nevyváženému designu (s variabilním počtem analyzovaných potomků a samic v rámci rodin):

$$k_1 = \frac{1}{N(\bar{M} - 1)} \left(T - \sum_{i=1}^N \frac{\sum_j^{M_i} n_{ij}^2}{n_i} \right)$$

$$k_2 = \frac{1}{N-1} \left(\sum_{i=1}^N \frac{\sum_j^{M_i} n_{ij}^2}{n_i} - \frac{\sum_i^N \sum_j^{M_i} n_{ij}^2}{T} \right)$$

$$k_3 = \frac{1}{N-1} \left(T - \frac{\sum_i^N n_i^2}{N} \right),$$

kde T = celkový počet analyzovaných jedinců; M = průměrný počet matek na rodinu; N = celkový počet rodin (otců); n_i = počet potomků i -tého otce; M_i = počet matek i -tého otce (rodiny); n_{ij} = počet potomků i -tého otce a j -té matky.

Odhad střední chyby, také založen na nevyváženém designu, je roven čtvrté odmocnině rozptylu t_{PHS} ($\text{var}(t_{PHS})$), kde

$$\text{Var}(t_{PHS}) \cong \frac{\text{Var}(MSs) + (k_2/k_1)^2 \text{Var}(MSd) + [1 - (k_2/k_1)]^2 \text{Var}(MSe)}{[k_3 \text{Var}(z)]^2}$$

a

$$\text{Var}(MSx) = \frac{2 \times (MSx)^2}{df_x + 2}$$

Hierarchická ANOVA byla provedena v programu Statistica 12 (Statsoft); další výpočty byly provedeny v prostředí programu MS Excel (Microsoft).

6. Výsledky

Celkem dospělosti dosáhlo 399 jedinců (236 samic, 163 samců) – potomci 55 samců a 132 samic. Ve 28 případech se podařilo získat potomky od všech tří samic jednoho samce, ve 22 případech od dvou samic a v pěti případech pouze od jedné samice daného samce. Počet analyzovaných potomků na jednu samici se pohyboval od 1 do 10 (průměr 3.02). Počet potomků jednoho samce se pohyboval od 2 do 16 s průměrem 7.25.

Protože délka vývoje nebyla závislá na pohlaví jedince (hierarchická ANOVA; $F_{1, 266} = 0.79$; $p = 0.38$; viz tab. 2), byli samci i samice analyzováni dohromady. Průměrná délka postembryonálního vývoje analyzovaných jedinců dosáhla 28.43 dne se směrodatnou odchylkou 3.12 dne. Zatímco rozdíl v délce vývoje potomků jednotlivých rodin nebyl statisticky průkazný ($p = 0.3$), rozdíly mezi potomky jednotlivých matek průkazné byly ($p = 0.002$; viz tab. 3). Kompletní výsledky jsou shrnuty v tab. 3.

Tabulka 2: Výsledky hierarchické ANOVY (matka vnořena do rodiny), ukazující neprůkazné rozdíly délky postembryonálního vývoje mezi pohlavím, jednotlivými rodinami. Vliv matky na délku vývoje je statisticky významný.

	SS	d.f.	MS	F	p
rodina	727.0	54	13.5	1.13	0.299
matka (rodina)	929.4	77	12.1	1.65	0.002
pohlaví	5.8	1	5.8	0.79	0.376
celkem	1946.8	266	7.3		

Legenda: SS = součet čtverců; d.f. = stupně volnosti; MS = průměr čtverců

Tabulka 3: Kompletní výsledky s počty rodin, plodných samic (matek), počtem potomků, sexuálním indexem a popisnými charakteristikami délky postembryonálního vývoje.

rodina	Matka	počet	podíl samic	průměrná	směrodatná
1		16	0.50	25.88	2.85
	1	2	0.50	30.50	2.12
	2	10	0.50	24.80	2.57
	3	4	0.50	26.25	0.96
2		12	0.17	28.83	1.99
	4	7	0.29	29.00	2.00
	5	4	0.00	28.00	2.00
	6	1	0.00	31.00	
3		9	0.22	29.89	5.23
	8	4	0.50	27.00	2.00
	9	5	0.00	32.20	6.06
4		10	0.40	27.30	2.75
	10	1	1.00	26.00	
	11	5	0.00	27.80	3.56
	12	4	0.75	27.00	2.16
5		8	0.75	30.00	2.14
	13	1	1.00	26.00	
	14	2	1.00	30.00	1.41
	15	5	0.60	30.80	1.64
6		7	0.86	28.71	1.60
	16	2	1.00	29.00	1.41
	17	3	1.00	29.67	1.15
	18	2	0.50	27.00	1.41
7		13	0.38	26.62	1.94
	19	4	0.00	25.25	1.50
	20	6	0.50	27.83	2.04
	21	3	0.67	26.00	0.00
8		3	0.67	31.33	5.51
	23	1	1.00	37.00	
	24	2	0.50	28.50	3.54
9		2	1.00	23.50	0.71
	25	2	1.00	23.50	0.71
10		11	0.55	26.82	2.40
	28	4	0.50	25.50	0.58
	29	3	0.67	29.33	1.53
	30	4	0.50	26.25	2.87
11		5	0.40	28.60	1.67
	33	5	0.40	28.60	1.67
12		12	0.42	29.25	3.67
	34	4	0.50	32.25	2.50
	35	4	0.25	28.25	3.30
	36	4	0.50	27.25	3.69
13		6	0.67	28.00	2.37
	38	4	0.50	29.25	1.71
	39	2	1.00	25.50	0.71
14		15	0.33	27.80	3.34
	40	1	0.00	28.00	
	41	5	0.40	30.60	3.36
	42	9	0.33	26.22	2.49
15		6	0.33	26.50	2.43
	43	1	1.00	25.00	
	44	2	0.00	29.50	0.71
	45	3	0.33	25.00	1.00
16		6	0.17	27.00	3.10
	46	5	0.20	26.00	2.12
	47	1	0.00	32.00	

17		6	0.33	29.67	3.50
	49	4	0.25	31.25	2.99
	51	2	0.50	26.50	2.12
18		6	0.00	29.50	3.73
	52	2	0.00	26.50	2.12
	54	4	0.00	31.00	3.56
19		10	0.60	30.50	2.59
	55	2	1.00	30.00	5.66
	56	4	0.50	30.75	1.50
	57	4	0.50	30.50	2.65
20		12	0.33	29.58	3.09
	58	7	0.43	30.43	2.51
	59	2	0.50	29.00	0.00
	60	3	0.00	28.00	5.20
21		11	0.27	27.36	1.80
	61	4	0.25	29.00	1.41
	62	7	0.29	26.43	1.27
22		8	0.25	29.00	2.00
	64	2	0.00	28.00	1.41
	66	6	0.33	29.33	2.16
23		7	0.29	32.29	3.86
	67	2	0.50	35.00	5.66
	68	2	0.00	31.00	5.66
	69	3	0.33	31.33	1.53
24		6	0.00	30.67	2.07
	71	6	0.00	30.67	2.07
25		2	0.50	29.50	2.12
	73	2	0.50	29.50	2.12
26		5	0.60	27.00	1.41
	76	3	0.67	27.00	1.73
	77	1	1.00	26.00	
	78	1	0.00	28.00	
27		3	0.67	29.00	3.61
	79	2	0.50	27.50	3.54
	81	1	1.00	32.00	
28		7	0.57	26.43	1.72
	82	4	0.50	25.50	0.58
	83	1	1.00	30.00	
	84	2	0.50	26.50	0.71
29		3	0.67	29.33	3.21
	85	2	0.50	30.50	3.54
	87	1	1.00	27.00	
30		2	1.00	27.00	1.41
	88	1	1.00	26.00	
	90	1	1.00	28.00	
31		13	0.69	29.00	2.77
	91	7	0.57	29.71	3.20
	93	6	0.83	28.17	2.14
32		13	0.46	30.54	4.22
	94	7	0.43	33.14	3.76
	95	6	0.50	27.50	2.26
33		1	0.00	27.00	
	99	1	0.00	27.00	
34		9	0.33	26.56	2.40
	100	2	0.50	28.00	0.00
	101	7	0.29	26.14	2.61
35		5	0.40	27.80	5.59
	103	3	0.33	29.00	7.55
	104	1	1.00	26.00	
	105	1	0.00	26.00	
36		5	0.40	28.80	1.92

	106	3	0.67	28.33	0.58
	107	1	0.00	32.00	
	108	1	0.00	27.00	
37		9	0.22	29.22	4.15
	110	6	0.17	29.67	4.50
	111	3	0.33	28.33	4.04
38		12	0.50	27.50	2.35
	112	3	0.33	25.00	0.00
	113	5	0.60	28.20	2.39
	114	4	0.50	28.50	2.08
39		11	0.64	29.73	2.10
	115	5	0.80	30.80	2.59
	116	4	0.75	29.00	1.41
	117	2	0.00	28.50	0.71
40		6	0.50	27.50	4.23
	118	1	0.00	28.00	
	119	3	0.33	26.00	6.08
	120	2	1.00	29.50	0.71
41		3	0.33	25.33	1.53
	121	2	0.00	25.50	2.12
	122	1	1.00	25.00	
42		3	0.00	27.00	1.00
	124	1	0.00	27.00	
	126	2	0.00	27.00	1.41
43		3	0.00	28.33	4.04
	127	1	0.00	32.00	
	128	1	0.00	29.00	
	129	1	0.00	24.00	
44		6	0.33	24.83	2.14
	131	5	0.40	25.00	2.35
	132	1	0.00	24.00	
45		3	0.33	27.67	1.15
	134	2	0.00	28.00	1.41
	135	1	1.00	27.00	
46		5	0.60	29.40	2.41
	136	1	0.00	26.00	
	137	1	1.00	32.00	
	138	3	0.67	29.67	1.53
47		3	0.00	32.00	3.46
	140	3	0.00	32.00	3.46
49		6	0.33	28.83	1.17
	145	1	1.00	31.00	
	146	3	0.00	28.33	0.58
	147	2	0.50	28.50	0.71
50		10	0.10	29.50	1.65
	148	5	0.00	30.40	1.14
	149	1	0.00	27.00	
	150	4	0.25	29.00	1.63
51		9	0.56	26.89	1.45
	151	4	1.00	26.00	1.41
	152	4	0.25	27.25	0.96
	153	1	0.00	29.00	
52		9	0.44	28.67	1.22
	155	7	0.57	28.71	1.11
	156	2	0.00	28.50	2.12
53		4	0.50	29.75	4.03
	157	2	1.00	31.50	2.12
	158	1	0.00	24.00	
	159	1	0.00	32.00	
54		9	0.33	28.56	2.60
	160	2	0.50	27.50	2.12

	161	1	1.00	31.00	
	162	6	0.17	28.50	2.88
55		2	0.50	27.00	1.41
	164	1	1.00	28.00	
	165	1	0.00	26.00	
56		11	0.27	29.91	3.91
	166	3	0.33	29.67	2.31
	167	2	0.00	28.00	1.41
	168	6	0.33	30.67	5.09

Konečný odhad heritability celkové postembryonální délky vývoje hladinatky *M. reticulata* je $h^2 = -0.03$ se střední chybou $SE = 0.25$.

7. Diskuse a závěr

Celkový počet 399 jedinců, jejichž údaje o délce vývoje byly získány v tomto výzkumu, dovolují odhadnout míru heritability postembryonálního vývoje. Konečný odhad $h_2 = -0.03$ však ukazuje, že tato heritabilita je velice nízká. Negativní heritabilita, ač z principu nemožná, není ve výsledcích podobných výzkumů neobvyklá (viz Lynch a Walsh, 1998). Spolu s poměrně velkým odhadem střední chyby ($SE = 0.25$) lze konstatovat, že skutečná heritabilita délky vývoje

se u hladinatky *M. reticulata* pohybuje mezi 0 – 0.22 s pravděpodobností cca 66 % a v intervalu 0 – 0.46 s pravděpodobností 95 %. Je zřejmé, že míra nejistoty tohoto výsledku je poměrně velká, což ale koresponduje i s některými dalšími odhady heritability charakteristik hmyzu. Například podobně nízké odhady heritability rychlosti vývoje komára *W. smithii* uvádí Bradshaw a kol. (1997).

Jestliže je heritabilita délky vývoje hladinatky *M. reticulata* skutečně nízká, jak naznačují zde prezentované výsledky, lze rozdílnou délku vývoje jedinců charakterizovat jako fenotypickou plasticitu (Whitman a Agrawal 2009). Potomci pravděpodobně nesdílí s rodiči rychlost postembryonálního vývoje, což je určitě výhodné v prostředí, kde není možné predikovat výhodnost rychlého, anebo naopak pomalého vývoje. Jestliže je nízká míra dědivosti rychlosti postembryonálního vývoje, je nízký i selekční potenciál výběru zaměřeného na rychlý či pomalý vývoj. Toto potvrzuje i výzkum, který ukázal poměrně malou odpověď změny rychlosti vývoje na jeho umělou selekci (viz Marvanová, 2013).

Pokud by výsledky

z *M. reticulata* bylo možné vztáhnout i na další druhy hmyzu (anebo alespoň taxonu Hemiptera), znamenalo by to, že například při dlouhodobém vzrůstu teplot (což by – vzhledem k časnějšímu nástupu vegetační sezóny a na rostliny vázaný hmyz) nebude docházet k fixaci zkrácené délky vývoje. Nízkou heritabilitu délky postembryonálního vývoje tak lze chápat jako adaptaci na měnící se podmínky prostředí.

Vzhledem k tomu, že se zde prezentovaným výzkumem nepodařilo demonstrovat významnou charakteristiku hmyzu s vysokou heritabilitou, je tento dlouhodobý experiment nevhodný pro školní podmínky. Tato nevhodnost je ještě umocněna enormními nároky na každodenní péči pro zajištění celého experimentu.

Seznam literatury

- Amqvist G., 1990: Heritability estimates of morphological traits in *Gerris odontogaster* (Zett.) (Heteroptera, Gerridae). *Hereditas* 112: 89-91 pp.
- Aspi J., Hoikkala A., 1993: Laboratory and natural heritability of male courtship song characters in *Drosophila montana* and *D. littoralis*. *Hereditas* 70: 400-406 pp.
- Baer B., Jong de G., Schmid-Hempel R., Schmid-Hempel P., Høeg J. T., Boomsma J. J., 2006: Heritability of sperm length in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Genetica* 127: 11-23
- Bradshaw W. E., Holzapfel C. M., Kleckner Ch. A., Hard J. J., 1997: Heritability of development time and protandry in the pitcher-plant mosquito *Wyeomyia smithii*. *Ecology*, 78(4), pp 969-976
- Cílek V., Matějka D., Mikuláš R., Ziegler V., 2000: Přírodopis pro 9. ročník základní školy. Praha: Scientia, 133 s.
- Černík V., Hamerská M., Martinec Z., Vaněk J., 2007: Přírodopis 6 pro základní školy, zoologie a botanika. Praha: SPN, 119 s.
- Černík V., Hamerská M., Martinec Z., Vaněk J., 2008: Přírodopis 7 pro základní školy, zoologie a botanika. Praha: SPN, 135 s.
- Černík V., Martinec Z., Vodová V., 2009: Přírodopis 8 pro základní školy, biologie člověka. Praha: SPN, 77 s.
- Černík V., Martinec Z., Vítek J., Vodová V., 2010: Přírodopis 9 pro základní školy, geologie a ekologie. Praha: SPN, 103 s.
- Dobroruka L. J., Cílek V., Hasch F., Storchová Z., 1999: Přírodopis pro 6. ročník základní školy. Praha: Scientia, 127 s.
- Dobroruka L. J., Gutzerová N., Havel L., Chocholoušková Z., Kučera T.Č., 2003: Přírodopis pro 7. ročník základní školy. Praha: Scientia, 151 s.
- Dobroruka L. J., Vacková B., Králová B., Bartoš P., 2001: Přírodopis pro 8. ročník základní školy. Praha: Scientia, 159 s.

- Flegr J., 2005: Evoluční biologie. Praha: Academia, 559 s.
- Havlík I., 1998: Přírodopis pro 6. Ročník. Brno: Nová škola, 79 s.
- Havlík I., 1998: Přírodopis pro 7. Ročník. Brno: Nová škola, 87 s.
- Jelínek J., Zicháček V., 1998: Biologie pro gymnázia. Olomouc: Olomouc, 551 s.
- Jurčák J., Froněk J., 1997: Přírodopis 6. Olomouc: Prodos, 127 s.
- Jurčák J., Froněk J., 1998: Přírodopis 7. Olomouc: Prodos, 143 s.
- Kent J. W., Rankin M. A., 2001: Heritability and physiological correlates of migratory tendency in the grasshopper *Melanoplus sanguinipes*. *Physiological Entomology*, Volume 26, Issue 4, 371–380 pp.
- Kincl L., Kincl M., Jakrlová J., 1999: Biologie rostlin pro 1. ročník gymnázia. Praha, Fortuna, 112 s.
- Kočárek E., Kočárek E., 1998: Přírodopis pro 6. ročník základní školy. Úvaly: Jinan, 95 s.
- Kočárek E., Kočárek E., 1998: Přírodopis pro 7. ročník základní školy. Úvaly: Jinan, 95 s.
- Kočárek E., Kočárek E., 1998: Přírodopis pro 8. ročník základní školy. Úvaly: Jinan, 94 s.
- Kočárek E., Kočárek E., 1998: Přírodopis pro 9. ročník základní školy. Úvaly: Jinan, 96 s.
- Kubišta V., 2000: Obecná biologie pro gymnázia, 1. Ročník. Praha: Fortuna, 104 s.
- Kvasničková D., Jeník J., Pecina P., Froněk J., Cais J., 2002: Ekologický přírodopis pro 6. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií. Praha: Fortuna, 128 s.
- Kvasničková D., Jeník J., Pecina P., Froněk J., Cais J., 2004: Ekologický přírodopis pro 7. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; 1. část. Praha: Fortuna, 96 s.
- Kvasničková D., Jeník J., Pecina P., Froněk J., Cais J., 1999: Ekologický přírodopis pro 7. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; 2. část. Praha: Fortuna, 80 s.

- Kvasničková D., Faierajzlová V., Pecina P., Froněk J., 2002: Ekologický přírodopis pro 8. ročník základních škol a nižších ročníků víceletých gymnázií; 1. část. Praha: Fortuna, 128 s.
- Kvasničková D., 2001: Základy ekologie. Praha: Fortuna, 104 s.
- Lynch M., Walsh B., 1998: Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc, 980 pp.
- Maleninský M., Smrž J., Škoda B., 2004: Přírodopis pro 6. ročník; učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií; Bakterie, řasy, houby, bezobratlí. Praha: České geografické společnosti s.r.o. Natura, 104 s.
- Maleninský M., Novák J., Švecová M, Toběrná V., 2000: Přírodopis pro 7. ročník; učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií; Obratlovci, vyšší rostliny. Praha: České geografické společnosti s.r.o. Natura, 128 s.
- Maleninský M., Vacková B., 2005: Přírodopis pro 8. ročník; učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií; Člověk. Praha: České geografické společnosti s.r.o. Natura, 76 s.
- Marvanová A., 2013: Lze při výuce biologie a přírodopisu demonstrovat selekci? Simulace přírodního výběru na modelovém organismu. Bakalářská práce, školitel RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D. . České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Pedagogická fakulta, 50 s.
- Novotný I., Hruška M., 2003: Biologie člověka pro gymnázia. Praha: Fortuna, 240 s.
- Rozsypal S., Beneš J., Beneš K., Buchar J., Heráň I., Homola J., Hůrka K., Kubišta V., Kvaček Z., Linc R., Losos B., Mladá J., Mladý F., Novotný I., Pavlová L., Pikálek P., Romanovský A., Slavíková Z., Slavíková J., Šašek V., Šebánek J., Šmarda J., Štys P., Urban Z., 1998: Přehled biologie. Praha, Scientia, 642 s.
- Schumacher P., Weber D. C., Hagger C. a Dorn S., 1997: Heritability of flight distance for *Cydia pomonella*. Entomologia Experimentalis et Applicata, Volume 85, Issue 2, 169–175 pp.

Smrž J., Horáček I., Švátora M., 2004: Biologie živočichů pro gymnázia. Praha: Fortuna, 208 s.

Solymar B. D., Cade W.H., 1990: Heritable variation for female mating frequency in field crickets, *Gryllus integer*. Behavioral Ecology and Sociobiology, Volume 26, Issue 2, 73-76 pp.

Šmarda J., 2003: Genetika pro gymnázia. Praha: Fortuna, 144 s.

Šípek A., 2010: Dědivost. Genetika – Biologie [cit. 15. 2. 2014]. Dostupné z: <http://www.genetika-biologie.cz/dedivost>

Tanaka K., 2009: Genetic variation in flight activity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae): Heritability estimated by artificial selection. Environmental Entomology, 266-273 pp.

Vaněčková J., Skýlová J., Markvartová D., Hejda T., 2006: Přírodopis 8 pro základní školy a víceletá gymnázia. Plzeň: Fraus, 128 s.

Wallin K. F., Rutledge J., Raffa K.F., 2002: Heritability of Host Acceptance and Gallery Construction Behaviors of the Bark Beetle *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae). Environmental Entomology, 1276-1281 pp.

Whitman D.W. a Agrawal A.A. 2009: What Is Phenotypic Plasticity and Why Is It Important? In Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences,(Eds.: D. W. Whitman, T. N. Ananthakrishnan), Science Publishers, pp. 1-63. ISBN: 978-1578084234

Wikipedie, 2013: Dědivost, wikipedie [cit. 16. 3. 2014]. Dostupné z: <http://cs.wikipedia.org/wiki/D%C4%9Bdivost>