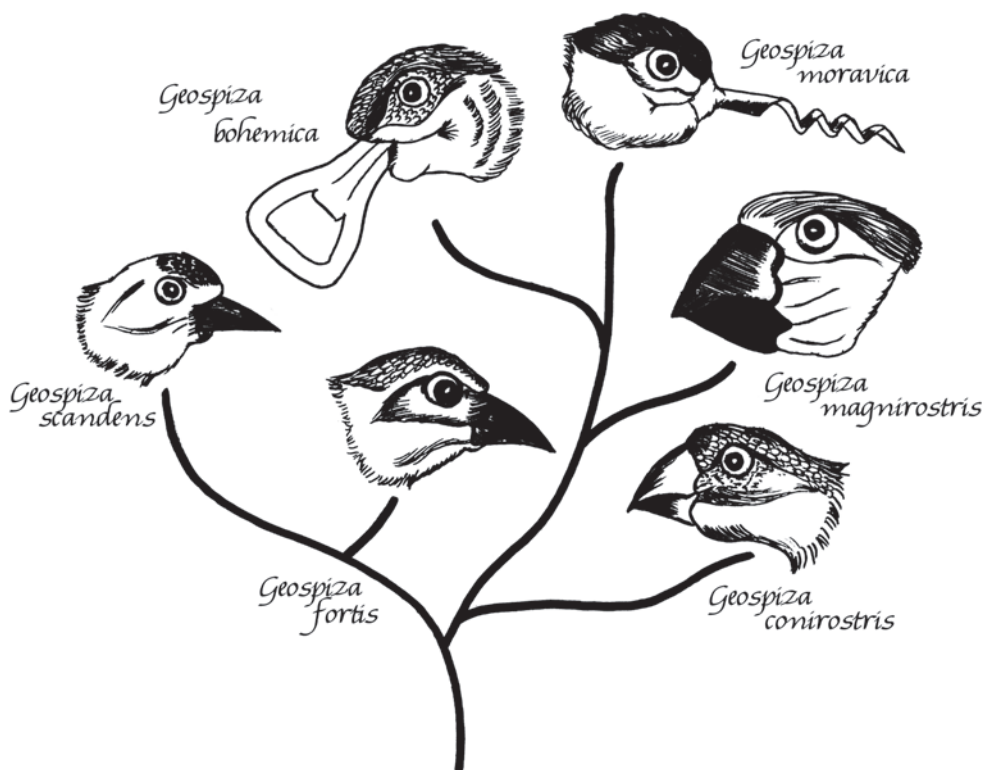


ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE  
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

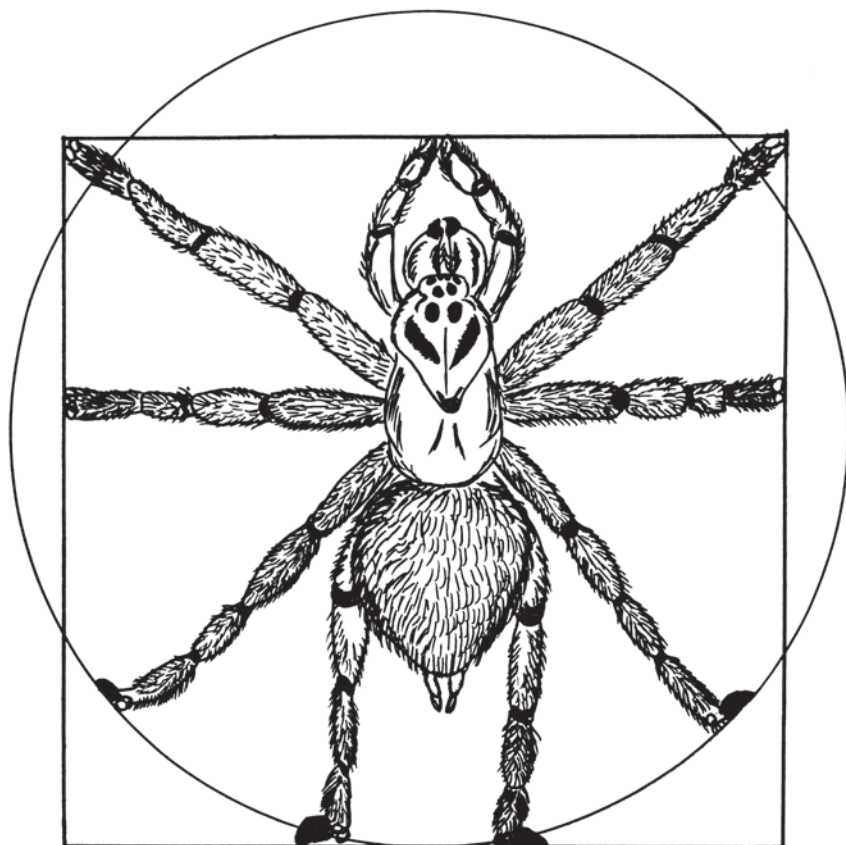
Jan Fíla, Tomáš Pánek, Juraj Sekereš

# Tvary v živé přírodě

Biologická olympiáda 2011–2012, 46. ročník  
přípravný text pro kategorie A, B



Česká zemědělská univerzita v Praze  
Ústřední komise Biologické olympiády



*Recenzovali:*

Doc. RNDr. Fatima Cvrčková, Dr. rer. nat.

Mgr. Karel Kleisner, Ph.D.

*Poděkování za spolupráci:*

Mgr. Lukáš Falteisek

Jan Fíla, Tomáš Pánek, Juraj Sekereš

# Tvary v živé přírodě

Biologická olympiáda 2011–2012, 46. ročník  
přípravný text pro kategorie A, B

© Jan Fíla, Tomáš Pánek, Juraj Sekereš, 2011

ISBN 978-80-213-2191-5

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE  
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2011

<b>OBSAH</b>	
<b>1. ÚVOD.....</b>	<b>7</b>
<b>2. OBRATLOVCI .....</b>	<b>8</b>
<b>2.1 Evoluční původ zubů.....</b>	<b>9</b>
<b>2.2 Modifikace struktury a funkce zubu vodních obratlovců ...</b>	<b>10</b>
<b>2.3 Diverzita a funkce savčího chrupu .....</b>	<b>13</b>
<b>2.4 Alternativní funkce zubů .....</b>	<b>18</b>
<b>2.5 O ptačím zobáku.....</b>	<b>19</b>
<b>3. HMYZ.....</b>	<b>25</b>
<b>3.1 Stavba těla hmyzu .....</b>	<b>26</b>
<b>3.2 Tvarové proměny hmyzí „prakončetiny“ .....</b>	<b>31</b>
<b>3.3 Ústní ústrojí a jeho přeměny .....</b>	<b>32</b>
<b>3.4 Jak se z koryše stala moucha .....</b>	<b>42</b>
<b>3.5 Proměna dokonalá a její vznik .....</b>	<b>44</b>
<b>3.6 <i>Onthophagus</i> a jeho velké rohy .....</b>	<b>48</b>
<b>4. ROSTLINY .....</b>	<b>51</b>
<b>4.1 Stavba těla rostliny.....</b>	<b>51</b>
<b>4.2 Vrcholový stonkový meristém.....</b>	<b>53</b>
<b>4.3 Zakládání listů .....</b>	<b>55</b>
<b>4.4 Postavení listů na stonku .....</b>	<b>57</b>
<b>4.5 Vznik listů a tvarově podobných struktur v evoluci .....</b>	<b>60</b>
<b>4.6 Tvar listů .....</b>	<b>63</b>
<b>4.7 Listová žilnatina.....</b>	<b>69</b>
<b>4.8 Proměny listů .....</b>	<b>72</b>
<b>4.9 Struktury listu podobné .....</b>	<b>83</b>
<b>5. TVAR NA BUNĚČNÉ ÚROVNI.....</b>	<b>85</b>
<b>5.1 Živočišná buňka.....</b>	<b>89</b>
<b>5.2 Rostlinné buňky – buňky s buněčnou stěnou .....</b>	<b>96</b>
<b>6. STRUKTURA PROTEINŮ – TVARY NA MOLEKULÁRNÍ ÚROVNI .....</b>	<b>101</b>
<b>6.1 Struktura proteinu .....</b>	<b>101</b>
<b>6.2 Funkce proteinu.....</b>	<b>110</b>
<b>6.3 Enzymy .....</b>	<b>115</b>

Tento přípravný text v elektronické verzi a mnohé další informace  
k Biologické olympiádě naleznete na stránkách

[www.biologickaolympiada.cz](http://www.biologickaolympiada.cz)

6.4 Evoluce proteinu.....	117
7. ZÁVĚREČNÁ OBECNÁ KAPITOLA .....	120
7.1 Dědičnost tvaru a mechanismy jeho vzniku v ontogenezi	120
7.2 Vznik mnohobuněčných útvarů z buněk.....	125
7.3 Homologie.....	132
7.4 Omezení ( <i>constraints</i> ).....	134
7.5 Tvar jako důsledek abiotických vlastností prostředí.....	136
7.6 Matematika tvaru .....	142
8. LITERATURA .....	145
8.1 Doporučená literatura.....	145
8.2 Doporučené webové zdroje.....	146
8.3 Použitá literatura .....	146

## 1. Úvod

V přírodě existuje několik fenoménů, které v člověku probouzí úžas. Dotýkají se jeho obrazotvornosti a okouzlují jej. Těmito fenomény jsou zejména barva, vůně, velikost, zvuk a konečně tvar. Zabývat se všemi by znamenalo napsat objemnou knihu, která by měla přinejmenším rozsah bible. Vybereme si tedy pouze jeden z nich, a to tvar. Jakožto biologové se dále omezíme na tvar organizmů. Ten má totiž tu zvláštnost, že podléhá evoluci. Není tedy dán jen prostým působením okolního prostředí, ale též historií dané živé bytosti a sledované struktury.

Při pozorování živé přírody se necháváme okouzlit důvtipem, s jakým je recept na tvorbu tvarů zapsán v molekulách nukleových kyselin. Soustředíme se na popis vztahu mezi tímto receptem a vlastní strukturou živého organismu. Snažíme se pochopit, jak se podle tohoto receptu vytváří daná struktura a její tvar. Často se ale ve snaze odpovědět na otázku, jak tvar vzniká, zapomínáme zeptat, proč daná struktura vypadá právě tímto způsobem.

Úkolem tohoto textu je nastínit mechanismy, kterými vzniká tvar na různých úrovních popisu živých organismů (molekulární úroveň, buněčná úroveň a úroveň celého organismu). Zároveň se však pokouší najít odpovědi i na otázku, proč jsou dané tvary takové, jaké jsou.

Ukážeme si, že důležitou roli v utváření tvaru hraje výchozí stav, nároky zbytku těla a okolního prostředí. Povíme si, že některé struktury mají velmi proměnlivý tvar, protože není přímo spojen s jejich funkcí. Nastíníme si ale také, že některé tvary jsou poměrně oblíbené, mohou vznikat opakovaně a nezávisle na sobě, protože bývají přímo spojeny s nějakou funkcí. Není přitom důležité, jaká struktura tento tvar vytvoří. Dotkneme se i vztahu mezi velikostí a tvarem, protože i vliv velikosti je součástí odpovědi na otázku, proč daný orgán či organizmus vypadá tak, jak vypadá.

Tyto základní principy, které ovlivňují tvar na různých úrovních živých systémů, si nyní budeme demonstrovat na konkrétních příkladech, abychom jim lépe porozuměli. V závěru si pak vše obecně shrneme.

Před tím, než začnete se čtením brožurky, bychom Vás rádi upozornili na několik důležitých skutečností týkajících se biologické olympiády a práce s textem. Tento text by měl sloužit jako průvodce daným tématem a snad i jako inspirace pro další zamýšlení se nad tvarem v přírodě. Nejedná se o klasickou učebnici, jejíž text byste se měli detailně naučit. Naopak, předkládané informace se snažte pochopit, zamyslet se nad nimi a v případě zájmu o detailní informace nahlédněte do některého z doporučených pramenů.

Otázky vztahující se k brožurce se v úlohách jistě objeví, ale mnohem důležitější než znalost definic pro Vás bude obecný přehled, logické a „biologické“ myšlení. A nakonec čistě technické upozornění: ve všech kolech biologické olympiády se k tématu daného ročníku vztahují **jen** praktické a teoretické úlohy. Test je **vždy ze všeobecných biologických znalostí**.

Příjemnou četbu Vám přeji

*Autoři*

## 2. OBRATLOVCI

Když v pravěkém moři plavali předkové dnešních obratlovců, nikdo by neřekl, že z nich vzejdou vládci moří i pevnin, kteří svou velikostí předčí všechny ostatní skupiny živočichů. První strunatci byli bezbranní filtrátoři, kteří se ani zdaleka nemohli měřit s tehdejšími predátory.

Již tito bezbranní tvorové ale v sobě zřejmě nesli základy, ze kterých se zrodil budoucí úspěch obratlovců. Měli **strunu hřbetní** (*chorda dorsalis*), jež byla oporou jejich těla. V přední části těla byly umístěny dýchací orgány ve formě žaberních štěrbin, které byly podepřeny žaberními oblouky. Na hřbetě byla **neurální trubice** dávající základ míše a mozku. Podél ní se táhl pás buněk zvaný **neurální lišta**, jejíž migrující buňky daly později základ pigmentaci těla, lebce a dalším důležitým tělním strukturám (viz přípravný text BiO 2009 – Mnohobuněčnost).

Rozvoj obratlovců se skutečně nastartoval až se vznikem čelistnatců (z žijících skupin obratlovců sem patří paryby, paprskoploutvé a svaloploutvé ryby, obojživelníci, plazi, savci a ptáci). Přeměnou chrupavek předního páru žaberních oblouků se u nich totiž vytvořily čelisti, což jim umožnilo přejít na predační způsob života. Na čelistech vznikly **pravé zuby**. Čelistnatci si dále vytvořili **vnitřní kostru**, a to buď z chrupavky nebo ze škáry. U mnoha skupin pak byla struna hřbetní postupně zatlačena rozvíjejícími se obratli (u dospělého člověka odpovídají struně hřbetní jen meziobratlové ploténky). Vytvořily se také **dva páry končetin s příslušnými plotenci**. Uvnitř hřbetní a ocasní ploutve vznikly kostěné elementy, které jim poskytly oporu. Poprvé se také u nervových buněk vytvořila **myelinová pochva axonů** (výběžků nervových buněk), což zvýšilo efektivitu vedení signálů podél nich. Vznikl nosní otvor a čichové orgány. V oku vznikl **akomodační aparát** umožňující lepší zaostření. V trávicí soustavě se vytvořil diferencovaný žaludek. Efektivita zásobování tkání kyslíkem byla zvýšena zdokonalením stavby molekuly hemoglobinu. Imunitní systém byl obohacen o **získanou (adaptivní) imunitu**.

Jedna skupina svaloploutvých ryb nastartovala poslední velkou etapu evoluce obratlovců – přechod na souš. Přechod na souš se odehrál v době, kdy byl už vytvořen vegetační kryt a bylo zde co žrát (hmyz).

Nutnou podmínkou života na souši byla **pevná opora těla**. Zatímco hmyz měl kostru vnější, svaloploutvé ryby měly kostru vnitřní, tvořenou z kostí a chrupavek. Oproti paprskoploutvým rybám měly svaloploutvé ryby výhodu v primitivní stavbě kostěných elementů ve svých párových ploutvích. Díky tomu mohly své ploutve mnohem jednodušeji přeměnit na orgány přizpůsobené k pohybu po suché zemi. Jejich ploutve byly kromě toho vybaveny svaly, což utváření kráčivých končetin ještě uspíšilo. Nepárové ploutve naopak při přechodu na souš postupně zanikly. **K dýchání na suché zemi byly využity plicní vaky** vzniklé jako vychlípeniny hlitanu ještě dávno před vystoupením na souš. Primitivnější suchozemští obratlovci žili v larválním stádiu ve vodě, kdy ještě dýchali pomocí žaber. Žaberní štěrbinu se s postupující evolucí suchozemských skupin uzavřely, díky čemuž ztratily svou

funkci i zbylé žaberní oblouky a postupně zanikly, nebo se proměnily například ve sluchové kůstky. Samozřejmě došlo k celé řadě dalších zásadních změn, z nichž si můžeme zmínit ještě například **oddělování plicního a tělního oběhu krve** a **rozdělení srdce**, přičemž nejprve se rozdělují srdeční předsíně (oddělené už u obojživelníků). U krokodýlů, ptáků a savců dochází nezávisle na sobě ještě k oddělení levé a pravé komory.

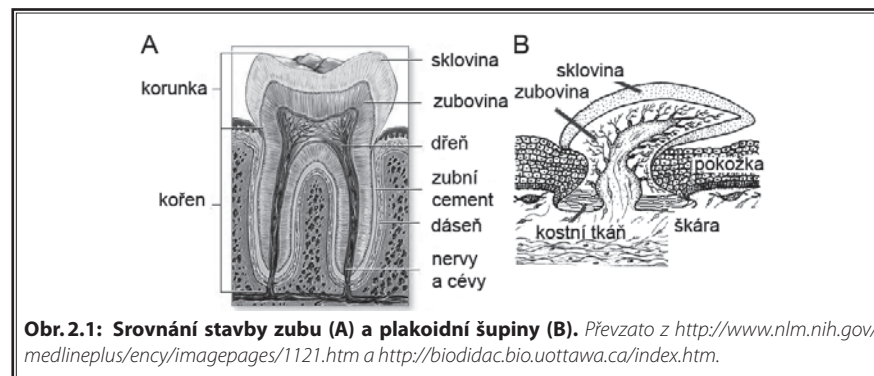
Zatímco obojživelníci jsou dodnes značně závislí na vodním prostředí, blanatí obratlovci (Amniota) se dokázali plně adaptovat na suchozemský život. Jejich vyvíjející se **zárodek je chráněn třemi zárodečnými obaly**, díky čemuž mohlo dojít k zániku stádia vodní larvy. Kromě toho rozdělením srdečních komor konečně došlo k úplnému oddělení plicního a tělního oběhu krve. Postupem času se blanatí rozdělili na dvě velké linie, z nichž první reprezentují savci a druhou plazi a ptáci (ptáci jsou vnitřní skupinou plazů, vzniklou z jedné skupiny dinosaurů). Kruh se uzavřel, když někteří blanatí pronikli zpět do moře (např. kytovcí, ploutvonožci, ichtyosaury), a osídlili dokonce i vzduch (např. ptáci, pterosaury či netopýři).

Protože je o obratlovcích známo skutečně mnoho, zaměříme se v dalším textu na tvarovou evoluci jejich zubů.

### 2.1 Evoluční původ zubů

Nikoliv náhodou jsme se rozhodli vybrat jako příklad struktury, která výrazně určuje adaptaci obratlovců a během jejich evoluce prodělala velkou diverzifikaci, zub (**obr. 2.1**). U několika velkých skupin (např. želvy, ptáci) došlo k druhotné redukci chrupu kompenzované rozvojem jiného orgánu. O ostatních obratlovcích lze s jistotou nadsázkou říct, že životní strategii zvířete poznáte podle chrupu. Protože zuby obsahují nejtvrďší tkáň v těle, tvoří značný podíl našich fosilních dokladů o minulosti obratlovců. Lze tedy dobře pozorovat jejich proměny v minulosti a usuzovat na potravní strategie vymřelých druhů a srovnávat je s druhy dnešními.

**Evoluční původ zubů** zůstává dodnes částečně zahalen tajemstvím. Zubům podobné struktury jsou zřejmě starší než samotné čelisti. Počátky evoluce zubů souvisí s tzv. odontody. Tyto struktury mají podobnou vnitřní stavbu jako zub (viz níže)



a byly součástí kostěného pancíře na povrchu těla. U mnoha primitivních obratlovců nalézáme ve fosilním záznamu zubům podobné útvary také v hltanové dutině, a to i u skupin, které neměly vyvinutou čelist. Některé skupiny dokonce nesou oba typy struktur. Není tedy jisté, jestli původně vznikly **odontody** uvnitř v hltanu a postupně se přesouvaly na povrch, nebo jestli byly nejprve součástí kostěného krunýře, který mohl mít na začátku vedle obranné funkce roli zásobníku minerálů pro organizmy šířící se do sladkovodního prostředí. Ve druhém případě by se odontody přesouvaly dovnitř druhotně v souvislosti s adaptací na dravý způsob života. Ať už platí kterýkoli ze scénářů, odontody na povrchu těla jsou homologické zubům.

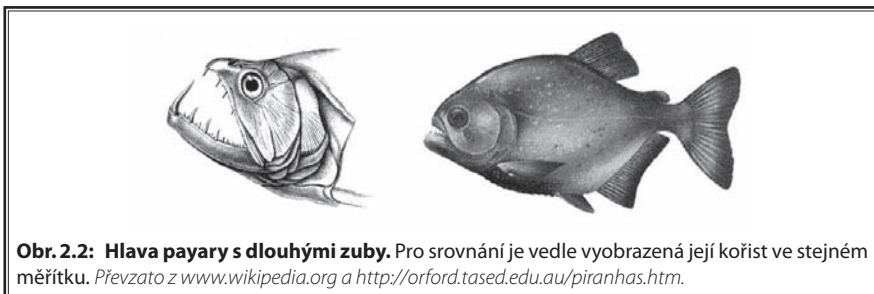
Zajímavou strukturou u recentních živočichů jsou plakoidní šupiny paryb (**obr. 2.1**). Jsou tvořené stejnými typy tkáně jako zuby a mají často podobný tvar, liší se od nich pouze velikostí. Všechny jsou orientované jedním směrem a vytváří dobré hydrodynamické vlastnosti těla – brání totiž vzniku turbulentního proudění (proudění, při kterém vznikají víry brzdící živočicha v pohybu). Zuby a jim homologické útvary mají navzdory rozmanitosti vnějšího tvaru poměrně jednotnou vnitřní strukturu.

Poté, co zuby vznikly, se postupně jejich dominantním sídlem staly čelisti. Umístění a počty zubů se v průběhu evoluce spíše snižovaly. Přesto se i u dnešních živočichů (např. u ryb a šupinatých plazů) vyskytují kromě čelistí i na stropu ústní dutiny, u ryb i v hltanu a na žaberních obloucích. U savců se samozřejmě vyskytují pouze na kostech čelistí.

## 2.2 Modifikace struktury a funkce zubu vodních obratlovců

I v rámci původního a „základního“ tvaru zubu – kuželového – vzniklo mnoho strukturních modifikací, které z něj dělají lepší nástroj určený k dané činnosti. Ostré zuby kuželového tvaru obecně umožňují útočit i bránit se, kořist usmrtit přímo, uchopit ji a zabránit v útěku, nebo ji poranit a poté dohledat a zabít (v jistých případech může být způsob zabití velmi speciální). Zuby jedovatých hadů slouží k dopravě jedu do těla kořisti. *O stavbě a funkci různých druhů hadího chrupu se můžete dočíst v přípravěm textu BiO 2008 – Smrt jako součást života.*

Schopnost zubů zabodnout se do kořisti je zvládněna u rybožravých obratlovců. Mají zpravidla dlouhou čelist s velkým počtem špičatých zubů. Čelist bývá úzká, aby vyvolávala mírnější odpor vody při rychlých výpadech. Současné zabodnutí

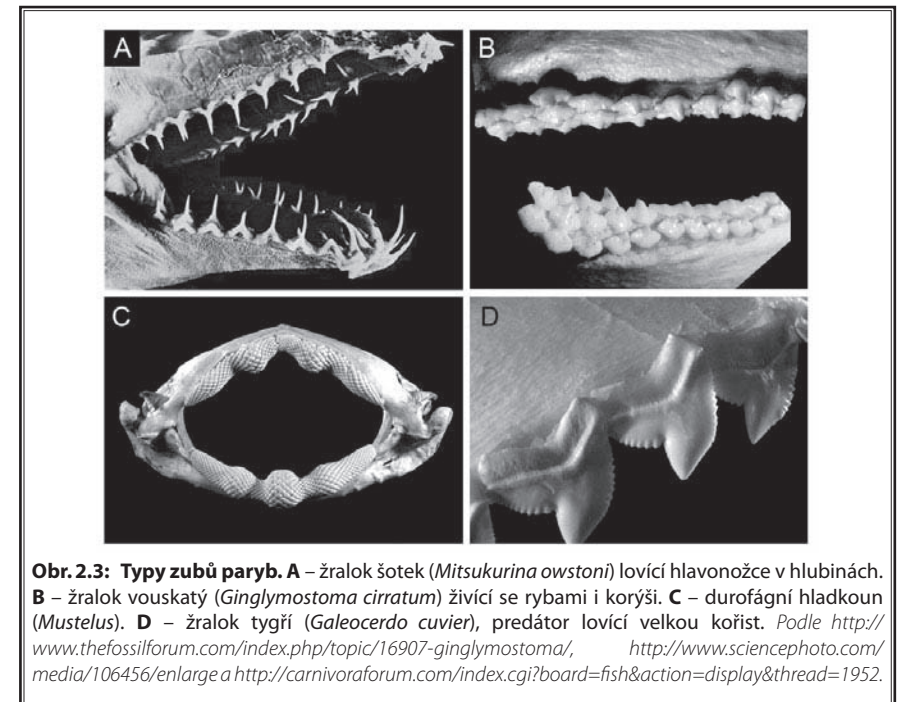


**Obr. 2.2: Hlava payary s dlouhými zuby.** Pro srovnání je vedle vyobrazená její kořist ve stejném měřítku. Převzato z [www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org) a <http://orford.tased.edu.au/piranhas.htm>.

mnoha zubů umožní uchopit kluzké rybí tělo, které pak bývá celé spolknuto. Takovou specializaci nalézáme napříč skupinami obratlovců například u delfinů, gaviála indického a vyhynulých ichtyosaurů. Podobně loví i mnoho ryb (např. štika a kostlín) a ty druhy žraloků, které se živí menší kořistí. U některých ryb dosahují špičaté zuby větší délky. Protože takové zuby trčí ven z tlamy, bývají tyto ryby někdy přezdívané šavlozubé. Nabodáváním mohou lovit větší kořist, než jsou samy – například amazonská payara (*Hydrolycus*) se živí převážně piraněmi (**obr. 2.2**).

Žraloci, kteří se živí většími rybami (nebo jinými vodními obratlovci), mají zuby širší a vybavené zoubky (**obr. 2.3**). Po zakousnutí se do kořisti z ní vytrhávají kusy masa kývavými pohyby hlavy. Podobné zuby a predační strategii, jen v menším vydání, nalézáme u piraní. Méně specializovaní žraloci schopní lovit ryby a zároveň se živit živočichy s krunýřem (např. korýši) mají symetrické zuby s několika hroty. Tyto zuby mají vyšší mechanickou odolnost při skusu.

Na opačném pólu potravní specializace než žraloci lovcí ryby se nacházejí tzv. durofágní druhy paryb (**obr. 2.3**). Vedle rozličných žraloků žijících u dna k nim patří i většina rejnoků a chiméry. **Durofágie** je specializace na kořist s tvrdou schránkou, včetně mlžů a ostnokožců. Durofágní žraloci a rejnoci mají tupě zakončené zuby. U chimér jsou upravené do podoby plochých zubních desek. Toto tvrzení ale nelze absolutizovat, protože homologie zubních desek chimér vůči zubům není s jistotou prokázána. Může se jednat o strukturu s jiným evolučním původem. S durofágií se

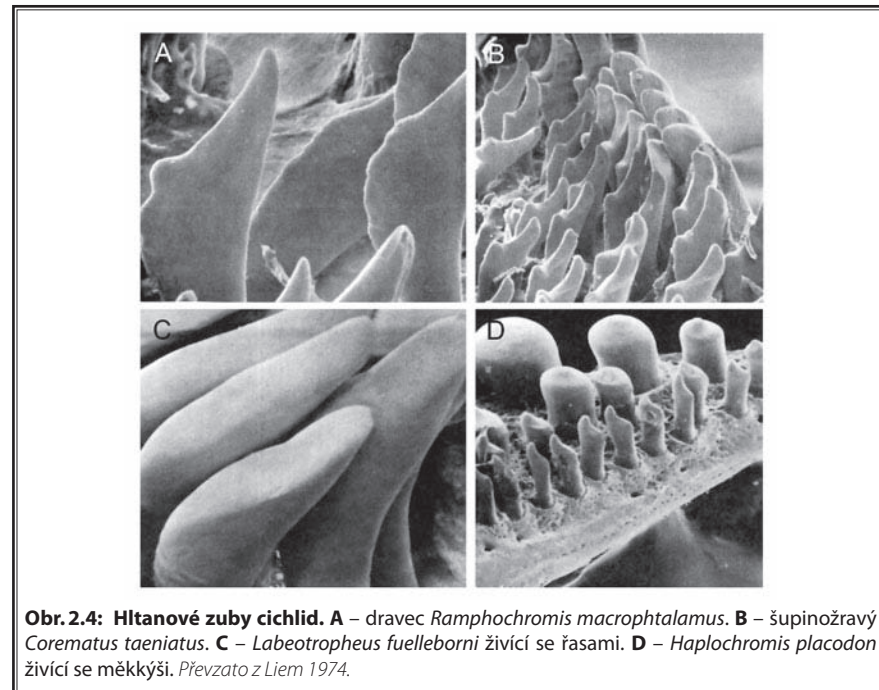


**Obr. 2.3: Typy zubů paryb.** **A** – žralok šotek (*Mitsukurina owstoni*) lovcí hlavonožce v hlubinách. **B** – žralok vouskatý (*Ginglymostoma cirratum*) živící se rybami i korýši. **C** – durofágní hladkoun (*Mustelus*). **D** – žralok tygří (*Galeocerdo cuvier*), predátor lovcí velkou kořist. Podle <http://www.thefossilforum.com/index.php/topic/16907-ginglymostoma/>, <http://www.sciencephoto.com/media/106456/enlarge> a <http://carnivoraforum.com/index.cgi?board=fish&action=display&thread=1952>.

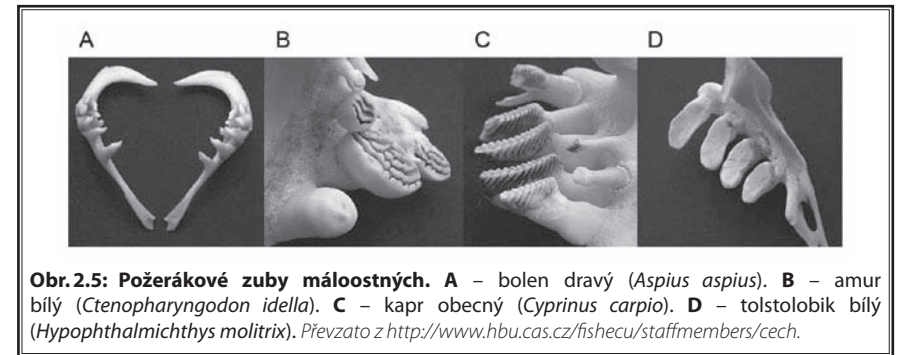
setkáváme i u bahníků a paprscitých ryb – například u čtverzubců. Někteří z nich jsou dokonce schopni požírat korály.

Jak jsme si již řekli, zuby ryb se mohou nalézat hluboko v **hltanové dutině**. Za zmínku rozhodně stojí takový typ zubů u dvou skupin ryb: u cichlid/vrubozobcovitých (*Cichlidae*) a máloostných (*Cypriniformes*). Cichlidy patří mezi druhově nejbohatší obratlovčí čeledi, vyznačují se nejrůznějšími velikostmi a tvary těla a různými potravními specializacemi (**obr. 2.4**). Hltanové zuby rybožravých druhů jsou ostré s vroubkovaným okrajem. Slouží ke zpracování chycených ryb během polykání. Druhy živící se měkkými mají zuby tupě zakončené – uzpůsobené k drcení schránek. Po okraji drtících zubů mohou mít menší zuby podílející se na posouvání potravy do jícnu. Zuby uzpůsobené k býložravosti jsou ploché a hnětou pozřené kusy řas do kompaktní hmoty. Některé cichlidy jsou specializované na požívání šupin jiných ryb. Jejich zuby mají drobné hroty a jsou jemně vypouklé. Šupiny se na nich zachytávají a ryba je pak stlačuje do balíčků, které posouvá dolů do jícnu. Jiný druh šupinožravé cichlidy má velmi malé zuby, které používá pouze k posouvání potravy při polykání.

Hltanové zuby máloostných se nazývají **požerákové zuby** a jsou umístěny na posledním žaberním oblouku (**obr. 2.5**). Zuby v ústní dutině u této skupiny naopak chybí. Velikostně a tvarově bývají požerákové zuby dobře přizpůsobené potravní strategii ryby. Protože většina našich ryb jsou zástupci máloostných, není ani



**Obr. 2.4:** Hltanové zuby cichlid. **A** – dravec *Ramphochromis macroptalamus*. **B** – šupinožravý *Corematius taeniatus*. **C** – *Labeotropheus fuelleborni* živící se řasami. **D** – *Haplochromis placodon* živící se měkkými. Převzato z Liem 1974.



**Obr. 2.5:** Požerákové zuby máloostných. **A** – bolen dravý (*Aspius aspius*). **B** – amur bílý (*Tenopharyngodon idella*). **C** – kapr obecný (*Cyprinus carpio*). **D** – tolstolobik bílý (*Hypophthalmichthys molitrix*). Převzato z <http://www.hbu.cas.cz/fishecu/staffmembers/cech>.

potřeba cestovat daleko, pokud si jednotlivé typy chceme prohlédnout. Drobné ryby, v jejichž potravě je hojně zastoupen vodní hmyz, jej rozmělnují zuby, které připomínají drobné lžičky. Příkladem takové ryby je střevle (*Semotilus*). Tolstolobik (*Hypophthalmichthys*) se živí převážně planktonem, který zachytává hustými žaberními tyčinkami. Plankton pak rozmačkává pomocí deskovitých požerákových zubů. Příkladem všežravé ryby, která si pochutnává i na bezobratlých se schránkou, je důvěrně známý kapr (*Cyprinus*). Jeho velké tupě zakončené zuby se výborně hodí k drcení schránek bentických živočichů (živočichů žijících na dně rybníka), v případě potřeby umožňují konzumovat i rostlinnou stravu. Typickou rybou s rostlinným jídelníčkem je amur (*Tenopharyngodon*) živící se vodní vegetací. Listy rozmělnuje pomocí širokých zubů s vroubkovaným povrchem. Naproti tomu bolen dravý (*Aspius aspius*), jak jeho název napovídá, je aktivní predátor. Jeho požerákové zuby mají kuželovitý, mírně zahnutý tvar.

Pro úplnost výčtu potravních strategií vodních obratlovců musíme zmínit ještě **filtraci**. Spočívá v nabírání velkého množství potravy spolu s vodou a procedění vody z tlamy přes otvory ve filtračním aparátu. Filtrační aparát tvoří různé výrůstky ústní dutiny, žaberních oblouků, nebo kombinace obojího. Zuby se na jeho tvorbě podílejí pouze v některých případech. Příkladem je tuleň krabožravý (*Lobodon carcinophagus*), který se živí drobnými koryši. Jeho zuby mají mnoho výčnělků, a když přivře tlamu, může z ní vypustit vodu bez rizika úniku chycených koryšů. Žralok veliký (*Cetorhinus maximus*) filtruje potravu přes modifikované vláknité plakoidní šupiny, které jsou vzdáleně homologické zubům. Filtrací potravy se živí mnoho dalších obratlovců, většinou ale používají struktury, které nejsou odvozené od zubů. U velryb jsou to například kostice (odvozené od vnitřku ústní dutiny), u žraloka obrovského (*Rhincodon typus*) zase pozměněné žaberní oblouky.

### 2.3 Diverzita a funkce savčího chrupu

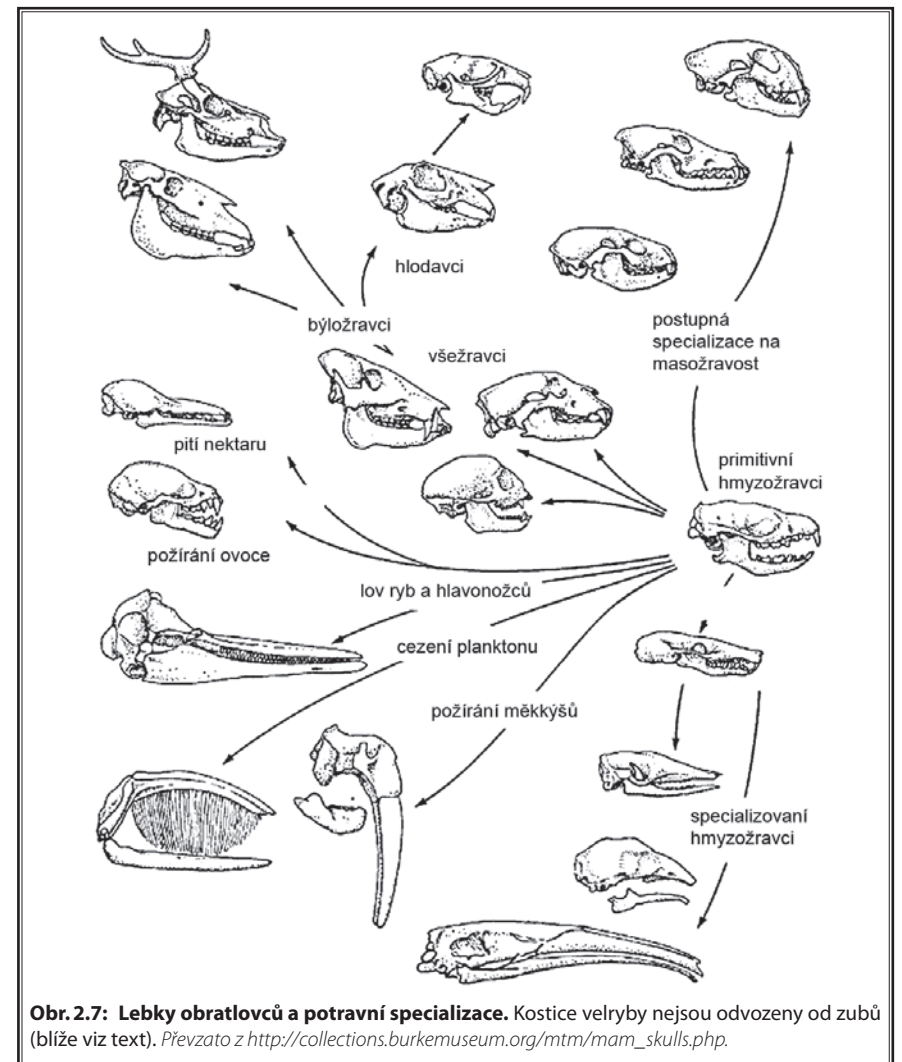
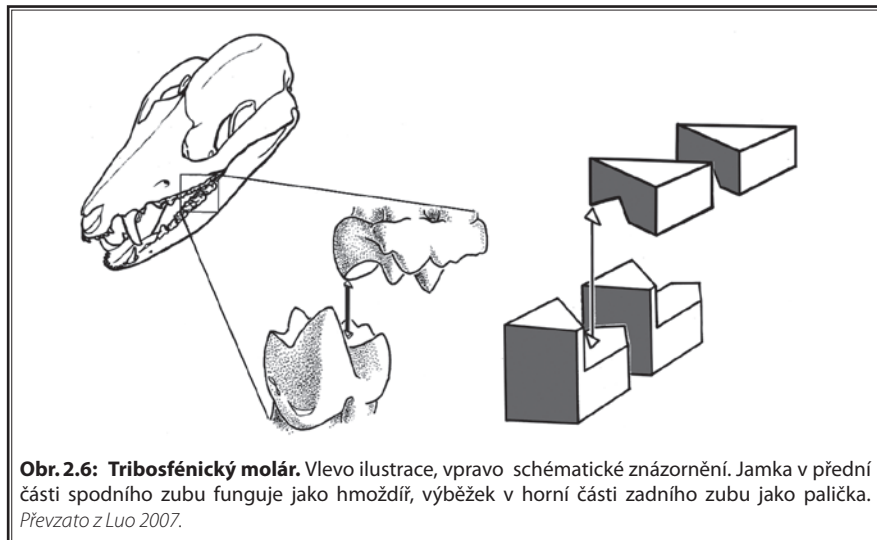
K významné modifikaci zubů došlo u předků dnešních savců. Protože jsou odvozeni od plazů, měli původně stejnorodý (homodontní) chrup složený z ostrých kuželových zubů. Zuby horní a spodní čelisti se střídaly tak, že při kousnutí zapadaly do mezer mezi sebou. Navzdory tomu, že lze takový chrup využít ke zpracování



nejrůznější, zejména živočišné potraviny, by příliš neobstál v konkurenci se zubní výbavou dnešních savců. V čem si tedy savci od začátku druhohor tolik přilepšili?

Především se jejich zuby rozčlenily do čtyř základních funkčních typů (řezák, špičák, třenový zub a stolička). To umožnilo jednak současnou specializaci na několik typů činností vykonávaných tímž zvířetem a zároveň vzájemné doplňování se mezi jednotlivými typy. Savcům se tak otevřela cesta ke složitějšímu zpracování potravy přímo v ústní dutině. Původním zubům nejvíce tvarově a funkčně odpovídají špičáky. Řezáky se od špičáků liší rozšířeným koncem. Hodí se tedy méně k uchopení potravy – ať už živé, nebo mrtvé. Zato umožňují ukousávat z ní části, fungují tedy jako kleště. Také mohou fungovat jako dláto, příklad najdeme u hlodavců (viz níže). Mnohem více se pak od původních zubů liší třenové zuby a stoličky. Dovolují něco, co nás většinou ani nenapadne považovat za neobyčejné, jelikož to známe z každodenního života – žvýkat. Přesto je žvýkání v přírodě unikátní vlastnost – nikdo jiný kromě savců to „pořádně neumí“. Bez žvýkání se většina savců (člověka nevyjímaje) neobejde a ztráta chrupu se v přírodě rovná smrti hladem.

Předpokladem pro rozmělnění potravy najemno, aby byla přístupnější pro trávicí enzymy, jsou dvě věci. Tou první je rozšířená plocha zubu a takzvaná okluze – dosednutí zubů horní a spodní čelisti při jejich uzavření. Druhou je úprava čelistního kloubu tak, aby se mohl pohybovat do stran (takzvaný sekundární čelistní kloub). U masožravých savců může tato úprava druhotně chybět, pro býložravce je ovšem nezbytnou podmínkou existence. Původní typ dentice (vývoj zubů a jejich uspořádání) musel být tedy modifikován, aby splňoval tyto dvě funkce. Předchůdcem „žvýkacího“ zubu byl takzvaný **tribosfénický molár** nesoucí tři hrbolky (obr. 2.6). Na zubech ve spodní čelisti vznikl v jejich zadní části výrůstek s malým důlčkem. V přední části zubů horní čelisti vznikl také výrůstek, ale s hrbolkem místo důlčku.



Z chrupu, jehož spodní a horní zuby zapadají do mezer mezi sebou, vznikl chrup, u kterého navíc dochází při dokousnutí k částečnému kontaktu mezi zuby. Hrbolky a důlek na svrchní a spodní čelisti mohly fungovat jako hmoždír a palička, tedy drtit potravu na jemnější části. Od tribosfénického moláru byly postupně odvozeny třenové zuby a stoličky dnešních savců.

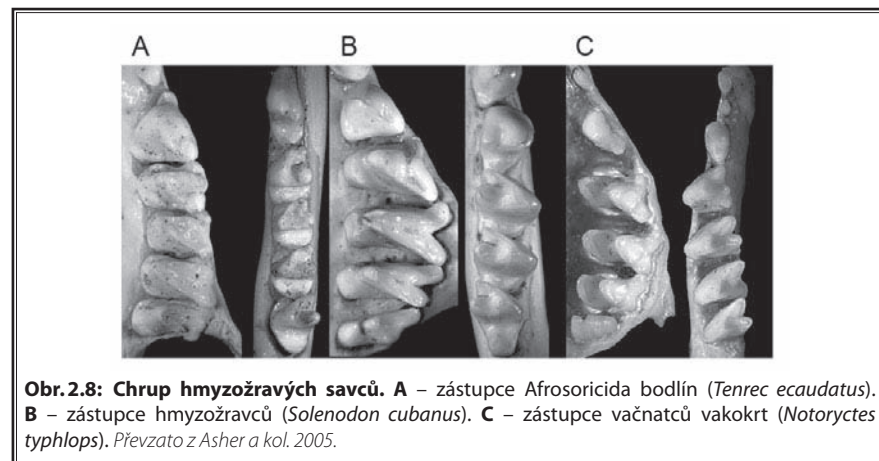
Savci se stali v rámci obratlovců skutečnými mistry ve využití adaptivního potenciálu poskytovaného chrupem. Bez nadsázky lze říct, že dentice dané savčí skupiny je jedním z hlavních znaků umožňujících konkrétní ekologickou specializaci.

Diverzitu savčích lebek a chrupu v souvislosti s přizpůsobením k přijímání různých typů potravy názorně ukazuje **obr. 2.7**.

Pro **hmyzožravé savce** je typický málo diferencovaný chrup, jehož nejnápadnějším znakem jsou široké stoličky opatřené ostrými hroty (**obr. 2.8**). Tělo hmyzu je totiž pokryto pevnou kutikulou a pro jeho zpracování je nezbytné ji prorazit, rozdrtit tělo kořisti a následně ho požvýkat. K tomu se stoličky s hroty výborně hodí. Na základě fosilního záznamu lze usuzovat, že se takto živil i jedni z prvních savců v druhohorách. Z dnešních savců jsou podobným typem zubů kromě samotných hmyzožravců (Insectivora) vybaveni i hmyzožraví netopýři, tany (Scandentia) a bércooni (Macroscelidea). Stoličky s hroty se vyskytují také v rámci vačnatců (Marsupialia) a dále u takzvaných afrických hmyzožravých (Afrosoricida). Jedná se o skupinu živočichů považovaných donedávna za pravé hmyzožravce (patří sem např. bodlíni a zlatokrti). Jejich podobnost s nimi je tak vysoká, že až molekulární analýzy odhalily, že se jedná o nezávisle vzniklou skupinu. Vačnatci a afričtí hmyzožraví zřejmě zdělili tento typ stoliček od společného předka dnešních savců, který lovil hmyz.

Mnohem výraznější proměnu doznal chrup jedné extrémně specializované formy hmyzožravosti, a to specializované na termity. Pro termitožravé savce je typická buď úplná redukce chrupu (mravenečníci, luskouni, ježury), nebo veliký počet kolíkovitých jednoduchých zubů, jaké lze vidět u pásovce velkého (*Priodontes maximus*) či vačnatce mravencojeda žihaného (*Myrmecobius fasciatus*). Vůbec nejzajímavější dentici z termitofágů disponuje hrabáč kapský (*Orycteropus afer*). Jeho zuby jsou složeny z mnoha propojených trubiček, nemají sklovinu a při neustálém zpracovávání hmyzu se obroušují. Proto hrabáčům dorůstají zuby po celý život.

Zachování základních typů zubů a nízká míra specializace chrupu je typická i pro všežravé savce, jakými jsou například prasata, mnoho zástupců primátů, někteří medvědi a medvědci. Stoličky všežravých savců mají tupé hrbolky, většinou čtyři.

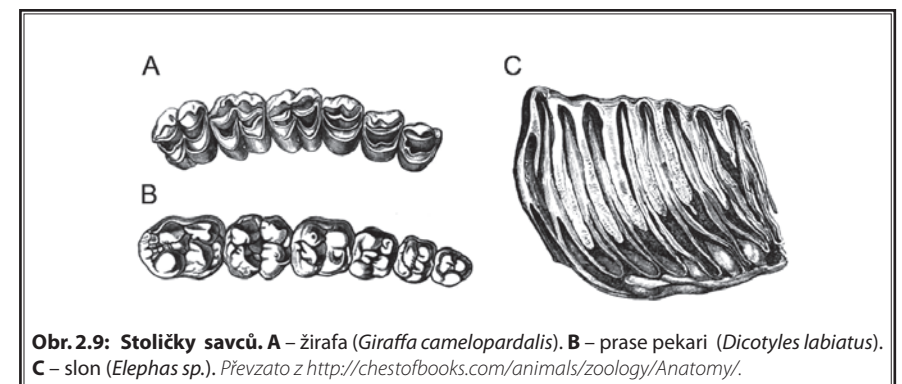


Hodí se ke zpracování potravy s různou konzistencí – od žvýkání měkkého ovoce a larev hmyzu po louskání ořechů nebo drcení menších kostí.

Můžete si doma sami zkusit, jak taková stolička pracuje. Stačí si koupit pistáciové oříšky a přesvědčit se, že jdou snadno louskat stoličkami. Pro srovnání můžete také vyzkoušet otevřít oříšek špičákem. Snadno pak pochopíte, že na některé věci se kónický zub nehodí a že stoličky jsou opravdu šikovnou evoluční novinkou. Typické stoličky všežravých savců ovšem nejsou vhodné k systematickému žvýkání listů.

U **býložravých skupin** savců je žvýkání a rozměňování potravy nejdůležitější. Jejich stoličky a třenové zuby jsou proto uzpůsobené k časté činnosti a odolnější vůči opotřebení tvrdými stébly (**obr. 2.9**). Často mají mnohem vyšší korunku se sklovinou sahající až pod dásně. U takového zubu trvá déle, než se opotřebuje, protože po obroušení svrchních částí může živočich použít ty hlubší, uložené původně pod dásněmi. Dále bývá žvýkací plocha zubů býložravců opatřena lištami ze skloviny, které zvětšují povrch a zefektivňují drcení potravy. Lišty jsou buď rovnoběžné s podélnou osou čelisti (například u turovitých a jelenovitých), nebo jsou k ní kolmé (u lichokopytníků, slonů a mnoha hlodavců). Ani navzdory těmto uzpůsobením nevydrží zuby drtící denně desítky kilogramů listů věčně!

U slonů, nejděle žijících býložravých savců, se zuby určené ke žvýkání během života 5×–6× vymění. Sloni mají stejně jako ostatní savci pouze dvě generace zubů (mléčné a trvalé). Běžně ale používají ke žvýkání pouze 4 zuby – dva z každé čelisti. Zadní zuby dorůstají později než přední. Vždy po několika letech dorostou 4 zuby, posunou se dopředu a opotřebované zuby vytlačí. U některých opravdu starých jedinců se stává, že veškerou svou zásobárnu zubů vyčerpají a nakonec stejně zemřou hladu. U některých hlodavců mají stoličky neukončený růst a mohou být neustále obroušovány. Na základě fosilního záznamu se zdá, že býložraví dinosauři ze skupiny Ceratopsidae (patří k nim například známý *Triceratops*) a Hadrosaurinae měli podobné adaptace na úrovni dentice jako dnešní býložraví savci. Jejich plochou zakončené zuby s lištami na povrchu umožňovaly žvýkání a u některých druhů se zřejmě během života obměňovaly podobně jako u slonů.



Zbylé části chrupu jsou často u býložravců modifikované nebo redukovány. Špičáky bývají zmenšené nebo chybí, případně mají speciální funkci jako kly prasat (viz níže). Lichokopytníci mají mohutné řezáky sloužící k ukusování trávy. Řezáky většiny sudokopytníků bývají naproti tomu redukovány – jejich funkci přebírá mohutný svalnatý jazyk a pysky, kterými rostliny trhají. U hlodavců mají modifikované řezáky rozhodující funkci – daly koneckonců celému řádu název. Z horní i spodní čelisti vyrůstá jeden pár, jehož vnitřní konec sahá obloukem daleko dovnitř čelisti. Tyto zuby nemají kořeny a neustále dorůstají. Protože je silnou vrstvou skloviny pokryta pouze přední strana hlodáků, obě strany se obušují nerovnoměrně a jejich styčná plocha je ostrá. Vytrvalé činnosti takového nástroje většina materiálů v přírodě neodolá. Vedle louskání ořechů a ohryzávání dřeva či hlíz slouží u některých druhů k hloubení nory. Protože jsou spodní řezáky některých hlodavců vůči sobě pohyblivé, mohou fungovat jako páčidlo. Hlodavci jsou druhově nejpočetnějším řádem savců a patří mezi ně býložravé i všežravé druhy. Z hlediska konvergentní evoluce zubů je fenomenálním živočichem poloopice ksukol. Jeho řezáky funkčně a tvarově odpovídají hlodákům – neustále dorůstají a rychleji se obušují z jedné strany. Kvůli této podobnosti byl tento primát dříve považován za veverka. Vedle louskání ořechů si pomocí hlodání zpřístupňuje měkkou dužinu bambusových stébel a larvy hmyzu skrývající se ve dřevě.

Stoličky mají menší význam u **masožravých** zástupců řádu šelem (kočkovité šelmy, hyeny). Jejich zadní stoličky jsou hodně redukovány, málo výrazné bývají rovněž jejich řezáky. Zato špičáky jsou velmi často zvětšené a slouží zpravidla k zabíjení kořisti. Neméně důležité jsou takzvané **trháky**. Jak jejich název napovídá, slouží k porcování masa na kusy. Tvoří je poslední třenový zub horní čelisti a první stolička dolní čelisti. Jsou zvětšené a opatřené ostrými hrboly. Díky způsobu, jakým se k sobě při skousnutí přibližují, fungují podobně jako nůžky. U hyen jsou tak velké a pevné, že bez problémů drtí i odolné kosti. Všežravé šelmy (např. mýval, medvěd) mají naopak žvýkací stoličky dobře zachované a v některých případech rezignovaly i na trháky, místo kterých mají univerzální žvýkací zuby s tupými hrboly (viz výše).

#### 2.4 Alternativní funkce zubů

Až doposud jsme se zabývali funkcemi zubů souvisejícími s příjmem a zpracováním potravy, nebo aspoň se zabíjením kořisti. Evoluce se často chopí dané příležitosti a pak se stává, že nějaký orgán získá novou funkci, ke které se hodí. Může pak projít změnami, které ho upraví do podoby vhodné pro novou funkci. Jistě vás nepřekvapí, že lidopi využívají zuby místo jednoduchých nástrojů – i my lidé máme koneckonců tendence ke zlovyku nahrazovat pomocí zubů předměty každodenní potřeby, od nůžek na nehty po otvírák na láhve. Podobná oportunistická využití stojí nezdárka na počátku vzniku složitější adaptace.

Protože jde většina zubů bez problému použít k obraně nebo při vnitrodruhovém souboji, staly se zuby u mnoha skupin savců symbolem samčí dominance a signálním nástrojem. Cenění zubů za účelem zastrašení protivníka nalézáme kromě

šelem i u primátů (např. gorilí samci) a kopytníků. U některých skupin, jako jsou kančilové (*Tragulidae*) a muntžáci (*Muntiacinae*), se vyskytují dlouhé špičáky trčící ven z čelisti. Zvětšené špičáky pak bývají u samců často delší než u samic a mohou se stát předmětem pohlavního výběru. Příkladem jsou kly prasat, které jsou kromě obrany využívány v soubojích samců. Příslušníkům obou pohlaví slouží také k rozhrabávání půdy při hledání potravy. Také kly mrožů slouží jako zbraň a jsou větší u samců. Kromě toho je mroži používají při vysekávání otvorů do ledu nebo jako pomůcku při vylézání z vody. Stejně jako u prasat a mrožů, i u slonů kly neustále dorůstají. U těchto živočichů se ovšem jedná o přeměněné řezáky, nikoliv špičáky. Jedná se o každodenní pomůcku, která mimo jiné spolu s chobotem kompenzuje krátkost sloního krku. Sloni je používají k rozhrabávání půdy, odstraňování překážek z cesty, seškrabávání borky stromů i k vyvracení celých kmenů.

Skutečnou záhadou je pak „roh“ samce narvala. Jedná se o až třímetrový, spirálovitě stočený špičák. Ve velmi vzácných případech má samec rohy dva nebo roh vyroste samici. Jeho funkce je dodnes nejasná. Názory, že slouží k prorážení ledu nebo rozrývání dna, už dnes nejsou příliš populární. Je možné, že se nějak podílí na ritualizovaných soubojích samců. Další teorie říkají, že se jedná o zesilovač přijímaných nebo vydávaných akustických signálů, případně o smyslový orgán. Na definitivní vyřešení této otázky stále čeká.

Příkladem zubu na jedno použití je vaječný zub (najdeme ho u ptáků a některých plazů). Pár vaječných zubů slouží mláďatům při líhnutí. Poměrně drastickým způsobem využívají zuby samci žraloků a rejnoků během páření. Zakusují se totiž k prsní ploutvi samice, aby se jí pevně přidrželi.

#### 2.5 O ptačím zobáku

Na závěr se tematicky odkloníme od zubů a podíváme se, jak se zvládla druhově nejpočetnější skupina suchozemských obratlovců přizpůsobit nejrůznějším potravním strategiím a rozšířit po celém světě bez toho, aniž by měla zuby. Předkové ptáků v druhohorách ztratili zuby a vyvinul se jim zobák. Předpokládá se, že zuby jsou jedna z mnoha struktur, kterých se ptáci „vzdali“ za účelem snížení tělesné hmotnosti. Některé scénáře ovšem předpokládají, že se zobáky k získávání jistých druhů potravy hodily lépe než čelisti. Už tenkrát se tedy mohlo jednat o přizpůsobení pro efektivnější sběr potravy.

Podobně jako zuby u ostatních obratlovců jsou zobáky dnešních ptáků dobře uzpůsobeny k získávání příslušné potravy. Když se podíváme napříč ptačími druhy, nalezneme v podobě jejich zobáků pestrý arzenál nástrojů. Mnoho typů se objevuje nezávisle u zástupců rozdílných ptačích skupin, kteří jsou přizpůsobení podobné potravní strategii. Na druhou stranu i blízké příbuzné druhy ptáků mohou mít velmi rozdílné tvary zobáků, pokud se liší způsobem získávání potravy. Skupiny, které vytvořily v poměrně krátkém evolučním čase hned několik odlišných typů zobáků, nalézáme například na ostrovech. Je tomu tak proto, že když se na toto území jejich společný předek dostal, bylo zde mnoho nevyužitých možností. V původním



ekosystému, který pták obýval na pevnině, byla většina možností, jak získávat potravu, „obsazena“ ptáky z jiných skupin. Naopak, druhově chudý ostrov bez konkurence nabízel mnoho nevyužitých zdrojů. To umožnilo specializaci potomků prvních kolonizátorů na „volné“ potravní strategie. Takovémuto rozrůznění, které je doprovázeno poměrně rychlým evolučním přizpůsobením různým zdrojům říkáme adaptivní radiace.

Příkladem rozrůzněné skupiny jsou slavné „pěnkavy“ (ve skutečnosti se jedná o zástupce čeledi strnadovitých) z Galapág, které inspirovaly Charlese Darwina při formulaci evoluční teorie (obr. 2.10).

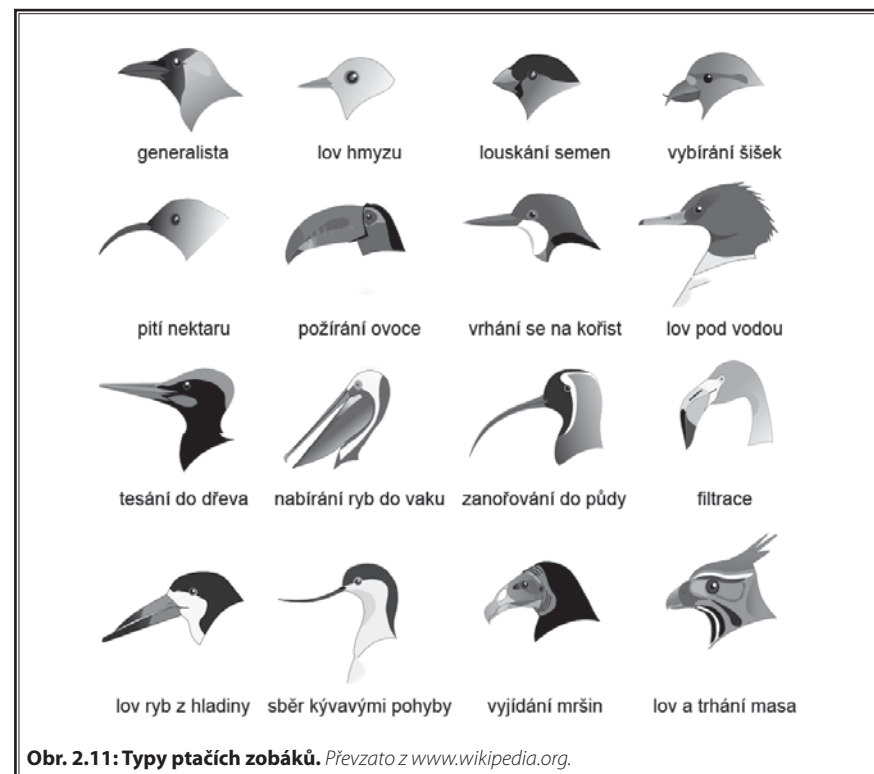
Hlavním předmětem výzkumu evoluce v krátkodobém časovém měřítku je pěnkava prostřední (*Geospiza fortis*). Tato pěnkava není příliš specializovaným druhem a vyhledává různé druhy potravy, včetně semen rozmanité velikosti. Prvním jevem, který byl pozorován, je rozdílná velikost zobáku pěnkav podle přítomnosti či nepřítomnosti konkurence na stejném ostrově. Pěnkavy *G. fortis* mají menší zobáky na těch ostrovech, kde konkurence chybí (mají malý zobák a živí se drobnými semeny). Tento potravní oportunista pak na ostrovech, kde musí o drobná semena soutěžit s druhem *G. fuliginosa* (pěnkava malá), dává přednost větším semenům, které *G. fuliginosa* nepožírá.

Dále se zjistilo, že velikost zobáku v populaci se mění podle klimatu, tedy dostupnosti různých druhů semen. Ptáci v populacích z vlhkých období trvajících několik let mají menší zobáky. V těchto letech se totiž dostatečně daří vegetaci, která drobná semena produkuje. Během delších suchých období naopak narůstá počet suchomilných rostlin s většími semeny. Tyto posuny ve velikosti zobáku zřejmě nejsou způsobeny pouze přírodním výběrem působícím na variabilní populaci. Ukázalo se totiž, že se různé druhy pěnkav občas vzájemně kříží. Potomci mezidruhového křížení mívají velikosti a tvary zobáků někde na půli cesty mezi druhy rodičovskými. Kříženci *G. fortis* a *G. fuliginosa* mají například

menší zobáky než čisté *G. fortis*. V obdobích, kdy jsou menší zobáky výhodnější, si tedy pěnkavy *G. fortis* „vypůjčí“ část genetické variability od pěnkav *G. fuliginosa*. To, že se potomci s menšími zobáky rozmnoží, je samozřejmě zajištěno tím, že drobná semena jsou v daném období velmi rozšířená. Kříženci získají více potravy než *G. fortis* s větším zobákem.

Nyní si postupně vyjmenujeme, jaké různé potravní zdroje ptáci pomocí zobáků využívají a jak souvisí tvar daného zobáku se způsobem, jakým pták potravu získává. Během čtení textu si můžete jednotlivé typy zobáků prohlížet na obr. 2.11.

Ptáci, kteří se pasou (například husy), mají (také) zobáky se zoubkovaným okrajem. V tomto případě zobák funguje jako nůžky – při skousnutí se k sobě ostré okraje přiblíží a ukrojí stéblo trávy. Arktické husy se živí uškubáváním nízké vegetace a mají drobnější zobáky. Pouze husa sněžní (*Anser caerulescens*) má zobák mohutný, protože s jeho pomocí vyhrabává hlízy z mnohdy polozmrzlé půdy. Mezi několik málo listožravých ptáků patří i jihoameričtí bylinorubci (*Phytotomidae*). Tito malí pěvci mají na kraji zobáku záhyby usnadňující ukusování listu. Na zobáku mají také rohovinové zoubky, kterými listy „žvýkají“.



Významnou složkou potravy ptáků jsou semena. Mnoho druhů se jimi pouze přizpůsobuje, další jsou specialisty schopnými rozlousknout i velmi pevné pecky a ořechy. Obecně se dá říci, že mají velké, pevné a silné zobáky a lebky. Prvním způsobem rozbíjení tvrdých obalů semen je drcení pomocí valivých pohybů ostrých dolních čelistí. Tento přístup používá například dlask (*Coccothraustes*), který rozdrtí i pecky oliv. Rozbíjet obaly lze taky přístupem, který připomíná otevírání ořechů pomocí louskáčku. Ořech si pták opře o horní čelist (její patro může být vybaveno rýhami, aby ořech dobře držel) a tlakem spodní čelisti ho rozdrtí. Takové louskové zobáky jsou typické pro papoušky. Křivka obecná (*Loxia curvirostra*) má zobák specializovaný pro vyjídání šišek. Je zvláště zahnutý – konec svrchní poloviny směřuje dolů a konec spodní poloviny nahoru. Zahnuté poloviny zobáku používá k odloupávání šupin šišek. Zastrčí polovinu zobáku pod šupinu, kterou pak vypáčí. Takto se dostane k semenům šišky, kterými se živí.

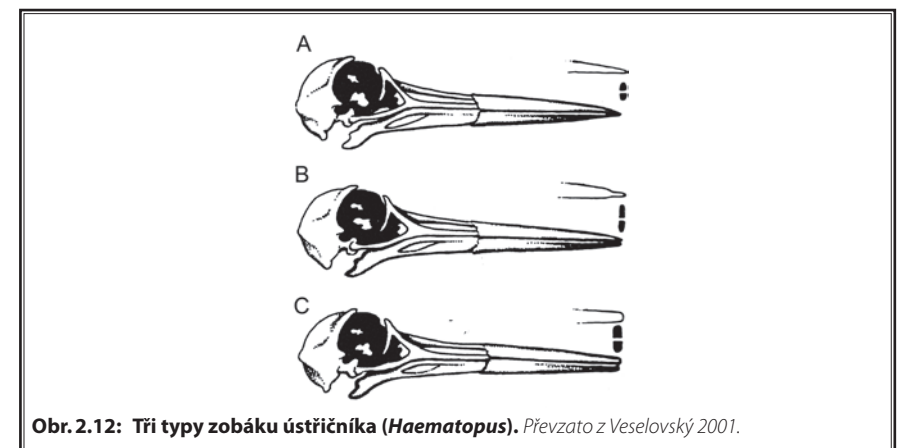
Ptáci živící se nektarem květů mají dlouhé zahnuté zobáky, jejichž pomocí sají nektar jako brčkem. Kolibříci jsou s rostlinami ve vzájemně prospěšném (mutualistickém) vztahu. Rostlina kolibříkovi poskytuje nektar a kolibřík jí opyluje. Evoluce zobáku a trubkovitých květů šla ruku v ruce – přírodní výběr upřednostňoval ptáky, jejichž zobák se dobře vešel do květu, a rostliny, které měly květy takového tvaru, jaké navštěvují kolibříci nejraději. Takovému vzájemnému ovlivňování evoluce struktur u dvou druhů, které jsou v těsném ekologickém vztahu, říkáme **koevoluce**. Kromě sání nektaru, který je energeticky bohatý, ale chudý na proteiny, si kolibříci „přilepšují“ konzumací drobných členovců. Dlouhý zobák jim umožňuje získat je i z nepřístupných míst, jako jsou srolované listy. Kolibříci rodu *Anadron* se na chytání hmyzu specializují a mají okraj zobáku zoubkovaný, aby se jim hmyz lépe uchopoval.

Dlouhé zobáky mají také ptáci získávající potravu z vlhké půdy a bahna jako většina ibisovitých (*Threskiornithidae*) a kolihy (*Numenius*). Zobák zanořují do substrátu a tak získávají potravu z hloubky. Zobák sluky (*Scolopax*) funguje jako dlouhá pinzeta pro vytahování potravy z bahna. Díky speciálnímu zakloubení dokáže pták jemně otvírat špičku zobáku, i když je zanořený hluboko v bahně. Na konci zobáku jsou navíc jemné hmatové receptory, pomocí kterých sluka potravu v bahně hledá. Ptáci žijící u vody se také často živí mlži. Některé druhy mají zpevněné zobáky, kterými dovedou rozbít jejich schránky. Velmi zajímavé přizpůsobení pro sběr potravy mají ústřičníci rodu *Haematopus*. V jejich populaci se totiž vyskytují ptáci se třemi odlišnými druhy zobáků uzpůsobenými k odlišnému způsobu získávání potravy (**obr. 2.12**). Ptáci s tupým zobákem ho používají k rozbíjení zámku, který drží pohromadě dvě poloviny lastury mlže. Druhý typ zobáku má ze strany zúženou špičku. Ústřičník ho strčí do pootevřené lastury, kterou pak vypáčí. Třetí typ zobáku je úzký a jeho nositelé jej zasouvají do rourek mnohoštětinatých červů, které pak vytahují. Nejzajímavější na celé věci je to, že každý jedinec je schopen vytvořit si libovolný ze tří typů zobáků. Pokud totiž máme v zajetí ústřičníka uzpůsobeného k požíráání červů a zamezíme mu v jejich lovu, začne místo toho žrát nabízené mlže

a během 10–20 dnů se mu změní tvar zobáku. Kulík křivozobý je zase zajímavý tím, že jeho zobák je asymetrický s koncem mírně stočeným doprava. Předpokládá se, že zakřivení slouží ke snadnějšímu hledání kořisti pod kameny.

Kolpíci (*Platalea*) loví vodní, zejména bezobratlé živočichy pomocí lžícovitého zobáku. Brodí se ve vodě a zobákem hledají kořist pohyby ze strany na stranu. Dovedou také vyčvachtávat kořist z bahna. Některé druhy kachen mají rovněž rozšířený zobák, do kterého nabírají potravu společně s vodou nebo bahnem. Na okraji zobáku mají lamely, které tvoří cedící aparát. Pohyby hlavy kachna vypudí bahno tak, aby jí v ústní dutině zbyla pouze potravu. Pravými filtrátory jsou mezi ptáky plameňáci (Phoenicopteriformes), jejichž zahnutý zobák je zevnitř vybaven lamelami s vláskovitým pokryvem. Po nabrání vody s planktonem plameňák zobák přivře a kývavými pohyby vyhátní obsah. Síť tvořená vlákny lamel zachytí z vody pouze kýženou potravu. Jednotlivé druhy plameňáků se liší uspořádáním tohoto filtru, tedy i specializací na konkrétní typ planktonu. Pověšimněte si, jak nápadně se filtrační aparát plameňáka podobá tomu, který používají velryby. Ač je mnohem menší, má podobnou strukturu i princip fungování.

Některí rybožraví ptáci mají okraj zobáku vroubkovaný, aby se jim chycené ryby lépe držely (běžně mají rybožraví obratlovci hodně malých zubů – viz výše). Takové zoubky má například rybožravá kachna morčák (*Mergus*). V případě pelikána je takový zobák navíc vybaven kožovitým vakem, který se může rozšířit. Umožňuje pelikánovi účinně lovit větší ryby. Kdyby je pták pouze uchopil do zobáku, mohly by se vysvobodit dřívě, než by je stačil spolknout. Pelikán je před spolknutím může do zobáku zavřít díky tomu, že vnitřní prostor zobáku lze zvětšit. Jiní ptáci loví ryby odlišným způsobem. Volavky je na zobák nabodávají. Zoboun americký má unikátní stavbu zobáku, pomocí kterého loví ryby speciálním stylem. Dolní polovina jeho zobáku je o něco delší než horní. Zoboun při lovu létá přímo nad vodou a brázdí hladinu dolní polovinou zobáku. Když narazí na rybu, prudce zobák zaklapne. Protože je zobák úzký, pták není při brázdění hladiny příliš brzděn odporem vody.



Obr. 2.12: Tři typy zobáku ústřičníka (*Haematopus*). Převzato z Veselovský 2001.

Skutečnou raritou mezi dravými brodivými ptáky je člunozobec africký (*Balaeniceps rex*) s masivním širokým zobákem dlouhým 19 cm, který je stejně veliký jako zbytek hlavy, má ostré okraje a hákovitý hrot na konci horní čelisti. Člunozobec loví silnými rychlými výpady převážně vodní živočichy. Ryby dokáže silným sklapnutím ostrého zobáku přepulit. V jeho jídelníčku nalezneme vedle ryb i ptáky a mláďata krokodýlů. Typickými masožravými ptáky jsou zástupci řádů dravců a sov. Krátké ostré zahnuté zobáky u nich slouží k usmrcování kořisti a/nebo trhání masa. Modifikací krátkého zahnutého zobáku dravců vznikl delší a štíhlejší ostrý zobák přítomný u některých supů. Umožňuje jim přístup ke zbytkům masa uvnitř škvír v mšíně a k morku z kostí (často využívají zbytky po větších predátorech).

Ptáci sbírající hmyz na stromě mají úzký zobák – tvarově podobný, ale užší než nespecializovaní ptáci. Tak malý zobák lze zasunout i mezi škvíry pod kůrou a hmyz vytáhnout. Tímto způsobem si obstarává potravu například brhlík (*Sitta*). Datlovití ptáci se živí hmyzem ze dřeva a kůry stromu. Mají dlouhý pevný zobák zesílený podélnými rýhami, který jim slouží jako dláto při roztloukávání dřeva. Na lov letícího hmyzu jsou specializovaní lelci. Jejich veliký zobák s koutky až u očí jde široce rozevřít. Lelek se široce rozevřeným zobákem lapá potravu za letu. Kolem zobáku má specializované peří v podobě dlouhých vousků, které ještě zvětšují záběr otevřeného zobáku. Jiní ptáci lovcí hmyz ve vzduchu (například vlaštovky) dovedou také rozevřít zobák do široka, i když ne tak jako lelek.

Vedle sběru potravy bývají zobáky využitelné při mnoha jiných činnostech. Především je to manipulace s okolními objekty (například při budování hnízda nebo hloubení nory), čištění peří a prorážení skořápky vajec u líhnoucích se mláďat. U některých druhů slouží při samčích soubojích a výhruzném chování, podobně jako tuto funkci plní zuby některých savců (viz výše). U čápů plní zobák také komunikační funkci – jeho klapáním ptáci vydávají zvuky, kterými se dorozumívají. Pomocí zobáků komunikují i ptačí mláďata žadonící o krmění – u některých druhů mají za tímto účelem vyvinuté charakteristické zbarvení. To u rodičů stimuluje pečovatelské chování. U racka stříbřitého (*Larus argentatus*) slouží naopak červené skvrny na zobáku rodičů jako signál pro mláďata. Ta začnou po jeho spatření žebrať o potravu. Zobáky mají u některých druhů komunikační funkci během námluv. Tuto funkci může plnit zbarvení zobáku (například u papuchálků rodu *Fratercula*) a vyrůstající struktury (samci pelikána severoamerického mají na zobáku roh, který po skončení námluv odpadne).

Postupně bylo vysloveno několik teorií pokoušejících se vysvětlit funkci obrovského zobáku tukana (*Ramphastos*). Vedle předpokladu, že se dobře hodí k loupání ovoce a k udržení rovnováhy při šplhání na větvích, byla populární teorie, že slouží jako znak upřednostňovaný při výběru partnera. Nejnovější výzkumy ukazují, že nejspíš slouží k regulaci tělesné teploty. Je totiž bohatě prokrven a může sloužit jako plocha pro výdej nadměrného tělesného tepla. Při nižších teplotách tukan přivodí krve do zobáku zastaví, aby nedocházelo ke ztrátám tepla.

### 3. HMYZ

Organizmy jsou obvykle svým tvarem velice dobře přizpůsobeny prostředí, ve kterém žijí. Nesmíme ale nikdy zapomínat, že proměna organismu a jeho tvaru je závislá nejen na podmínkách vnějšího prostředí, ale odvíjí se také od toho, jakou výbavu měl předek dané skupiny k dispozici, když se tomuto prostředí přizpůsoboval. Evoluce je uchopení vlastností, kterými je daný druh vybaven, novým způsobem. Je rozvinutím potenciálu dané evoluční linie směrem, který je určen prostředím, v němž tento organizmus žije. Hmyz je jednou z těch skupin organismů, o jejichž evoluci toho víme dost na to, abychom si mohli ukázat rozličná tvarová přizpůsobení, ke kterým během evoluce došlo. Hmyz vzešel z korýšů, tedy ze skupiny obývajících primárně vodní prostředí. Přizpůsobil se životu na souši a později souš zcela ovládl. Dnes je dokonce druhově nejpočetnější skupinou živočichů a organismů vůbec.

V této kapitole se zaměříme na základní zdroje evolučního úspěchu hmyzu. Je příznačné, že úzce souvisí právě s tvarem. Abychom lépe pronikli do světa hmyzu, nejprve si budeme muset trochu popsat stavbu jeho těla. Pak už se ponoříme do příběhu proměn jeho končetin. Ukážeme si, jak z primitivních hmyzích končetin vzniklo ústní ústrojí. Možná se to na první pohled nezdá, ale je to orgán, jehož tvar zásadně ovlivňuje způsob života jednotlivých evolučních linií hmyzu. Na příkladu vybraných skupin si představíme, jakými konkrétními proměnami ústní ústrojí hmyzu prošlo. Z původního univerzálního ústního ústrojí kousacího typu v evoluci hmyzu několikrát nezávisle na sobě vzniklo sací ústrojí, což umožnilo jeho nositelům sát tekutou potravu. Mohli tak sát nejen rostlinné šťávy a nektar, ale též krev a další tekutiny. Aby bylo možné proniknout do podstaty proměn ústního ústrojí hmyzu, bude nutně pojmenovat jeho některé části. Podstatné ale není naučit se tyto termíny, nýbrž pochopit, jak se ústní ústrojí a tím i způsob života hmyzu během evoluce proměňoval. K sání tekutiny potřebujeme brčko, ale udělat ho můžeme různě. Záleží na tom, co máme zrovna po ruce. Stejně tak „pracuje“ i evoluce.

V další části textu si ukážeme, čím jsou dány tvarové rozdíly mezi jednotlivými částmi hmyzího těla. Odpovíme si například na otázku, jak se stalo, že je hmyzí zadeček, na rozdíl od korýšů, bez končetin. Ukážeme si, jak mutace v jediném genu může ovlivnit vzhled celého organismu.

Následně se zaměříme na vznik proměny dokonalé, která se také významně podílela na nesmírném druhovém bohatství hmyzu. Odhalíme tajemství vzniku larvy a nahlédneme do procesu vlastní proměny larvy v dospělce.

Na konci kapitoly víceméně opustíme historický aspekt proměn živého tvaru a na příkladu jednoho rodu vrubounovitého brouka si ukážeme, že tělesný vzhled hmyzu může být výrazně ovlivňován prostředím také nepřímo. Jednoduše řečeno, umístění a tvar určitého orgánu jsou ovlivňovány nároky a potřebami jiných orgánů. Tělo je harmonický celek, všechny jeho části musí být ve vzájemném souladu a platí to také pro jejich tvar. Jedna část se nemůže jen tak zbláznit a bez ohledu

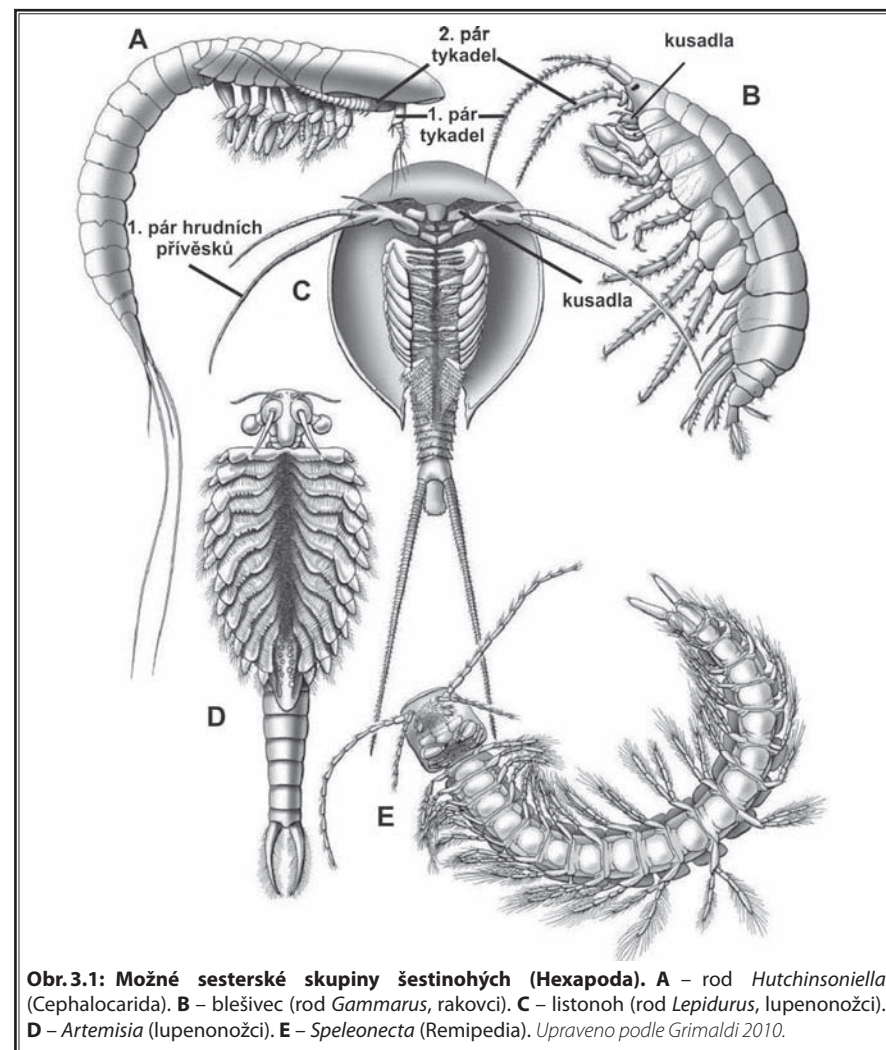
na ostatní části se radikálně proměnit, neboť by tím znemožnila fungování ostatních orgánů správným způsobem.

Nyní už se ale ponoříme do světa hmyzu. Hmyz (Insecta) je nejznámější skupinou patřící do kmene členovců (Arthropoda). Nejbližšími příbuznými hmyzu jsou chvostokoci (Collembola), vidličnatky (Diplura) a hmyzenky (Protura). Protože pro všechny tyto čtyři skupiny jsou typické tři páry kráčivých nohou, nazýváme je šestinozí (Hexapoda). Dlouho se nevědělo, jaká skupina členovců je šestinohým nejpříbuznější. Poměrně nedávno se ukázalo, že jsou to koryšši. Dokonce je hmyz jejich vnitřní a extrémně odvozenou evoluční linií. Přísně vzato, hmyz by tak měl být chápán jako jedna ze suchozemských skupin koryššů. O přesném umístění šestinohých v rodokmenu koryššů se dosud vedou spory. Obvykle se dnes za nejbližší příbuzné šestinohých považuje sladkovodní skupina lupenonožci (Branchiopoda), kam patří třeba listonoh jarní, nebo rakovci (Malacostraca). Podle nejnovějších analýz DNA se dokonce zdá, že by nejpříbuznějšími skupinami šestinohých mohly být Cephalocarida a Remipedia (viz **obr. 3.1**). Jde o dvě poměrně nedávno objevené skupiny (třídy) koryššů, které asi z učebnic biologie neznáte. Cephalocarida jsou nepočetnou skupinou (5 popsanych rodů) obývající mořské dno až do hloubky 1500 m, kde se živí detritem. Ví se o nich jen velmi málo. Podobný nedostatek informací máme i o skupině Remipedia, jejíž zástupci jsou objevováni v mořských jeskyních.

### 3.1 Stavba těla hmyzu

Když se podíváme na tělo dospělého jedince hmyzu, například kobylinky, vidíme, že je rozděleno na hlavu (caput), hrud' (thorax) a zadeček (abdomen). Těmto tělním oddílům říkáme odborně **tagmata**. Jednotlivá tagmata nejsou ale nedělitelnými útvary. Naopak jsou složena z mnoha **tělních článků (segmentů)**. Šestinozí jsou na rozdíl od jiných skupin členovců nesmírně konzervativní v počtu tělních článků. To ale nemění nic na tom, že jednotlivé články prodělaly během evoluce značné proměny. Primitivní tělní článek nesl vlastní pár tělních přívěsků (primitivních končetin) a nervovou zauzlinu. Postupem času se některé články a jejich přívěsky značně specializovaly, čímž došlo i k rozrůznění tagmat. Tagmata jsou proto chápána jako funkčně jednotné komplexy několika tělních článků. Tagma, které označujeme jako hlavu, je tak vlastně komplexem tělních článků specializovaných na přijímání informací z okolí a se zásadním významem v procesu příjmu potravy. Hrud' je podřízena pohybu a zadeček rozmnožování, vylučování zbytků a dýchání.

Tělo hmyzu je zpevněno vnější kostrou vytvořenou z **kutikuly**. Kutikula je umístěna na povrchu pokožky jako brnění. Je to nebuněčná vrstva složená z chitinu, vosků, tuků a proteinů. Je rozdělena do jednotlivých plošek nazývaných **sklerity** (podobně jako brnění středověkých rytířů). Vnější kostra končetin pak sestává z kutikulárních trubiček vyplněných svaly, které se na ně upínají. Kutikula je pevná a chrání tělo hmyzu, znemožňuje mu však růst. Aby se mohlo tělo hmyzu zvětšovat, musí být toto brnění opakovaně svlékáno a nahrazováno novým brněním o větší



**Obr. 3.1: Možné sesterské skupiny šestinohých (Hexapoda).** A – rod *Hutchinsoniella* (Cephalocarida). B – blešivec (rod *Gammarus*, rakovci). C – listonoh (rod *Lepidurus*, lupenonožci). D – *Artemisia* (lupenonožci). E – *Speleonecta* (Remipedia). Upraveno podle Grimaldi 2010.

velikosti. K růstu tak dochází skokově v krátkém okamžiku (několik hodin až dnů) po svléknutí staré kutikuly a před ztvrdnutím kutikuly nové. Proces **svlékání (ekdyse)** je hormonálně řízený děj, na němž se zásadně podílí dvě rodiny protichůdně působících hormonů – ekdysteroidy a juvenilní hormony (viz **kap. 3.5**).

**Hlava** hmyzu (caput) je také složena z několika pozměněných tělních článků. Základ tvoří původní první hlavový článek, který neměl charakter klasického tělního článku a nenesl ani žádné tělní přívěsky. Dále se tvorby hlavy účastní pět nebo šest původně trupových článků nesoucích končetiny. Přesný počet připojených trupových článků se doposud nepodařilo jednoznačně určit, neboť se spojily

ve velmi celistvý útvar (hmyzí hlavu). Většina z připojených článků poskytla své přívěsky, aby daly vznik složité struktuře určené k příjmu potravy – ústnímu ústrojí (**rámeček 3.A**). Dnes se nepochybuje o končetinovém původu **kusadel** (mandibuly), čelistí (maxily) a **spodního pysku** (labium). Nejasný zůstává například původ **horního pysku** (labrum). Jeden pár tělních přívěsků dal také vzniknout **tykadlům** (smyslový orgán). Hlava hmyzu nese i další velmi významné smyslové orgány, jednoduché oči a oči složené.

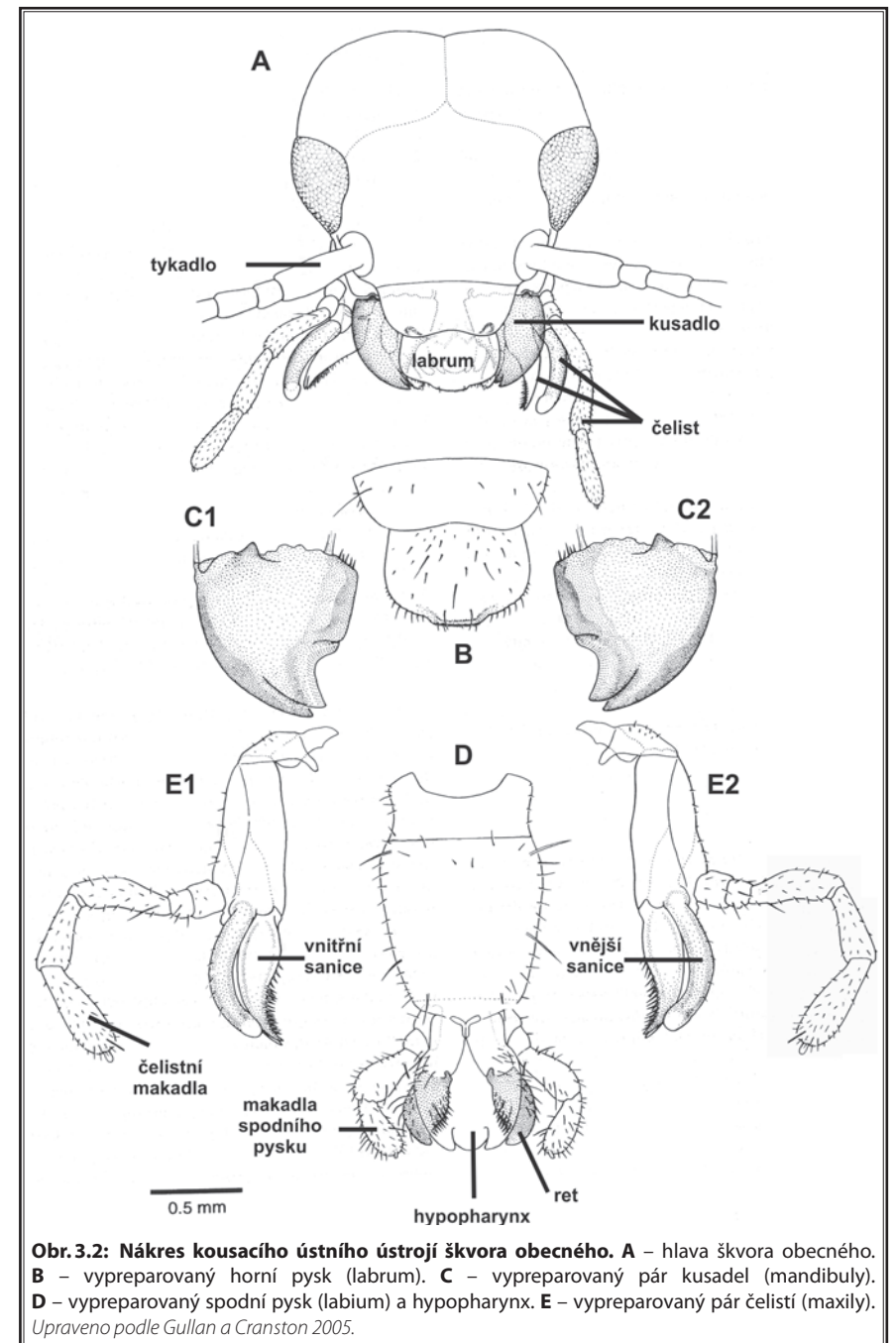
**Hruď** (thorax) sestává ze tří tělních článků, z nichž každý nese jeden pár končetin. Nižší počet končetin hmyzu umožňuje efektivnější chůzi a její lepší kontrolu. U některých skupin hmyzu jsou na hrudi vytvořena křídla. Ta jsou plně rozvinuta vždy jen u dospělých stádií (výjimkou je poslední nymfální stádium některých jepic). Moderní hmyz nese křídla pouze na druhém a třetím hrudním článku. Známé ale vymřelé skupiny, jejichž zástupci měli malá křídla i na prvním článku hrudi. Tato křídla ale nesloužila k letu (o vzniku křídel viz **kap. 3.2**). U pokročilejšího hmyzu je hruď zbytnělá, neboť obsahuje množství svalů umožňujících let.

**Zadeček** (abdomen) obsahuje v původním stavu jedenáct tělních článků a primární koncovou část těla, která je mnohdy velmi výrazně redukována nebo zcela ztracena. Některé fosilní rybenky, které jsou jednou z bazálních skupin hmyzu, nesou na zadečku dokonce ještě končetiny! Počet zadečkových článků se může mezi různými skupinami hmyzu lišit (6–11). Tělní přívěsky osmého a devátého

**3.A Základní části ústního ústrojí.** Kusadla (mandibuly), shora krytá svrchním pyskem (labrum), jsou nejnápadnějšími částmi úst u hmyzu s kousacím ústním ústrojím. Jsou velmi tvrdá a ostrá, neboť jsou původně určena ke krájení potravy na menší části. Jejich tvar se může lišit i v rámci různých jedinců a životních stádií jediného druhu. Například vojáci mravenců mají zbytnělá kusadla, která jsou přizpůsobena k boji. Mravenci tak využili výborných mechanických vlastností kusadel a vytvořili si z nich účinné zbraně. Zbraně z kusadel vznikly také u jiných druhů hmyzu, například u samečků roháče obecného, kteří si s jejich pomocí poměřují své síly.

Pod kusadly leží párové čelisti (maxily), které pomáhají ve zpracování potravy, a pod nimi se nachází spodní pysk (labium). Zatímco kusadla nejsou u většiny dnešních skupin článkovaná a nemají žádná makadla, stavba čelistí a spodního pysku je mnohem složitější. Jednak sestávají z několika končetinových článků, jednak nesou výběžky původem z enditů (viz **kap. 3.2**) primitivní hmyzí končetiny. U čelistí těmto výběžkům říkáme vnější a vnitřní sanice (lacinia a galea), u spodního pysku je pak nazýváme jazýček a ret (glossa a paraglossa). Na makadlech a sanicích čelistí jsou smyslové orgány, které kontrolují kvalitu potravy před pozřením. Čelisti prodělaly výraznou specializaci například během evoluce motýlů (Lepidoptera). Extrémním prodloužením jejich vnějších sanic totiž vznikl dlouhý sosák dospělých motýlů.

Spodní pysk (labium) je na rozdíl od čelistí nepárovým orgánem, který zřejmě vznikl splynutím druhého páru čelistí v jeden útvar. Podobně jako u čelistí, tak i u spodního pysku došlo během evoluce hmyzu k různým přeměnám. Příkladem jeho výrazného zbytnění je jazýček včel nebo tzv. maska, kterou larvy vážek dokážou rychle vychlípit a ulovit s ní kořist.



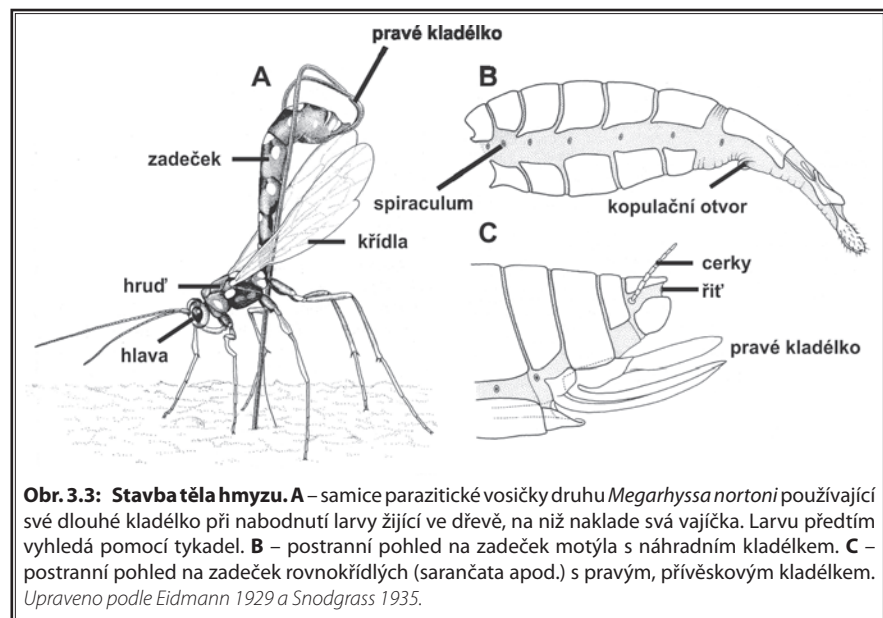
**Obr.3.2: Nákres kousacího ústního ústrojí škvora obecného.** A – hlava škvora obecného. B – vypreparovaný horní pysk (labrum). C – vypreparovaný pár kusadel (mandibuly). D – vypreparovaný spodní pysk (labium) a hypopharynx. E – vypreparovaný pár čelistí (maxily). Upraveno podle Gullan a Cranston 2005.



segmentu zadečku samic se podílí na stavbě **pravého, přívěskového kladélka**. Toto kladélko prošlo poměrně dramatickou evolucí a může být různě pozměněno. Příkladem jeho vrcholné podoby je vosí žihadlo, které si osvojilo obrannou funkci. Kromě tohoto pravého kladélka, které mají velmi dobře vyvinuté například parazitičtí blanokřídlí (např. lumci) nebo rovnokřídlí, nalezneme u několika linií hmyzu tzv. **náhradní kladélko**. Tento typ kladélka byl vytvořen přeměnou celých článků zadečku, které se staly vysunutelnými (**obr. 3.3**). Stojí rozhodně za povšimnutí, že náhradní kladélko vzniklo během evoluce hmyzu několikrát nezávisle na sobě (konvergence). Dobře je patrné například u motýlů. Na jeho stavbě se však u různých skupin podílí různý počet zadečkových článků.

Zadeček během evoluce prošel řadou proměn, podobně jako jiné části těla hmyzu. Například u křídlatého hmyzu došlo ke změně tvaru prvního zadečkového článku a jeho přitisknutí k hrudi. Blanokřídlý hmyz ze skupiny štíhlopasí (vosy, mravenci apod.) má tento článek dokonce zcela spojený s hrudí. Druhý (a někdy též třetí) zadečkový článek u štíhlopasých tvoří tzv. vosí pas (stopku). Celý zbytek těla, který u nich nazýváme zadečkem, je tak ve skutečnosti tvořen až dalšími zadečkovými články. Díky tomu získává zadeček štíhlopasých na pohyblivosti, čehož se dá dobře využít při kladení vajíček do útroh jiného hmyzu (blanokřídlí parazitoidi, **obr. 3.3**) nebo při obraně (vosí žihadlo).

Po stranách prvního až osmého zadečkového článku jsou umístěna ústí tracheální soustavy (spirakula). Zadeček hmyzu se obvykle pohybuje, což umožňuje lepší oběh vzduchu v tracheálním systému a usnadňuje to i oběh tělní tekutiny hmyzu



**Obr. 3.3: Stavba těla hmyzu.** A – samice parazitické vosičky druhu *Megarhyssa nortoni* používající své dlouhé kladélko při nabodnutí larvy žijící ve dřevě, na niž naklade svá vajíčka. Larvu předtím vyhledá pomocí tykadel. B – postranní pohled na zadeček motýla s náhradním kladélkem. C – postranní pohled na zadeček rovnokřídlých (sarančata apod.) s pravým, přívěskovým kladélkem.  
Upraveno podle Eidmann 1929 a Snodgrass 1935.

(hemolymfy). Vodní larvy a nymfy hmyzu mohou nést na zadečku zvláštní dýchací orgán umožňující příjem kyslíku ve vodě, **tracheální žábry**. Jsou to v podstatě vychlípeniny tracheální soustavy. Překrývají larvální spirakula a tím zamezují průniku vody do tracheální soustavy. Na jejich povrchu dochází k výměně plynů mezi vodním prostředím a tracheální soustavou.

### 3.2 Tvarové proměny hmyzí „prakončtiny“

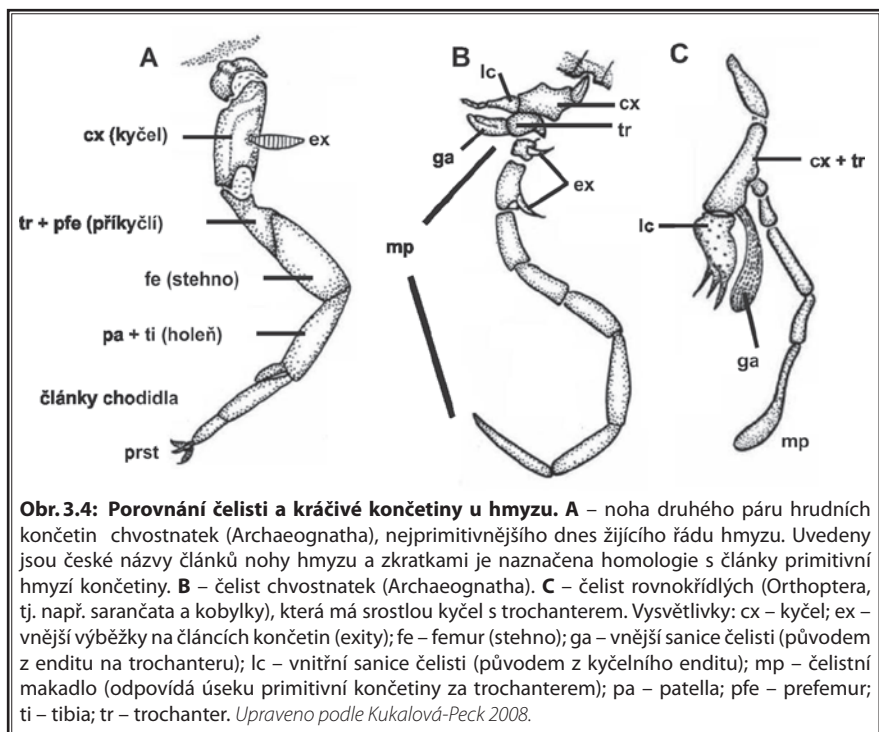
Je jasné, že za evolučním a ekologickým úspěchem hmyzu stojí z velké části všestranné modifikace jeho končetin. Jejich přeměnou vznikly nejen kráčivé končetiny dnešního hmyzu, ale i tykadla nebo jednotlivé části ústního ústrojí.

Dokonce se ukazuje, že i křídla mají končetinový původ. Při vzniku křídel jsou totiž prepisovány stejné geny, které jsou aktivní v kráčivých končetinách. Příslušná část křídla se během embryogeneze zakládá ze společného základu jako příslušná část končetiny. Na základě těchto poznatků byl přehodnocen starší předpoklad, že křídla vznikla z postranních výrůstků kutikuly na hřbetě. Vedlo to k vytvoření teorie, že na vzniku křídla hmyzu se podílely naopak pohyblivé bazální výběžky primitivních hmyzích končetin (exity).

Dnešní hmyz má kráčivou nohu rozdělenou na kyčel, příkyčlí, stehno, holeň, chodidlo a prst. Někdy takovou končetinu mylně považujeme za primitivní a hledáme tyto články i na částech ústního ústrojí, které mají končetinový původ. Původní „prakončtina“ však nejspíš nevypadala ani jako část ústního ústrojí, ani jako kráčivá noha. I když byla svým vzhledem podobnější spíše moderní kráčivé končetině hmyzu nežli třeba kusadlům, skládala se z více článků. Během evoluce této „prakončtiny“ v kráčivou nohu nebo v jednotlivé části ústního ústrojí docházelo ke splynutí některých článků a přeměně jejich tvaru. Některé články „prakončtiny“ se u moderních kráčivých končetin zcela osamostatnily a posunuly se mimo vlastní končetinu. Za součást kráčivé končetiny je dnes už ani nepovažujeme.

Jak taková prakončtina vypadala? Její články, které byly umístěny nejbliž hrudi, na sobě nesly dva typy výběžků (vnitřní **endity** a vnější **exity**). Tyto výběžky byly během evoluce využity k vytvoření řady velmi důležitých struktur. Endity se přeměnily na významné části ústního či reprodukčního ústrojí (například na vnitřní a vnější sanice čelistí – **obr. 3.4B**). První vnější výběžek (exit) primitivní končetiny byl právě tou částí „prakončtiny“, která se zřejmě později podílela na vzniku hmyzího křídla.

Proměna „prakončtiny“ na moderní pohybovou končetinu hmyzu se zdá být poměrně složitá, ale ještě mnohem větší změny nastaly během evoluce „prakončtiny“ v různé části ústního ústrojí. Relativně nejméně se „prakončtina“ proměnila při vzniku čelistí. Podívejme se nyní na čelisti chvostnatek (*Archaeognatha*), které mají dosud velmi primitivní podobu. Chvostnatky jsou nejprimitivnější skupinou hmyzu a mají v rámci hmyzu i bazální postavení (jsou sesterské všem ostatním řádům hmyzu). Vnější a vnitřní sanice čelistí chvostnatek jsou krátké a nerozvinuté. Články, z nichž sanice vybíhají, odpovídají kyčli a trochanteru hmyzí „prakončtiny“. U chvostnatek jsou od sebe tyto dva články ještě zcela oddělené a nejsou srostlé



**Obr. 3.4: Porovnání čelisti a kráčivé končetiny u hmyzu.** A – noha druhého páru hrudních končetin chvostnatek (Archaeognatha), nejprimitivnějšího dnes žijícího řádu hmyzu. Uvedeny jsou české názvy článků nohy hmyzu a zkratkami je naznačena homologie s články primitivní hmyzí končetiny. B – čelist chvostnatek (Archaeognatha). C – čelist rovnokřídlých (Orthoptera, tj. např. sarančata a kobylky), která má srostlou kyčel s trochanterem. Vysvětlivky: cx – kyčel; ex – vnější výběžky na článcích končetiny (exity); fe – femur (stehno); ga – vnější sanice čelisti (původem z enditu na trochanteru); lc – vnitřní sanice čelisti (původem z kyčelního enditu); mp – čelistní makadlo (odpovídá úseku primitivní končetiny za trochanterem); pa – patella; pfe – prefemur; ti – tibia; tr – trochanter. Upraveno podle Kukulová-Peck 2008.

v jeden nedělitelný útvar. U ostatních skupin hmyzu naopak už došlo k úplnému srůstu těchto dvou čelistních článků odpovídajících kyčli a trochanteru „prakončetiny“ (obr. 3.4).

Čelisti lze s primitivní končetinou porovnávat ještě celkem snadno, rekonstrukce evoluce spodního pysku je už poněkud obtížnější. Jde totiž o nepárovou strukturu, která zřejmě vznikla srůstem jednoho páru končetin. Ještě o něco složitější to je s kusadly, která jsou u většiny dnešních skupin zcela nečlánkovaná, a člověka proto ani nenapadne, že by vznikla přeměnou končetin. Není bez zajímavosti, že zmiňované chvostnatky (Archaeognatha) mají doposud kusadla článkovaná, byť je patrné, že řada článků byla i během jejich evoluce ztracena nebo srostla dohromady (obr. 3.5).

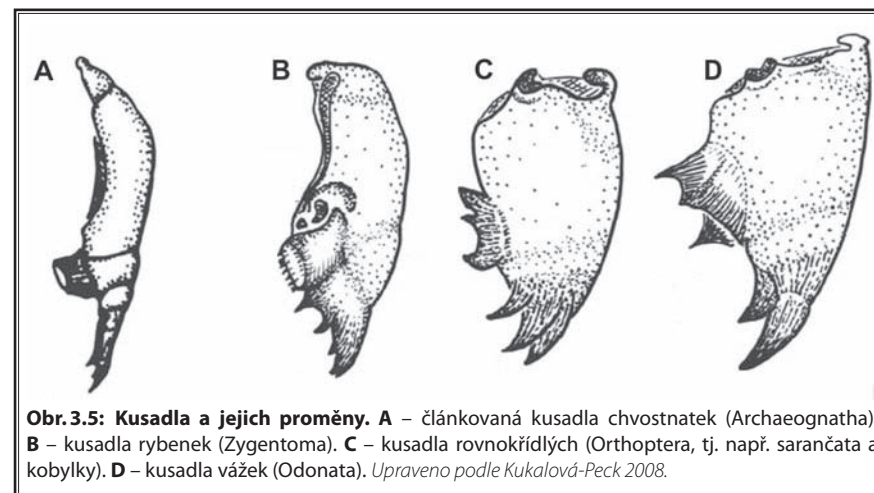
### 3.3 Ústní ústrojí a jeho přeměny

Hmyz požívá potravu přeměněnými končetinami. Ústní ústrojí hmyzu je totiž z velké části vytvořeno z přeměněných a velmi často i různě srostlých bazálních článků hmyzích „prakončetin“ (viz předchozí kapitola). Tyto „prakončetiny“ původně nesly všechny tělní články hmyzu, včetně těch, které kdysi vytvořily základ hlavy. Zbytky ostatních (od hrudi více vzdálených) článků těchto „prakončetin“ můžeme na dnešní hmyzí hlavě pozorovat jako článkovaná makadla čelistí a spodního pysku

(obr. 3.2). Naopak u moderního hmyzu jsou tyto články podstatnou částí kráčivých končetin. Vidíte tedy, že se jednotlivé „prakončetiny“ během evoluce v moderní kráčivé nohy a části ústního ústrojí vydaly trochu jinými směry, využily trochu jinak svůj potenciál a značně se přitom specializovaly.

Řekli jsme si, že za rozrůzněním hmyzí „prakončetiny“ do podoby dnešních kráčivých nohou a jednotlivých částí ústního ústrojí stojí změna tvaru končetinových článků a jejich výběžků, jejich srůstání a změna velikosti. Stejně principy (tj. srůstání a změna velikosti) ale po vzniku ústního ústrojí z „prakončetin“ nepřestaly působit. Naopak, i nadále se podílely na tvarových proměnách ústního ústrojí hmyzu do dnešní bohatosti forem. Zásadně se podílely i na evoluci primitivního kousacího ústního ústrojí do několika nezávisle vzniklých typů sacího ústního ústrojí.

Obecně řečeno, konkrétní podoba ústního ústrojí je silně závislá na typu potravy, kterou daná hmyzí skupina upřednostňuje. Vývojově nejpůvodnějším a také nejběžnějším typem ústního ústrojí hmyzu je typ **kousací**, který má zachovány všechny části v relativně primitivní podobě (obr. 3.2). Je považován za nejpodobnější ústnímu ústrojí předka hmyzu, ale jeho podoba se u jednotlivých skupin může značně lišit. Jednotlivé skupiny hmyzu s kousacím ústním ústrojím mají společnou anatomickou stavbu tohoto ústrojí a často se vyznačují všežravostí. Patří mezi ně například švábi, brouci, kobylky, vážky či rybenky. Přeměnou kousacího ústního ústrojí vznikly různé **odvozené typy** ústního ústrojí **určené k sání tekutin** (mnohokrát nezávisle na sobě) u odvozenějších skupin hmyzu (Paraneoptera a Hymenoptero-mekopteroideální komplex). Na vytvoření sacího kanálu (potravního kanálu) se však u těchto skupin mohou podílet různé části ústního ústrojí. Na tyto změny se nyní podíváme podrobněji. Proč? Bude nás zajímat, jakými různými způsoby se dá kousací ústní ústrojí během evoluce pozměnit tak, aby mohlo sloužit k sání a lízání tekutin. Stejně tak jsme si „nápaditost“ evoluce mohli ukázat i na příkladu křídel



**Obr. 3.5: Kusadla a jejich proměny.** A – článkovaná kusadla chvostnatek (Archaeognatha). B – kusadla rybenek (Zygentoma). C – kusadla rovnokřídlých (Orthoptera, tj. např. sarančata a kobylky). D – kusadla vážek (Odonata). Upraveno podle Kukulová-Peck 2008.

nebo proměn kráčivých končetin, tykadél, kladélka apod. Protože nepíšeme kroniku, ale jen malou brožuru, snad nám odpustíte, že jsme si vybrali právě a jen ústní ústrojí.

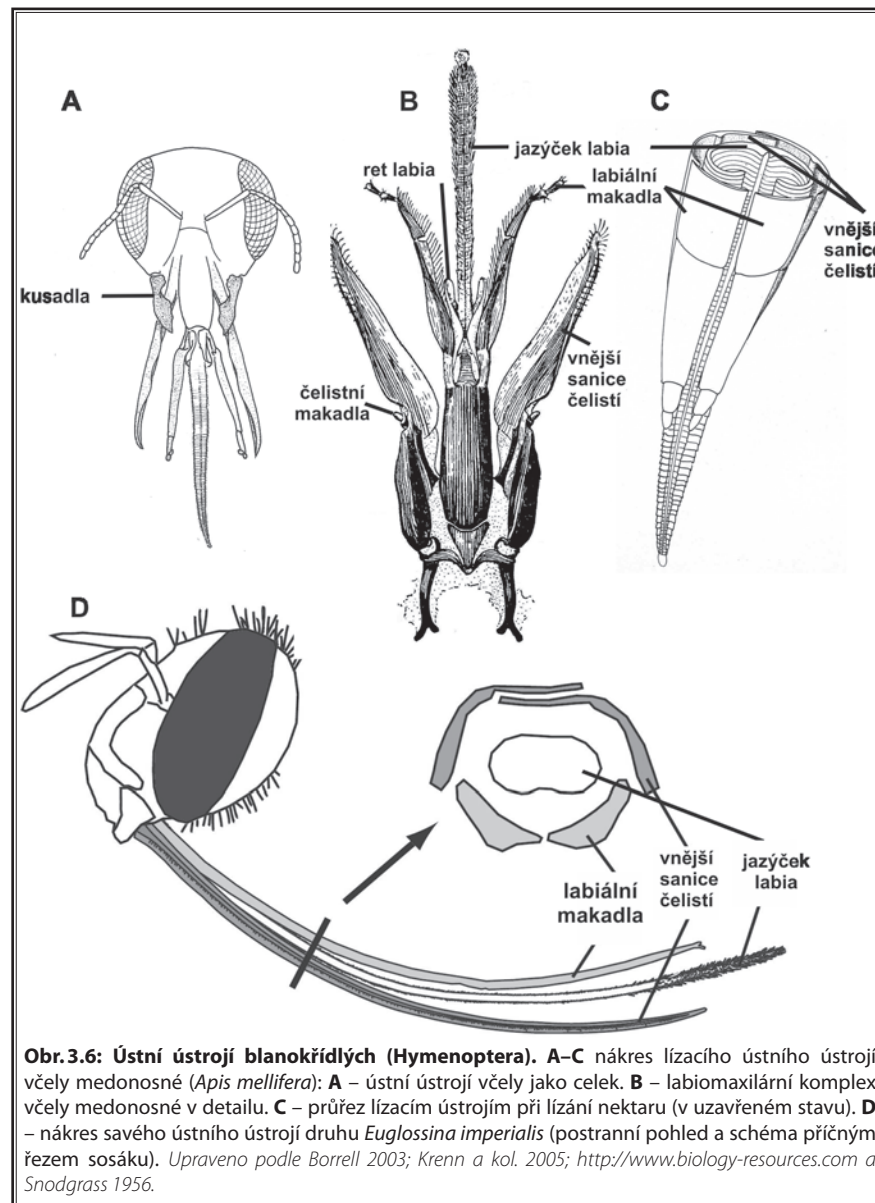
#### Sosák blanokřídlých (Hymenoptera) a jeho proměny

Původní typ ústního ústrojí blanokřídlých je kousací, ovšem mnoho dospělých blanokřídlých získává potravu v tekutém stavu, například ve formě nektaru či medovice. Z toho důvodu prodělalo během evoluce blanokřídlých ústní ústrojí určité změny. Přeměnilo se v tzv. **lízavě sací ústní ústrojí** a vznikl **labiomaxilární komplex** (čelisti a spodní pysk zčásti srostly). U některých blanokřídlých je tento komplex malý a nesespecializovaný, ale u druhů živících se tekutou stravou hraje naprosto nezastupitelnou roli. Na ústním ústrojí včely medonosné (*Apis mellifera*) je jedinečně zachováno jak schopnosti kousání pomocí volných kusadel, tak schopnosti účinného sání nektaru pomocí zvětšeného labiomaxilárního komplexu (**obr. 3.6**). Důležitou úlohu v ústním ústrojí včely hraje tzv. „včelí jazýček“, který vznikl prodloužením a srůstem výběžků spodního pysku. „Včelí jazýček“ na sobě nese chloupky a uprostřed má prohlubeň. Špička „jazýčku“ je na konci rozšířena ve lžícovitý útvar pomáhající při sběru nektaru. „Včelí jazýček“ se při krmení pohybuje tam a zpět a líže nektar, při tom se k němu přikládají i prodloužené a ochlupené vnější sanice čelistí, které spolu s ním a s makadly spodního pysku vytváří trubici, kterou proudí tekutá potravina (potravní kanál). Na rozdíl od „včelího jazýčku“ ale sanice čelistí včely neprovádí lízací pohyby. Nektar se zachytí na chloupkách a potravním kanálem pokračuje dál do ústní dutiny. Hnací silou pohybu tekutiny potravním kanálem jsou kapilární síly, pohyby spodního pysku a sací síla osvalené pumpky uložené v hlavě. Kusadla jsou u včel sice poměrně nenápadná, ale díky svému lžícovitému tvaru jsou účinným nástrojem při odstraňování nečistot z úlu, krmení královen nebo třeba při tvorbě voskových komůrek.

Mnozí vosovití, jako jsou vosy (*Vespula*), vosíci (*Polistes*), sršni (*Vespa*) nebo medovosy (Masarinae), nemají svá ústní ústrojí zdaleka tak přizpůsobená k sání nektaru jako včela. I oni jsou ale schopni svým krátkým jazýčkem lízat tekutiny z povrchů. Na rozdíl od včely je ale jejich jazýček krátký, na konci se rozvětňuje do dvou laloků a má smáčivý povrch. Jejich ústní ústrojí můžeme ještě označit jako kousací.

Existují také blanokřídlí, kteří mají ústní ústrojí ještě více přizpůsobené k sání než včela medonosná. Jedná se například o včely skupiny Euglossini (**obr. 3.6**). Jednotlivé části sosáku jsou u nich tak dlouhé, že nemohou být skládány jednoduše pod hlavu, ale skládají se mezi kyčlemi na spodní část hrudi. U některých zástupců dokonce přesahuje délka sosáku délku těla. Mohlo by se zdát, že přechod od lízacího k čistě sacímu ústrojí skýtá při konzumaci nektaru samé výhody. Savý sosák totiž umožňuje získat nektar i z velmi hlubokých květů, ke kterým se jazýček ostatních včel nedostane. Naopak lízáním je možno konzumovat i velmi hustý nektar (s optimálním obsahem sacharózy 50–60 %), kdežto sát nelze roztoky s obsahem cukru nad 30–40 % (zkuste se brčkem napít medu). Energetický zisk ze stejného objemu

nektaru je tedy u včel skupiny Euglossini v důsledku přechodu od lízání k sání překvapivě snížen a vyžaduje to, aby navštěvovaly více květů.



**Obr. 3.6: Ústní ústrojí blanokřídlých (Hymenoptera).** A–C náčrty lízacího ústního ústrojí včely medonosné (*Apis mellifera*): A – ústní ústrojí včely jako celek. B – labiomaxilární komplex včely medonosné v detailu. C – průřez lízacím ústrojím při lízání nektaru (v uzavřeném stavu). D – náčrty savého ústního ústrojí druhu *Euglossina imperialis* (postranní pohled a schéma příčným řezem sosáku). Upraveno podle Borrell 2003; Krenn a kol. 2005; <http://www.biology-resources.com> a Snodgrass 1956.

### Sosák motýlů (*Lepidoptera*) – vznik a proměny

Motýli (*Lepidoptera*) jsou se svými 175 000 popsány druhy jedním z druhově nejbohatších řádů hmyzu. Nejstarší fosilie motýlů jsou datovány do období před 190 miliony lety. Evoluce jejich ústního ústrojí je spojena s krytosemennými rostlinami. Většina motýlích larev (housenek) okusuje pletiva těchto rostlin pomocí kousacího ústrojí, na druhou stranu většina dospělců se živí nektarem z jejich květů. Aby mohli motýli lépe sát nektar z květů, vyvinul se u nich sosák.

Do dnešních dnů se kromě linií motýlů s dobře vyvinutým sosákem zachovaly primitivnější linie motýlů, kteří mají sosák buď velmi krátký, nebo dokonce mají ještě kousací ústní ústrojí. Když si prohlédneme jednotlivé skupiny motýlů, můžeme proto velmi dobře rekonstruovat evoluci motýlího ústního ústrojí sacího typu.

Primitivní motýli řazení do čeledi chrostíkovníkovitých (*Micropterigidae*) svým vzhledem silně připomínají chrostiky (*Trichoptera*), kteří jsou motýlům skutečně blízce příbuzní. Ústní ústrojí dospělců i housenek těchto motýlů je kousacího typu a sosák není vytvořen. Stejně jako mnoho larev chrostíků živí se i larvy chrostíkovníkovitých motýlů rostlinným detritem. Požírání listů se objevilo u housenek motýlů až později v evoluci. Dospělci chrostíkovníkovitých požírají pyl. Pomocí čelistních makadel, která jsou u nich ještě plně zachována, seškrabávají pylová zrna

z prašníků. Jednotlivá zrnka pak ulpívají na chloupkách čelistí a jsou posouvána ke kusadlům, která je drtí. Kusadla jsou ukryta pod dobře viditelným horním pyskem (*labrum*) a jsou asymetrická. Fungují na principu misky a hmoždíře.

U pokročilejších skupin motýlů vznikl sosák. K jeho vytvoření vedlo extrémní prodloužení a následné propojení vnějších sanic obou čelistí do jediného trubcovitého útvaru. Prodlužování délky sosáku bylo doprovázeno zmenšováním zbylých částí čelistí a horního pysku. Makadla spodního pysku naopak zůstala poměrně mohutná, aby poskytla ochranu stočenému sosáku. U těch ještě pokročilejších skupin motýlů je sosák opatřen dvěma sadami svalů, které umožňují jeho spirálovité stočení. Naproti tomu natáhnutí sosáku není způsobeno svaly, nýbrž pumpováním hemolymfy do sosáku.

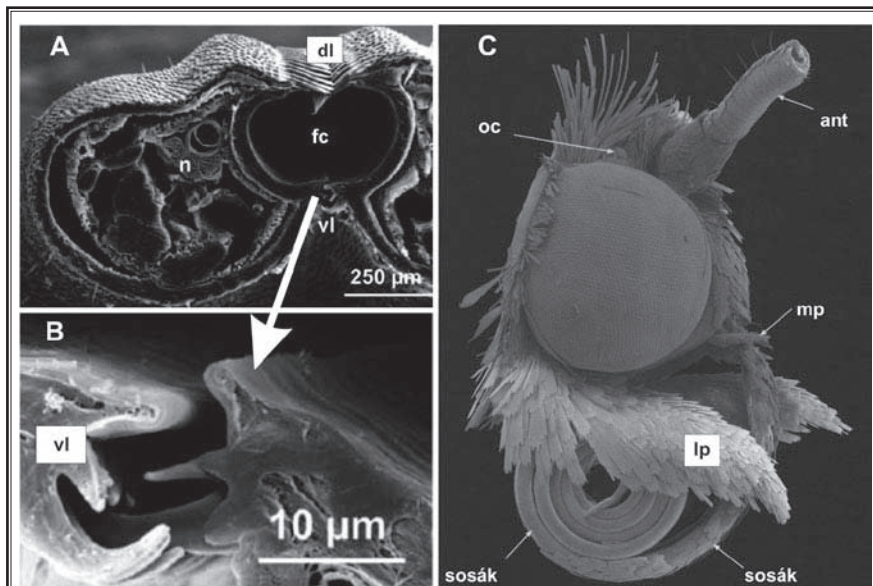
Prodloužené vnější sanice čelistí drží pospolu a vytváří kompaktní trubici sosáku díky do sebe zapadajícím kutikulárním výrůstkům umístěným na jejich vnitřních okrajích (princip suchého zipu; **obr. 3.7B**). Blízko špičky sosáku se tyto výrůstky prodlužují a vznikají mezi nimi štěrbin, kterými proudí dovnitř potravního kanálu nektar. Na špičce sosáku se nachází sensorické výběžky, které pravděpodobně poskytují informace o kvalitě potravy (jsou citlivé na sacharidy, u druhů živících se na zkašených plodech zaznamenávají přítomnost ethanolu) a o poloze hrotu sosáku uvnitř květu. Během přeměny housenky na dospělé se vytváří nejen sosák, ale také pumpa, která umožňuje aktivní nasávání tekutiny sosákem do trávicího ústrojí. Tato pumpa vzniká přeměnou ústní dutiny a jícnu. Nasávání tekutiny je umožněno jejími rytmickými stahy.

Kromě nektaru získávají motýli cukr též z medovice nebo ze změkklého ovoce. Minerální látky mohou sát z potu živočichů, trusu, moči nebo z vlhké půdy. Některé druhy motýlů se přizpůsobily k sání šťáv z plodů nebo tekutin z rozkládajících se těl. Jsou známy dokonce i případy motýlů, kteří mají sosák uzpůsoben k bodání. Mohou tak proniknout i k tekutinám ukrytým pod povrchem. Například ostruháči (*Charaxinae*) vsunují svůj sosák do rozvolněných částí mršin, trusu nebo měkkého ovoce.

Některí měřovítky (*Noctuidae*) mají ostře zakončený sosák pokrytý trny a háky původem z výrůstků určených k propojení sanic. Pomocí takto upraveného sosáku jsou tyto druhy schopny prorazit i poměrně silnou stěnu ovocných plodů (např. citrusy).

Samci sedmi asijských druhů rodu *Calyptra* příležitostně sají krev velkých savců včetně člověka (**obr. 3.8E**). Není pochyb, že tito krevsající motýli se vyvinuli z druhů bodajících do ovoce. Jejich sosák je stejně stavěný a používají i stejný způsob chování při bodnutí (sosák se chová jako vrtačka, neboť díru vytvoří díky protiběžnému kroucení sanic).

Některé noční druhy čeledi zavíječovitých (*Pyalidae*), měřovítky (*Noctuidae*), píďalkovitých (*Geometridae*) a několik dalších tropických skupin motýlů je dokonce schopno se pravidelně přikrmovat na zraněních a slzách velkých savců (včetně člověka). Zpravidla se takto chovají samci, kteří v noci sedají na oční víčka, dráždi

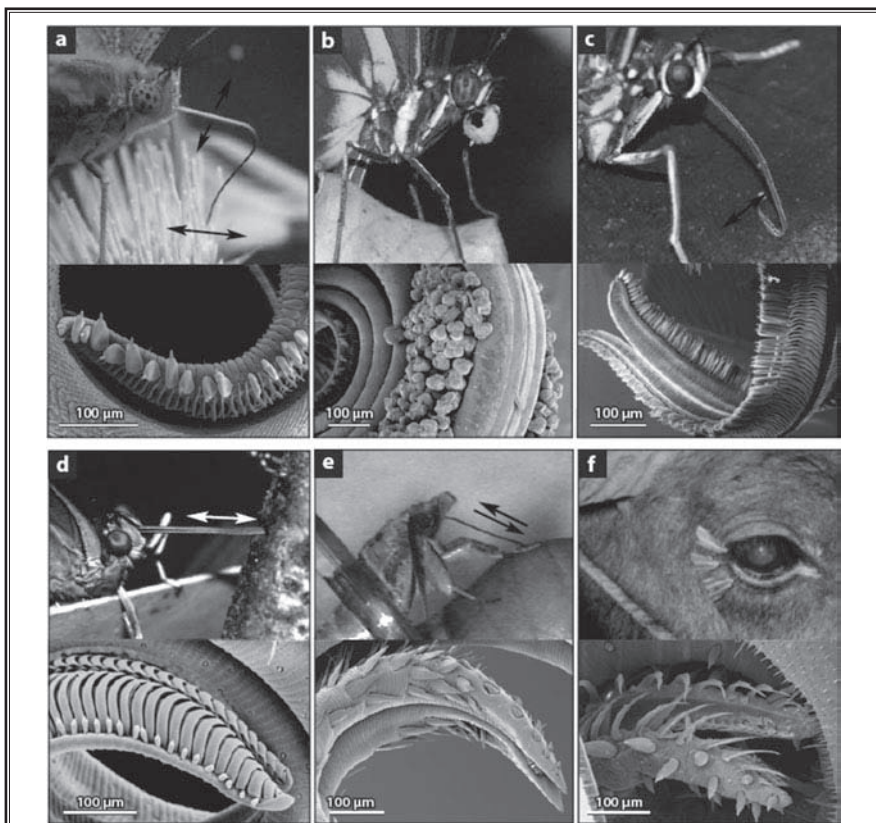


**Obr. 3.7: Sosák motýlů.** **A** – Příčný řez sosákem motýla druhu *Vanessa cardui*. **B** – detail spojení vnějších sanic čelistí na břišní straně sosáku u druhu *Vanessa cardui*. **C** – hlava motýla patřícího do čeledi zavíječovitých. Vysvětlivky: ant – tykadla, dl – kutikulární výrůstky spojující sanice na hřbetní straně sosáku, fc – potravní kanál, lp – makadla spodního pysku, mp – čelistní makadla, n – nerv, oc – jednoduché očko (ocellus), vl – výrůstky spojující sanice na břišní straně sosáku. Upraveno podle Grimaldi a Engel 2005 a Krenn a kol. 2005.

oči svými sosáky a sytí se vytékajícími slzami. Motýli živící se slzami si nejsou bezprostředně příbuzní. U všech se ale nezávisle vyvinul rašplovitý povrch sosáku.

#### Dvoukřídli (Diptera)

Velmi pěkným příkladem přeměn ústního ústrojí jsou také dvoukřídli. Jejich potravou jsou nejrůznější tekutiny, a proto ztratili schopnost kousání (redukovali kusadla). Největší roli hrají kusadla u samic krevsajících zástupců s **bodavě savým ústním ústrojím** (např. komáři), kde plní funkci skalpelu a mají jehlicovitý tvar. Kromě nich mají v případě komára jehlicovitý tvar i vnitřní sanice čelistí, horní

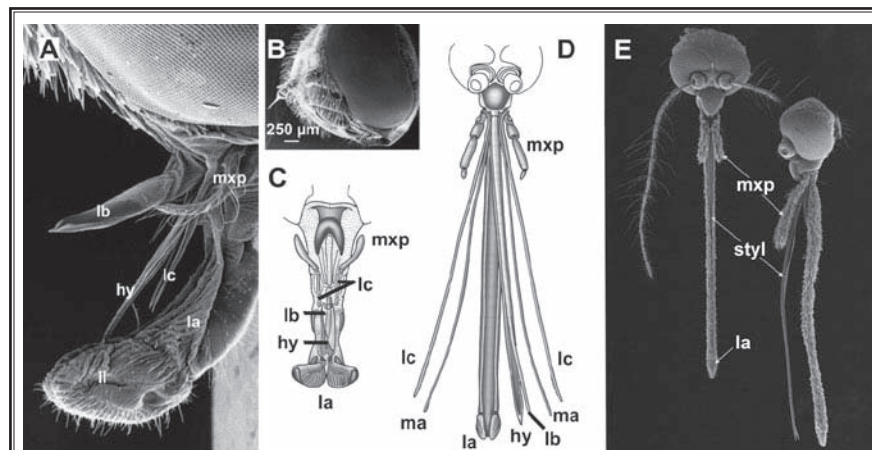


**Obr. 3.8: Příklady motýlů využívajících různé potravní zdroje.** Šipky označují pohyby sosáku. Vždy je zobrazen celý motýl a detail vrcholu jeho sosáku. **A** – nektar sající motýl rodu *Argynnis* (babočkoviti), který má štíhlý vrchol sosáku. **B** – motýl požírající pylová zrna, rod *Heliconius* (babočkoviti), je vidět množství pylu ulpívajícího na sosáku. **C** – motýl rodu *Morpho* (babočkoviti) používající svého kartáčovitého sosáku k oškrabávání povrchů. **D** – rod *Archaeoprepona* (babočkoviti) bodající sosákem do ovoce, má velmi silný vrchol sosáku. **E** – rod *Calyptra* (můroviti) příležitostně sající krev, ostrý sosák nese bodavou výzbroj. **F** – rod *Labocraspis* (můroviti) sající oční sekret buvola, sosák je opatřen rašplovitými strukturami. Převzato z Krenn 2010.

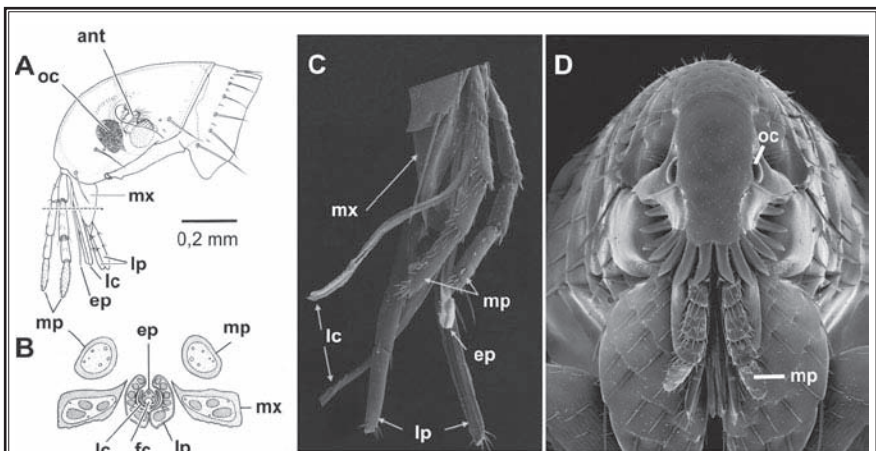
pysk a hypopharynx. Všechny tyto útvary pronikají do rány. Prodloužený spodní pysk (labium) má tvar koryta a slouží jako ochranný obal jehlicovitých částí ústního ústrojí. Na jeho vrcholu jsou makadla rostlá v útvar zvaný **labellum (obr. 3.9D)**.

Jiní zástupci dvoukřídlných si ze spodního pysku a labella vyvinuli polštářkovitý útvar připomínající vysavač, jímž ocucávají tekutiny z povrchů. Na tento typ, tj. **lízací ústní ústrojí (obr. 3.9A a obr. 3.9C)**, si jistě vzpomenete v souvislosti s mouchou domácí. U pokročilejších skupin je labellum protkáno sítí kanálků, které pomáhají dopravovat tekutinu z pevného povrchu do ústní dutiny. Tekutina vzlíná vzhůru díky kapilárním silám. Kanálky se pak spojují do sběrných kanálků a nakonec ústí do hlavního potravního kanálu sosáku, kterým se dostávají až do ústní dutiny. Labellum tak funguje stejně jako molitanová houbička. Pohyby sosáku jsou umožněny stahem či povolením svalů upínajících se na části sosáku a hlavy (zatažený a natažený sosák; **obr. 3.9A–C**).

U zástupců dvoukřídlných s lízacím ústním ústrojím si lze jen obtížně představit, že by znovu mohli sát krev. Ztratili totiž potenciál proniknout pod kůži hostitele, neboť zcela redukovali kusadla. Přesto to někteří z nich dokázali, museli se ale vydat jinou cestou. Udělali to tak, že na masitém laloku svého „vysavače“ (zbytnělé labellum) vytvořili trny, které rozdrásávají kůži hostitele. Moucha pak vysává krev vytékající z rány. A představte si, že toto přizpůsobení vzniklo hned několikrát nezávisle na sobě. Tomuto jevu říkáme konvergence. Vyvinulo se například u některých vrtulovitých (Tephritidae), výkalnicovitých (Scathophagidae) nebo bodalkovitých (Glossinae), kam patří i známá moucha tse-tse.



**Obr. 3.9: Ústní ústrojí dvoukřídlných (Diptera).** **A** – detail ústního ústrojí *Hemipenthes morio* (dlouhososkoviti). **B** – hlava druhu *Hemipenthes morio* (dlouhososkoviti) se sosákem v klidové poloze. **C** – náčrt ústního ústrojí much z čeledi bzučivkovitých. **D** – náčrt ústního ústrojí komára (*Culex* sp.). **E** – hlava komára rodu *Aedes*. Vysvětlivky: hy – hypopharynx, la – spodní pysk (labium), lb – horní pysk (labrum), lc – vnitřní sanice čelistí (lacinie), ll – labellum, ma – kusadla (mandibuly), mxp – čelistní makadla, styl – jehlicovité části ústního ústrojí. Upraveno podle Grimaldi a Engel 2005; Krenn a kol. 2005.



**Obr. 3.10: Ústní ústrojí blech (Siphonaptera).** A – nákres hlavy. B – nákres příčného průřezu ústním ústrojím. C – detail ústního ústrojí. D – pohled na hlavu blechy zepředu. Vysvětlivky: ant – tykadla, ep – epipharynx (zvětšená část horního pysku), fc – potravní kanál, lc – vnitřní sanice čelistí (lacinie), lp – makadla spodního pysku, mp – čelistní makadla, mx – čelisti, oc – jednoduší oko (ocellus). Upraveno podle Herms a James 1961; Snodgrass 1946; Grimaldi a Engel 2005; www.rentokil.com.

Mezi dvoukřídlými existují též opylovači živící se nektarem z květů. Například samci některých komárovitých sají na květech a mají redukované bodavé části ústního ústrojí. Z toho vyplývá i zajímavý poznatek, že ústní ústrojí se může lišit i mezi pohlavími jediného druhu. Výhradně nektarem se živí zástupci celkem 14 čeledí dvoukřídlých, mezi nimi například dlouhososkovití (Bombyliidae), kteří svůj sosák během evoluce prodloužili, aby mohli sát i na květech s hlubokou korunou.

#### Blechy (Siphonaptera)

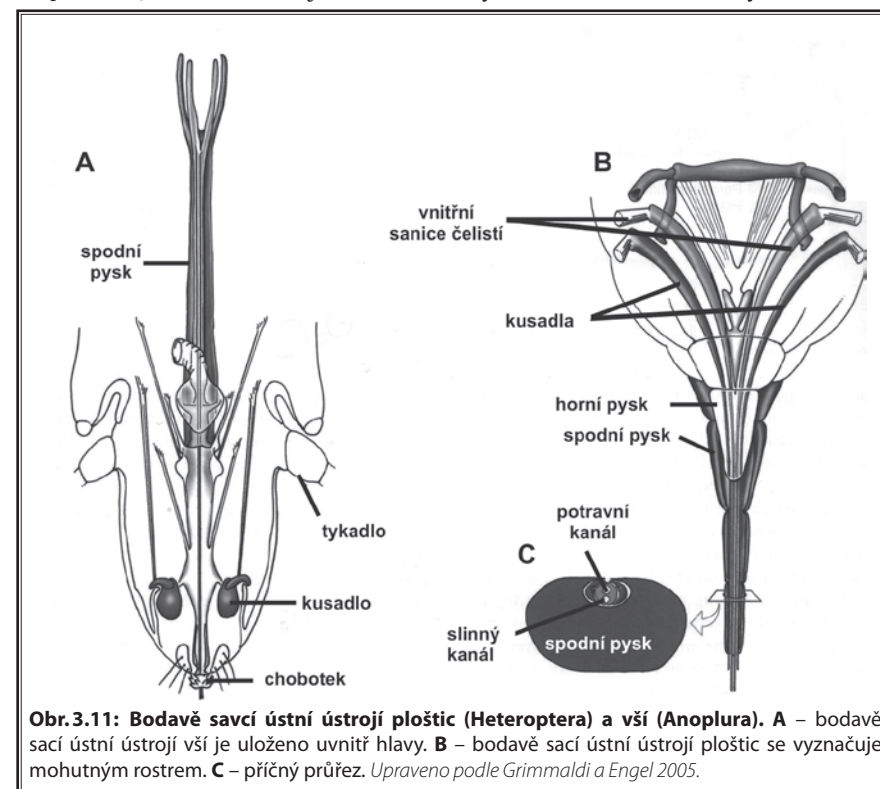
Blechy jsou druhotně bezkřídlou skupinou krevsajícího hmyzu (křídla tedy kdysi měly). Moderní studie ukazují blechy jako sesterskou, nebo dokonce vnitřní skupinu srpic (Mecoptera), jejichž blízkými příbuznými jsou právě dvoukřídlí. Blechy se

**3.B Bodavě sací ústní ústrojí vši.** Vši jsou ze všech dosud probíraných linií hmyzu nejbližší příbuzné plošticím. Jejich bodavě sací ústní ústrojí, kterým sají krev hostitelů, vzniklo z kousacího ústního ústrojí paraneopter nezávisle na plošticích a vypadá naprosto odlišně. Na rozdíl od všech bodavě sacích ústních ústrojí, která jsme si dosud popsali, je v klidovém stavu umístěno ve vaku uvnitř hlavy. V případě potřeby se pak jehlicovité útvary vysunou z hlavy ven a zabodnou se do kůže hostitele. Kromě toho mají vši na vrcholu hlavy ještě malý chobotek opatřený zoubky, kterým se při sání přichytí ke kůži (obr. 3.10A). Kusadla vši jsou značně redukovaná. V důsledku života na těle hostitele se u nich redukovaly i další části těla, například křídla, složené oči apod. Nohy jsou opatřeny drápkami, které spolu s výběžky na holeni slouží k přichycení na chlupy a vlasy. Vši jsou prostě prapodivní příbuzní ploštic, kteří se značně pozměnili v důsledku parazitického způsobu života.

ale při vzniku bodavě sacího ústrojí vydaly zcela jinou cestou než dvoukřídlí. Vlastní sací kanálek je u nich tvořen třemi jehlicovitými útvary. Jedná se o pár prodloužených, skalpelovitě zakončených vnitřních sanic čelistí a část svrchního pysku. Tyto tři útvary jsou dobře chráněny před poškozením, protože je obklopují makadla čelistí a spodního pysku a vlastní mohutné čelisti (obr. 3.10). Kusadla se u blech zcela redukovala.

#### Ústní ústrojí ploštic (Heteroptera)

Na rozdíl od motýlů, dvoukřídlých, blanokřídlých i blech patří plošticce mezi hmyz s proměnou nedokonalou (viz kap. 3.5). Jsou součástí veliké a velmi diverzifikované skupiny, kam kromě ploštic patří třeba i vši (rámeček 3.B). Těto skupině se říká Paraneoptera a předpokládá se, že je ze všeho žijícího hmyzu nejbližší příbuzná právě holometabolnímu hmyzu (hmyzu s proměnou dokonalou). U ploštic, podobně jako například u komárů či blech, vznikl bodavě sací typ ústního ústrojí. Došlo u nich k přeměně kusadel a vnitřních sanic čelistí na tenké jehlicovité útvary, které jsou k sobě uvnitř sosáku přiloženy a vytváří dva kanálky. Jedním proudí sliny do rány a druhým potravu do úst. Spodní pysk (labium) se proměnil v mohutné pouzdro, ve kterém leží jehlicovité útvary. Vzniklo tak velmi důmyslné zařízení



**Obr. 3.11: Bodavě sací ústní ústrojí ploštic (Heteroptera) a vši (Anoplura).** A – bodavě sací ústní ústrojí vši je uloženo uvnitř hlavy. B – bodavě sací ústní ústrojí ploštic se vyznačuje mohutným rostem. C – příčný průřez. Upraveno podle Grimaldi a Engel 2005.

k bodání a sání tekutin, které odborně nazýváme **rostrum** (obr. 3.11). Přeměnu spodního pysku v pouzdro ukrývající jehlicovité útvary jsme si popsali též u komára. Jde tedy o další ukázkou **konvergence**, tentokrát mezi ústním ústrojím komárů a ploščic.

### 3.4 Jak se z koryše stala moucha

Představa, že šestinohý hmyz a jeho unikátní morfologie vznikly z předka připomínajícího žábřonožku, je na první pohled neuvěřitelná. Právě na příkladu hmyzu si však ukážeme, že významné změny tělního plánu mohou být způsobeny poměrně jednoduchým mechanismem. Ten je založen na proteinech zvaných **transkripční faktory**. Tyto molekuly mají schopnost vázat se na regulační (řídící) oblasti genů, čímž zvyšují nebo snižují četnost jejich přepisování do mRNA, a tím řídí množství vznikajícího proteinu. Dělalji to například tak, že nasadají na počáteční sekvenci cílových genů a blokují přístup RNA polymeráze, která geny přepisuje do mRNA.

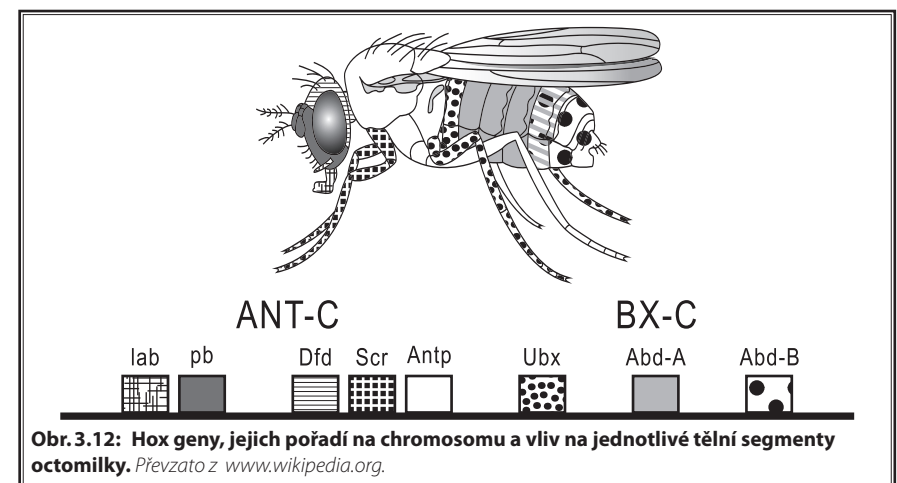
Transkripční faktory obvykle neovlivňují pouze jediný gen kódující jeden protein, nýbrž celou řadu různých genů. Není výjimkou, že ovlivňují dokonce i geny pro jiné transkripční faktory a prostřednictvím nich celou řadu dalších genů (a jejich fenotypových projevů) najednou.

Vliv genů na vzhled celého organismu si můžeme ukázat na zjednodušeném modelu **epigenetické krajiny**. Představme si geny jako dřevěné kolíky a fenotyp (vnější podobu) organismu jako plachtu. Vztah mezi daným genem a jeho fenotypovým projevem budíž znázorněn jako provázek natažený od kolíku k plachtě. Od každého genu vede různý počet lan. Tato lana jsou mezi sebou různě provázána, neboť i geny se mohou, jak jsme si před chvílkou řekli, vzájemně ovlivňovat ve své aktivitě. Plachta ovšem není bez pohybu, neustále se nadouvá, protože na ni fouká vítr. Vítr je v modelu epigenetické krajiny připodobněním prostředí, ve kterém organismus žije a které jej do značné míry ovlivňuje. Ovšem plachta se nemůže pohybovat ve větru libovolně, nýbrž jen do té míry, do které jí to umožní kolíky a k nim přivázané provázky. Fenotyp organismu prostě nelze libovolně měnit podle změn prostředí, záleží také na tom, co dovolí jeho genetická výbava. Může se stát, že vyhozením určitého kolíku (např. mutace způsobí nefunkčnost genu) se možnosti změny tvaru plachty vlivem foukání větru vůbec nezmění (fenotyp je stejný), vyhozením jiného se naopak fenotyp změní významně. V této souvislosti je třeba zdůraznit, že stejně jako se jeden gen může podílet na více fenotypových znacích, často bývá jeden fenotypový znak (např. vytvoření tykadla na hlavě mouchy) ovlivněn mnoha geny. V souhrnu to znamená, že ono populární tvrzení „známe gen pro něco“ (např. pro tykadlo) je velmi zavádějící – tykadlo je výsledkem činnosti mnoha genů zároveň, a co více, tyto geny mohou kromě tykadla ovlivňovat i další zdánlivě zcela nesouvisící vlastnosti.

Nejznámějším příkladem transkripčních faktorů jsou proteiny, kódované **homeoboxovými geny**. V jejich sekvenci byla zjištěna konzervativní oblast označovaná jako **homeobox**, která je překládána do krátkého proteinu, tzv. **homeodomény**.

Právě tato doména má schopnost vázat se na DNA a tím kontrolovat aktivitu cílových genů. Dnes velmi populární **homeotické geny (Hox geny)** jsou jednou ze skupin homeoboxových genů, které se podílí na utváření článkovaného těla hmyzu, ale například i na vnitřním uspořádání těla obratlovců. Hox geny jsou společné téměř všem kmenům živočichů, byť jejich počet může být velmi různý. Na počátku jejich evoluce stál jediný gen, který díky opakovaným zmnožením a následným rozrůzněním sekvence dal vzniknout celému komplexu Hox genů. Tento komplex se během evoluce živočichů stal prostředkem, který umožnil určit přesný vývoj a identitu jednotlivých tělních částí na předozadní ose těla. Hox geny ke své práci využívají právě schopnost vyvolat změny v aktivitě jiných genů. Jednotlivé Hox geny přitom ovlivňují segmenty od přední části těla dozadu, a to v takovém pořadí, které odpovídá jejich vzájemné poloze na chromosomu (obr. 3.12). Mutace způsobující nefunkčnost transkripčních faktorů vytvářených přepisem Hox genů mohou vyvolat zásadní přeměny v tělní stavbě a my si nyní vysvětlíme proč.

Nejdříve si blíže ujasníme, jak vůbec vzniká článkování těla hmyzu. Na počátku stojí transkripční faktory, jejichž geny označujeme jako maternální. mRNA maternálních genů se do vajíčka dostává ještě před jeho oplozením (přepisem těchto genů v buňkách matky). Jejím úkolem a úkolem z ní vzniklých proteinů je určit předozadní osu budoucího těla. Teprve poté nastává čas pro skupiny genů přepisovaných v buňkách vyvíjejícího se embrya (opět fungují jako transkripční faktory). Nejdříve jedna skupina na předozadní ose vymezí několik oddělených oblastí. Později nastupuje jiná skupina genů vymezující konečný počet tělních článků a pak se aktivují geny, které určí pro buňky nepřekročitelné hranice přední a zadní části jednotlivých článků. Teprve poté nastane čas Hox genů, které určí přesnou identitu jednotlivých tělních článků, a tudíž i jejich konečnou podobu.



Obr. 3.12: Hox geny, jejich pořadí na chromosomu a vliv na jednotlivé tělní segmenty octomilky. Převzato z [www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org).

Konečná identita každého tělního článku je tedy určena kombinací Hox genů, které jsou v jeho buňkách exprimovány (tzv. **Hox kód**). Nejde ale jen o prosté stavy zapnuto/vypnuto, nýbrž i o načasování zahájení přepisu daného Hox genu apod.

Velmi detailně byly Hox geny studovány u octomilky *Drosophila melanogaster*. Její tykadla jsou vysoce odvozené tělní přívěsky mající množství sensorických funkcí zahrnujících čichová a zvuková čidla. Přesto bylo nalezeno několik genů, jejichž mutace vede k vytvoření kráčivých nohou na hlavě místo tykadel. Například mutace v jednom Hox genu způsobí, že je tento gen aktivní i v tělním článku, na němž se vytváří tykadla. Tento Hox gen pak svou činností blokuje přeměnu tělních přívěsků v tykadla. Celý princip navíc funguje i opačně: pokud tento gen vypneme, namísto kráčivých nohou vyrostou tykadla.

Samozřejmě to neznamená, že za celý proces vzniku tykadla je odpovědný jediný Hox gen. Na vzniku tykadla se podílí celá řada dalších strukturálních a regulačních genů. V modelu epigenetické krajiny by tento Hox gen byl jedním z těch kolíků, z něhož vede mnoho lan. Když jej odstraníme, plachta viditelně změní tvar (způsobí to velkou změnu fenotypu).

Ačkoliv má každý tělní článek svůj zvláštní Hox kód, můžeme na těle hmyzu rozlišit tělní články, které jsou si celkem podobné (např. články v rámci zadečku či hrudi). Jak jsme si řekli, takové bloky tělních článků jsou uzpůsobeny podobným funkcím a nazýváme je tagmata. Předpokládá se, že se na vzniku tagmat značně podílí podobnost v Hox kódech jejich jednotlivých článků.

Pokusme se nyní najít odpověď na otázku jak z koryše, nesoucího mnoho končetin, vznikl tělní plán hmyzu s pouhými šesti kráčivými končetinami. Za tuto svou jedinečnou morfologii vděčí hmyz určitému Hox genu, který je při embryogenezi aktivní v budoucích člácích hmyziho zadečku a může za to, že se na něm netvoří žádné končetiny. Zdálo by se tedy jasné, že daný Hox gen blokuje tvorbu končetin. Zajímavé ale je, že u lupenonožců (jedna ze skupin koryšů příbuzných hmyzu) je příslušný Hox gen aktivní i ve člácích, které končetiny nesou. Zde má tedy jinou funkci a tvorbu končetin neblokuje.

Bylo zjištěno, že tento Hox gen neblokuje tvorbu končetin přímo. Protein, který jeho přepisem vzniká, se naváže na transkripční faktor, který je pro tvorbu končetin na tělních člácích nezbytný, a tím zablokuje jeho funkci. Navázání na molekulu tohoto transkripčního faktoru umožňuje proteinu určitá oblast několika aminokyselin, která musí být odkryta a připravena zachytit molekulu transkripčního faktoru. Tato oblast je však u lupenonožců zahalena v aminokyselinovém kabátu (viz **kap. 6**) a díky tomu se nedokáže na transkripční faktor navázat.

U hmyzu před dávnými časy došlo k mutaci v místě, kde je zakódován tento aminokyselinový kabát, a tím se zrodila jeho schopnost blokovat vývoj končetin. Spolu výlučnou aktivitou tohoto Hox genu v zadečkových člácích toto zřejmě vedlo ke vzniku zásadní inovace tělního plánu na cestě od koryšů k šestinohým – zadečku bez končetin. Evoluce této oblasti, nacházející se mimo samotnou homeodoménu, také ukazuje, že Hox gen může získat novou funkci i bez ztráty své původní role.

### 3.5 Proměna dokonalá a její vznik

Každý z nás jistě někdy viděl housenku motýla posunující své pytlovitě a nemotorně tělo po listu nějaké rostliny a ožirající jeho okraje. Tušíme tedy, jak zásadní je proměna této housenky v dospělého motýla vznášejícího se nad květy a sajícího jejich nektar. Proces proměny (**metamorfóza**), kterým jedinec projde během stádia kukly, je skrytý a naprosto úchvatný.

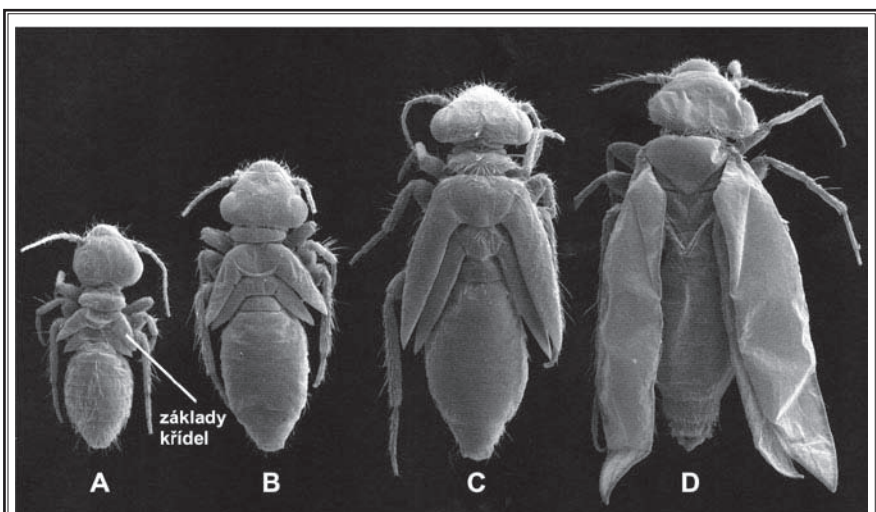
Ač je to pro člověka poněkud obtížněji pochopitelné, neboť sám žádným procesem proměny neprochází, je metamorfóza u živočichů poměrně běžnou strategií. Umožňuje totiž lépe využít dostupné životní prostředí a jeho zdroje (housenka žere jinou potravu než dospělý motýl). Zatímco třeba u obojživelníků je metamorfóza velmi starobylým dějem a nachází se i u primitivních skupin (jde o přežitek), u hmyzu je naopak evoluční novinkou vzniklou až později v jeho evoluci. Vznik **proměny dokonalé (holometabolie)** je jedním ze zásadních faktorů, který spoluzodpovídá za dnešní druhovou bohatost hmyzu. Právě mezi skupinami s proměnou dokonalou jsou totiž druhově nejpočetnější linie hmyzu (brouci, blanokřídlí, dvoukřídlí a motýli).

Primitivní zástupci hmyzu mají oproti hmyzu s proměnou dokonalou vývoj přímý (odborně mu říkáme **ametabolie**). To znamená, že jejich mladá vývojová stádia jsou dospělčům značně podobná, postrádají ale rozmnožovací orgány a jsou menší. Příkladem skupin s ametabolním vývojem jsou primitivní bezkřídlé skupiny hmyzu, jako jsou například chvostnatky (Archaeognatha) či rybenky (Zygentoma). Kromě toho ale známe i hmyz, který je někde napůl cesty mezi ametabolním a holometabolním vývojem. Označujeme jej jako hmyz s **proměnou nedokonalou (hemimetabolie)**. Juvenilní stádia hemimetabolního hmyzu se též podobají dospělčům, též nemají vyvinuté pohlavní orgány, ale na rozdíl od ametabolního vývoje již mají postupně se zvětšující základy křídel. Mezi hmyz s proměnou nedokonalou patří například ploštice, jepice, vážky, švábi nebo sarančata.

Zatímco u hmyzu s proměnou dokonalou (holometabolní hmyz) označujeme nedospělá stádia jako **larvu a kuklu**, u hemimetabolního hmyzu hovoříme o stádiu **nymfy (obr. 3.13)**. Klidové stádium, které by umožnilo zásadní přestavbu těla, u hemimetabolního hmyzu však chybí. Nymfy postrádají rozmnožovací orgány, ale nesou například už základy křídel (poslední nymfální stádium jepic dokonce může nést i křídla samotná). Rozdíl v morfologii nymfy a dospělého není tedy zdaleka tak propastný, jako je mezi larvou a dospělčím holometabolního hmyzu.

Již dlouho se řeší otázka, jakému stádiu hemimetabolního hmyzu odpovídá larva a kukla hmyzu s proměnou dokonalou. Pro odpověď se musíme hlouběji ponořit do životního cyklu hemimetabolního hmyzu. U něj totiž existuje ještě jedno životní stádium, a to mezi vajíčkem a nymfou. Toto stádium trvá jen velmi krátce (několik minut až hodin) a říká se mu **pronymfa**. Vyznačuje se velmi měkkým povrchem těla (nesklerotizovanou kutikulou). Je vlastně přechodovým stádiem mezi životem v uzavřeném prostoru vajíčka a ve vnějším prostředí. S obdobou pronymfy se setkáváme dokonce i u hmyzu s přímým vývojem. Důležité je, že pronymfa, na rozdíl





**Obr. 3.13: Proměna nedokonalá (nymfální stádia a dospělec).** A–C nymfální stádia pisivky z čeledi Lepidopsocidae. D – dospělec pisivky z čeledi Lepidopsocidae. Upraveno podle Grimaldi a Engel 2005.

od nymfálních stádií, nemá vytvořeny základy křídel a její hormonální systém je od toho nymfálního také poměrně odlišný.

Dnes se má za to, že larva hmyzu s proměnou dokonalou je ve skutečnosti odvozena právě od stádia pronymfy, jehož trvání se značně prodloužilo a morfologie pozměnila. Zásadní rozdíl mezi pronymfou a larvou vlastně spočívá jen v době jejich trvání. Zatímco pronymfa je krátkodobým stádiem, larva existuje v životním cyklu jedince mnohem déle, a její vývoj má dokonce několik fází (instarů). Za tuto zásadní revoluci může zřejmě změna v množství vylučovaných hormonů během embryogeneze.

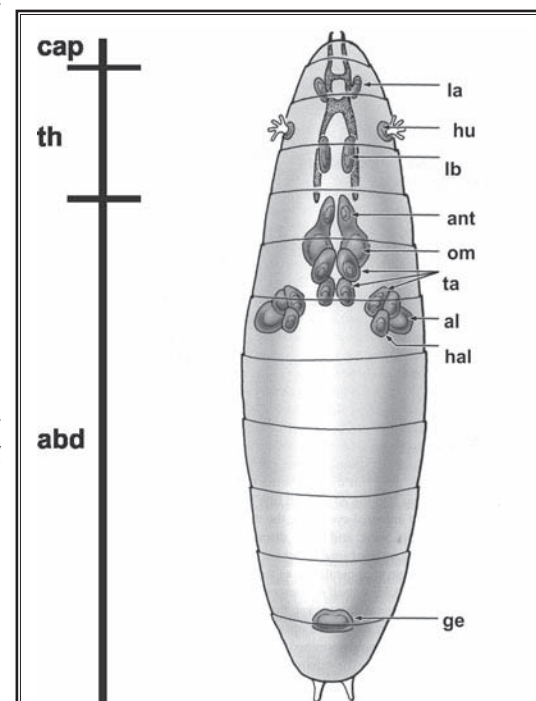
Aby hmyz mohl růst, musí svlékat svou kutikulu (pevné brnění na povrchu těla) a nahrazovat ji novou, která je větších rozměrů. Pro svlékání kutikuly jsou zásadní dvě rodiny protichůdně působících hormonů, ekdysteroidy a juvenilní hormony. Zvýšení koncentrace **ekdysteroidů**, ke kterému dochází na konci každého instaru, je signálem pro započítání svlékání nebo pro zahájení metamorfózy. Přítomnost **juvenilního hormonu** naopak udržuje jedince v daném larválním (juvenilním) stádiu a (popřípadě) brání nástupu metamorfózy. Pokud svlékání larvy či pronymfy probíhá v přítomnosti juvenilního hormonu (což se děje v larválních stádiích), vzhled a tvar těla se nemění, pouze se zvětší tělesná velikost. Vymizení juvenilního hormonu z těla, ke kterému dochází v posledním larválním instaru před svlékáním, naopak umožní zahájení metamorfózy. Spouštěčem metamorfózy je právě zvýšení hladiny ekdysteroidů v těle. U hmyzu s proměnou nedokonalou už první svlékání po vymizení juvenilního hormonu vede ke vzniku dospělého. U holometabolního hmyzu je celý systém poněkud složitější. Například u motýlů se ekdysteroidy vylévají koncem

posledního larválního instaru ve dvou dávkách. První, menší dávka zahájí přípravu larvy na kuklení. Larva změní své chování, přestane žrát a hledá si vhodné místo, kde by se zakuklila. Druhá dávka ekdysteroidů je mnohem větší a spouští tzv. larválně–pupální svlékání. Pravděpodobně odpovídá dávce ekdysteroidů, která spouští svlékání mezi jednotlivými larválními instary. Po zakuklení dochází k vylití další velké dávky ekdysteroidů, což souvisí se zahájením vývoje tkání dospělého.

Jak bylo řečeno, juvenilní hormon blokuje vývoj, takže když vymizí, dochází k přechodu do dalšího vývojového stádia. Na úplném počátku vzniku larvy z pronymfy mohla stát pouhá změna v načasování tvorby juvenilního hormonu. Aby se stádium pronymfy stalo stabilním, stačilo v ní vytvořit dost juvenilního hormonu, který by blokoval následnou proměnu v nymfu.

Larva hmyzu s proměnou dokonalou tedy odpovídá stádiu pronymfy a kukla (pupa) stádiu nymfy, které ztratilo schopnost pohybu. Zásadním předpokladem pro vývoj larvy ze stádia pronymfy ale nebylo jen prodloužení doby její existence v životním cyklu. Pronymfy totiž obvykle nepřijímají potravu. Nejprve proto bylo nezbytné, aby se to pronymfa „naučila“.

Tyto události byly na počátku vzniku pravé larvy, která je u pokročilejších skupin schopna přijímat potravu, růst, svlékat se a přitom si zachovávat stavbu těla. V tom okamžiku se stádium nymfy stalo zbytečnou přítěží, neboť ubíralo potravu dospělcům (podobné uspořádání těla, a tedy i potravní specializace). Naproti tomu larva mohla díky naprosto odlišné stavbě těla využívat úplně jiných potravních zdrojů. Na začátku této kapitoly jsme si tělo larvy motýla (housenky) popsali jako pytlavité a nemotorné. Pravdou ale je, že na to, co má dělat – žrát a schovávat se před nepřáteli ve štěrbinách, je daleko lépe přizpůsobeno,



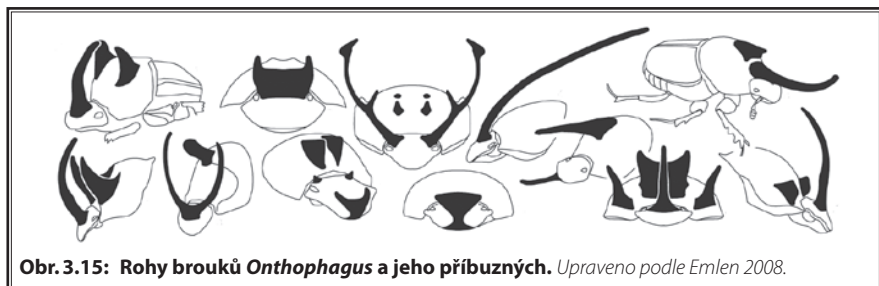
**Obr. 3.14: Imaginální terčky uvnitř těla larvy octomilky (*Drosophila*).** Vysvětlivky: abd – zadeček larvy; al – terčky budoucích křídel 1. páru; ant – tykadlové terčky; cap – hlava larvy; ge – genitální terčky; hal – terčky budoucích kyvadélek (přeměněný 2. pár křídel); hu – humerální terčky; la – terčky spodního pysku; lb – terčky horního pysku; om – oční terčky; ta – terčky tří párů nohou; th – hrud' larvy. Upraveno podle Gullan a Cranston 2005.

než onen krásný a obratný motýl. Na základě hypotézy o původu larvy z pronymfy lze předpokládat, že v důsledku rozvoje larvy docházelo k postupné redukci nymfálních stádií do jediného stádia (instaru), které nepřijímá potravu a slouží pouze jako stádium konečné proměny z larvy na dospělé. Využívá přitom energie, kterou larva nashromáždí během svého života. U některých skupin, například u motýlů a dvoukřídých, došlo navíc ke vzniku okrsků buněk, které jsou schopny se vyvíjet i v larválním stádiu a nejsou závislé na množství juvenilního hormonu. Těmto okrskům říkáme **imaginální terčky** (obr. 3.14). Jde o ostrůvky buněk, které se i v průběhu larválního vývoje vyvíjí a rozrůstají. Po metamorfóze, kdy se ve stádiu kukly mnohé larvální tkáně rozpadnou, z nich vznikají orgány dospělého jedince (např. nohy, křídla nebo oči).

### 3.6 *Onthophagus* a jeho velké rohy

Do této chvíle jsme se bavili o utváření hmyzího těla dosti obecně a zajímaly nás především vnitřní faktory, které jej řídí. V této části ale přejdeme k vyprávění o jediném rodu vrubounovitých brouků, o rodu *Onthophagus*. Důvodem jsou jeho rohy. Zaměříme se nyní na vnější faktory, které jejich vznik ovlivňují. Poznatky o evoluci těchto rohů totiž můžeme zobecnit na celé hmyzí tělo. Jednoduše řečeno, umístění a tvar určitého orgánu jsou ovlivňovány nároky a potřebami jiných orgánů. Tělo je harmonický celek, všechny jeho části musí být ve vzájemném souladu a platí to také pro jejich tvar. Jedna část se nemůže jen tak zbláznit a bez ohledu na ostatní části se radikálně proměnit, neboť by tím znemožnila fungování ostatních orgánů správným způsobem. U hmyzu s proměnou dokonalou je tato situace umocněna tím, že jednotlivé fyzicky blízké orgány soutěží o živiny, kterých je během proměny larvy v dospělého jen omezené množství.

Je dobře zdokumentováno, že samci tisíců druhů brouků vytvářejí rohy různých forem a velikostí. Rod *Onthophagus* patří mezi vrubounovité brouky a zahrnuje asi 2000 popsanych druhů se stovkami různých typů rohů. Ty se liší nejen ve tvaru, ale i v umístění. Jsou známy druhy s rohy vyrůstajícími na přední části hlavy, ze středu hlavy či na jejím zadním konci, nebo dokonce na přední části hrudi (obr. 3.15). Bez ohledu na konkrétní tvar slouží všem samcům rohy ke stejnému účelu. Používají je k blokování vchodů do podzemních tunelů se samicemi. Bylo prokázáno, že větší rohy jsou k tomuto účelu vhodnější než menší. Velikost rohů těchto brouků přitom



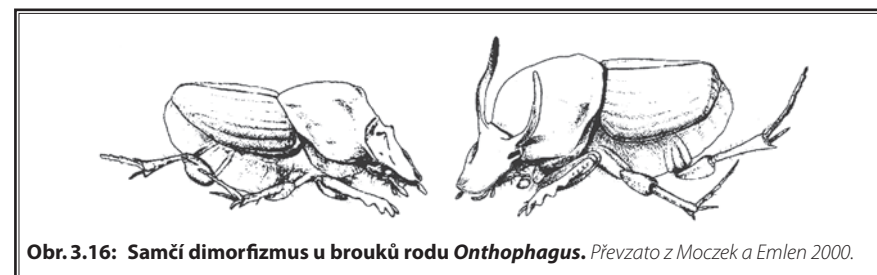
prokazatelně závisí na dobré výživě (množství energie, která je k dispozici během vývoje dospělého).

Rod *Onthophagus* se vyskytuje v široké škále biotopů od pralesů až po pouště, kde se živí trusem nejrůznějších živočichů. Ve všech těchto prostředích brouci potřebují čich, křídla i zrak. Relativní důležitost těchto tří schopností ale závisí na konkrétním prostředí. Z toho důvodu jsou náklady na výstavbu rohů různé v závislosti na jejich umístění. Tvorba rohů na tělech těchto brouků totiž vede k omezení vývoje fyzicky blízkých struktur. Platí přitom, že ty druhy, které vyhledávají trus v noci, potřebují mít větší oči. To je důvod, proč mají noční druhy rodu *Onthophagus* prokazatelně menší výskyt rohů na zadní části hlavy, kde by omezovaly právě vývoj očí. Podobnou předpověď lze stanovit například i u rohů umístěných na hrudi. Ty druhy, které se živí na trusu, jenž není v krajině častý, potřebují mít teoreticky lepší schopnost letu než ty druhy, které nalétávají na trus v krajině hojný.

Jak obecná je ale tato závislost nákladů na výstavbu struktury a jejího umístění na těle? V takhle výrazné míře se uplatňuje hlavně u organizmů, kde fyzicky blízké struktury vznikají ve stejnou dobu a soupeří během svého vývoje o živiny. Proto je toto pravidlo možné uplatnit i u jiných zbytných struktur hmyzu, zejména u hmyzu s proměnou dokonalou. Nelze jej ale uplatnit například u jeleních parohů nebo pavích ocasů, neboť tyto struktury se vytváří až poté, co jsou položeny základy tělního plánu dospělého (totiž během dospívání). Tento příklad z říše hmyzu nám také dokládá obecně platnou skutečnost, že vývoj dané tělesné struktury a její velikost záleží na kontextu, ve kterém se nachází (podrobněji viz kap. 7.1).

Rod *Onthophagus* je klasickým příkladem ještě jednoho fenoménu, kterému říkáme **samčí dimorfismus**. Mluvíme o něm tehdy, existují-li u daného druhu dvě odlišné tvarové formy samců, které jsou specializovány na odlišné způsoby chování a ekologické situace. V našem případě jde o to, že velcí samci nesou extrémně velké rohy, malí samci mají rohy pouze ve zbytkové podobě (obr. 3.16).

Abychom pochopili význam samčího dimorfismu u rodu *Onthophagus*, musíme proniknout ještě o něco hlouběji do biologie těchto brouků. Samičky si pod trusem budují tunely, do nichž nosí kuličky z něj uplácené, a vytváří zde tzv. chovné koule, v nichž se později vyvíjejí jejich larvy. Rohatí samci stráží vchody do těchto tunelů a vyčerpávají se vzájemnými souboji o přístup k samicím, kdežto bezrozí samci si



hloubí postranní tajné chodby a plíží se za zády těchto neohrožených bojovníků, aby se mohli spářit s dychtícími samicemi – při tom by jim rohy překážely.

Vytvoření nebo nevytvoření určité tvarové formy samce není způsobeno žádnými genetickými rozdíly, nýbrž je závislé čistě na působení prostředí. Přestože větší samec a samec s delšími rohy vždy v souboji zvítězí, pohlavní výběr nevede k postupnému zvětšování těla a rohů. Je to dáno tím, že jak tělesná velikost, tak délka rohů je plně závislá na prostředí a neodráží kvalitu genotypu. Díky tomu, že i malí samci se mohou úspěšně pářit, upřednostňuje evoluce ty jedince, kteří mají dokonalejší vývojový mechanismus (neúspěšní jsou ti, kteří mají přechodový morfotyp). Malý samec s vyvinutými rohy nedokáže zvítězit v souboji s velkými samci, ale neuspěje už ani se svou nenápadnou taktikou, protože ho rohy limitují při hloubení tajné chodby k samičce.

Při rozhodování, která ze dvou alternativních samčích forem bude během vývoje jedince uplatněna, hraje zásadní roli **juvenilní hormon** (vidíme tedy, že juvenilní hormon může hrát ve fyziologii hmyzu celou řadu rolí, a to nejen při svlékání). Jeho množství v těle je totiž závislé na podmínkách vnějšího prostředí, kterým je organizmus během vývoje vystaven. Tento fakt dělá z juvenilního hormonu ideálního prostředníka mezi tělem a vnějším prostředím. U rodu *Onthophagus* je množství juvenilního hormonu pozitivně závislé na velikosti těla. Právě překročení nebo nepřekročení prahové koncentrace juvenilního hormonu během dvou senzitivních period (období citlivosti) larválního vývoje samce rozhodne o tom, zda bude vývoj rohu upřednostněn či potlačen. Juvenilní hormon tak zajišťuje spojení velikosti těla a vývoje rohu.



## 4. ROSTLINY

Při úvahách o tvaru u rostlin se zaměříme pouze na cévnaté rostliny (Tracheophyta), protože mnohé jejich zástupce dobře znáte, tudíž bude snadnější zamýšlet se nad zmiňovanými principy. Nejprve si popíšeme stavbu celé rostliny. Ukážeme si, že podobně jako živočichové mají i rostliny „kmenové buňky“, například v dělivých pletivech. Také si ukážeme, že informace uložená v genomu není jediným mechanismem, který ovlivňuje celkový vzhled rostliny. Svoji úlohu sehrává také prostředí.

Pro konkrétní úvahy týkající se tvaru u rostlin jsme si vybrali list. Je to proto, že si na něm můžeme ukázat mnohé zajímavé jevy, o kterých píše tato brožura. V první řadě se podíváme na vztah tvaru a funkce. Ať už list slouží svému původnímu účelu (fotosyntéze a výměně plynů s prostředím), nebo je uzpůsoben k specializovaným funkcím, je tvar listu s funkcí bezprostředně spjat. Porovnáme složené a jednoduché listy a zamyslíme se, jestli jsou složené listy (známé např. u trnovníku akátu) v něčem výhodnější než listy jednoduché (např. u třešně). Vysvětlíme si, že zoubky na okraji listu nejsou pouhým „módním výstrelkem“, ale mají svoji důležitou funkci. Bez povšimnutí nezůstanou ani různé přeměny listu. Jako příklad na úvod zmiňme pasti, zásobní listy, či listy přeměněné v trny a úponky.

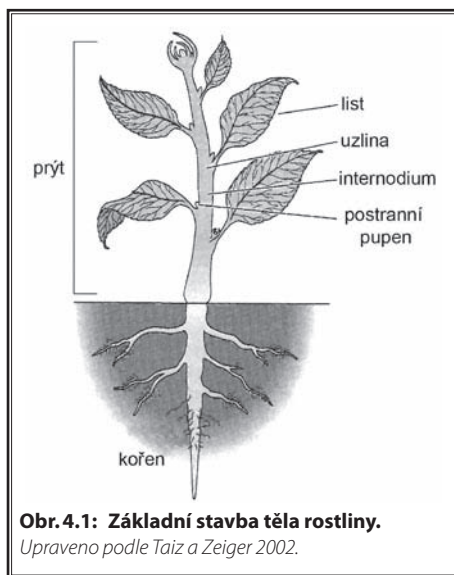
V naší brožuře se však nezabýváme pouhým tvarem a funkcí, ale také mechanismy vzniku daného tvaru. Ukážeme si proto, jak se list během individuálního vývoje (ontogeneze) zakládá, tedy jak se ze shluku stejnocenných buněk vytvoří tento souměrný, plochý orgán. Kromě toho si přiblížíme, s jakou až neuvěřitelnou pravidelností rostlina listy zakládá.

Dále si zodpovíme otázku, zda list vznikl během evoluce jednou nebo vícekrát a z jakého orgánu se vyvinul. Není bez zajímavosti, že mnohé z popisovaných zákonitostí se vztahují nejen na listy, ale platí i pro struktury, které se z nich vyvinuly během evoluce – květy. To je další z důvodů, proč jsme si pro detailní povídání vybrali list.

### 4.1 Stavba těla rostliny

Základními vegetativními orgány, které tvoří tělo rostliny, jsou kořen, stonk a list. Naproti tomu květ a plod označujeme jako rozmnožovací (reprodukční) orgány; jedná se o útvary odvozené z listů. V této kapitole se budeme zabývat pouze vegetativními orgány, a ponecháme tedy květ a plod stranou. Rostlinné tělo se skládá z nadzemní a podzemní části. Nadzemní část (tedy stonk a listy) se souhrnně označuje jako prýt. Naopak podzemní částí je kořen (**obr. 4.1**).

Rostlinný stonk v typickém případě nemá růst ukončen, takže se celoživotně prodlužuje a zakládají se nové listy, pokud trvá vegetativní fáze života. Podobně i kořeny rostou po celý život rostliny. Naproti tomu listy a květy mají růst ukončen – po dosažení správné velikosti se již zvětšovat nebudou. Proč je však pro rostliny výhodné, ba někdy životně důležité, aby jejich stonk a kořeny během jejich života neztratily schopnost růst? Rostlina je přisedlým organizmem, takže si pro základní živiny nemůže nikam dojet. V místě, na kterém je jí souzeno žít, musí být



nasměrován růst stonku tak, aby bylo možné zachycovat optimální množství světelného záření. Navíc kořeny musí přivádět dostatek minerálních živin a vody, což je opět zajištěno tím, že rostou co nejvýhodnějším směrem.

Přisedlý způsob života však není spojen pouze s nutností správně se „natáhnout“ za světlem a vodou s rozpuštěnými živinami, ale také přináší rizika poškození rostlinných pletiv. Když rostlině začne býložravec spásat listy nebo se její větve polámou vlivem větru, nemůže utéct. Samozřejmě nebude nečinným účastníkem a bude se býložravcům bránit, například tvorbou nechutných a jedovatých látek nebo pichlavými trny. Větru rostlina bude vzdorovat například správnou

velikostí listů a zpevněním svého těla. Přesto tato ochrana není stoprocentní a k poškození, nebo dokonce ke ztrátě části nadzemních orgánů může dojít. V tom případě rostlinu zachrání tvorba orgánů nových.

Když se zamyslíme nad výše zmiňovanými skutečnostmi, je smysluplné, že si rostlina zachovává celoživotní možnost růstu (a regenerace). Navíc většina buněk dospělé rostliny může dát vzniknout všem typům buněk rostlinného organismu – takové buňky označujeme jako totipotentní. Kdyby rostlina tyto buňky neměla, nejspíše by se pokročilého věku nedožila a její život by skončil ve chvíli, kdy by přišla o většinu orgánů, popř. by byla zastíněna nebo by kořeny vysály oblasti půdy bohaté živinami.

Je také zajímavé, jak odlišní mohou být dva jedinci stejného rostlinného druhu. Nemusí mít stejně velké, ani stejně „tvarované“ tělo. Strom rostoucí v lese bude mít jiný tvar koruny než stejně starý strom rostoucí osaměle uprostřed louky. Navíc se oba stromy přes stejný věk budou určitě lišit počtem listů, výškou, průměrem kmene a v mnoha dalších charakteristikách. Tato odlišnost je způsobena různými přírodními podmínkami panujícími na obou stanovištích. Kromě genů tedy výrazně ovlivňuje výsledný tvar a velikost rostliny také okolní prostředí. Vlivy prostředí se nepodepisují jen na vzhledu rostlin (i když u nich jsou asi nejnápadnější), ale také někteří živočichové, zejména bezobratlí jsou velikostně, případně tvarově závislí na okolním prostředí. Kromě toho i u obratlovců nalezneme procesy, které probíhají v závislosti na „vnějším prostředí“, například tvorba cévního řečiště nebo zakládání kostí (viz **kap. 7.1**).

Rostlinné tělo je ve skutečnosti tvořeno stále se opakujícím motivem, který je navenek více či méně patrný. Tento motiv začíná uzlinou (odborně označovanou nodus), z níž vyrůstá list a později také postranní větve (**obr. 4.1**). Následuje oblast stonku mezi dvěma uzlinami zvaná internodium (z lat. *inter* – mezi a *nodus* – uzlina), která je ohraničena další uzlinou s listem. Složitost stavby rostlinného těla je pak dána pouhým několikerým opakováním tohoto jednoduchého motivu.

## 4.2 Vrcholový stonkový meristém

Nyní se zamysleme nad tím, jak je zajištěno, aby kořeny a stonky mohly být prodloužovány v průběhu celého života rostliny. Mechanismus je celkem prostý – na obou vrcholech rostliny jsou umístěna vrcholová dělivá pletiva (meristémy). Tato pletiva jsou složena z buněk, které se celoživotně dělí a dávají tak vzniknout rostlinným orgánům.

Vrcholový stonkový meristém se stará nejen o zakládání pletiv stonku, ale jeho buňky stojí i za vznikem listů, květů a postranních stonkových dělivých pletiv, která jsou schována v úzlabních pupenech v paždí listů. Z postranních meristémů se po čase vyvíjejí postranní větve stonku.

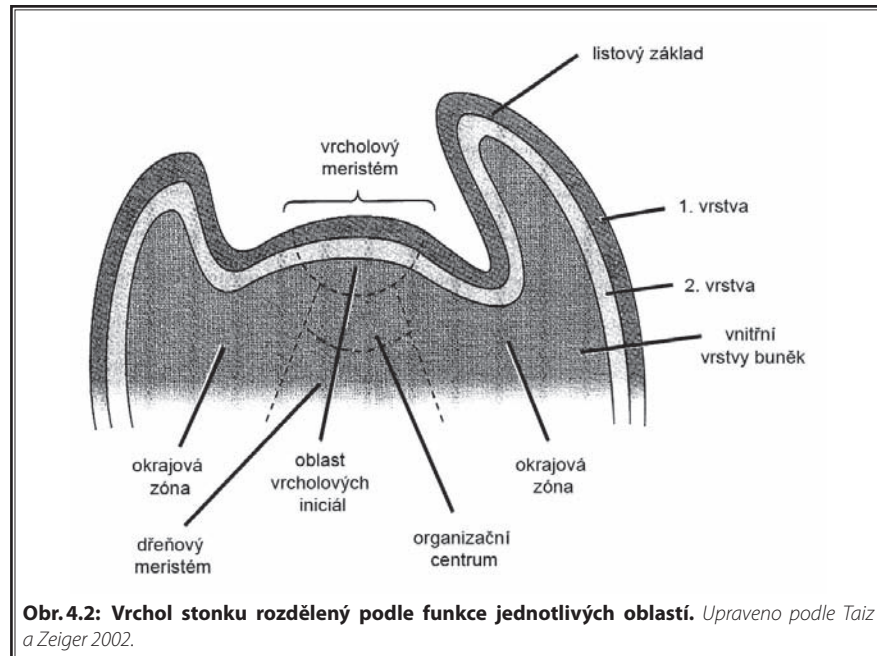
K tomu, aby rostlina mohla růst po celý život, je zapotřebí zachování dělivé funkce buněk vrcholového stonkového meristému. Buňky, které jsou stálou, dělicí se součástí meristému, se u rostlin nazývají **iniciály**. V posledních letech se lze čím dál častěji setkat také s názvem „kmenové buňky“, i když není zcela přesný. Mezi iniciálami rostlin a kmenovými buňkami dospělých živočichů (somatickými kmenovými buňkami) je totiž jeden zásadní rozdíl. Rostlinné iniciály jsou (podobně jako většina ostatních rostlinných buněk) **totipotentní**, mohou tedy dát vzniknout jakýmkoliv rostlinným buňkám, v extrémním případě i celé nové rostlině. Naproti tomu živočišné somatické kmenové buňky nejsou schopny dát vzniknout všem typům buněk, ale pouze omezenému množství z nich, říkáme jim **pluripotentní**. Například z kmenových buněk kostní dřeně tak mohou vzniknout krevní buňky (červené krvinky, různé druhy bílých krvinek), ale třeba jejich diferenciaci v novou nervovou buňku (neuron) možná není.

Vrcholový meristém není náhodným shlukem buněk, ale strukturou s určitým uspořádáním. Uspořádanost je možné popsat dvěma způsoby (**obr. 4.2**). První možností je rozdělit vrcholový meristém na několik buněčných vrstev podle převládajícího směru buněčného dělení. Dvě povrchové vrstvy buněk se dělí především ve směru kolmém na povrch stonkového vrcholu. Díky kolmému směru dělení se vrstva jakoby rozšiřuje, protože z jedné mateřské buňky vzniknou dvě buňky dceřiné ve stejné vrstvě (o směřování buněčného dělení se blíže dočtete v **kapitole 5.2**). Druhý způsob dělení provozují buňky vnitřních vrstev, které se dělí organizovaně všemi směry. Právě tato organizovanost je důležitá, aby na stonku nevznikaly boule z přehnaného buněčného dělení v určitém směru. Vnitřní pletiva se těmito děleními zvětšují a právě s tím, jak dochází k jejich zvětšení, je nutno zvětšovat také pokožku. Zvětšování plochy povrchové vrstvy buněk (tedy základů pokožky), zajištěné

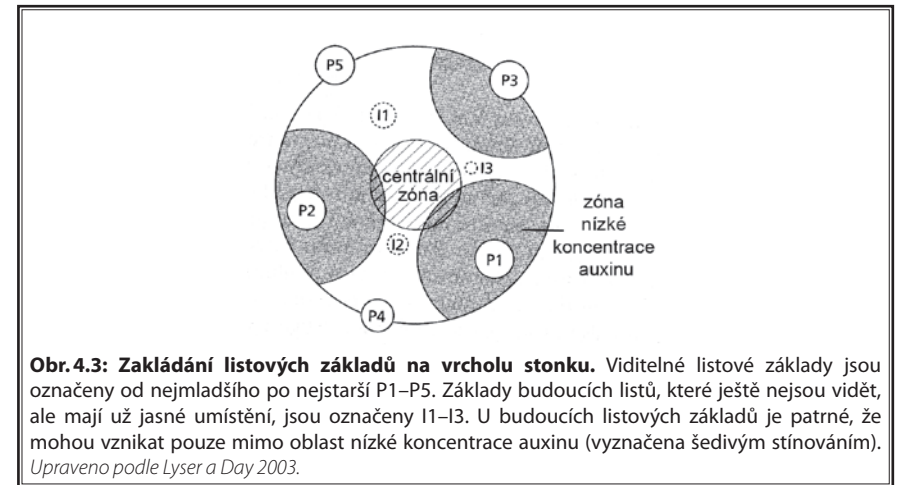
dělením kolmým na povrch stonku, je důležité právě kvůli nově vznikajícím buňkám uvnitř stonku.

Jinou možností, jak pohlížet na uspořádanost vrcholového stonkového meristému, je rozdělení na jednotlivé zóny podle převažující buněčné funkce. Na samém vrcholu stonku se nachází **oblast vrcholových iniciál** (kmenových buněk). Jak již samotný název napovídá, nalezneme zde kmenové buňky, jejichž dělením vznikají veškerá pletiva nadzemní části rostliny. Pod oblastí vrcholových iniciál se nachází tzv. **organizační centrum**. To je oblast pomalu se dělicích buněk, které udržují vrcholové iniciály v dělivém stavu. Časem se totiž mohou vrcholové iniciály „opotřebovat“ a je nutné tyto opotřebované kmenové buňky nahradit novými. Organizační centrum je zásobárnou kmenových buněk, jež se zde dělí ale poměrně málo. Svá dělení „šetří“ na situaci, kdy dojde k opotřebování vrcholových iniciál. V **okrajových zónách** po stranách vrcholového stonkového meristému se nacházejí buňky, jejichž dělením vznikají vnější části stonku (tedy pokožka a podpokožková základní pletiva) a postranní orgány (tedy listy a květy). Poslední zóna **dřeňového meristému** zodpovídá za zakládání vnitřních částí stonku, tedy cévních svazků a okolních pletiv (označovaných také jako dřev).

Je dobré připomenout, že oba způsoby členění vrcholového stonkového meristému si vzájemně neodporují, koneckonců jsou zakresleny v jednom obrázku. Každá z možností členění totiž popisuje něco jiného, a každá je tak vhodná pro pochopení jiných souvislostí, jak jsme si ukázali výše.



**Obr. 4.2: Vrchol stonku rozdělený podle funkce jednotlivých oblastí.** Upraveno podle Taiz a Zeiger 2002.



**Obr. 4.3: Zakládání listových základů na vrcholu stonku.** Viditelné listové základy jsou označeny od nejmladšího po nejstarší P1–P5. Základy budoucích listů, které ještě nejsou vidět, ale mají už jasné umístění, jsou označeny I1–I3. U budoucích listových základů je patrné, že mohou vzniknout pouze mimo oblast nízké koncentrace auxinu (vyznačena šedivým stínováním). Upraveno podle Lyser a Day 2003.

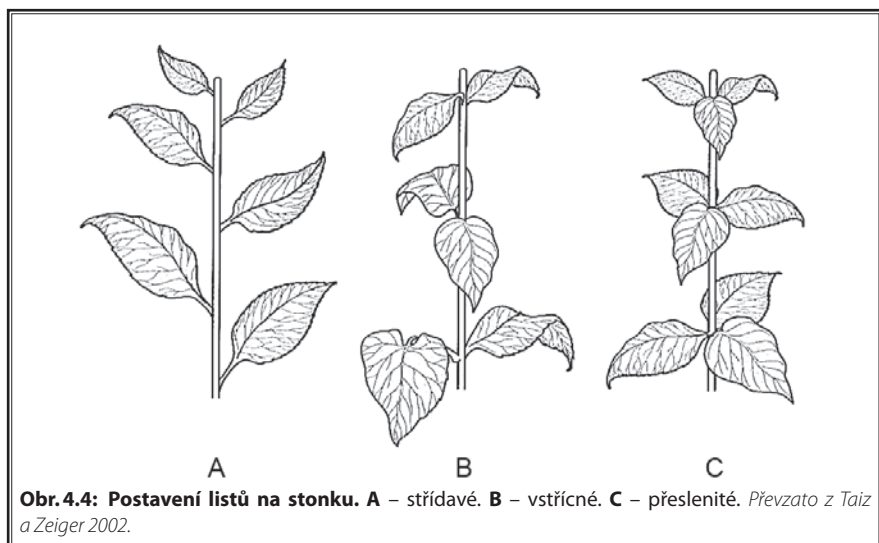
Zajisté jste si už položili otázku, co se stane s rostlinou, pokud dojde ke zničení části, nebo dokonce celého vrcholového meristému. Při experimentech, kdy byly laserem cíleně vypáleny určité buňky v dané zóně meristému, převzaly funkci mrtvých buněk sousední buňky, i když patřily původně do oblasti jiné. Podobně umí rostlina nahradit poškozené buňky v kořenovém vrcholovém meristému. A život rostliny může vcelku bezstarostně pokračovat.

Ani v případě ustrížení celého vzrostného vrcholu však život rostliny nekončí! V tomto případě se „probudí“ postranní pupeny, které jsou skryty v úžlabí postranních větví a listů. Takto vznikne několik náhradních vrcholů rostliny. Vzpomeňte například na ovocné stromy, jimž cíleně ustrihujeme vrcholovou větev. Po její ztrátě jsou stromky nuceny podporovat v růstu více větví postranních a výsledný tvar koruny je tak mnohem košatější, což je vhodné pro snazší sklizeň ovoce.

### 4.3 Zakládání listů

Ačkoli se stonek a kořen může pochlubit neukončeným růstem, o listech už toto tvrzení neplatí – listy vykazují ukončený růst. Jakmile list doroste do své konečné podoby, už se zvětšovat nebude. Představte si například javor, jehož listy vznikají na jaře. Nestává se, aby listy přes léto vyrostly a na podzim byly výrazně větší.

Pro vznik listového základu je nutný transport fytohormonu (rostlinného hormonu) auxinu do povrchových buněk stonkového meristému. O fytohormonech obecně i o základních rolích auxinu pojednává **rámček 4.B**. Nový listový základ vznikne v místě auxinového maxima. Po vyboulení listového základu dochází ke spotřebě auxinu a jeho „vysávání“ z okolí, tudíž v bezprostřední blízkosti je koncentrace auxinu nižší a nedojde k založení dalšího listového základu (**obr. 4.3**). Tato regulace je naprosto smysluplná i z funkčního pohledu – listy namačkané k sobě by žádnou výhodu nepřinesly. Vzájemně by si stínily, případně překážely už při růstu.



Oddálením dvou sousedních základů dojde k založení listů ve výhodné vzdálenosti od sebe.

K tomu, aby v označeném místě vznikl základ listu, je nutná změna směru buněčného dělení povrchové vrstvy. Buněčným dělením v ose rovnoběžné s povrchem rostliny vznikne hrbolek (buňky přibývají směrem „nahoru“). Tento hrbolek se zvětší a nabude kulovitého tvaru. Vznikne tak základ budoucího listu. Jenže list není kulovitou strukturou, ale strukturou plochou. Představte si plastelinovou kuličku, z níž byste chtěli vytvořit list. Museli byste ji roztáhnout do stran a natáhnout do délky. Tomuto přirovnání schází k dokonalosti to, že rostlina nemůže orgán tvarovat migrací buněk, ale pouze směřováním buněčného dělení a časováním růstu do správných míst ve správný čas.

List bude tedy podobně jako náš plastelinový model prodloužen v ose řapík–vrchol čepele a rozšířen do strany. Dělení buněk nutných k rozšíření plochy listu se účastní vmezeřená a okrajová dělivá pletiva, ne tedy vrcholový meristém stonku. Jak již název napovídá, okrajová pletiva se nacházejí na okraji listu a vmezeřená v různých oblastech na ploše listu.

Doteď jsme se zabývali rozšířením a prodloužením listu. Jenže obě strany, tedy „rub“ a „líc“ listu jsou navzájem odlišné. Svrchní a spodní strana se od sebe obvykle liší množstvím obsažených průduchů, tvarem a natěsnáním buněk uvnitř a svojí funkcí. U suchozemských rostlin převažují průduchy na spodní straně. Díky tomu tak spodní strana slouží především k výměně plynů mezi listem a vnějším prostředím. Svrchní strana plní hlavně úlohu v zachycování energie slunečního záření. Některé suchozemské rostliny však mají stejné množství průduchu na obou stranách listů, příkladem budiž modelový huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*) a trávy (*Poaceae*). Vodní rostliny s plovoucími listy by pro změnu spodní stranou listu (která

leží na vodní hladině) mnoho plynů nevyměnily, takže průduchy mají umístěny především na svrchní straně.

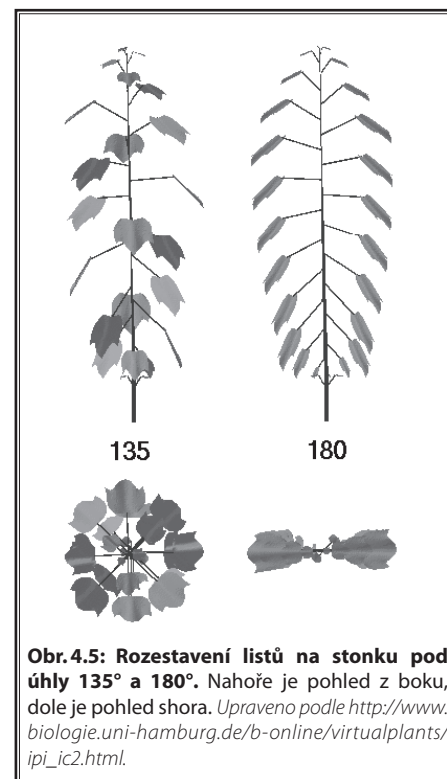
Základy svrchní a spodní strany listu jsou od sebe odlišeny pomocí sady specifických genů, které jsou aktivní pouze v jedné části a v té druhé ne. Probírání konkrétních mechanismů i názvů zúčastněných genů je však nad rámec tohoto přípravného textu a zájemce odkazujeme na učebnice vývojové biologie rostlin.

#### 4.4 Postavení listů na stonku

Rozestavení listů na stonku v dané podobě je důsledkem regulované aktivity vrcholového stonkového meristému, jak jsme si ukázali v předchozí podkapitole. Mezi obvyklá uspořádání listů na stonku patří střídavé, vstřícné a přeslenité postavení listů (obr. 4.4). Pokud vyrůstá z jedné uzliny jeden list, hovoříme o střídavém postavení. Příkladem rostlin se střídavými listy jsou například brkev (*Brassica*), kuklík městský (*Geum urbanum*) nebo kopr vonný (*Anethum graveolens*). V případě vstřícného postavení z jedné uzliny vyrůstají dva listy, které jsou postaveny proti sobě. Takové uspořádání listů má například kopřiva dvojdomá (*Urtica dioica*) nebo hluchavka bílá (*Lamium album*). A konečně přeslenité postavení představuje situaci, kdy z jedné uzliny vyrůstají tři a více listů. Příkladem rostlin s přeslenitými listy jsou lilie (*Lilium*) nebo vraní oko čtyřlísté (*Paris quadrifolia*).

Je pozoruhodné, s jakou přesností listy na stonku vyrůstají. Tato přesnost je tak velká, že je možno rozestavení listů na stonku popsat matematicky. Přitom se zaměříme na střídavé a vstřícné listy. U přeslenitých listů je situace méně přehledná, protože listy vyrůstají z jedné uzliny ve větším počtu.

Střídavé listy se mohou zakládat přesně proti sobě (tedy v úhlu 180°, což představuje jednu polovinu kruhu). Listy budou při tomto uspořádání ležet přesně nad sebou (obr. 4.5). Jelikož tak listy budou uspořádány ve dvou rovnoběžných řadách, říkáme, že je toto uspořádání dvouřadé. Dvouřadé uspořádání nebývá příliš časté, protože listy umístěné přesně nad sebou si budou výrazně stínit, tudíž fotosyntéza ve spodních listech bude zpomalena. Dvouřadé uspořádání mají především

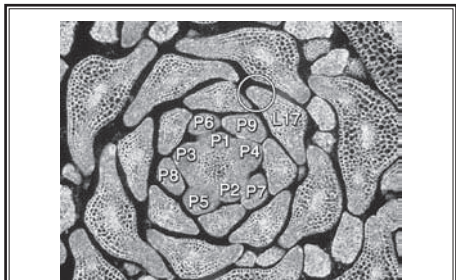


jednoděložné rostliny, například lipnicovité (*Poaceae*), kosatec (*Iris*) a amarylkovité (*Ammarylidaceae*). Stínění není u těchto rostlin tak výrazné, protože jejich listy jsou poměrně úzké, tudíž při šikmém osvětlení se dostane světlo i na ty níže postavené, případně se jejich lodyha prohýbá, jak je tomu u kokoříku mnohokvětého (*Polygonatum multiflorum*), listy se tak dostanou do pozice vedle sebe a příliš si nestíní. Z dvouděložných rostlin najdeme dvouřadé uspořádání například u jilmů (*Ulmus*) nebo vikví (*Vicia*).

Zakládáním střídavých listů v úhlu  $120^\circ$  dospějeme k trojřadému uspořádání (úhel  $120^\circ$  představuje třetinu kruhu). Příkladem rostlin s takovým typem uspořádání jsou šachorovité (čeleď *Cyperaceae*), kam patří například ostřice (*Carex*).

Úhly, jejichž hodnota je dělitelem čísla 360, vedou k zakládání listů v řadách. Postavení listů se totiž opakuje při každé otáčce. Nejčastější je však zakládání vstřícných i střídavých listů do spirály. Spirála vznikne založením každého následujícího listu v úhlu, který není dělitelem čísla 360. Když si zvolíme například úhel  $135^\circ$  (obr. 4.5), tak násobku 360 dosáhneme až po třech obtočeních stonku. V každém ze tří otočení jsou listy zakládány s jistým posunem, díky čemuž bude docházet k výrazně menšímu zastínění spodních listů.

Úhel obecně je možné vyjádřit také jako poměrnou část  $p$  celého kruhu ( $p = 1$  znamená celý kruh). Abychom poměrnou část kruhu  $p$  vyjádřili jako úhel ve stupních, vynásobíme ji počtem stupňů pro celý kruh (360). Ve dvou případech zmíněných výše ( $180^\circ$  a  $120^\circ$ ) je pak tedy  $p$  rovno 0,5 a 0,3. Poměrnou část lze vyjádřit nejen



**Obr.4.6: Listové základy huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*).** Nahloučení základů těsně u vzrostného vrcholu (tedy základů P1–P5) naznačuje, že blíže k sobě být nemohou, protože prostor mezi nimi je zcela vyplněn. Foceno pod elektronovým mikroskopem. Převzato z Schwarz a kol. 2008.



**Obr. 4.7: Rozmístění jednotlivých květů v úboru slunečnice.** Převzato z [externpassive.com](http://externpassive.com).

desetinným číslem, ale i zlomkem ( $p = x / y$ ). Různé úhly časté při zakládání listů lze překvapivě dobře popsat matematicky, pokud jako  $x$  a  $y$  dosadíme čísla z tzv. **Fibonacciho posloupnosti** (viz rámeček 4.A). Úhly obvykle v přírodě dostaneme, jestliže zvolíme  $p = x_n / x_{n+2}$ .

Oba výše zmíněné případy nalezneme na začátku posloupnosti ( $p = 1/2$  a  $p = 1/3$ ). Dále následuje  $p = 2/5$  ( $144^\circ$ ). Tak vzniká jednodušší spirála opakující se už po dvou kruzích (celočíslného násobku 360 dosáhneme právě po dvou otáčkách,  $720^\circ$  lze vyjádřit jako  $5 \times 144^\circ$ ). Takové zakládání listů je popsáno například u dubu (*Quercus*) či meruňky (*Armeniaca*). Úhel  $3/8$  ( $135^\circ$ ) se opakuje po třech kruzích. Najdeme ho například u jitrocele prostředního (*Plantago media*), topolu (*Populus*) a hrušně (*Pyrus*). Pro  $5/13$  kruhu (přibližně  $138,5^\circ$ ) je vzniklé uspořádání listů složitější a k opakování dochází až po pěti otáčkách. Takový úhel je vlastní například vrbě (*Salix*), mandloni (*Amygdalus*) nebo pórku (*Allium porrum*). Pokud je zlomek v základní formě (vykrácený), počet otáček potřebný na uzavření cyklu odpovídá jeho čitateli.

Nejčastější úhly mezi dvěma po sobě zakládanými listy spadají mezi  $90^\circ$  a  $180^\circ$ , přičemž těmi úplně nejvýhodnějšími se jeví být úhly mezi  $128^\circ$  a  $140^\circ$ . Při úhlech menších než  $90^\circ$  by listové základy vznikaly příliš blízko sebe a s vysokou pravděpodobností by si při vývoji překážely (popřípadě by se při zakládání vedle sebe nevešly). Výsledek zakládání listů v úhlu  $\alpha$  větším než  $180^\circ$  je zrcadlově symetrický s výsledkem zakládání listů v úhlu  $360^\circ - \alpha$ . Jinými slovy pro takové dva úhly se výsledek liší pouze směrem otáčení šroubovice.

Proč jsou listy zakládány většinou spirálně? Spirální uspořádání listů se jeví být výhodným z hlediska maximálního vystavení listů slunečnímu záření – list ve vyšším patře nestíní tomu umístěnému pod ním. Rostlina tak může efektivněji využívat energie slunečního záření. Navíc je tento úhel vhodný i při zakládání sousedních listových základů (obr. 4.6). Toto rozestavení umožňuje maximální využití omezeného prostoru na vrcholu stonku. Rozestavení listů je tak uzpůsobeno geometrickým možnostem a dobrému oslunění listu. Příroda si nevzala „do rukou“ Fibonacciho

**4.A Fibonacciho posloupnost.** Tato nekonečná číselná řada začíná čísly **0** a **1**. Každou další hodnotu získáme tak, že sečteme předchozí dvě čísla, což je matematicky vyjádřeno:

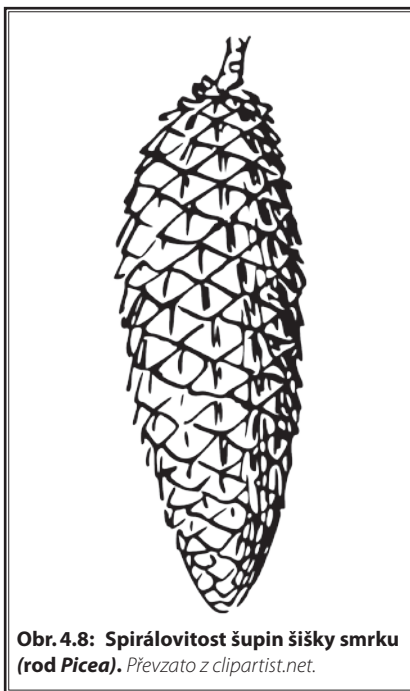
$$x_1 = 0$$

$$x_2 = 1$$

$$x_n = x_{n-2} + x_{n-1}$$

Třetím členem posloupnosti je tedy opět číslo **1** ( $0 + 1 = 1$ ), následováno číslem **2** ( $1 + 1 = 2$ ), **3** ( $2 + 1 = 3$ ) atd. Postupně získáme tuto řadu:

0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, ...



řadu a nezačala listy umísťovat podle matematických pravidel, je jen prostým důsledkem nejvýhodnějšího uspořádání vybraného v průběhu evoluce.

Spirály s využitím čísel Fibonacciho posloupnosti se v přírodě nevyskytují jen v souvislosti s rozestavením listů na stonku. Řídí se jimi i rozmístění jednotlivých květů v úboru slunečnice (*Helianthus*, obr. 4.7). V úboru se zachovává nahloučené květů do zralého stavu, takže v průběhu vývoje nejsou oddáleny tak jako listové základy po prodloužení stonku. Další zajímavou výhodou aplikace hodnot z Fibonacciho posloupnosti je, že založení dalšího z postranních orgánů (listu, květu) nevede ke změně těžiště stonku, tudíž se rostlina nemusí přizpůsobovat případným změnám jeho polohy v průběhu růstu.

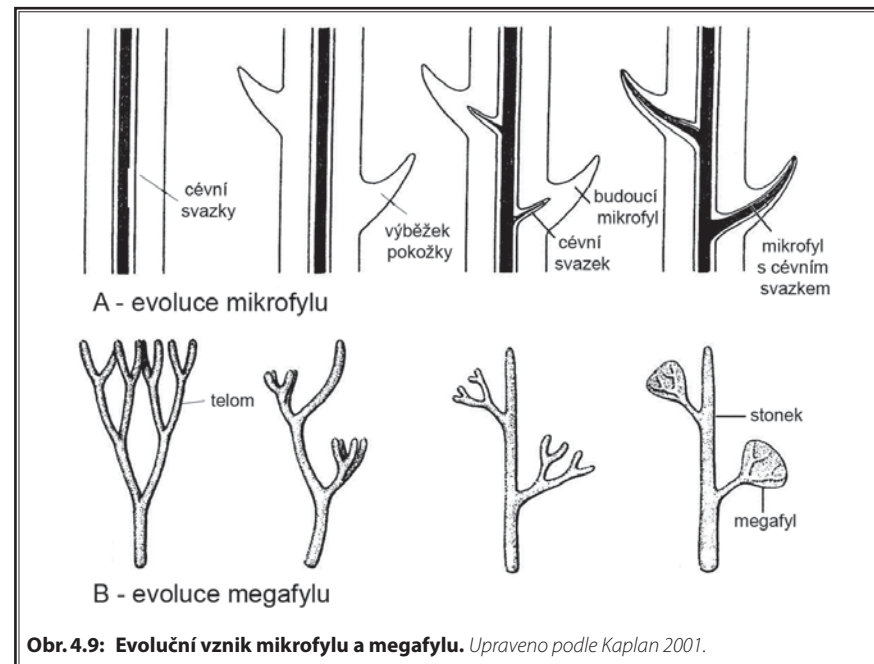
Podobným příkladem využití čísel Fibonacciho posloupnosti je postavení šupin (vlastně extrémně zkrácených větévek) u šišky jehličnanů (obr. 4.8) nebo postave-

ní jednotlivých květů u kvěťáku. Čísly z Fibonacciho řady lze ale také vyjádřit poměr velikostí dvou po sobě jdoucích komůrek některých ulit (např. mořských hlavonožců loděnek) nebo poměr velikostí dvou sousedních vrstev listů zelí. V neposlední řadě zmiňme užití těchto spirál v architektuře a v umění. Michelangelo navrhoval s pomocí Fibonacciho posloupnosti dekorativní spirálovitý obrazec pro vydláždění prostoru před chrámem na Kapitolu v Římě.

#### 4.5 Vznik listů a tvarově podobných struktur v evoluci

Rostliny střídají během svého života dvě generace, gametofyt (s jednou sadou chromosomů) a sporofyt (obsahující dvě sady chromosomů; blíže viz přípravný text *BiO 2000 – Rozmnožování*). U prapředků rostlin byly obě generace stejně zastoupeny, časem však byla jedna z generací upřednostněna. U mechorostů (Bryophyta) převládá gametofyt představovaný dospělou rostlinkou mechu. Oproti tomu u cévnatých rostlin (Tracheophyta) převládá sporofyt. Gametofyt je v jejich evoluci postupně redukován, až z něj u krytosemenných rostlin zbude pouhých několik buněk (8 buněk u zralého zárodečného vaku a 3 buňky tvořící pylovou láčku).

Za listy považujeme orgány, které vyrůstají ze stonku sporofytu. Mezi listy tak patří pouze struktury cévnatých rostlin, u nichž je sporofyt převládající generací. Cévnaté rostliny (Tracheophyta) lze rozdělit na dvě hlavní evoluční větve, lišící se



Obr. 4.9: Evoluční vznik mikrofyly a megafyly. Upraveno podle Kaplan 2001.

mimo jiné původem listů. Plavuně (Lycopodiophyta) představují jednu evoluční větev, zatímco kapradiny a přesličky (souhrnně označované jako Monilophyta), nahosemenné (Angiospermae) a krytosemenné (Gymnospermae) tvoří větev druhou.

Listy plavuní (Lycopodiophyta) se nazývají **mikrofyly** (obr. 4.9A). Jedná se většinou o malé, nedělené listy, které pravděpodobně vznikly z vychlípenin pokožky stonku. Pokožka běžně neobsahuje cévní svazky, tudíž je ani mikrofyly původně neměly. K zavedení cévních svazků do mikrofyly došlo až postupně v průběhu evoluce plavuní, o čemž svědčí i zkameněliny pravěkých zástupců, u nichž jsou cévní svazky odbočující do listu ukončeny v polovině čepele. Protože odbočka cévního svazku do listu vznikla až druhotným větvením, není nad mikrofyly v cévním svazku mezera, která by odpovídala zabočení cévního svazku do listu.

Listy druhé evoluční větve cévnatých rostlin (tedy kapradin, přesliček a semených rostlin) se nazývají **megafyly** (obr. 4.9B). K jejich vzniku došlo minimálně čtyřikrát nezávisle, konkrétně u kapradin (Monilophyta), přesliček (Equisetopsida), semených rostlin (Spermatophyta) a u vymřelých předchůdců semených rostlin (Progymnospermophyta).

Megafyly nabývají zpravidla větších rozměrů a jejich tvarová složitost bývá větší než u mikrofyly. Megafyly jsou vlastně extrémně odvozené větve – vznikly srůstem několika telomů (koncových větévek primitivních cévnatých rostlin). Primitivní rostlina sestávala pouze ze stonku, který byl na svém konci rozvětven v telomy.



Některé sousedící telomy se srovnaly do jedné roviny. Pak už stačilo, aby se rozšířily do plochy a několik sousedních srostlo. Takhle vznikl základ listové čepele.

Každý telom obsahoval cévní svazky, tudíž díky účasti několika telomů na vzniku čepele megafylů je struktura žilnatiny poměrně složitá. Protože v tomto případě nevzniká listový cévní svazek větvením, ale zahnutím existujícího stonkového cévního svazku směrem do listu, nachází se nad megafylem mezera, kde chybí cévní svazek. Je to prostor, kudy by vedl cévní svazek, který odbočil do megafylu.

Dnešní přesličky mohou neznalého pozorovatele klamat svým vzhledem. Na první pohled jsou jejich listy (redukované v zuby u přeslenité pochvy) úzké a mohly by tak snad být zaměněny s mikrofyly. Ve skutečnosti se jedná o megafyly, což lze u dnešních zástupců zjistit právě podle oné mezery v cévních svazcích těsně nad listy. Navíc o tom, že u přesličky nacházíme megafyly, nás mohou přesvědčit skupiny fosilních zástupců, kteří měli listy širší, neredukované, podobné „klasickým“ megafylům.

Závěrem kapitoly krátce zmíníme **fyloidy** (tedy „lístky“) mechorostů (Bryophyta). Ačkoli se fyloidy mechorostů listům výrazně podobají, o pravé listy se nejedná. Zásadní rozdíl mezi listy (oběma typy, tedy mikrofyly a megafyly) a fyloidy je v tom, která generace je tvoří. Listy jsou tvořeny sporofytem, zatímco fyloidy jsou tvořeny gametofytem. Dalším znakem, jímž se liší fyloidy od listů, je nepřítomnost průduchů. Průduchy vlastně nejsou pro výměnu plynů s vnitřními pletivými mechových fyloidů potřebné, protože na rozdíl od listu je fyloid pouze jednovrstevný.

V následujícím textu se budeme zabývat pouze megafylní vývojovou větví rostlin, protože listy u těchto rostlin jsou tvarově rozmanitější, a budeme si tak na nich moci ukázat některé zajímavé jevy. V nadcházejících částech této kapitoly je tedy slovo list užíváno vždy ve významu „megafyl“.

#### *Evoluční trendy tvaru listů*

V období pozdního devonu a raného karbonu (prvohory, asi před 360 až 345 mil. let) se listy semenných rostlin (Spermatophyta) podobaly listům kapradin (Monilophyta). Listy byly složené a měly poměrně složitou strukturu. V permu (konec prvohor, asi před 299 až 251 mil. let) vykazovaly semenné rostliny největší tvarovou variabilitu (různorodost) listů. Posléze byla tato variabilita postupně redukována, snížil se tak stupeň složitosti listů i rozmanitost tvarů listových čepelí.

Vyvstává tak otázka, proč semenné rostliny zredukovaly morfologickou rozmanitost svých listů. Zjednodušení tvaru listů pravděpodobně napomáhalo sušší klima. Tato myšlenka vznikla na základě skutečnosti, že mnohé skupiny s odvozeným jednoduchým tvarem listů pocházejí ze suchých oblastí a do těch vlhčích se rozšířily až druhotně. Toto pozorování lze logicky vysvětlit. V sušších oblastech jsou členěné listy nevýhodné, protože mají větší povrch vůči objemu. A právě velký povrch způsobuje větší ztráty vody vypařováním. Je-li list složený, je pro vítr snazší rozpohybovat vrstvu vzduchu nad ním. Důsledkem jsou zvýšené ztráty vody. Páry, které se koncentrují nad listem, jsou větrem odstraněny, tudíž se snížená koncentrace vodní

páry ve vzduchu nad listem doplní dalším výparem vody z listu. Tento princip je podobný tomu, jak vítr urychluje sušení prádla. Jenže úvahy o vlivu klimatu na snížení složitosti tvarů listů nejsou dostatečné. Leptosporangiatní kapradiny (tedy skupiny, kam se řadí drtivá většina žijících kapradin) pravděpodobně také vznikly v sušší oblasti, přesto se u nich setkáme se složenými, členěnými listy. Proč si tedy kapradiny zachovaly složitý tvar listů, zatímco semenné rostliny své listy v průběhu evoluce zjednodušily?

Důvodem zachování původního tvaru může být dvojitá funkce listů. Kapradiny své listy nevyužívají jen k fotosyntéze, ale nesou na nich ještě výtrusnice (sporangia) s výtrusy (sporami). Je tedy možné, že optimalizace tvaru listů pro potřeby fotosyntézy nemusela být „dovolená“ díky tomu, že list musí současně vyhovovat potřebám rozmnožovacím. Vzniklý tvar je tak kompromisem mezi rozmnožovacími a fotosyntetickými požadavky.

Fakt, že dvojitá funkce může znemožňovat změnu tvaru listů, podporují cykasy. Druhohorní cykasy nesly výtrusy na listech, které sloužily zároveň k fotosyntéze. Tvar jejich listů se tehdy výrazně podobal kapradinám. Oproti tomu dnešní cykasy, které nesou výtrusy na specializovaných listech uspořádaných do šištic, mají fotosyntetizující listy zřetelně jednodušší.

Konečně u samotných krytosemenných rostlin můžeme najít doklad o tom, že kombinovaná funkce listů „brzdí“ evoluci tvaru. Krytosemenné rostliny lze rozdělit na dvě skupiny podle funkce listů. Buď mohou zároveň provozovat fotosyntézu a účastnit se rozmnožování, nebo každou z funkcí obstarávají specializované listy. Krytosemenné rostliny s kombinovanou funkcí listů se objevily v prvohorách a vymřely během druhohor, zatímco krytosemenné rostliny s oddělenou funkcí listů postupně zjednodušily vzhled fotosyntetizujících listů. S těmito méně složitými listy přežily až dodnes.

#### **4.6 Tvar listů**

Když se podíváte na rostliny kolem sebe, zajisté vás napadne, že se mezi sebou liší tvarem listů. Občas je tvar listu natolik typický, že ho lze považovat za důležitý určovací znak daného rodu nebo druhu. Jak je tedy zajištěno, že se list vyvine do správného konečného tvaru? Existují nějaké důvody proč mít například složené a ne jednoduché listy? Na tyto a podobné otázky si odpovíme v následující podkapitole. Nebudeme se zabývat morfologickými názvy jednotlivých typů listů, ty můžete v případě potřeby najít v učebnicích morfologie, popř. v určovacích klíčích. Kromě toho nejsou pro naše úvahy důležité.

#### *Vznik tvaru listů během ontogeneze*

Za výsledný tvar listů jsou odpovědné čtyři skupiny procesů.

(1) První kategorií je **ovlivnění frekvence buněčného dělení u určitých dělivých pletiv**. Oblasti těla, kde bude k buněčnému dělení docházet častěji, povyroستou více než místa s pomalejším buněčným dělením. Tvar čepele listu se tak bude moci rozrůzňovat, protože každá rostlina může podporovat růst jiných částí listu.

(2) Dalším důležitým procesem je **ovlivnění polarity buněčného dělení**. Jak bude přiblíženo v kapitole o buňkách (**kap. 5.3**), rostlinná buňka se po rozdělení nemůže pohybovat. Je tak „přikována“ k místu svého vzniku. Nabízí se tedy regulace směru buněčného dělení. Směr buněčného dělení určí, jakým směrem list poroste. Posílení jednoho směru dělení a omezení směru jiného vede k nestejnomyšernému vznikání nových částí čepele listu, a tak k ovlivnění konečného tvaru čepele.

(3) Třetí kategorie patří procesům zodpovědným za **polaritu a rozsah růstu buněk**. Když se buňka rozdělí, je menší než dospělá buňka, proto se před dalším dělením musí zvětšit. Zvětšování buněk ale většinou neprobíhá na všechny strany stejně. Představme si například pokožku listu. Buňky porostou v rovině listové pokožky, tedy tak, aby se zvětšovala plocha pokožky. Prakticky vůbec neporostou v rovině kolmé na povrch pokožky. To by vedlo ke ztlušťování pokožky, tedy jevu nežádoucímu. Růst buněk ve správném směru je přísně regulován i v ostatních vrstvách listu.

(4) A konečně čtvrtým procesem je **vypnutí nebo zapnutí dělivé funkce buněk dělivých pletiv**. Čím déle se buňky v daném místě listu mohou dělit, tím více daná část čepele naroste. Tam, kde dojde k dřívějšímu vypnutí dělení buněk, bude vzniklá struktura menší než tam, kde byl buňkám dopřán delší čas.

Tyto procesy spolu ruku v ruce spolupracují. Správná polarita a frekvence spolu se správným směrem růstu vedou ke zvětšení dané části listu. Naopak při regulacích omezujících výše zmíněné jevy v daném místě dojde k zachování velikosti dané struktury, případně k jejímu poměrnému zmenšení, pokud se sousední oblast zvětší.

#### *Heterofylie a heteroblastie*

V souvislosti s listy je zajímavým jevem **heterofylie** (různolistost). Jedná se o situaci, kdy jeden jedinec rostliny produkuje dva nebo více typů listů (**obr. 4.10**). Různolistost je známa například u lakušníku vodního (*Batrachium aquatile*), jehož podvodní listy jsou nitkovité, aby nebyly poničeny proudem vody. Naopak listy umístěné nad vodní hladinou jsou širší, se zřetelnou čepelí, aby mohly efektivně zachycovat energii slunečního záření a provozovat fotosyntézu. Pozoruhodné je, jakým způsobem je toto odlišné utváření regulováno na molekulární úrovni. Jedná se o aktivitu dvou fytohormonů, ethylenu a kyseliny abscisové, jejichž další známé funkce jsou shrnuty v **rámečku 4.B**.

Představme si nyní tyto fytohormony jako dva módní návrháře. Podle toho, který z nich získá větší vliv, bude na dané části rostliny vznikat jeden nebo druhý „módní styl“ tvaru listu. Etylen je plyn, tudíž se snadno šíří vzduchem, zato ve vodě je téměř nerozpustný. Z listu ponořeného ve vodě proto nemůže pokožkou uniknout, jeho přítomnost tak převládá nad působením kyseliny abscisové a nastartuje se formování nitkovitých listů. Naopak na vzduchu ethylen z listu uniká. Jelikož plynné prostředí umožňuje jeho šíření, rostlina ho v listech neudrží. Listová móda se tak bude řídit

podle kyseliny abscisové, protože její konkurent „z boje unikl“, tedy nebyl v listu v době jeho formování přítomen.

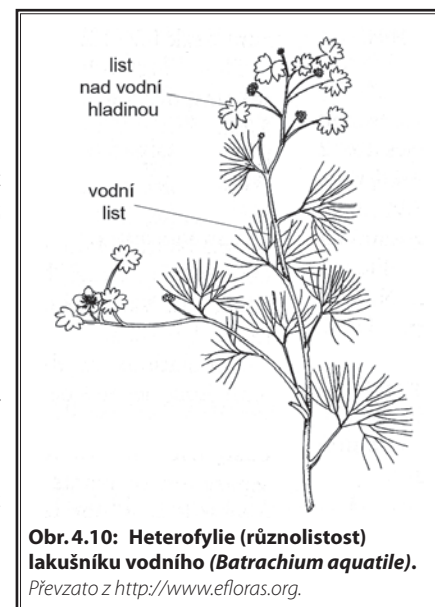
Soupeření dvou „módních návrhářů“, tedy fytohormonů, jak jsme jej popsali výše, můžeme přesvědčivě prokázat vcelku snadným experimentem. Když na vznikající nadvodní list budeme aplikovat ethylen, dojde k převaze jeho vlivu nad kyselinou abscisovou, a tak se bude formovat nitkovitý list. Naopak, ponořený list můžeme donutit k formování nadvodní formy aplikací kyseliny abscisové.

Jevem podobným heterofylii je **heteroblastie**. Táž rostlina opět umí tvořit listy více typů, ale tentokrát není odlišnost tvaru vyvolána odlišnými vnějšími podmínkami, ale věkem rostliny. Tyto změny mají na svědomí gibbereliny (viz **rámeček 4.B**), které si opět můžeme představit jako módní návrháře. V mládí rostliny je móda jednoho typu, rostlina tedy podle ní tvoří určitý typ listů. Po určitém čase se však trend změnil (podobně jako v naší společnosti) a gibbereliny „navrhnou“ módu novou. Na molekulární úrovni je odlišná „listová móda“ způsobena regulací cílenými na stonkový vrcholový meristéum. V obou případech je genetická informace obsažená v meristéumu stejná, rozhoduje se jen o tom, která její část bude využita. Je to podobné, jako když má módní návrhář k dispozici široký sortiment všemožných odstínů a typů látek. Dostupných kombinací je tolik, že nelze využít všechny k realizaci jednoho typu módy. Návrhář si tak vybere jen některé.

Ze známých rostlin, které provozují heteroblastii, jmenujme například břečťan popínavý (*Hedera helix*) a blahovičnický (*Eucalyptus*). Extrémním případem je novozélandská rostlina *Pseudopanax crassifolius*. „Listová móda“ mladé a staré rostliny je natolik odlišná, že původně mladé rostliny byly řazeny do jiného rodu než rostliny starší.

Zoubkované listy

Jistě jste si povšimli, že okraje některých listů jsou zoubkované. Zoubky na okraji čepele vznikají díky zpomalení růstu v místech, kde se zoubek zanořuje směrem do čepele. Zoubky zvyšují intenzitu výměny plynů mezi vnitřkem listu a vnějším prostředím, protože se díky nim zvětšuje povrch listu. Navíc napomáhají ochlazení listu větrem – zoubky totiž podporují proudění vzduchu nad listem. Intenzita proudění je zvýšena tím, že zoubky narušují tzv. hraniční vrstvu, tedy blok vzduchu,



**4.B Fytohormony jsou signální molekuly, které mají za úkol regulovat nejrůznější děje probíhající v rostlinných buňkách.** Mezi fytohormony a živočišnými hormony lze vysledovat několik zásadních rozdílů.

Prvním rozdílem je to, jaké látky jsou rostlinné a živočišné hormony z chemického hlediska. U rostlin se jedná o malé organické molekuly, proteinové a peptidové hormony jsou méně běžné, naproti tomu u živočichů jsou proteinové nebo peptidové hormony časté. Fytohormony nejsou syntetizovány v jediném specializovaném pletivu. Často jsou tvořeny větším množstvím orgánů, v krajním případě všemi. Dalším rozdílem je, že hormony rostlin se uplatňují v daleko větším množství dějů než tomu bývá u hormonů živočišných, jejichž spektrum činností bývá užší. Nízká a vysoká koncentrace se mohou ve svých účincích lišit. Nízká koncentrace může být aktivační, zatímco množství příliš vysoké se může chovat opačně, tedy inhibičně. Mnohá rostlinná pletiva reagují na více fytohormonů zároveň. To by samo o sobě nebylo příliš zajímavé, kdyby součinnost fytohormonů nevedla k rozdílným výsledkům v závislosti na tom, jak je pletivo „pochopí“. Právě tato vzájemná působení fytohormonů značně komplikují výzkum. Získané poznatky účinků jednoho fytohormonu mohou být výrazně ovlivněny přítomností dalšího z nich, a tak nemusí být snadné výsledky zobecnit.

Mezi fytohormony řadíme šest základních skupin sloučenin: **auxiny, cytokininy, gibbereliny, ethylen, kyselinu abscisovou a brassinosteroidy**. Následující odstavce budou popisovat jen některé obecné účinky fytohormonů. Na vybraných dějích bude dokumentováno, že regulaci má na starost součinnost většího množství z nich.

**Auxin** je fytohormon, který definuje vrcholovou dominanci rostliny. Vrcholovou dominanci se rozumí přednostní růst hlavního stonku a pomalejší růst větví. Vysoká koncentrace auxinu udržuje úžlabní pupeny ve „spánku“. Hlavním místem syntézy auxinu je vrcholový stonkový meristém. Pokud je vrchol odstraněn, dojde k ukončení syntézy auxinu, a tak jsou úžlabní pupeny probuzeny a vznikají z nich „náhradní“ hlavní stonky. Probuzení úžlabních pupenů mají na svědomí další fytohormony, cytokininy.

Další funkcí auxinu je signalizace při ohybu rostliny za světlem. Auxin je nahromaděn na straně stonku, která je odvrácena od světla. Buňky se zde vlivem auxinu dělí i prodlužují rychleji než na straně přivrácené. Díky rychlejšímu růstu se rostlina ohne směrem ke zdroji světla.

Aby situace nebyla tak jednoduchá, velmi vysoká koncentrace auxinu způsobuje u buněk kořene zpomalení buněčného dělení a růstu. V situaci, kdy kořen není umístěn kolmo v půdě, ale rovnoběžně, auxin přestane být transportován stejnoměrně na obě strany. Více auxinu proudí na stranu, která směřuje dolů. Na spodní straně se buňky začnou dělit méně často, a tak svrchní strana přeroste tu spodní. To trvá do doby, než dojde ke kolmému umístění kořene.

Kromě těchto zmiňovaných příkladů působí auxin například též při vzniku embrya a při zakládání listů, jak je psáno v hlavním textu, nebo při zakládání listové žilnatiny.

**Cytokininy** jsou další z fytohormonů. Jak jsme zmiňovali při povídání o auxinu, cytokininy působí proti vrcholové dominanci. Obecně podporují buněčné dělení. Spolu s auxinem oddalují opadávání listů, čímž působí proti vlivům ethylenu. Pokud ethylen „zvítězí“, list opadne. V neposlední řadě vedou cytokininy ke zvětšování listové čepele. To je způsobeno podpořením objemového růstu buněk.

#### **4.B Fytohormony (pokračování).**

**Gibbereliny** podporují prodlužování stonků. Na podpoře růstu stonku do délky se tak podílejí společně s auxiny. Další úlohou gibberelinů je přepínání z jedné ontogenetické fáze do další. Účastní se tak například probuzení „spícího“ embrya při klíčení. Podobné přepnutí mají na svědomí při změně tvaru listů během života rostliny, jak jsme si ukázali u druhu *Pseudopanax crassifolius*. Další možností přepínání je přechod z mladé rostliny bez květů v rostlinu kvetoucí.

**Ethylen** je plyný fytohormon. Startuje takzvanou trojitou odpověď. V situaci, kdy se klíčící rostlina nemůže dostat na povrch, třeba kvůli nějaké překážce, přichází do hry ethylen. Součástí trojité odpovědi je změna směru růstu buněk vedoucí k tloustnutí stonku, které jej činí mechanicky odolnějším. Kdyby nad ním byl například kámen, je šance, že se vrchol rostliny po jeho povrchu protlačí k místu, kde bude moci pokračovat v růstu. Třetí částí reakce je vytvoření jakési ochranné klíčky na vrcholu. Klíčka schovává vrchol, aby nedošlo k jeho poškození při růstu nejistým, třeba i nebezpečným, terénem. Podobné zakřivení vrcholu způsobuje ethylen u dospělé rostliny, která se dostala do tmavého prostředí, například pod kámen. Důvod je stejný, v nejistém terénu pod kamenem je snížena pravděpodobnost poškození.

Dále ethylen podporuje opad listů, kde působí zejména proti cytokininům. Některé plody urychlí v ethylenové atmosféře své zrání. Toho se využívá například u banánů, které se sklízí nezralé, aby se stihly dostat k spotřebiteli, než se zkazí. Jejich zrání je ve správný čas urychleno právě ethylenem.

**Kyselina abscisová** obvykle působí jako protihráč auxinu, cytokininů a gibberelinů. Není vhodné ji označovat jako inhibitor, protože se na svých akcích, které mnohdy skutečně vedou ke klidu rostliny, podílí aktivně. Na rozdíl od gibberelinu nutí embryo setrvat ve „spícím“ stavu. O tom, zda embryo vyklíčí, rozhoduje rovnováha mezi gibbereliny a kyselinou abscisovou. Spolu s ethylenem vede k opadu listů. V neposlední řadě vede přítomnost kyseliny abscisové k zavírání průduchů.

**Brassinosteroidy** jsou posledními hormony, o kterých se zmíníme. Ovlivňují růst buněk a vývojové procesy během ontogeneze. Poprvé byly objeveny v pylu řepky (*Brassica napus*), odkud tak pochází jejich název.

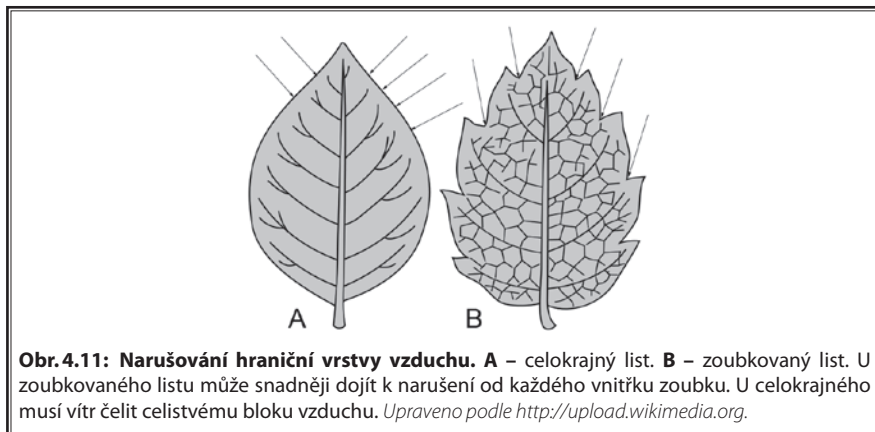


který zůstává při mírnějším proudění vzduchu nehybně „položen“ na listu. Daleko hůře se totiž narušuje vzduchový blok s celistvou stěnou (**obr. 4.11**). Snazší je narušení u zoubkovaného listu, protože lze začít s narušováním od každé „komůrky“ mezi zoubky. To u celistvé „stěny“ vzduchového bloku nejde a bylo by potřeba větší síly na její „rozbití“.

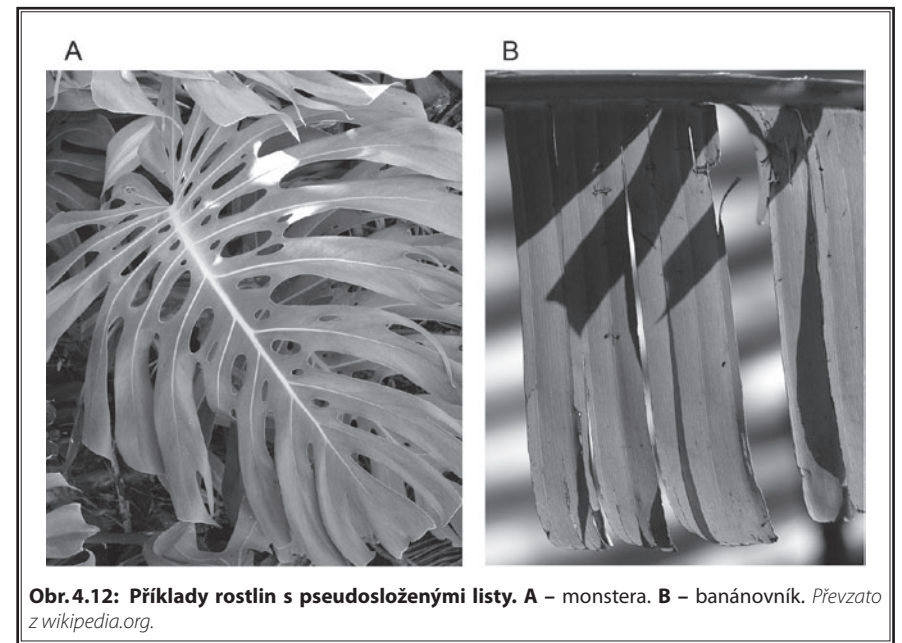
#### Složené listy

Doposud jsme se zabývali jednoduchými listy, které se jeví být u krytosemenných původním znakem. U mnohých rostlin se ale nacházejí **listy složené**. Je důležité si uvědomit, že složený list jako celek odpovídá jednoduchému listu. Není tedy tvořen více listy jednoduchými. Složený list se zakládá z listového základu, jehož buňky se rozdělí na několik částí, tedy základů budoucích lístků. Podobnost lístků a jednoduchého listu pak vychází ze společných vývojových mechanismů uplatňovaných při vzniku obou z nich.

Nyní se opět zamysleme nad možnými výhodami složených listů. Maximální velikost jednoduchých listů je omezena – vítr nebo vodní proud je snadno může poškodit a jsou poměrně těžké, takže jejich výztuž musí být dostatečně pevná. Složené listy jsou méně náchylné k poškození větrem nebo vodním proudem. Jsou lépe vyztužené, protože poměr žilnatiny a čepele je vyšší. Konečně umožňují účinnější ochlazování, protože mezi jednotlivými lístky může snadněji proudit vítr. Složené listy mohou být výhodnější také v obraně proti patogenům. Rostlina má sousední buňky propojeny pomocí speciálních kanálů, plasmodesmů, které umožňují transport látek mezi sousedními buňkami. Propojení sousedních buněk jsou tak rozsáhlá, že ve skutečnosti jsou buňky po celé ploše listu propojeny v jeden systém. U velkého jednoduchého listu proto hrozí při napadení patogenem snazší šíření rostlinou, a tak i likvidace celého listu. Jinak je tomu u listu složeného, který se skládá z více oddělených částí. V tom nejlepším případě dojde k napadení jediného lístku, přičemž zbytek složeného listu bude zachráněn.



**Obr. 4.11:** Narušování hraniční vrstvy vzduchu. **A** – celokrajný list. **B** – zoubkovaný list. U zoubkovaného listu může snadněji dojít k narušení od každého vnitřku zoubku. U celokrajného musí vítr čelit celistvému bloku vzduchu. *Upraveno podle <http://upload.wikimedia.org>.*



**Obr. 4.12:** Příklady rostlin s pseudosloženými listy. **A** – monstera. **B** – banánovník. *Převzato z wikipedia.org.*

Listy se nemusejí zakládat jako složené, ale mohou vznikat jako jednoduchý list a změnit se ve složené až druhotně. Pak se pro odlišení od klasických složených listů nazývají **pseudosložené listy**. „Složenosti“ může být dosaženo za pomoci programované buněčné smrti v oblastech, kde má vzniknout „díra“. Programovaná buněčná smrt je přísně řízený proces a je součástí přirozeného vývoje jedince nejen u rostlin. *Bližší informace o programované buněčné smrti najdete v přípravném textu BiO 2008 – Smrt jako součást života.* Příkladem rostliny s pseudosloženými listy, které vznikají díky programované buněčné smrti, je monstera (*Monstera deliciosa*, **obr. 4.12A**).

Poněkud zvláštní způsob, jakým lze vyvinout pseudosložené listy, představuje banánovník (*Musa*). Pokud roste v lese (tedy částečně zastíněn), má listy jednoduché. Pokud roste na otevřeném stanovišti, účinky větru se listy potrhají, takže připomínají svými vlastnostmi složené listy (**obr. 4.12B**). Lépe odolávají větru a přehřátí, protože lépe odevzdávají teplo do okolí než listy nepotrhané. O výhodnosti potrhání listu pro efektivní ochlazování svědčí občas nacházené přehřáté spálené listy, které si zachovaly nevýhodné vlastnosti jednoduchého listu.

#### 4.7 Listová žilnatina

Nedílnou součástí listu je žilnatina, která je tvořena cévními svazky. Slouží nejen jako potrubí, které po listu rozvádí vodu s rozpuštěnými živinami a z listu odvádí látky vznikající při fotosyntéze, ale také vyztužuje list. Uspořádání listové žilnatiny je výborným pomocníkem při řazení druhů do systematických skupin (čeledí, řádů

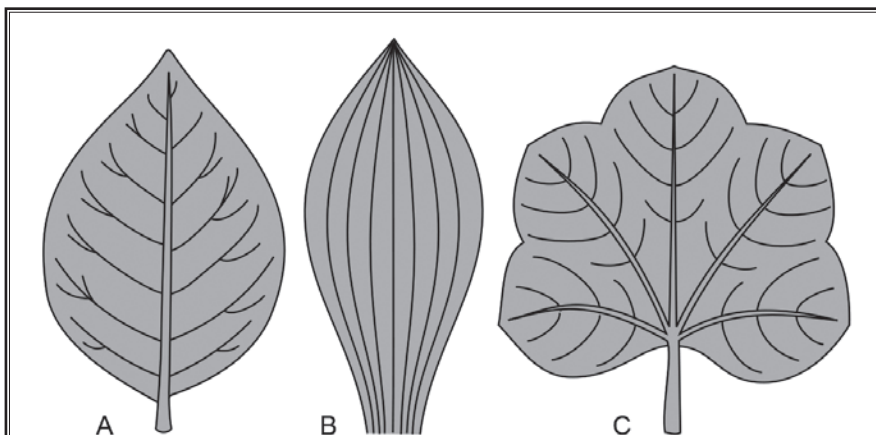
apod.). Názvy jednotlivých typů listů a přehledem typů žilnatin se budeme zabývat jen velmi stručně a zjednodušeně. Detailněji se zaměříme na funkci listové žilnatin a na souvislost mezi jejím uspořádáním a funkcí.

Klasické dvouděložné (Rosopsida) mají obvykle zpeřeně větvenou žilnatinu, která je charakteristická hlavní žilkou probíhající uprostřed listu. Z této žilky vycházejí postupně jednotlivé postranní žilky (např. u třešně, břízy, **obr. 4.13A**). Toto uspořádání by u laločnatých listů (např. javoru) nebylo možné, a tak laločnaté listy mají architekturu žilnatinu uzpůsobenu tvaru listu (**obr. 4.13C**). Hlavní žilka je ukončena u báze listu a odtud vybíhá do každého laloku jedna důležitá žilka. Jednoděložné (Liliopsida) charakterizuje souběžná žilnatina (**obr. 4.13B**), kde stejně široké žilky probíhají rovnoběžně podél celé čepele a setkávají se na samém vrcholu. Pokud jsou listy oválné, je i žilnatina prohnutá a ne přesně rovnoběžná a říká se jí obloukovitá (např. pstroček dvoulistý, konvalinka vonná nebo hosta).

#### Funkce listové žilnatin

První funkce listové žilnatin je nasadě – slouží k **transportu**. Xylém (dřevo) přivádí do listu vodu s rozpuštěnými minerálními látkami a floém (lýko) odvádí látky vytvořené při fotosyntéze do ostatních rostlinných orgánů.

Neméně důležitou funkcí listové žilnatin je **mechanické vyztužení** listu. Vyztužení je zajištěno jednak ligninem přítomným v buněčných stěnách buněk xylému, jednak sklerenchymatickými vlákny, která se nacházejí mezi cévními svazky. Sklerenchymatická vlákna jsou tvořena buňkami se ztlustlými, zpevněnými buněčnými stěnami. V těchto buněčných stěnách jsou provazce molekul orientovaných ve stejném směru jako cévní svazky, tedy ve směru, v němž je list namáhán. S trochou nadsázky můžeme cévní svazky připodobnit železným tyčím ve vrstvě železobetonu.



**Obr.4.13: Různé tvary listové žilnatin.** A – zpeřeně větvená. B – souběžná. C – laločnatá.  
Upraveno podle <http://upload.wikimedia.org>.

List je plochou strukturou, jejímž úkolem je zaujímat maximální poměr povrchu vůči objemu. Velký povrch je potřebný pro zajištění rychlé výměny plynů mezi listem a vnějším prostředím. Navíc musí list zachycovat maximální možné množství slunečního záření. Aby své funkce mohl dobře plnit, musí zůstat rozvinutý do plochy, s efektivitou zpřehýbaného listu by se rostlina spokojit nemohla. Části schované pod záhybem by vyměňovaly plyny dost obtížně. Účinnost zachycování slunečního záření by taky moc slavná nebyla, protože většina záření by byla vychytána vrstvou na povrchu záhybu. List je tedy udržován v plochém, napjatém stavu mimo jiné díky pevnosti svých cévních svazků. Jenže tvrdý křehký list by se za větrného počasí polámal. Žilky jsou proto do určité míry pružné, takže se list může pod vlivem větru mírně ohnout. Po utišení větru se neporušen navrátí do svého původního tvaru, protože žilnatinové „pružiny“ umožňují návrat do původní pozice. Zajímavostí je, že strukturu vyztuženou podobně jako list můžeme najít i u živočichů – jedná se o hmyzí křídla, která jsou vyztužena za pomoci soustavy žilek.

Pro **stabilitu listu** jsou významné především silné střední žilky, protože k největšímu mechanickému napětí dochází v podélné ose listu. Výpočty bylo stanoveno, že největší stability listu je dosaženo při větvení postranních žilek v pravém úhlu. Ve skutečnosti ale k pravoúhlému větvení nedochází, což může souviset jednak s dalšími funkcemi žilek (transport), jednak s optimalizací uspořádání žilek pro rozvíjení listu.

Úhel svírání mezi hlavní žilkou a žilkami druhého řádu byl u buku lesního (*Fagus sylvatica*) a habru obecného (*Carpinus betulus*) stanoven jako 30–50°. Větší úhel svírání větvenými žilkami a hlavní žilkou dovoluje větší sbalení listu v pupenu, ale jak už to v přírodě bývá, přináší i nevýhody. Těmi jsou nutnost dodat více energie a nutnost většího množství času na rozprostření listu ve srovnání s listy s menšími větvicemi úhly. Uvažuje se, že vhodně zvolený úhel může mít své opodstatnění – rostlina má žilky větveny v takovém úhlu, aby rozvíjení listů proběhlo v optimální dobu, ve vhodné geometrii a za spotřeby rozumného množství energie. Větvení žilek je tak pečlivě vybalancovaným kompromisem mezi těmito zmiňovanými faktory.

Nejen listová žilnatina zodpovídá za udržování listů v plochém, rozvinutém stavu. Svou úlohu sehrává také turgor buněk, tedy tlak vnitřního obsahu buňky na buněčnou stěnu. Buňky rostlin jsou totiž zpravidla mírně hypertonické (obsahují vyšší koncentraci solí než okolní roztok) vůči svému okolnímu prostředí, a tak s chutí nasávají do cytosolu vodu ve snaze srovnat koncentraci solí uvnitř a vně buňky. Buňky bez buněčné stěny (tedy například živočišné) by po nasátí určitého množství vody do cytosolu praskly, ale celistvost rostlinné buňky udrží pevná buněčná stěna, na niž tlačí z vnitřní strany buněčný obsah. O důležitosti turgoru pro život rostlin svědčí to, že při nedostatku vody, a tedy při nemožnosti dosáhnout turgoru buněk, rostlina vadne. S jistou nadsázkou tak lze říci, že rostlina má „kostru“ z buněk naplněných vodou, díky níž a dalším vyztužením se udržuje ve vzprámené poloze.

V neposlední řadě napomáhá k narovnanosti listu epidermis (pokožka) s vrstvou kutikuly. Rostlinná kutikula je tvořena sítí z molekul kutinu, který je navíc vyztužen různými vosky. Kutikula je vylučována buňkami pokožky. Jejím hlavním úkolem je snižovat ztráty vody. Spojitost a neporušenost těchto vrstev navíc zpevňuje povrch a do určité míry zabraňuje ohnutí listu.

Mechanické namáhání listů větrem může způsobit to, že rostlina zakládá menší listy se stejným uspořádáním cévních svazků. Menší list totiž bude větrem méně mechanicky namáhán než ten velký. Tímto způsobem se tedy rostlina snaží snížit negativní vlivy větru. Je dobré připomenout, že na velikosti listů se v přírodě podílí i další vlivy, například množství vlhkosti a dostupných minerálních látek. Další možností je optimalizovat složení vyztužujících látek, čímž se získává vhodná ohebnost a pevnost listů pro častější nebo silnější vlivy větru. V každém případě rostlina aktivně reaguje na vlivy prostředí a snaží se jim co nejlépe přizpůsobit.

Nyní se zaměříme na **transportní funkci** žilnatinu. U dvouděložných rostlin se zpeřeně větvenou žilnatinou, například u třešně (*Cerasus*), je kapalina směrem do listu vedena xylémem hlavní žilky, odkud se proud vody větví do užších a užších žilek (jejich xylémové části) až je celý list zásoben. Nejvyšší rychlost proudění byla naměřena na bázi střední žilky, následně užší žilky umožňují proudění pomalejší. Tato pozorování jsou v souladu s fyzikálním zákonem o proudění kapalin v trubcích. Z něho plyne, že rychlost proudění kapalin v potrubí se zvyšuje se čtvrtou mocninou poloměru trubice.

U rostlin s laločnatými listy, které mají dlanitou žilnatinu s jedinou přívodnou žilkou (např. javor, *Acer*), dochází k transportu podobně jako u předchozích druhů. Hlavní žilka dovede kapalinu na rozcestí u báze listu, do každého laloku pak vede jedna důležitá céva, z níž se postupně odvětvují užší a užší cévy.

Transport žilnatinou u jednoděložných listů se souběžnou žilnatinou byl studován například na listech pšenice (*Triticum*). Z hlediska funkce lze rozlišit tři typy cév – hlavní, příčné a podélné. Voda je přivedena do vrcholu čepele listu (tedy na delší vzdálenosti) hlavními cévami. Jak již název napovídá, poteče jimi největší množství kapaliny, jsou tedy nejsilnější. Příčné žilky rozvádějí vodu do stran, tedy kolmo mezi jednotlivé hlavní žilky. K dodatečnému rozvodu kapaliny v ploše mezi příčnými a hlavními cévami slouží cévy uspořádané podélně s hlavními žilkami. Z tohoto příkladu je patrné, že jednotlivé žilky mají přesně danou funkci i u rostlin jednoděložných. Nejedná se zde tedy o pouhou změť rovnoběžných žilek, ale o organizovaný systém propojený příčnými žilkami.

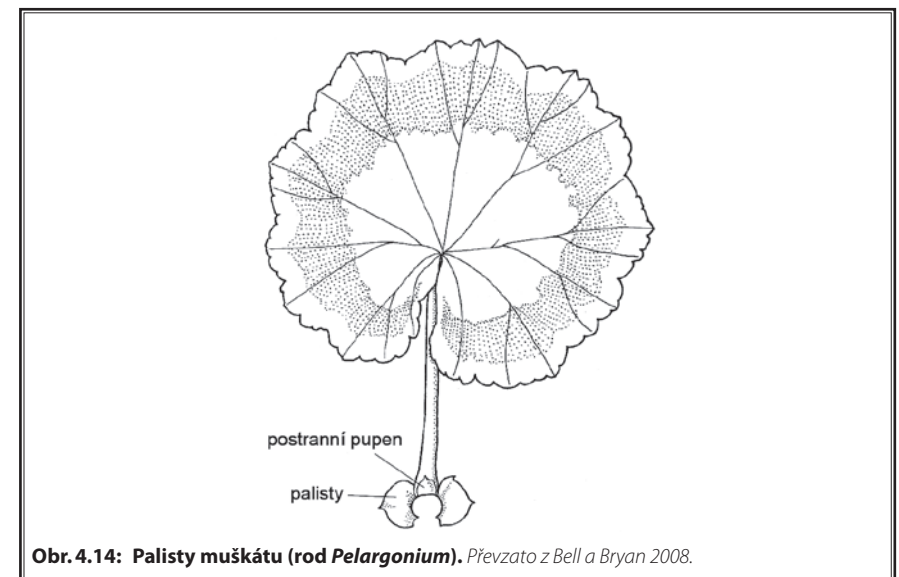
Rostlina má typ žilnatinu kódován geneticky. Nemůžeme tedy od rostliny se souběžnou žilnatinou očekávat, že změni uspořádání žilnatinu třeba na dlanité v závislosti na vnějších podmínkách. V závislosti na vnějších podmínkách se bude měnit pouze hustota žilnatinu při zachování její základní stavby. Obecně řečeno, nedostatek vody a nižší vzdušná vlhkost zvyšují hustotu žilnatinu.

#### 4.8 Proměny listů

List nemusí být jen „klasickým“ zeleným orgánem sloužícím k fotosyntéze a výměně plynů mezi rostlinou a vnějším prostředím. Naopak, listy mohou být přizpůsobeny k mnohým jiným funkcím, z nichž některé budou přiblíženy v následující podkapitole. Nejdříve se podíváme na struktury, které se listům výrazně podobají, ale v odborné literatuře se jako listy neoznačují. Je samozřejmostí, že všechny zmínované struktury budou listového původu.

**Palisty** jsou struktury, které v páru doprovázejí listy (**obr. 4.14**). Nejedná se o samostatné listy, ale vlastně o kusy původního listu oddělené v samostatné útvary. Obvykle jsou umístěny mírně pod listem, jeden nalevo a druhý napravo.

Palisty jsou zakládány z postranní části listového základu. Je tedy jasné, že jsou listového původu. A k čemu tato „ozdobná“ struktura může sloužit? Nejčastěji ochraňuje vyvíjející se list a/nebo stonkový vrcholový meristém. V kapitole o vrcholovém meristému jsme si povídali, že jeho zachování je pro stálý růst stonku rostliny zásadní. Jeho ochrana je tedy jistě na místě. Vyvíjející se list je také strukturou náchylnou k poškození, tudíž je dobré ho ochránit před nežádoucími vlivy prostředí a jiných organizmů. Palisty vznikají dříve, než se rozprostře list, z jehož základu vznikly, tudíž mohou „svůj“ list chránit. Záhy po splnění svého úkolu mohou opadávat, jak se děje například u buku lesního (*Fagus sylvatica*) nebo jilmu horského (*Ulmus campestris*). U violky trojbarevné (*Viola tricolor*), liliovníku tulipánokvětého (*Liriodendron tulipifera*) a muškátu (*Pelargonium*) opadávají palisty až společně se „svým“ listem.



Obr. 4.14: Palisty muškátu (rod *Pelargonium*). Převzato z Bell a Bryan 2008.

Jenže život palistů může být dokonce delší než život odpovídajícího listu. Palisty mohou být přeměněny v trny, které vytrvávají na stonku několik let. Palistové trny můžeme najít například u trnovníku akátu (*Robinia pseudoaccacia*). Obvykle se dají rozeznat od trnů listového původu podle jejich uspořádání ve dvojici pod listem, případně pod listovou jizvou, která je jizvou vzniklou po opadu listu. Funkce palistových trnů akátu je nasnadě – ochraňují rostlinu před nenasytnými velkými býložravci.

Speciálnější funkci mají palistové trny akácie (*Acacia cornigera*), které jsou natolik zvětšeny, že symbiotičtí mravenci (*Pseudomyrmex ferruginea*) si v těchto trnech hloubí své obytné „jeskyně“ (obr. 4.15). Mravenci chrání akácii před býložravým hmyzem, který z akácie nemilosrdně vyženou. Akácie se jim za to odvděčí poskytnutým bydlením a potravou – kromě možnosti vyhloubit si příbytek v palistových trnech nabízí akácie na vrcholech listů tělíska bohatá na tuky a proteiny, která mravenci s chutí konzumují (viz přípravný text BIO 2007 – Mutualizmus – vzájemně prospěšná symbióza). Kromě toho mravenci nepohrdnou nektarem z květů. Určitě vás napadne, že jiný hmyz by se mohl na akácii v nestřeženém okamžiku také nakrmit. Jenže i s tím si příroda poradila. Rostlina produkuje jiné formy cukrů, než jsou v přírodě běžné. Na jejich přeměnu v běžné formy je zapotřebí zvláštního enzymu. A právě tímto enzymem není vybaven každý, ale pouze symbiotický mravenec. Ostatní druhy hmyzu si tak na cukrech z květů moc nepochutnají, protože si s jejich trávením neumějí poradit.

Palisty ale nemusí být pouze malé nebo trnovité. Mohou být zvětšeny natolik, že se podobají listům dané rostliny. Jejich funkce je stejná jako u listů – zachytávání světla a fotosyntéza. Listům podobné palisty najdeme například u svízelů (*Galium*, obr. 4.16) z čeledi mořenovitých (*Rubiaceae*). Na první pohled se může zdát, že na stonku je v přeslenu uspořádáno šest stejně velkých listů. Jenže zdání klame.



Obr. 4.15: Zvětšené palistové trny akácie (*Acacia cornigera*). Převzato z <http://www.amentsoc.org/insects/glossary/terms/domatia>.

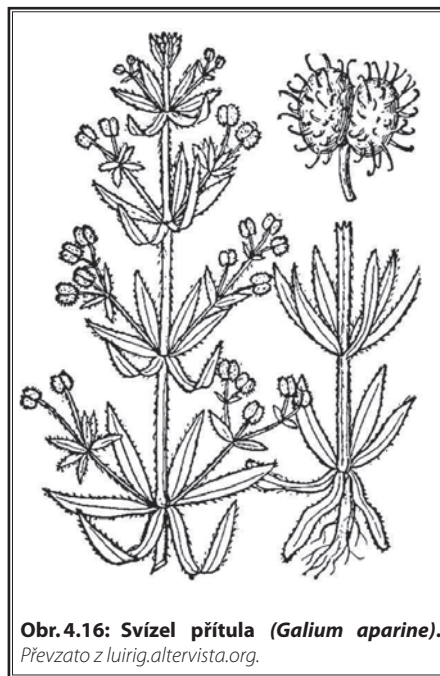
Každý z listů je doprovázen dvěma palisty, tedy celkově jsou v přeslenu dva listy se čtyřmi palisty. U některých druhů může být celkové množství listovitých útvarů v přeslenu větší nebo menší. Důkazem, že se jedná skutečně o palisty a ne o listy, jsou jiní zástupci čeledi mořenovitých. Jejich palisty zvětšeny nejsou a vypadají tak, jak si palisty obvykle představujeme, tedy o něco menší než listy.

Dalším orgánem, který se podobá klasickým listům, jsou **děložní listy (dělohy)**. Děložní listy vznikají během embryonálního vývoje, kdežto pravé listy jsou zakládány z vrcholového stonkového meristému až po vyklíčení. Dělohy mohou nabývat různých funkcí. Mohou se stát prvními fotosyntetizujícími listy rostliny, pokud se při klíčení dostávají nad povrch půdy. Takto klíčí například fazol (*Phaseolus*), buk lesní (*Fagus sylvatica*), javor (*Acer*), lípa (*Tilia*) nebo cibule kuchyňská (*Allium cepa*). Děložní listy se zpravidla tvarově liší od dospělých listů, proto jen stěží byste bez předchozí znalosti poznali mladý semenáček buku, javoru nebo lípy. V extrémním případě mohou být děložní listy jediným zeleným listem, který rostlina má. To se děje u jednolistých tořivek rodu *Streptocarpus*, například *S. dunnii*, jejichž děloha je jediným, až 75 cm dlouhým listem rostliny.

Naopak u mnohých druhů fungují dělohy pouze jako zásobárna látek nutných pro vyklíčení zárodku. Tato zásobní funkce je využívána i člověkem. Vnitřek luštěnin (např. fazole, hrách, čočka) je z velké části vyplněn dělohami s obsaženými zásobními látkami. Zkuste si oloupat semeno hrachu. Můžete se přesvědčit o tom, že velkou část semene zaujímají zásobní dělohy. Zbylé části embrya jsou v poměru k velkým dělohám nepatrné.

Další funkce děloh je známa u palem (čeleď *Arecaceae*) a u lipnicovitých (čeleď *Poaceae*). Jejich semena obsahují značné množství zásobního pletiva. Semenáček po vyklíčení vyrůstá z mohutného semene, a tudíž je nutné zachování kontaktu s vnitřními vyživovacími pletivy. Jako transportní dráha pro získávání živin semenáčkem slouží právě dělohy.

Když už jsme zmiňovali zásobní funkci děloh, je třeba vzpomenout zásobní přeměnu pravých listů – **cibuli (obr. 4.17)**. Když se na tento obrázek podíváte, zjistíte, že vlastní cibule (tedy ta část, kterou konzumujeme) je tvořena zdužnatělými listy.



Obr. 4.16: Svízel pítula (*Galium aparine*). Převzato z [luirig.altervista.org](http://luirig.altervista.org).

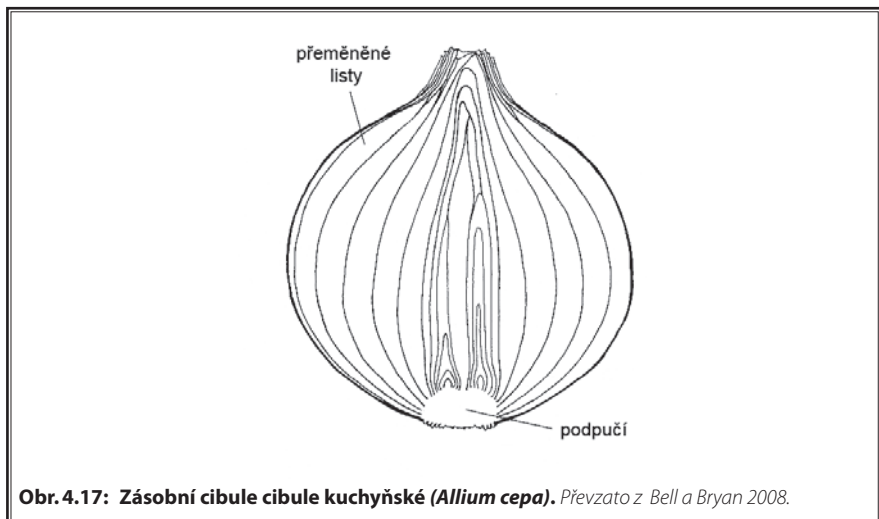
Jistě vás napadne, že list by měl vyrůstat ze stonku. A právě stoněk je u cibule redukován na krátké podpučí, tedy kratičkou kulovitou oblast mezi nasedajícími listy a svazkem kořenů. Vyjma důvěrně známé cibule kuchyňské (*Allium cepa*) z čeledi česnekovitých (*Alliaceae*) se se zásobní cibulí setkáme například u zástupců čeledi liliovitých (*Liliaceae*).

Rostliny z extrémně suchých stanovišť si ve svých orgánech vytvářejí zásoby vody. Ty, které uskladňují vodu ve svých pletivech, se obecně nazývají **sukulenty**. Orgánem skladujícím vodu může být právě list. Příkladem listového sukulentu je netřesk (*Sempervivum*) nebo rozchodník (*Sedum*).

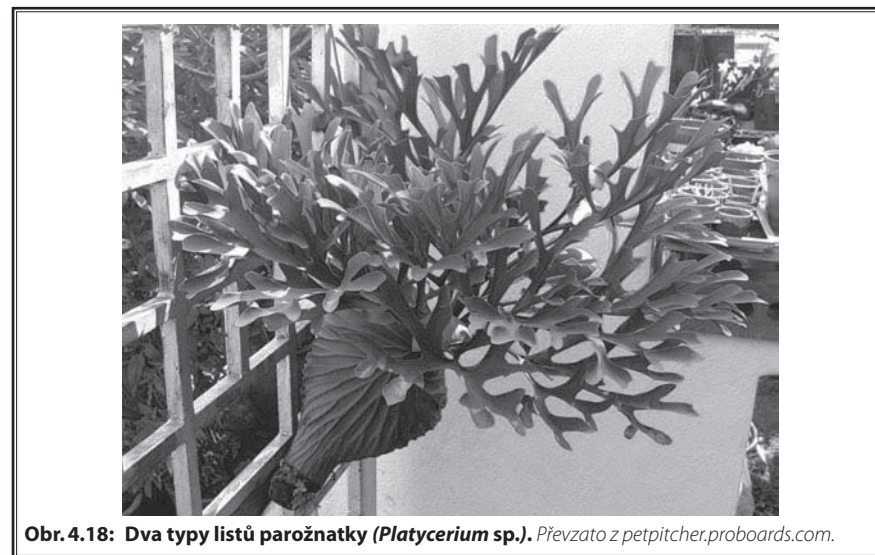
Jako zásobárna vody může sloužit také stoněk. Určitě není potřeba představovat kaktusy (čeleď *Cactaceae*). Jejich stoněk nejen uchovává zásoby vody, ale také vykonává fotosyntetickou funkci. Zajisté víte, že běžní zástupci kaktusů nemají klasické zelené listy. Takové by v suchém klimatu vedly k příliš vysokým ztrátám vody, tudíž jsou buď redukované v hrbolky, nebo přeměněné v trny. Trny vyrůstají na krátkých větévkách, tedy zkrácených postranních stoncích. Dokladem, že kaktusy původně měly klasické zelené listy, je *Pereskia*, primitivní olistěný kaktus.

Další zajímavé přeměny listů si vynutil epifytický způsob života. Epifyt je rostlinou, která roste na nějakém podkladu (třeba na větvi stromu nebo skále), aniž by z tohoto podkladu přijímala živiny. Největší množství epifytů lze spatřit v tropech. Jelikož nemají ani vytvořeny kořeny, jsou odkázány na **příjem vody listy**. Příkladem jsou epifytické tilandsie (*Tillandsia*). Jejich listy jsou opatřeny speciálními, poměrně širokými chlupy, které vzdušnou vlhkost (tedy zkapalněnou vodní páru) velmi efektivně nasávají.

V této souvislosti stojí za zmínku také epifytní kapradiny. Tropická parožnatka (*Platynerium*, **obr. 4.18**) tvoří dva typy listů. Jeden typ provozuje fotosyntézu a z



**Obr. 4.17:** Zásobní cibule cibule kuchyňské (*Allium cepa*). Převzato z Bell a Bryan 2008.



**Obr. 4.18:** Dva typy listů parožnatky (*Platynerium sp.*). Převzato z petpitcher.proboards.com.

spodní strany nese výtrusy, jak bývá u kapradin obvyklé. Druhý typ listu tvoří „květináč“, tedy miskovitý útvar, v němž je zachycována voda, ptáčí exkrementy, hmyz a další možné zdroje vyživujících látek.

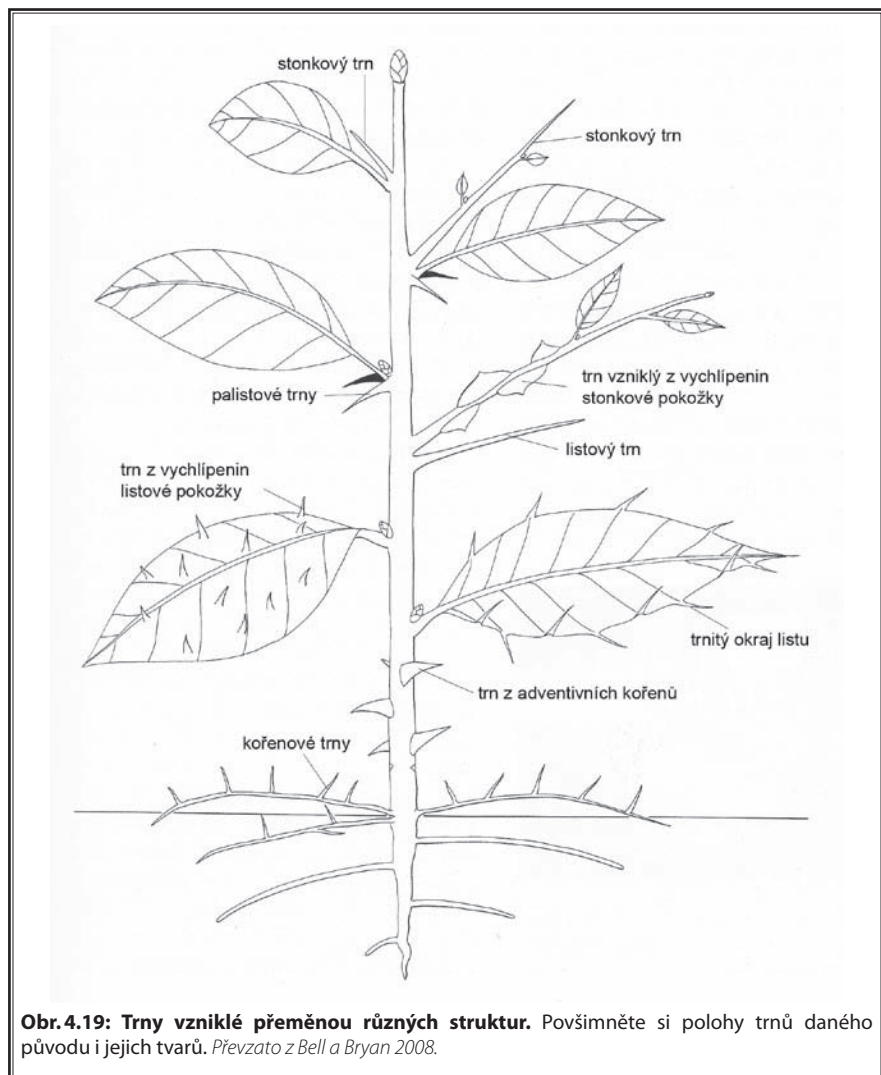
V jistém smyslu opačný problém, a to odkap vody z listu, je nutno zajistit ve vlhkých tropických oblastech. Fíkovník maličkový (*Ficus benjamina*) má jako mnoho dalších rostlin z tropických deštných lesů **listy s kapačí špičkou**, z níž voda velmi efektivně skapává na zem. Voda stojící na listové čepeli by vedla ke dvěma negativním důsledkům. Především by komplikovala výměnu plynů mezi rostlinou a vnějším prostředím. Plyn by se nemohl dostat přímo do rostliny a musel by přecházet přes vodní prostředí, což by transport značně zpomalovalo. Druhým rizikem by byla možnost zahnívání mokrých listů ve vlhkém tropickém klimatu.

Nyní se vraťme k evropským zástupcům. List se může změnit také v přichytný orgán, tzv. úponek. Úponky nacházíme například u hrachu setého (*Pisum sativum*) a u vikve (*Vicia*). Je ale potřeba zmínit, že úponky mohou být i stonkového původu, jako například u révy vinné (*Vitis vinifera*) nebo u loubince (*Parthenocissus*).

Další z možností je proměna celých nebo částí listů v **trny** (**obr. 4.19**). Trny listového původu nalezneme u dřšťálu obecného (*Berberis vulgaris*). Jak poznat, že se jedná o listový a ne třeba stonkový původ? U tropických pryšců s trny listového původu můžeme nalézt doprovodné palisty, které jsou nápadně zvětšeny. Trn je tak na stonku umístěn v pozici, kde bychom očekávali list, přesně mezi palisty. V trny však nemusí být modifikován celý list, ale pouze zoubky na jeho okraji, jak se můžeme přesvědčit u mahónie cesmínolisté (*Mahonia aquifolium*) nebo cesmíny (*Ilex*). Je namístě připomenout také trny, které z listů ani palistů nevznikly. Nejprve zmíníme stonkové trny (tzv. kolce) trnky obecné (*Prunus spinosa*). Další strukturou



přeměněnou v trny jsou vychlípeniny pokožky. Z morfologického hlediska se správně nazývají ostny. U růže (*Rosa*) se v ostny přeměnily stonkové výběžky pokožky, zatímco u indického druhu lilku (*Solanum torvum*) jsou přeměněny vychlípeniny listové pokožky. Původ ostnů růže lze odhalit podle nepravidelného rozmístění na stonku nebo na listu. Vzhledem k tomu, že takové ostny jsou ukotveny pouze v pokožkové vrstvě, lze je vcelku snadno vylomit. Vzpomeňte na růži v pugetu květin, u níž byly „trny“ ulámany, abyste se o ně nepíchli. V neposlední řadě si zmíníme postranní kořeny, které ztratily kořenovou čepičku, dělivé buňky a zdřevnatěly



**Obr. 4.19: Trny vzniklé přeměnou různých struktur.** Povšimněte si polohy trnů daného původu i jejich tvarů. Převzato z Bell a Bryan 2008.

– staly se z nich tedy kořenové trny. Příkladem rostliny s kořenovými trny je pandanus (*Pandanus tectorius*).

List může být přeměněn dokonce v útvar podobný kořenu, pak se nazývá **rhizofyl**. Rhizofyly najdeme například u vodní kapradiny nepukalky plovoucí (*Salvinia natans*). Její fotosyntetizující listy plavou na vodní hladině. Neponoří se díky vzduchovým bublinám, udržovaným pod listem pomocí husté soustavy chlupů na spodní straně. Nepukalka netvoří kořeny, a tak vstřebávání živin z vody zajišťují přeměněné listy, rhizofyly.

Redukcí listů až na malé jehlicovité nebo šupinovité útvary vznikají **katafyly** (obr. 4.20). Často neobsahují chlorofyl, tudíž mívají nažloutlou či bělavou barvu. Takto redukované listy lze najít například u holoparazitických rostlin. Holoparazitické rostliny jsou typem parazitů, který přijímá ze svého hostitele jak vodu, tak i cukerné produkty fotosyntézy. Svými parazitickými kořeny napichují floém (lýko) hostitele. Vzhledem k tomu, že cukr přijímají ze svého hostitele, samy fotosyntetizovat nemusí, tudíž jsou jejich listy redukovány a mohly si dovolit ztratit chlorofyl. U nás se jedná například o hnilák (*Monotropa*), zárazu (*Orobancha*) nebo hlístník (*Neottia*). Když už jsme zmínili holoparazity, je dobré připomenout druhou parazitickou strategii rostlin, poloparazity (hemiparazity). Rostlinní poloparazité ze svého hostitele získávají „pouze“ vodu s rozpuštěnými minerály, napichují tedy hostitelův xylém (dřevo). Poloparazité si tak zachovávají zelené listy schopné fotosyntetizovat, protože samotná voda a minerály k životu nestačí. Příkladem poloparazitů je jmelí bílé (*Viscum album*), ochmet evropský (*Loranthus europaeus*), černýš (*Melampyrum*) nebo kokrhel (*Rhinanthus*). Další informace naleznete v přípravném textu BiO 2003 – Parazitizmus.



**Obr. 4.20: Hlístník hnízdač (*Neottia nidus-avis*) se svými katafyly (redukovanými listy).** Převzato z caliban.mpiz-koeln.mpg.de.

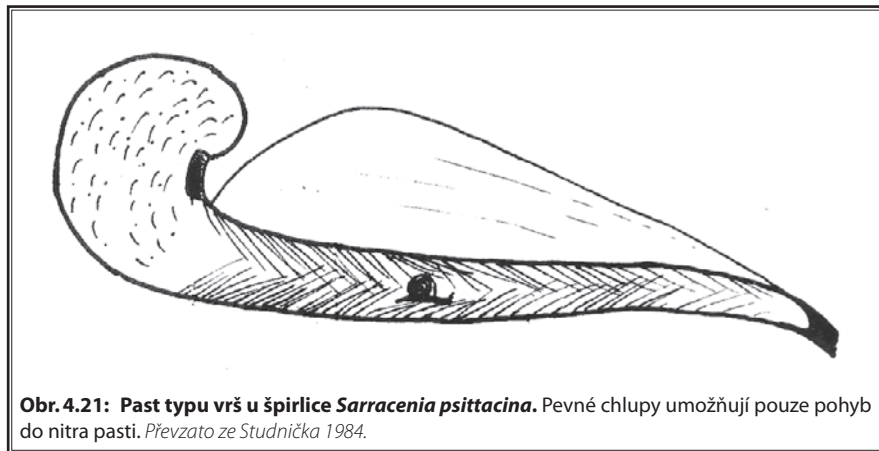
Dokladem, že listový řapík nemusí být pouhou spojnicí mezi listovou čepelí a stonkem, je banánovník (*Musa*). Ačkoli dorůstá výšky menších stromů, jedná se o bylinu a ne o dřevinu. Struktura připomínající kmen vzniká z řapíků mohutných banánovníkových listů a nazývá se **pseudokaul**.

Řapík může mít i jinou funkci. U rostlin s redukovanou čepelí se mírně rozšířil a připomíná tak spíše klasickou listovou čepel. Čepeli se podobá nejen vzhledem, ale přebírá i její fotosyntetickou funkci. Rozšířený řapík s funkcí listové čepele se nazývá **fyliodium**. Typickými zástupci mající fyliodia jsou akácie (*Acacia*), citlivka (*Mimosa*) nebo masožravá špirlice (*Sarracenia*).

Opačnou situaci můžeme najít u konvalinkovitých (*Convallariaceae*). Struktura, která vypadá jako řapík, je ve skutečnosti zúženou listovou čepelí. Pro odlišení od klasického řapíku se nazývá **pseudořapík**.

Nakonec se podíváme na **nejrůznější typy listů uzpůsobených k lapání kořisti**. Masožravost rostlin se vyvinula v evoluci několikrát nezávisle a existuje několik principů, na nichž mohou být pasti založeny. Nejprve si ukážeme pasti typu **vrš**. Tato past není pohyblivá, je to tunel, do něhož kořist snadno vlezte. Návrat už tak snadný není, protože je znemožněn pevnými chlupy směřovanými do vnitřku pasti. Kořist se tak nemůže vrátit a musí postupovat do nitra pasti. Na konci tunelu se nachází oblast, kam rostlina produkuje trávicí enzymy. Osud kořisti je tak zpečetěn, bude masožravou rostlinou nemilosrdně strávena. Past typu vrše najdeme u špirlice *Sarracenia psittacina* (**obr. 4.21**). Upozorňujeme ale, že ostatní druhy špirlic mají past padacího typu, která bude probrána posléze.

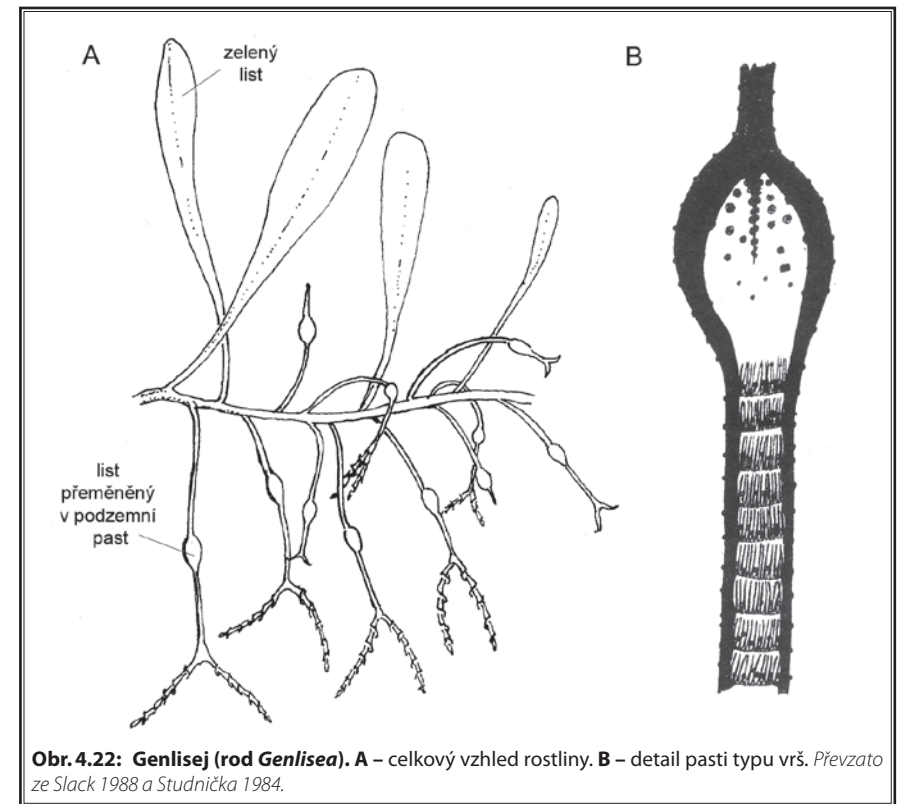
Velmi zajímavou rostlinou s pastí typu vrše je genlisej (*Genlisea*). Tato masožravka tvoří dva typy listů – klasické zelené fotosyntetizující listy a podzemní pasti (**obr. 4.22**). Navenek se tak jeví jako jakákoliv jiná „neškodná“ rostlina. Genlisej postrádá kořeny, jejichž funkci plní podzemní listy s pastí. Tato past funguje



**Obr. 4.21: Past typu vrš u špirlice *Sarracenia psittacina*.** Pevné chlupy umožňují pouze pohyb do nitra pasti. Převzato ze Studnička 1984.

obdobným způsobem jako ta předchozí u špirlice *Sarracenia psittacina*, ale obě rostliny se liší druhy lovené kořisti. Zatímco špirlice lapá hlavně hmyz, genlisej se živí především půdními háďátky. Do pasti jsou nejspíše nalákána vyšším obsahem kyslíku a celkově vzduchu uvnitř pasti ve srovnání s půdním prostředím.

Dalším typem masožravých listů jsou **padací pasti** (**obr. 4.23A a obr. 4.23B**). Opět se jedná o nástrahy nepohyblivé. Kořist přiletí na okraj pasti, kam rostlina produkuje látky, jež lákají hmyz. Některé masožravky (např. špirlice) produkují omamný koniin, jež je známý především jako jed obsažený v bolehlavu plamatém (*Conium maculatum*). Jak hmyz prozkoumává okolí místa, kam je váben, nezřídka sklouzne a dostane se níže do pasti. Kromě toho druhů, které produkují koniin, hmyz omámi, a tak zvýší šanci na jeho pád do pasti. Nahoře je tedy buď silně kluzký povrch, nebo se tu nachází křehké voskové šupinky. Při snaze o chůzi po okraji pasti dojde nakonec ke spadnutí kořisti do nitra pasti. V dolní části je „nádrž“ naplněná vodou a obsahuje trávicí enzymy. Past bývá překryta víčkem, aby dovnitř nepršelo a obsažené enzymy se příliš neředily. Strategii padacích pastí využívají například

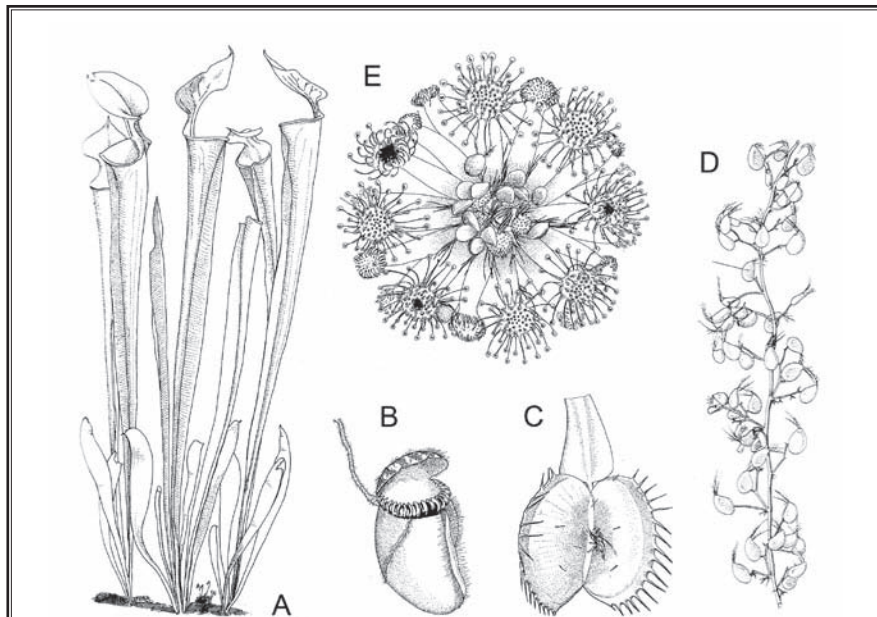


**Obr. 4.22: Genlisej (rod *Genlisea*).** A – celkový vzhled rostliny. B – detail pasti typu vrš. Převzato ze Slack 1988 a Studnička 1984.

ostatní druhy špirlic (*Sarracenia*), láčkovky (*Nepenthes*), láčkovice (*Cephalotus*) nebo darlingtonie (*Darlingtonia*). Pokud je vchod do padací pasti umístěn zespodu a ne shora (např. špirlice menší *Sarracenia minor*, *Darlingtonia*), je nutné hmyz motivovat, aby se vydal na průzkum. Proto je vrchní část pasti směřující k obloze propustná pro ultrafialové (UV) záření, aby se hmyz „nebál“ vlézt dovnitř a aby směřoval za světlem. Navenek se tyto propustné oblasti jeví jako bílé tečky.

Dalším typem pastí, které už ale tolik nesouvisí s tvarem listu, jsou **lepkavé listy** (obr. 4.23E). Ty fungují tak, že se přilákaná kořist přilepí na lepkavé výrůstky listu. Lep je tak silný, že vlastní silou hmyz utéct nezvládne. Tento způsob „lovu“ je vlastní rosnatkám (*Drosera*), rosnolistu (*Drosophyllum*) a tučnicím (*Pinguicula*). Na rozdíl od masožravých rostlin zmiňovaných v předchozích odstavcích se můžete s rosnatkami a tučnicemi setkat i v naší přírodě.

Další možností, jak lapit hmyz, jsou **pasti na principu podtlaku** (obr. 4.23D), které fungují pod vodní hladinou. Rostlina má listy přeměněné ve váčky, z nichž odsává vzduch, čímž uvnitř vzniká podtlak. Jakmile dojde ke kontaktu kořisti s receptory, které jsou umístěny u vstupu do pasti, vrátka do váčku se otevřou. Tlaky se po otevření musí vyrovnat, tudíž voda proudí směrem k nižšímu tlaku – tedy směrem do pasti. Kořist uniknout nestihne, a tak je nasáta společně s vodou do vnitřku

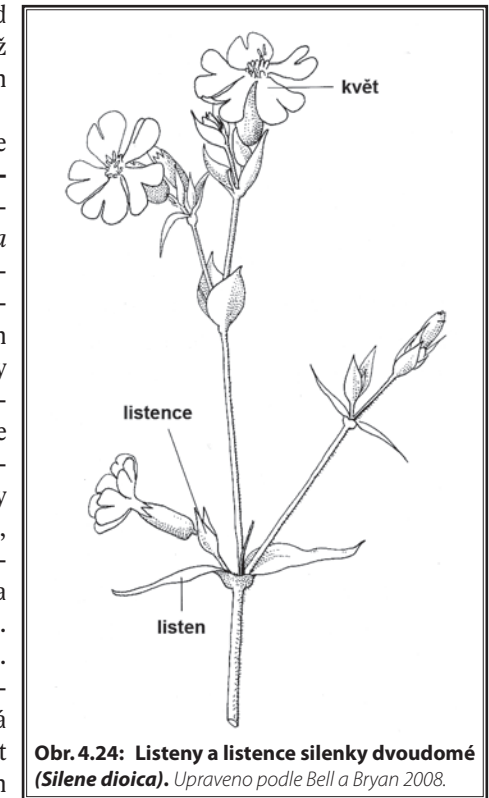


**Obr. 4.23:** Listy uzpůsobené k lapání kořisti. **A** – padací past špirlice žluté (*Sarracenia flava*). **B** – padací past láčkovice australské (*Cephalotus follicularis*). **C** – uzavíratelná past škeblovitěho tvaru mucholapky podivné (*Dionaea muscipula*). **D** – podtlakové měchýřkovité pasti bublinatky menší (*Utricularia minor*). **E** – lepkavé pasti rosnatky (*Drosera manni*). Upraveno podle Bell a Bryan 2008.

pasti. Tímto způsobem loví například bublinatka (*Utricularia*), s jejímiž druhy se můžete setkat v mnohých českých stojatých vodách.

Posledním typem pohyblivé pasti je **uzavíratelná past škeblovitěho tvaru** (obr. 4.23C). Takové zařízení vyvinula mucholapka podivná (*Dionaea muscipula*) a vodní masožravé rostliny aldrovandky (*Aldrovanda*). Připravená past se nachází v otevřeném stavu. Po kontaktu s citlivými chlupy na čepeli dojde k přenosu elektrického signálu. Tento signál funguje na podobném principu jako signalizace v nervové soustavě člověka. Aby rostlina nereagovala bezdůvodně, například na padající dešťové kapky, je nutné podráždit alespoň dva chloupky v těsném časovém sledu. Po podráždění se past rychle zavírá. Reakce hmyzu je logicky mírně zpožděná, a kořist tak ještě chvíli setrvává v klidu. V okamžiku, kdy by kořist chtěla utéct, je již východ zablokován okrajovými zuby pasti.

Závěrem kapitoly o proměnách listů je na místě zmínit **květ**. Všechny květní části vyjma květního lůžka (vzniklého ze stonku) se vyvinuly přeměnou listů. V úžlabí květu nebo celého květenství vyrůstá listen, který je rovněž listového původu (obr. 4.24). Listeny nemusí být vždy nenápadné, naopak, u pryšce nádherného – vánoční hvězdy (*Euphorbia pulcherrima*) vytvářejí listeny onen domnělý červený „květ“. Velmi nápadný je také u toulitky (*Anthurium*), kde tvoří toulec kolem palicovitěho květenství. U hvězdnicovitých (*Asteraceae*) vznikl z listenů zákrov úboru a u miříkovitých (*Apiaceae*) zase obal okolíku. Naproti tomu listence vyrůstají na květní stopce a jsou uspořádány ve dvojici u dvouděložných a po jednom u jednoděložných. Samozřejmě ne všechny rostliny musí mít všechny tyto struktury vyvinuty, protože je během evoluce mohly ztratit. Závěrem upozorňujeme, že výrazy „palisty“, „listeny“ a „listence“ označují vždy jinou, jasně definovanou strukturu. Tyto názvy je tak třeba důsledně odlišovat a užívat jich správně.



**Obr. 4.24:** Listeny a listence silenky dvoudomé (*Silene dioica*). Upraveno podle Bell a Bryan 2008.



Obr. 4.25: Fylokládia listnatce (*Ruscus hypoglossum*) s plody. Převzato z wikipedia.org.

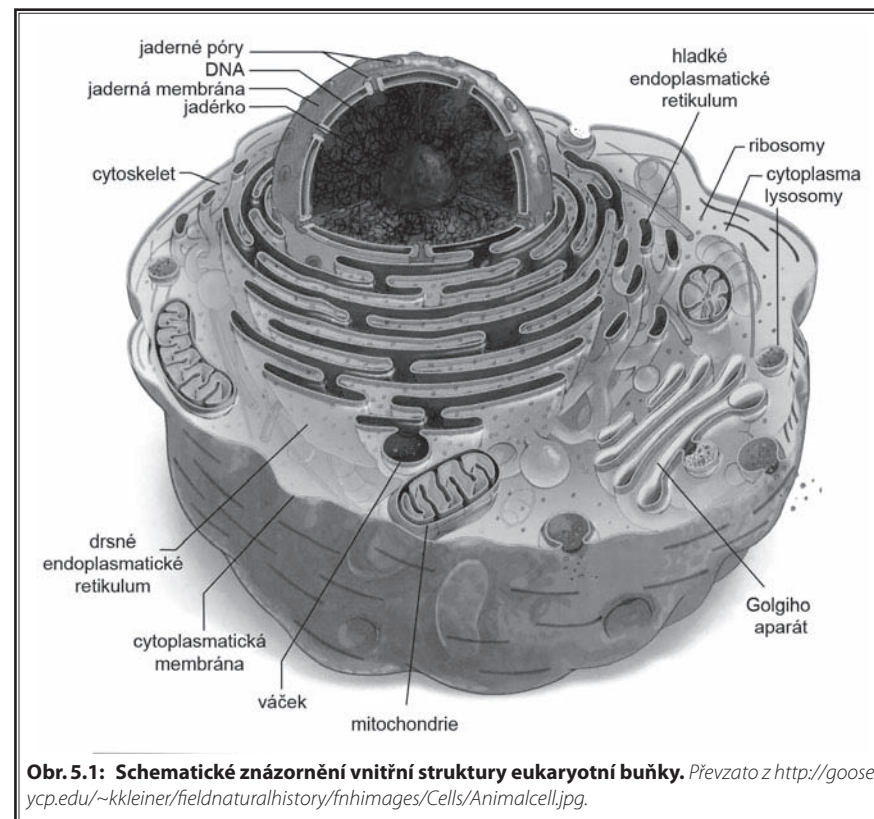
#### 4.9 Struktury listu podobné

Není všechno zlato, co se třpytí, respektive ne všechny struktury, které se nám na první pohled jeví jako list, listem skutečně jsou. U některých rostlin z čeledi chřestovitých (*Asparagaceae*) jsou listy výrazně redukovány. Aby rostliny nepřišly o svoje fotosyntetizující orgány, přebírají funkci listů **fylokládia**. Ačkoli se listům nápadně podobají, nejedná se o nic jiného než rozšířený, zploštělý stonk (obr. 4.25). Fylokládia lze najít například u chřestu (*Asparagus*) nebo listnatce (*Ruscus*). A právě pohled na listnatce nám dokládá, že fylokládia nejsou listového, nýbrž stonkového původu. Na otázku, odkud vyrůstají květy, byste nejspíše správně odpověděli, že ze stonku. Tudíž fylokládia nesoucí u listnatce květy jsou také stonkového původu. Stačí si uvědomit, že květ vznikl během evoluce z listu.



## 5. TVAR NA BUNĚČNÉ ÚROVNI

Nyní sestoupíme až na buněčnou úroveň a podíváme se na život z této perspektivy. Stejně jako lze obdivovat rostliny a živočichy pro rozmanitost jejich tvarů a podob, můžeme i snímky buněk pořízené mikroskopem vnímat jako malé umělecké dílo. Ačkoli fungují eukaryotní buňky (obr. 5.1) na stejném principu a vycházejí z podobného „stavebního plánu“, mohou v rámci své specializace vykazovat určité tvarové zvláštnosti. Vzpomeňte si na rozvětvený neuron s tisíci výběžků nebo dlouhé rostlinné cévy (tracheje), jejichž buňky jsou v době svého fungování dávno mrtvé. To jsou jenom některé příklady toho, kam až příroda v rámci evoluce tvarů buněk zašla. Některé buňky během svého vzniku zaujmou konečný tvar, který pak nikdy nezmění. Takové případy jsou ovšem spíše výjimečné. Tvar buňky musíme chápat spíše jako něco proměnlivého. Podle okamžitých potřeb mohou buňky například tvořit různé výstupky, nebo měnit celkové vzezření. V této kapitole si postupně zodpovíme otázku, proč buňky vypadají tak, jak vypadají.



Obr. 5.1: Schematické znázornění vnitřní struktury eukaryotní buňky. Převzato z <http://goose.ycp.edu/~kkleiner/fieldnaturalhistory/fnhimages/Cells/Animalcell.jpg>.

Naši cestu začneme celkovým pohledem na eukaryotní buňku. Nejen vnější tvar, ale i vnitřní rozložení buněčných částí podléhá změnám, které vylepšují a usnadňují fungování specializovaných buněk. Po malé exkurzi do světa podbuněčné úrovně si vysvětlíme, jak buněčné komponenty spolupracují na tvorbě tvarů. Projdeme si tedy ve stručnosti obsah typické eukaryotní buňky. Řekneme si také, jak mohou být některé organely modifikovány ve specializovaných buněčných typech.

Okrsky buňky s odlišnou funkcí – kompartmenty – bývají vzájemně odděleny membránami. Na membránách krom toho probíhá mnoho chemických reakcí a přes membránu buňka vylučuje látky do mimobuněčného prostoru. Každá buňka proto potřebuje udržovat určitý poměr plochy membrán ke svému objemu. Prokaryotní buňky jsou malé a mají veliký poměr povrchu ku objemu. Většinou jim proto stačí cytoplasmatická membrána, která bývá až na výjimky bez vychlípenin.

Eukaryotní buňky jsou však mnohem větší a při kulovitém tvaru mají menší poměr vnějšího povrchu ku objemu (pro detailní rozbor problému poměru povrchu a objemu při různých velikostech odkazujeme čtenáře na **kapitulu 7.5**, kde se tato problematika řeší v kontextu mnohobuněčných organizmů).

Eukaryotní buňky nedostatečný povrch kompenzují pomocí **endomembránového systému** – soustavy funkčně propojených membránových organel, které zpracovávají, třídí a přepravují materiál určený k vyloučení z buňky a k přepravě na cytoplasmatickou membránu. Zvětšuje se tím také prostor, na kterém mohou probíhat některé chemické reakce. První částí endomembránového systému je **endoplasmatické retikulum**, kde se tvoří membránové proteiny a proteiny určené k vyloučení z buňky. Tento materiál se pak pomocí váčků přepravuje do **Golgiho aparátu**, kde dále „zraje“. Endomembránový systém je zbytněný u těch buněk, které něco neustále vylučují (buňky žláz s vnější i vnitřní sekrecí) a těch, které mají velkou plochu membrány, jejíž složení musí průběžně obměňovat (neurony). Z Golgiho aparátu se nakonec odštěpují různé druhy váčků. Liší se obsahem a také proteinovou „značkou“, která udává, kam má být váček dopraven. Membrána má totiž různé části, lišící se vzájemně „adresou“. Díky tomu může buňka dopravovat na různé strany svého povrchu různé membránové proteiny a různý materiál pro vyloučení.

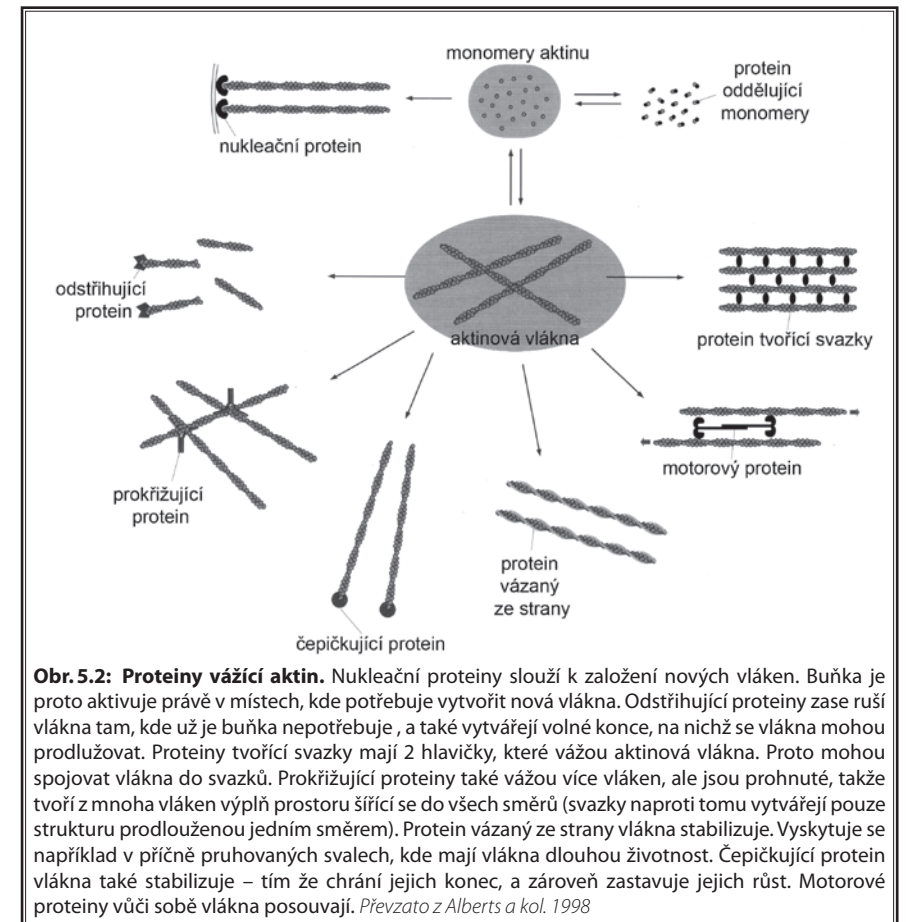
Tvar řady buněk je určen vnitřním systémem lešení zvaným cytoskelet. Pro tvorbu a přeměnu buněčných struktur jsou důležité zejména dva typy cytoskeletu – mikrotubuly a mikrofilamenta (aktinová filamenta). Liší se tloušťkou i některými dalšími vlastnostmi, avšak mají mnoho společného. Oba typy vláken jsou složeny z malých, víceméně kulovitých podjednotek (viz **kap. 6.2**). Podle potřeby probíhá na některých místech tvorba nových vláken, zatímco jinde dochází k odbourávání těch starých vláken.

Buňka je totiž vyzbrojena celým arzenálem **proteinů vázajících se na cytoskelet**, díky nimž může být lešení různě upravováno a přestavováno (**obr. 5.2**). Některé z těchto proteinů jsou zodpovědné právě za to, že vlákna vznikají tam, kde jsou potřebná, a jinde jsou odbourána. Jiné proteiny mohou vlákna propojovat do svazků

a sítí. Délka, hustota a tloušťka takových sítí a svazků významně ovlivňují vlastnosti vlastností struktur, které jsou jimi vyztuženy. Kromě toho je lešení z cytoskeletu také využíváno k přepravě váčků a organel po buňce pomocí molekulárních motorů, které jsou schopné se po cytoskeletálním lešení pohybovat.

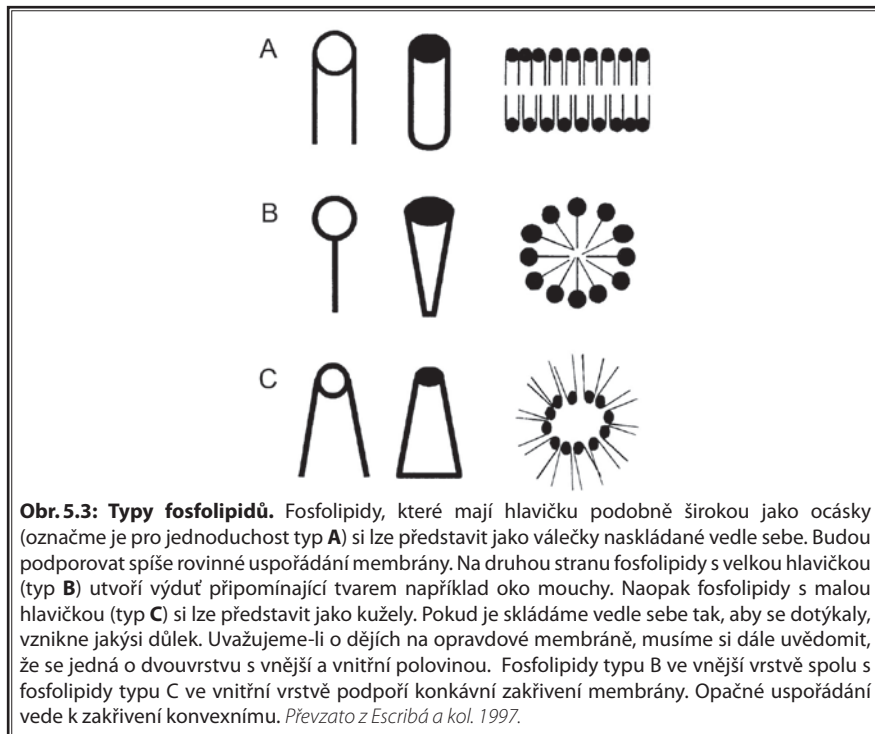
Živočišné buňky jsou vyztuženy ještě třetím typem vláken – intermediálními (středními) filamenty. Ta spíše zpevňují hotové struktury a nepodléhají tak častým proměnám. Cytoskelet obecně zpevňuje a tvaruje různé výběžky buněk, ať už slouží k pohybu (bičíky, panožky), komunikaci mezi buňkami (výběžky neuronů a kostních buněk), nebo třeba k zachytávání signálů z prostředí. *Více detailů o stavbě cytoskeletu, jeho funkcích, asociovaných proteinech a molekulárních motorech naleznete v přípravném textu BiO 2005 – Pohyb.*

Nedílnou součástí buněk podílející se na jejich tvarování je samozřejmě **cytoplasmatická membrána**, která tvoří vnější povrch buněk. Změny tvaru buňky jsou



obecně spojeny se změnami na membránách. Například k růstu je potřeba zvětšit plochu membrány. Pro tvorbu výrůstků a váčků, prodlužování organel či obecnou změnu tvaru se musí navíc v některých místech výrazně změnit zakřivení membrány. Jak je zakřivení membrány určováno? Uvědomme si, že membrána je vlastně fosfolipidovou dvouvrstvou s vmezeženými proteiny. Klíčové jsou fosfolipidy, jež mají jednak krátkou polární „hlavičku“ vystavenou cytoplasmě nebo mimobuněčnému prostoru, a jednak dlouhé nepolární „ocásky“ směřující dovnitř membrány. Protože molekuly rotují kolem své podélné osy, můžeme je v úvahách o jejich uspořádání nahradit jednoduchými geometrickými tělesy a na tomto principu vysvětlit, jak složení membrány ovlivňuje její zakřivení (**obr. 5.3**).

Jelikož buňka dokáže složení svých membrán regulovat, může v různých částech membrány její zakřivení měnit. Tyto děje mohou někdy probíhat velmi rychle, za což buňka vděčí určitým enzymům modifikujícím fosfolipidy (ty zpravidla chemicky upraví hlavičku, čímž změní její velikostní poměr vůči ocáskům). Na zakřívování membrán se dále podílejí proteiny, které pevně a specificky váží některé fosfolipidové hlavičky. Díky svému vlastnímu zakřivenému tvaru a pevné vazbě pak deformují membránu. Modifikované fosfolipidy tedy mohou kromě strukturální funkce zastávat při vzniku membránových útvarů i roli signální. Svým signálem přivolají na membránu proteiny, které promění (deformují) její tvar. Tvorba váčků,



**Obr. 5.3: Typy fosfolipidů.** Fosfolipidy, které mají hlavičku podobně širokou jako ocásky (označme je pro jednoduchost typ **A**) si lze představit jako válečky naskládané vedle sebe. Budou podporovat spíše rovinné uspořádání membrány. Na druhou stranu fosfolipidy s malou hlavičkou (typ **B**) utvoří výduť připomínající tvarem například oko mouchy. Naopak fosfolipidy s velkou hlavičkou (typ **C**) si lze představit jako kužely. Pokud je skládáme vedle sebe tak, aby se dotýkaly, vznikne jakýsi důlek. Uvažujeme-li o dějích na opravdové membráně, musíme si dále uvědomit, že se jedná o dvouvrstvu s vnější a vnitřní polovinou. Fosfolipidy typu B ve vnější vrstvě spolu s fosfolipidy typu C ve vnitřní vrstvě podpoří konkávní zakřivení membrány. Opačné uspořádání vede k zakřivení konvexnímu. *Převzato z Escribá a kol. 1997.*

ve nichž buňka přepravuje materiál mezi svými organelami, vyžaduje výrazné konvexní zakřivení téměř rovné membrány. V buňce se vyskytují i ploché cisterny, které jsou takto zakřivené pouze na svých okrajích. Většina jejich povrchu je rovná, a tak modifikace nevyžaduje. Cisterny slouží ke zvětšení vnitrobuněčných povrchů – například za účelem zachytávání světla (grana chloroplastů, disky uvnitř tyčinek a čípků v oku) nebo k přípravě a zrání lipidů a proteinů cytoplasmatické membrány (endoplasmatické retikulum, Golgiho aparát). Zakřivení membrány je také důležité během buněčného dělení.

Pro formování a udržování tvaru buňky není důležité jen to, co je uvnitř, ale i to, co je vně buňky. Měli bychom tedy zmínit, jak se na vzniku a zachování tvaru buňky podílí **mezbuněčná hmota**, jejíž složení se liší podle typu tkáně (jedná se o různé proteiny a glykoproteiny, případně i polysacharidy). Může poskytovat podklad pro připojení buněk, ale sloužit také například při signalizaci (vedle rozpustných molekul mohou totiž představovat signály pro buňky i makromolekuly mezbuněčné hmoty), nebo vytvářet cestu či naopak bariéru pro migrující buňky. Mezbuněčná hmota samozřejmě výrazně ovlivňuje celkové mechanické vlastnosti tkáně. V této kapitole budeme mluvit o vlivu mezbuněčné hmoty na tvar a vlastnosti buněk. *Zájemci o podrobnější informace týkající se složení mezbuněčné hmoty živočichů a buněčné stěny rostlin se mohou podívat na příslušné kapitoly přípravného textu Bio 2009 – Mnohobuněčnost.*

Živočišné buňky, na rozdíl od rostlinných, mají schopnost se v rámci těla pohybovat. Buněčné pohyby jsou důležité zejména během embryonálního vývoje, kdy se velmi snadno z buněk výstelky (epitelu) tvoří buňky připomínající měňavku a obráceně. Aby mohlo dojít k takové proměně, je nutné zrušit původní a/nebo vytvořit nové spoje s mezbuněčnou hmotou a/nebo dalšími buňkami. Pro typickou živočišnou buňku nacházející se v tkáni je důležité, jak pevně je připojena k podkladu a k sousedním buňkám. Endomembránový systém umožňuje buňce přesunout proteiny umožňující spojení s mezbuněčnou hmotou nebo s dalšími buňkami do různých úseků membrány podle potřeby. U dospělých organismů ale také najdeme mnoho buněk se schopností pohybu a přetváření mezbuněčné hmoty v jejich okolí. Naše těla jsou tedy vlastně neustále předělávána zevnitř. Zejména kosti a jiná pojiiva mohou být přeměňovány podle dlouhodobé zátěže, aby sloužily co nejlépe. Tyto přestavby jsou závislé na pohyblivosti buněk, které umí pojivově tkáň odbourávat a tvořit. I ty buňky, které většinu času setrvávají na místě, mohou za jistých okolností získat schopnost přesunu a pohybu. Smutným příkladem tohoto jevu je cestování rakovinných buněk po těle při tvorbě metastáz. Při takovém pohybu se uplatňují některé struktury vyztužené aktinovým cytoskeletem (**rámeček 5.A a obr. 5.4**).

## 5.1 Živočišná buňka

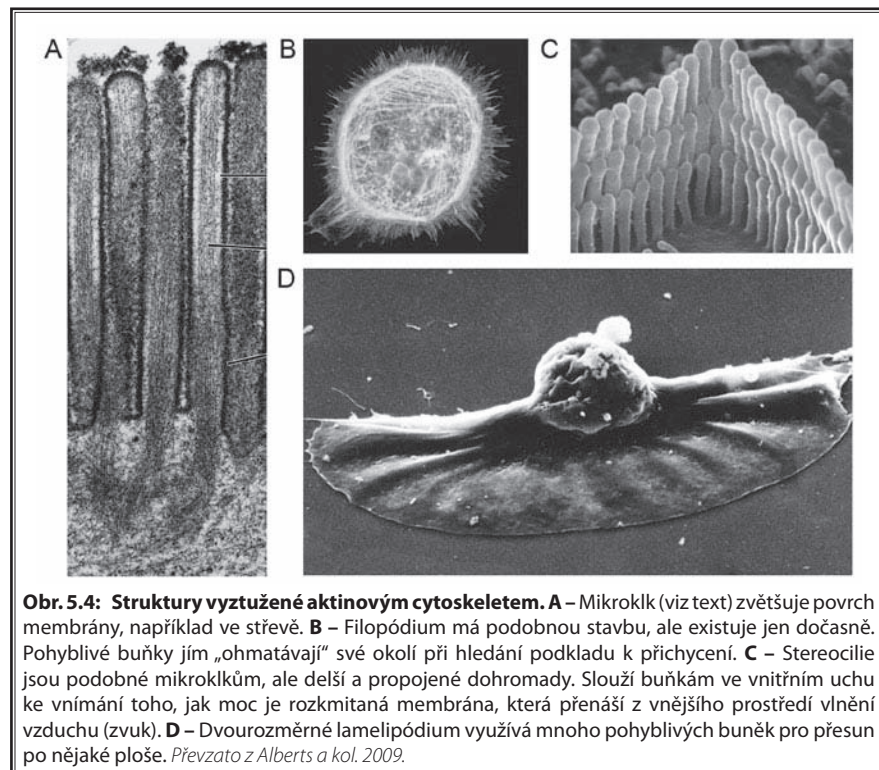
Nyní si představíme několik typů živočišných buněk, které se liší svým tvarem. Ukážeme si, jak je tvar formován pomocí buněčných komponent a jak souvisí s funkcí dané buňky. Nejprve poznáme základní tvary buněk epitelu (výstelková tkáň). Pak

se seznámíme s putujícími buňkami, které jsou důležité pro přestavbu pojivových tkání a mají důležitou funkci ve vyvíjejícím se zárodku. Dále se zaměříme na nervové buňky, které jsou skutečnou zvláštností. Mohou být přes metr dlouhé a vychází z nich i tisíce výběžků, které si během svého vzniku musejí najít správnou cestu. Představíme si také několik zvláštních buněk, které nervovým buňkám pomáhají.

Základní tvar, k němuž buňka bez oporných struktur tíhne, je koule. Přesto jsou kulaté jen málokteré živočišné buňky – například některé druhy bílých krvinek během svého pobytu v krevním řečišti. Drtivá většina buněčných typů má jiný tvar, protože je důležitý z hlediska funkce buněk a uspořádání tkání.

Jedním ze základních tkáňových typů jsou epitely pokrývající povrchy orgánů a vystylající jejich dutiny. Podle tvaru buněk rozlišujeme epitel dlaždicový, kubický (kostkový) a válcovitý. Pro všechny epitely je však klíčové, aby buňky do sebe pěkně zapadaly a vytvářely souvislou vrstvu bez mezer. **Epiteliální buňky** jsou při udržování svého tvaru silně závislé na svých sousedech a podkladu.

Vzhled epitheliální buňky odráží poměr mechanických spojů se sousedními buňkami a bazální membránou (mezibuněčnou hmotou, na které buňky rostou). Pokud má buňka na svém povrchu více proteinů pro vazbu k bazální membráně než k sousedům, bude k podkladu připojena velkou plochou. Získá tak dlaždicový tvar.



**Obr. 5.4: Struktury vyztužené aktinovým cytoskeletem. A** – Mikrokllk (viz text) zvětšuje povrch membrány, například ve střevě. **B** – Filopodium má podobnou stavbu, ale existuje jen dočasně. Pohyblivé buňky jím „ohmatávají“ své okolí při hledání podkladu k přichycení. **C** – Stereocilie jsou podobné mikrokllkům, ale delší a propojené dohromady. Slouží buňkám ve vnitřním uchu ke vnímání toho, jak moc je rozkmitaná membrána, která přenáší z vnějšího prostředí vlnění vzduchu (zvuk). **D** – Dvourozměrné lamelipodium využívá mnoho pohyblivých buněk pro přesun po nějaké ploše. *Převzato z Alberts a kol. 2009.*

Naopak, pokud budou převládat kontakty se sousedními buňkami, vznikne válcovitý epitel (strana buňky se silnější vazbou k sousedícímu povrchu bude nabývat větších rozměrů). Při rovnováze vazeb k sousedním buňkám a bazální membráně zaujme epitel tvar kubický (tvar kostky).

Funkcí dlaždicového epitelu je zejména tvorba tenkých bariér mezi tkáněmi, přes které mohou propouštěné látky snadno a rychle procházet na druhou stranu. Zároveň ale musí být procházející látky dobře vybírány – zdaleka ne všechno smí

**5.A Mikrokllk jako příklad subcelulární struktury.** Mikrokllk je výběžek cytoplasmatické membrány, v živočišné říši rozšířený coby součást povrchu mnoha typů buněk. Navíc triky pro tvorbu mikrokllku, které si zde popíšeme, používají buňky i při tvorbě jiných struktur. Některé typy panožek vyběhávajících z povrchu jsou například od mikrokllku na první pohled nerozeznatelné a liší se zejména tím, že mnohem rychleji vznikají a zanikají (**obr. 5.4**). Mikrokllk vyžaduje pro svůj vznik jak vytvoření výztuhy z cytoskeletu, tak vhodné zakřivení membrány.

Na vzniku a udržování mikrokllku se podílí několik typů aktin-vazebných proteinů. První z nich jsou aktivovány („zapnuty“) tam, kde má mikrokllk vzniknout, a spustí tvorbu aktinových vláken. Proteiny druhého typu propojují vlákna do svazků – mají totiž dvě hlavičky, z nichž každá dovede vázat aktinové vlákno. Jejich přičiněním tedy vznikne rostoucí aktinový svazek. Proteiny propojující vlákna také zajistí, aby byla všechna vlákna v mikrokllku orientována stejným směrem. Prodlužující se vlákna vyvíjejí tlak na membránu, takže na ní vznikají výstupky – budoucí mikrokllky. Vlákna jsou pak propojena speciálními proteiny s membránou, která je obklopuje. Tyto proteiny mají rovněž dvě hlavičky – jedna z nich váže aktinové vlákno (podobně jako v případě proteinů propojujících vlákna do svazků), druhá váže membránu. Na závěr růstu vláken přichází na scénu proteiny tvořící na konci vlákna čepičku. Ta jednak chrání vlákno před rozpadem (běžná aktinová vlákna existují pouze krátce a buňka je na potřebných místech musí neustále znovu vytvářet) a dále zastavují jeho růst. Zároveň s růstem svazku směrem do membrány je potřeba jí zakřivit. Na rostoucím konci a budoucí špičce mikrokllku se tvoří konvexní zakřivení, na bázi kllku vzniká zakřivení konkávní.

Základní funkcí mikrokllku je zvětšovat buněčný povrch, jako je tomu například u epitelů ve střevě a v ledvinách. Tyto tkáně potřebují rychle a ve velkém množství aktivně přenášet molekuly do buněk – potřebují tedy velkou plochu membrány, která obsahuje hodně přenašečů. Mikrokllky se také vyskytují na fotoreceptorech (buňkách zachytávajících světelný signál) mnohých bezobratlých. I za zachycení světelného signálu je totiž odpovědný protein umístěný v membráně (v tomto případě se jedná o tzv. opsin). Jen zásluhou mikrokllků je pak k dispozici dostatečná plocha membrány pro navázání tohoto proteinu a zachycení světla tak může být dostatečně efektivní.

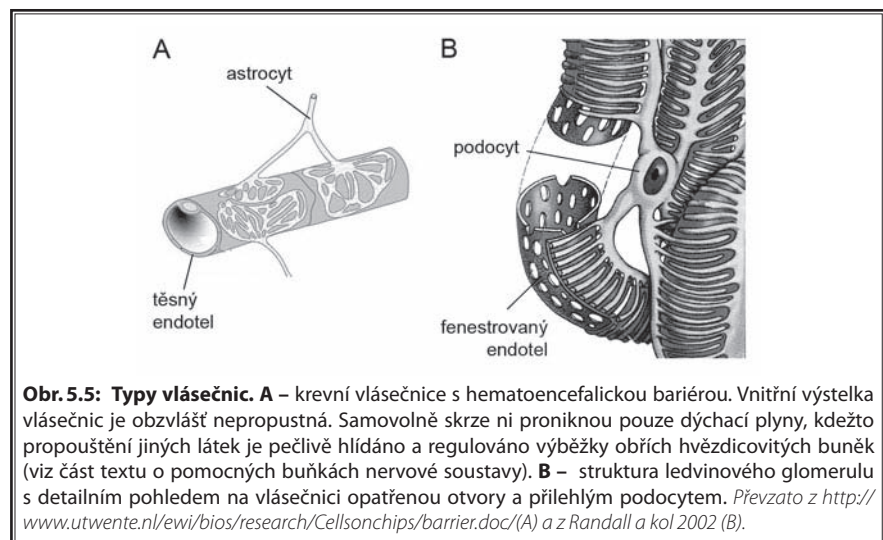
Rovněž vajíčka savců jsou před oplozením pokryta mikrokllky. Ty se podílejí na vazbě spermie a na jejím obalení (poté spermie s vajíčkem splyne). Další možnou funkcí mikrokllků je filtrace, jako je tomu u trubének (Choanoflagellata), jednobuněčných příbuzných živočichů. Kmitáním bičků vytvářejí podtlak, díky čemuž okolní voda plyne směrem k bázi bičků a následně odtéká pryč kolem buňky trubénky. Protože je buňka vybavena kruhem mikrokllků umístěných kolem bičků, větší částice z protékající vody (například bakterie) se zde zachytí.

epitelem prostupovat. Jednotlivé typy epitelu se svou propustností liší – udává ji struktura buněk a jejich mezibuněčné hmoty. Třeba epitel podílejší se na tvorbě hematoencefalické bariéry, která má za úkol zabránit míšení krve a mozkomíšního moku, je obzvláště nepropustný (**obr. 5.5**). Má velmi pevné mezibuněčné spoje, ale molekuly plynů jsou samozřejmě dost malé na to, aby prošly i přes tuto překážku.

Naopak poměrně dobře propustný je epitel v glomerulu (cévní klubičko v ledvinách, kde dochází k filtrování krve a tvorbě primární moči) a přilehlém Bowmanově váčku (**obr. 5.5**). Buňky glomerulu jsou proděravěné drobnými otvory, takže menší molekuly z krve se mohou dostat až k bazální membráně. Z druhé strany přiléhají k této membráně speciální buňky Bowmanova pouzdra (tzv. podocyty), zaklesnuté do sebe vzájemně svými výběžky. Systém děravého epitelu, bazální membrány a podocytů tak funguje jako síto, které z krve do primární moči propouští nízkomolekulární látky, ale například krevní bílkoviny a krvinky nepropouští.

Vůbec nejpropustnější epitel pak vystýlá vlásenice v játrech, slezině a kostní dřeni. V těchto orgánech je lokálně otevřený krevní oběh. Otvory se zde vyskytují jak u buněk, tak u mezibuněčné hmoty (v bazální membráně) pod nimi, proto se mohou dostat ven z kapiláry i proteiny a červené krvinky. Kromě krevních vlásečnic se tenké dlaždicové buňky nacházejí například v plicních sklípcích – rovněž kvůli snadné propustnosti, tentokrát pro plyny.

Kubický a válcovitý epitel se vyskytují tam, kde je důležité, aby měly buňky dostatečný vnitřní objem. To je potřeba například pro syntézu hormonů v endokrinních žlázách (žlázách s vnitřní sekrecí vylučujících hormony) nebo krevních proteinů v játrech. Mohlo by se zdát divné, že epitel přenášející živiny ze střeva do krve či epitel recyklující látky z primární moči nejsou dlaždicové. Zde je potřeba si uvědomit,

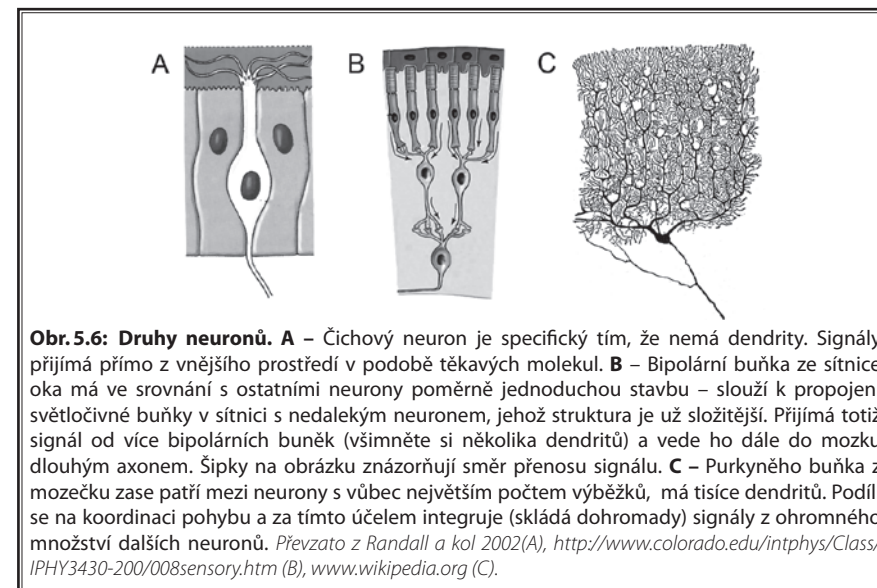


**Obr. 5.5: Typy vlásečnic.** **A** – krevní vlásečnice s hematoencefalickou bariérou. Vnitřní výstelka vlásečnic je obzvláště nepropustná. Samovolně skrze ni proniknou pouze dýchací plyny, kdežto propouštění jiných látek je pečlivě hlídáno a regulováno výběžky obřích hvězdicovitých buněk (viz část textu o pomocných buňkách nervové soustavy). **B** – struktura ledvinového glomerulu s detailním pohledem na vlásečnici opatřenou otvory a přilehlým podocytům. Převzato z <http://www.utwente.nl/ewi/bios/research/Cellsonchips/barrier.doc> (A) a z Randall a kol 2002 (B).

že se nejedná o jednoduché bariéry, ale o buňky přes něž probíhá aktivní transport. Ten vyžaduje neustálý přísun energie, který zabezpečuje velké množství mitochondrií v cytoplasmě buněk, a právě do dlaždicového epitelu by se tolik mitochondrií nevešlo. Pro úplnost připomeňme, že střevní i ledvinový epitel specializovaný na aktivní transport mají na povrchu mnoho mikrokloků, které slouží ke zvětšení plochy, a tedy k urychlení transportu.

Pěkným příkladem živočišné buňky s komplexním tvarem a složitým vznikem je **neuron (obr. 5.6)**. Budoucí neurony svou životní existenci začínají jako nediferencované buňky zárodečného epitelu, přičemž v příslušném vývojovém stádiu obdrží signály spouštějící jejich proměnu a buněčnou diferenciaci. Neurony si pak začnou hledat cílové místo. Takový mladý neuron projde výše zmíněnou změnou z epiteliální buňky na buňku pohyblivou. Tento proces zahrnuje změnu ve složení buněčných proteinů. Buňka přestane tvořit spoje s okolím a začne vytvářet proteiny regulující přestavbu aktinového cytoskeletu, molekulární motory a také enzymy, kterými bude rozkládat některé složky mezibuněčné hmoty (putující buňky si většinou musí prokázat cestu hustou sítí vláken).

Různé typy pohyblivých buněk mohou mít schopnost štípat některá vlákna a jiná zase ne. Tak jsou pro ně vlastně předurčené „cestičky“ ve tkáni, kterými se mohou vydat. K navigaci využívá budoucí neuron také signály od okolních buněk a mezibuněčné hmoty. V době, kdy se budoucí neuron přesouvá, má už zárodek mnoho buněk, které se v každé části budoucího těla alespoň částečně liší kombinací povrchových molekul od ostatních buněk (každá část embrya má tedy něco jako adresu, viz **kap. 7.2**). Tkáně poskytují putující buňce rozpustné i povrchové



**Obr. 5.6: Druhy neuronů.** **A** – Čichový neuron je specifický tím, že nemá dendrity. Signály přijímá přímo z vnějšího prostředí v podobě těkavých molekul. **B** – Bipolární buňka ze sítnice oka má ve srovnání s ostatními neurony poměrně jednoduchou stavbu – slouží k propojení světločivné buňky v sítnici s nedalekým neuronem, jehož struktura je už složitější. Přijímá totiž signál od více bipolárních buněk (všimněte si několika dendritů) a vede ho dále do mozku dlouhým axonem. Šipky na obrázku znázorňují směr přenosu signálu. **C** – Purkinjeho buňka z mozečku zase patří mezi neurony s vůbec největším počtem výběžků, má tisíce dendritů. Podílí se na koordinaci pohybu a za tímto účelem integruje (skládá dohromady) signály z ohromného množství dalších neuronů. Převzato z Randall a kol 2002(A), <http://www.colorado.edu/intphys/Class/IPHY3430-200/008sensory.htm> (B), [www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org) (C).



signální molekuly přitažlivého i odpudivého charakteru. Ty vlastně buňce říkají: „Pojď sem!“ Nebo naopak: „Jdi pryč! Sem ne! Otoč se a běž jinam!“ Po ukončení své poutě se neuron „uhnízdí“ a začne tvořit výběžky.

Dospělý neuron má na povrchu nespočet výběžků – mnoho dendritů a jeden dlouhý axon (neurit). **Axon** slouží neuronům k vysílání signálu k dalším buňkám a je mnohonásobně delší než buněčné tělo (u některých neuronů jeho délka dokonce přesahuje jeden metr). Směr jeho růstu navíc musí být pečlivě kontrolován, aby skončil u správných cílových buněk. Na prodlužujícím se konci axonu se nalézá struktura zvaná **růstový kužel**. Ta přijímá signály od okolních tkání podobným způsobem, jako to předtím dělala celá buňka. Její pohyb také připomíná běžný měňavkovitý pohyb založený na přestavbě aktinových vláken, připojování se k mezibuněčné hmotě vepředu a přitahování se pomocí molekulárních motorů. Zásadní rozdíl je v tom, že růstový kužel zůstává spojen s tělem neuronu pomocí rostoucího axonu. S trochou nadsázky ho lze přirovnat k měňavce na provázku.

Axon je vyztužen rovnoběžně orientovanými mikrotubuly, které jsou vzájemně propojené vazebnými proteiny. Podobně jako proteiny tvořící aktinové svazky v mikrokroku (**rámeček 5.A**) mají dvě hlavičky, které se spojují s vlákny. Mezi hlavičkami bývá různě dlouhá spojovací část. Délka těchto proteinů určuje maximální vzdálenost dvou sousedících mikrotubulů a tím nepřímo tloušťku axonu.

Tlustší axony mají vyšší elektrickou vodivost, podobně jako tlustší dráty vedou lépe elektrický proud. Obří axony hlavonožců a velkých mořských korýšů jsou tak tlusté, že je lze bez problémů vidět pouhým okem. Přenášejí signál velmi rychle a uplatňují se například při unikové reakci.

Růst axonu spotřebuje velké množství stavebních materiálů včetně proteinů. Aby buňky ušetřily energii, kterou by musely vynaložit na přesun stavebního materiálu na velkou vzdálenost až z buněčného těla, vyvinuly mechanismus umožňující

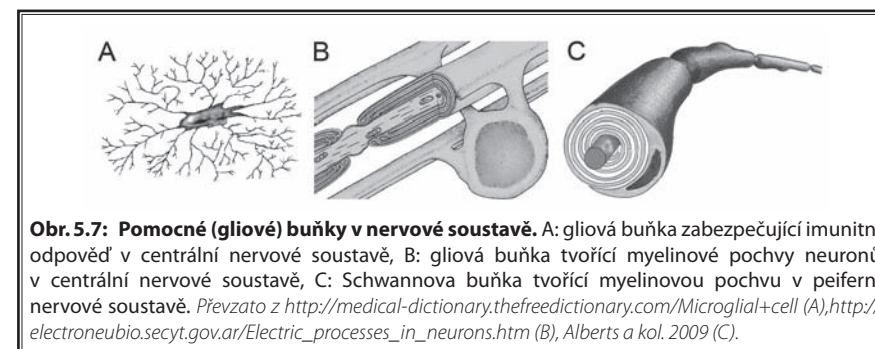


syntézu proteinů přímo v místě prodlužování axonu. Toto vylepšení spočívá v přesunu ribosomů a molekul mRNA na konec rostoucího výběžku. Translace (proces tvorby proteinu na základě informace kódované v mRNA) pak může probíhat daleko od buněčného jádra. Podobný trik využívá klíčící pylová láčka rostlin (viz **kap. 5.2**). V koncové části se růstový kužel rozvětňuje, aby se mohl vznikající axon připojit ke všem svým cílům, kterých mohou být až tisíce. Dále se neuron potřebuje spojit s buňkami, od kterých sám podněty přijímá (bývají to jiné neurony a smyslové buňky), tedy vyslat směrem k nim výběžky zvané **dendrity**. Ty mají jinou stavbu než axon, ale někdy se jejich vzdálený konec také pohybuje pomocí malého rústového kuželu.

Ač jsou mechanismus migrace budoucího neuronu a putování rústových kuželů axonu/dendritů podobné, konkrétní signály, které je přitahují či naopak odpuzují, se samozřejmě liší a liší se i mezi jednotlivými typy neuronů. Tak je zaručeno, že si každá nervová buňka najde svoje správné partnery – buňky, od kterých signály přijímá, i ty, kterým je předává. Vznik mnoha synapsí (spojů) samozřejmě není jen výsledkem vývoje podle genetického programu, ale i souhry s informacemi přijímanými z prostředí.

K úpravám nervové sítě ovšem nedochází jen během zárodečného vývoje, ale vlastně po celý život. Například během procesu učení se vytvářejí nové spoje. Některé typy neuronů vznikají dokonce znovu a znovu během celého života. Tvoří se ze specializovaných **kmenových buněk**. Nově se tvoří například čichové neurony, jejichž rostoucí axony putují z nosní sliznice přes otvory v lebce až do čichových center v předním mozku. Jejich tvorba probíhá každý den u každého z Vás! Také bohatě větvené neurony v hippocampu (část mozku zodpovědná za tvorbu dlouhodobé paměti) vznikají po celý život.

Kromě neuronů jsou pro fungování nervové soustavy důležité i pomocné buňky, jimž se obecně říká **gliové buňky**. Existuje několik základních typů gliových buněk (**obr. 5.7**). Nejmenší z nich se podílejí na obraně nervové tkáně proti patogenům. Mozek totiž potřebuje speciální druh imunitního systému. Je náchylný vůči poškozením, a proto musí imunitní odpověď proběhnout mnohem dříve a rychleji než jinde. Součástí boje proti patogenům navíc nesmí být vznik zánětu. Pomocí zánětu



**Obr. 5.7: Pomocné (gliové) buňky v nervové soustavě.** A: gliová buňka zabezpečující imunitní odpověď v centrální nervové soustavě, B: gliová buňka tvořící myelinové pochvy neuronů v centrální nervové soustavě, C: Schwannova buňka tvořící myelinovou pochvu v periferní nervové soustavě. Převzato z <http://medical-dictionary.thefreedictionary.com/Microglial+cell> (A), [http://electroneurobiol.secyt.gov.ar/Electric\\_processes\\_in\\_neurons.htm](http://electroneurobiol.secyt.gov.ar/Electric_processes_in_neurons.htm) (B), Alberts a kol. 2009 (C).

**imunitní buňky** běžně ničí patogeny ve většině tkání, ale mozek by byl zánětem poškozen. Buňky chránící mozek mají v klidovém stavu hvězdicovitý tvar. Jejich dlouhé výběžky jsou pohyblivé a „pátrají“ v okolí buňky po chemických stopách cizorodých buněk. Pokud je zachytí, buňky stáhnou výběžky a změní se do podoby měňavky schopné nepřátele pohlcovat (vypadají podobně jako jiné imunitní buňky pohlcující patogeny). Někdy se tyto „améby“ po aktivaci namnoží.

Další typ pomocných buněk je také hvězdicovitý, ale mnohem větší. Stará se o výživu neuronů a udržování stabilního prostředí v jejich okolí. Svými výběžky zasahuje do prostoru mezi neurony a také k epitelu vlásečnic, se kterým vyměňují látky. Jak jsme si již dříve řekli, buňky vlásečnic v mozku tvoří velmi pevnou, nepropustnou bariéru (**obr. 5.5**). Do mozkomíšního moku tak projdou jen ty látky, které buňky vlásečnic a dále hvězdicovité buňky aktivně přijmou. **Hvězdicovité buňky** pečlivě sledují složení vnitřního prostředí centrální nervové soustavy, vyrovnávají obsah živin a odstraňují odpadní látky.

Další pomocné buňky jsou **důležité během vývoje** nervové soustavy, když budoucí nervové buňky putují na svá místa (viz výše). Tyto pomocné buňky tvoří jediný, velmi dlouhý výběžek, který slouží jako dálnice. Usměrnjuje pohyb zárodečných buněk na cílové místo.

Nervové buňky obratlovců jsou obalené **myelinovou pochvou**. Skládá se převážně z tuků a funguje jako elektrická izolace, podobně jako plastová bužírka kolem vodivých drátů. Izolované vlákno vede vzruch rychleji a s menšími energetickými náklady. V periferních tkáních tvoří tuto pochvu **Schwannovy buňky**. Vypadají jako váleček, který axon neuronu obalí a pak se kolem něj mnohokrát obtočí. Vlákno bude tedy od okolí izolováno mnoha vrstvami. Každá Schwannova buňka obaluje pouze část jednoho axonu. Díky tomu může nervová buňka periferního systému obnovit spojení s cílovými buňkami, i pokud je její axon zničen během poranění. Nově vznikající axon jednoduše sleduje „kanálek“ mezi Schwannovými buňkami spojenými za sebou. V centrální nervové soustavě probíhá obalování nervových vláken jinak. Protože je zde příliš mnoho axonů, jedna pomocná buňka vytváří obal pro více axonů. Činí tak pomocí výběžků, které vysílá k neuronům. Konce výběžku se obalují kolem axonu. Takové uspořádání je úsporné z hlediska potřebného počtu pomocných buněk. Nedovoluje ale snadnou regeneraci axonu, jaká může probíhat v periferní nervové soustavě.

## 5.2 Rostlinné buňky – buňky s buněčnou stěnou

Nyní se budeme zabývat principy formování rostlinných buněk. Základním rozdílem oproti živočišné buňce je přítomnost buněčné stěny tvořené hustou soustavou vláken, která propouští menší molekuly, ale nemá velké otvory. Tyto principy proto můžeme zobecnit nejen na buňky rostlin, ale i hub, chaluh atd. Buňka nemůže z buněčné stěny „vytéct“, ani když je pod tlakem. Popsané mechanismy se ale netýkají buněk eukaryot s buněčnou schránkou sice pevnou, ale nesouvislou, jako jsou například rozsivky a obrněnky.

Protože je buněčná stěna pevná a udržuje stálý tvar, jsou změny tvaru buněk doprovázeny buď přestavbou buněčné stěny, nebo proběhnou v době, kdy je buněčná stěna ještě tenká a sama se dotváří. Přítomnost buněčné stěny umožňuje rostlinné buňce zvýšit vnitrobuněčný tlak, aniž by hrozilo prasknutí membrány. U buněk ohraničených pouze membránou je příspěvek vnitrobuněčného tlaku zanedbatelný, protože kdyby vzrostl, buňka by praskla. Rostlinné buňky oproti tomu pomocí osmózy nabírají velké množství vody a tím výrazně zvětšují svůj objem. Buněčná stěna zabrání nadměrnému nafouknutí (podobně nelze dost dobře „přefouknout“ balóněk zabalený v drátěné kleci).

Buněčná stěna tedy určuje tvar rostlinných buněk, který je tak prakticky nezávislý na okolních buňkách. V případě rostlin je tedy oprávněná představa buněk fungujících jako k sobě přilepené cihličky. Neustálá vnitřní přestavba takových buněk je stejná jako u buněk živočišných, ale buněčné stěny neumožňují rostlinným buňkám měnit svou vzájemnou polohu a pohybovat se v rámci organismu.

Rostlinná buňka má na počátku své existence poté, co se zrodila v **meristému** (viz **kap. 4.2**), přibližně kubický tvar, ze kterého při své diferenciaci vychází. Na základě mezibuněčné komunikace se svými sousedy získává „představu“ o své poloze v rámci těla. Navíc může posílat váčky s novým materiálem pro růst pouze do některých částí membrány (a tedy i přilehlé buněčné stěny).

Během zrání musí buňka mnohokrát **zvětšit svůj objem**. Aby toho dosáhla, naplní svou vakuolu ionty, které pak do vakuoly přitáhnou mnoho vody. Nafukující se buňka bude růst do směrů, do kterých to buněčná stěna dovolí. Klíčem k regulaci tvarování buňky je tedy regulace tvorby buněčné stěny. Hlavní složkou primární buněčné stěny rostlin jsou **celulózová vlákna (mikrofibrily)**. Ta jsou tvořena enzymatickým komplexem, který je ukotvený v cytoplasmatické membráně. Komplex nabírá z cytoplasmy stavební materiál (aktivované molekuly glukózy), který pak spojuje do vlákna, a toto vypouští do mimobuněčného prostoru. Takovéto komplexy se mohou v rámci membrány pohybovat a určovat tak, v jakých směrech budou orientována nově vznikající vlákna celulózy. Pokud by se o ně buňka dále nestarala, putovaly by křížem krážem do všech stran a vzniklá vlákna buněčné stěny by byla náhodně rozprostřena všemi směry. Buňka by se pak nafoukla pouze málo. Při pokusu o expanzi jakýmkoliv směrem by narazila na odpor, jelikož celulózová vlákna vzdorují pokusům o roztazení. Tato nevýrazná expanze by byla izotropní – tedy stejná ve všech směrech.

Rostlinné buňky se však protahují většinou v jednom daném směru, protože vlákna celulózy v jejich stěně jsou orientována pečlivě vedle sebe. Rostlinná buňka má totiž těsně pod membránou systém mikrotubulů, jejichž orientaci dokáže podle potřeby měnit. Zpravidla jsou tato vlákna rovnoběžně orientována jedním směrem s malými mezerami mezi sebou. Komplexy tvořící celulózu se pak usměrněně pohybují po těchto rovnoběžných mikrotubulech. Vzniklá vlákna kopírují jejich dráhu a tvoří prstence kolem buňky. Při expanzi díky nabírání vody se pak buňka výrazně prodlouží ve směru kolmém na mikrofibrily (taková expanze vyžaduje pouze

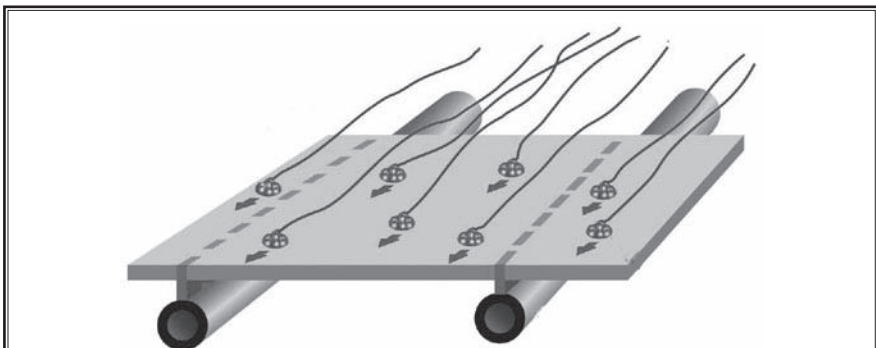
oddálení prstenců od sebe, nikoliv jejich roztažení). Regulace rozmístění mikrotubulů během expanze tudíž určuje tvar buňky po expanzi (obr. 5.8).

Můžeme říci, že základní tvar buňky, tedy poměr jednotlivých stran, je dán orientací celulózoých vláken během expanze, zatímco absolutní velikost buňky souvisí s hustotou těchto vláken (čím řidší je síť vláken vzdorujících expanzi, tím více se buňce podaří narůst). Po určité době buněčného růstu se stěna zahustí a mikrofibrily propojí. Diferencované buňky už dále nerostou a nemění tvar.

Konečný tvar buněk většiny základních pletiv kořene a stonku je protáhlý ve směru růstové osy orgánu. Koneckonců právě růst jednotlivých buněk způsobuje prodlužování celku. Pro kořen i stonek je rozhodující růst do délky, v prvním případě kvůli lepšímu přístupu k vodě a živinám, ve druhém kvůli souboji s ostatními rostlinami o světlo. Zvětšování těchto orgánů do šířky je naproti tomu nutné jen do omezené míry, aby se zajistila potřebná mechanická opora. Proto se rostlině vyplatí mít buňky protáhlé ve směru primárního růstu.

Protáhlý tvar mají i **buňky palisádového parenchymu** v listech. Jsou prodloužené ve směru dopadajícího světla, aby došlo k jeho maximálnímu využití. Jejich délka není druhově konstantní, nýbrž je regulována podle intenzity dopadajícího světla, což se projevuje na tloušťce listů. Listy zachytávající hodně světla mohou mít více vrstev palisádového parenchymu. Stinné listy jsou tenčí než slunné, protože dostatek světla neproniká daleko pod jejich povrch (obr. 5.9).

**Epidermální buňky** listů jsou naopak protáhlé podél osy přicházejícího světla krátké, aby co nejméně bránily jeho průchodu pokožkou (epidermis). Jejich růst probíhá převážně podél povrchu listu. Před diferenciací připomínají dlaždice, během ní se ale vytvoří podél jejich okrajů mnoho laloků, kterými se buňky do sebe zaklesnou. Zvětšením styčné plochy buněk vzroste i pevnost jejich kontaktů, což zvyšuje schopnost pokožky odolávat narušení. Během expanze a diferenciacie epidermálních buněk

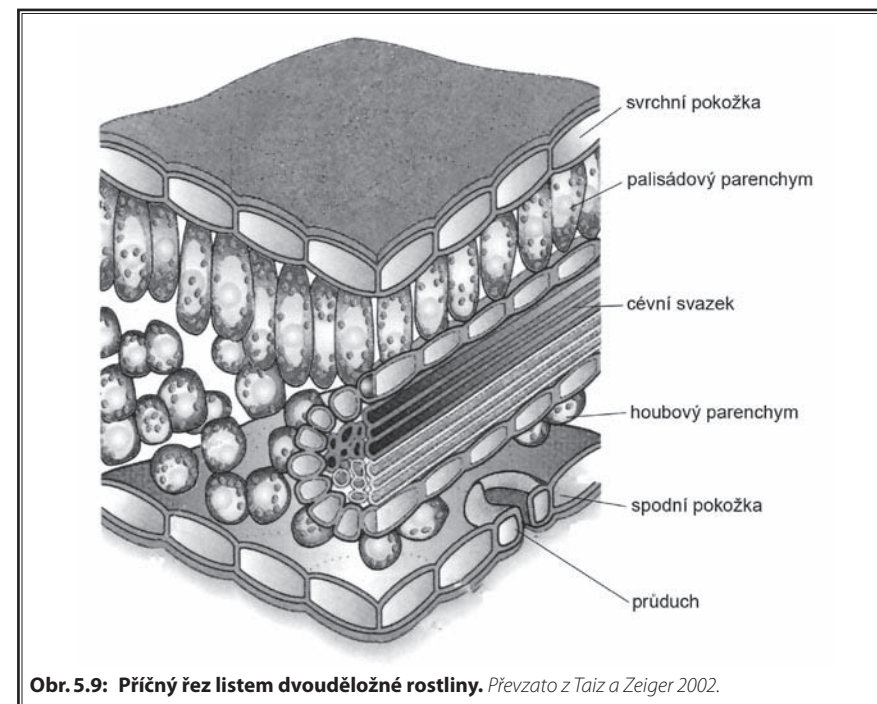


**Obr. 5.8: Komplexy tvořící celulózoá vlákna se pohybují v membráně a vypouštějí celulózu do mimobuněčného prostoru.** Z vnitřní strany jsou k membráně připojeny mikrotubuly. Komplexy skrze ně neprojdou a posouvají se pouze v mezerách mezi nimi. Proto uspořádání mikrotubulů určuje uspořádání vzniklých vláken, které následně určuje směr, do kterého se bude buňka prodlužovat po nabrání vody. Převzato z *Alberts a kol. 2009*.

se v místech budoucích výběžků soustřeďuje tvorba aktinových vláken tlačících na membránu a přinášejících váčky se stavebním materiálem. Buněčná stěna je zde tenčí – buňka se zde tedy bude dál zvětšovat a vytvoří lalok. Naopak v místech, kde sousední buňka neporooste a bude zde mít zářez pro lalok sousední buňky, se soustředí mikrotubuly a je zde pevnější buněčná stěna. Buňka zde tedy neporooste – naopak, zůstane zde zářez, do kterého poroste lalok sousední buňky.

Počáteční rozhodnutí, kde vyroste lalok a kde ne, je nejspíš náhodné. Po něm ale začnou probíhat signalizační procesy, které zajistí střídání laloků se zářezy. Každá z těchto struktur vysílá uvnitř buňky signál krátkého dosahu, který v bezprostřední blízkosti zabrání vzniku stejné struktury (čímž zde vlastně zajistí vznik doplňkové struktury). Signalizace probíhá také mezi sousedními buňkami, aby se zajistilo, že neporoostou například dva laloky proti sobě, ale buňky do sebe perfektně zapadnou.

**Naproti tomu buňky houbového parenchymu** rostou víceméně rovnoměrně do všech stran a podobně jako epidermální buňky tvoří laloky. Na rozdíl od epidermis je ale sousední buňky tvoří právě proti sobě. Místo dokonalé izolující vrstvy pak vznikne pletivo bohaté na mezibuněčný prostor umožňující difúzi plynů uvnitř listu. U některých rostlin vzniká podobně i **aerenchym** (provzdušňovací pletivo). V tom případě ovšem následuje ještě další fáze růstu. Špičky laloků se prodlouží podobným způsobem (i když méně výrazně), jakým vzniká kořenové vlášení či pylová



**Obr. 5.9: Příčný řez listem dvouděložné rostliny.** Převzato z *Taiz a Zeiger 2002*.

láčka (viz níže). Tím vznikne pletivo s ještě více rozestoupenými buňkami vhodné pro efektivnější rozvod vzduchu (je ale slabší a mechanicky méně odolné).

Při vzniku **cévy** (tracheje) je prodloužení v jednom směru obzvláště výrazné. Poté, co buňka získá tvar, komplexy tvořící celulózu položí základy sekundární buněčné stěny. V tomto případě jsou od sebe komplexy podél buňky hodně vzdáleny, takže vzniknou prstence zevnitř buněčné stěny, které budou od sebe také hodně vzdálené. Ty jsou během samotného sekundárního tlouštění zpevněny více než zbytek buněčné stěny. Diferencující se cévy také pomocí regulované vnitrobuněčné dopravy pošlou vácčky s rozkladnými enzymy na konce formující se trubičky. Enzymy zde buněčnou stěnu rozloží. V konečné fázi vývoje projdou buňky cév programovanou buněčnou smrtí – orgány, cytoplasma i membrány zaniknou, pouze buněčné stěny zůstanou zachovány. *Více o programované buněčné smrti se dočtete v přípravném textu BiO 2008 – Smrt jako součást života.*

Buněčné stěny jsou na koncích degradovány a kolem dokola naopak ztlustěny, zejména v místech pravidelně rozmístěných prstenců. Vzniknou tedy dlouhé vyztužené cévy tvořené na sebe napojenými buňkami. Prstence zpevňující trubice, kterými proudí tekutina, brání zhroucení trubic v důsledku **podtlaku**. Voda je totiž u rostlin „nasávána“ z půdy a v listech vlivem zahřátí od slunce odpařuje. Tím, že jsou molekuly vody vzájemně spojené, toto odpařování „táhne“ za sebou souvislou síť vodních molekul z půdy do kořene a nahoru. V cévách je tedy podtlak. Podobnou výztuhu ve formě prstenců nacházíme i u různých trubic pro nasávání vzduchu, jako jsou průdušky obratlovců, vzdušnice hmyzu a hadice vysavače.

Vedle tzv. **difúzního růstu** (probíhajícího víceméně na celém povrchu buňky), o kterém byla doposud řeč, existuje u rostlin i **vrcholový růst**. Buňka během něj posílá k místu, kde je potřeba udělat výrůstek, vácčky s různým obsahem. Nejprve pošle na místo vácčky s rozkladnými enzymy a „nahlodá“ již hotovou buněčnou stěnu. Poté zde soustředí aktinový cytoskelet, jehož vlákna pak rostou blízko povrchu na místě, kde bude buňka dále růst, a posouvají se spolu s rostoucím koncem. Aktinová mikrofilamenta růstem tlačí na membránu, čímž pomáhají prodlužování výčnělku. Přináší také další vácčky, které splývají s cytoplasmatickou membránou, čímž zvětšují její povrch pro účely růstu. Když výčnělek o něco poporoste, je vyztužen rovnoběžně uspořádanými mikrotubuly. Ty jsou od určité délky nezbytné pro udržení směru růstu. Vrcholový růst vykazují například klíčící **pylová láčka** a **kořenové vlásky**. Láčka prorůstá dlouhou cestu čnělkou až k semeníku. Kořenové vlásky zase zvětšují plochu buněk kořene pro účinnější příjem vody a minerálů.

## 6. STRUKTURA PROTEINŮ – TVARY NA MOLEKULÁRNÍ ÚROVNI

V této kapitole sestoupíme až na molekulární úroveň živých systémů. Seznámíme se se strukturou a funkcí proteinů – univerzálních nástrojů přírody. Jsou jedním ze základních typů makromolekul v buňce a na jejich příkladu lze ukázat, jak vzniká uspořádání obří molekuly a jak se od něj odvíjí její funkce. Navíc jsou už poměrně dobře prozkoumané. Kromě proteinů jsou velmi důležitými makromolekulami i polysacharidy a nukleové kyseliny. Zejména v případě ribonukleových kyselin je potřeba zmínit, že stejně jako proteiny vznikají spojováním podjednotek několika základních typů. Ty se propojí do řetězů a poté mohou zaujmout specifické uspořádání v prostoru a vykonávat s ním související funkci (tvoří například kostru ribosomu). Takové ribonukleové kyseliny jsou doposud málo probádané a v posledních letech bylo objeveno mnoho nových druhů, o kterých se toho moc neví.

Pro účely dalšího výkladu si tedy vystačíme s proteiny a útvary z proteinů. Budeme se zabývat formováním proteinu od jeho zrození – vzniku na ribosomu, až do stavu, ve kterém je schopen vykonávat svoji funkci. Krátce se zmíníme o zániku již nepotřebných nebo poškozených proteinů. Dále se budeme zabývat základními funkcemi proteinů a tím, jak pomáhá k jejich výkonu v konkrétních případech jejich struktura. Podrobněji prozkoumáme svět enzymů – chemických katalyzátorů života. Právě díky nim mohou uvnitř buňky neustále probíhat stovky chemických reakcí najednou a zároveň podléhat přísné kontrole, aby nedošlo ke zhroucení tak složitého systému, jakým buňka je.

Během výkladu o struktuře proteinů si budeme všimnout jejich **modulární** povahy. Různé kombinace menších dílků se vždy skládají do větších celků v různém pořadí. Kombinací částí vzniká mnoho různých celků, které lze použít a kombinovat coby díly pro tvorbu ještě větších částí. S každou takovou úrovní roste počet možných kombinací, které mohou nakonec vzniknout. I hotové proteiny se dále spojují do větších nadmolekulárních komplexů, které jsou pro vykonávání mnoha funkcí efektivnějšími nástroji než jednotlivé proteiny. Navíc umožňují vykonávání nových funkcí, na které by jednotlivé části nestačily. Proteiny si tedy můžeme představit jako speciální druh stavebnice. Základních kostek je velmi málo, ale z nich postaví mnoho struktur. Ty mohou být dále vzájemně spojovány v různých kombinacích. Ukážeme si, jakou to má výhodu pro funkci proteinů a jak tato vlastnost usnadňuje jejich evoluci.

### 6.1 Struktura proteinu

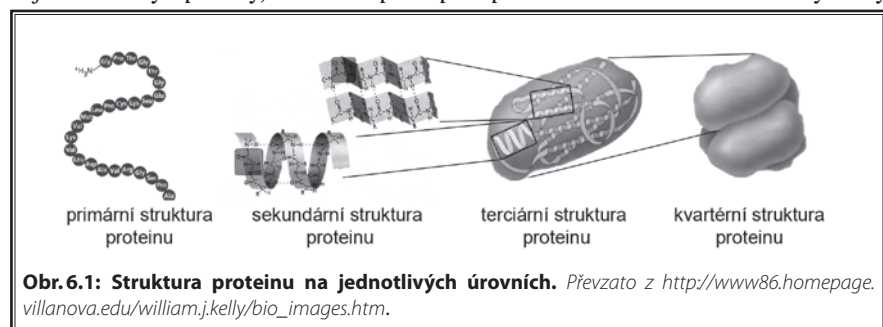
V této podkapitole budeme sledovat vznik a „zrání“ proteinu od jeho syntézy až po dosažení konečného tvaru. Konečnou strukturu proteinu můžeme charakterizovat na několika úrovních, které si v následujícím textu blíže popíšeme (**obr. 6.1**). Začneme na nejnižší úrovni, kde je protein představován řetězcem aminokyselin. Posloupnost aminokyselin v peptidovém řetězci je označována jako primární struktura proteinu. Protein v této vláknité podobě dále nepřetrvává a na další strukturní úrovni se na základě interakcí mezi blízkými aminokyselinami některé

části řetězce uspořádají do složitějších prostorových tvarů. Nejznámější lokální prostorová uspořádání aminokyselinového řetězce představují  $\alpha$ -helix a  $\beta$ -list. Na této úrovni hovoříme o sekundární struktuře proteinu. Na další úrovni můžeme sledovat vzájemné prostorové uspořádání jednotlivých sekundárních struktur, což vlastně představuje konečnou trojrozměrnou strukturu aminokyselinového řetězce, tj. terciární strukturu proteinu. Tato struktura může být funkční sama o sobě, případně se spojuje s dalšími terciárními strukturami, a vytváří tak strukturu kvartérní. Jak je ale zajištěno, že lineární makromolekula zaujme složitou trojrozměrnou strukturu? Proč je touto strukturou zcela konkrétní tvar a ne náhodné klubko? Tyto otázky Vám pomůžeme zodpovědět tím, že se podíváme detailně na jednotlivé strukturní úrovně proteinu.

**Primární struktura** je představována pořadím aminokyselin v řetězci, do něhož jsou spojovány na molekulárním komplexu zvaném ribosom. Aminokyseliny jsou malé organické molekuly se třemi funkčními skupinami. Dvě z nich (aminoskupina a karboxylová skupina) umožňují vzájemné propojení jednotlivých aminokyselin do řetězce takzvané peptidovou vazbou. Třetí skupina se mezi různými aminokyselinami liší a právě díky ní nabývají svých charakteristických vlastností. Jejich vlastnosti se pak promítají do rozdílných vlastností celých proteinů s odlišným aminokyselinovým složením, tj. s odlišnou primární strukturou. Těto třetí skupině, která je unikátní pro každou aminokyselinu, se říká postranní skupina (často také postranní řetězec, i když ne u všech aminokyselin to řetězec opravdu je). Když jsou aminokyseliny spojené do řetězce, postranní skupina z něj trčí ven do prostoru.

Všechny známé buňky používají k syntéze proteinů soubor dvaceti základních aminokyselin. Naším cílem není je zde všechny jmenovat, všimneme si však, jak se od sebe liší jejich postranní skupiny. Jedná se například o rozdílnou velikost, schopnost tvořit vazbu s molekulami vody (která určuje rozpustnost molekuly ve vodě, viz **rámček 6. A**) nebo schopnost působit jako kyselina či zásada (a tak získat za určitých podmínek záporný či kladný elektrický náboj).

Primární struktura proteinu je dána geneticky, tj. je určena genem, který tento protein kóduje. Podle mRNA, tedy opsané kopie genu, která může vycestovat z jádra do cytoplasmy, ribosom postupně přidává další a další aminokyseliny



**6.A Slabé chemické vazby a jejich funkce v proteinech.** Vedle kovalentních chemických vazeb, které jsou založené na sdílení elektronového páru mezi spojenými atomy, existuje několik typů slabých chemických vazeb. Jak z názvu vyplývá, tyto vazby jsou mnohem slabší než kovalentní vazba. Obvykle se však vyskytují ve velkém množství najednou, takže výsledný účinek je poměrně silný. Existuje několik typů slabých vazeb majících rozhodující význam pro skládání a fungování proteinů.

Elektrostatické interakce jsou založeny na fyzikálním principu vzájemného přitahování opačně nabitých těles a odpuzování stejně nabitých těles. Těmito „tělesy“ jsou ionizované postranní skupiny aminokyselin nesoucí elektrický náboj. Elektrostatické interakce jsou oslabovány molekulami vody, protože se vážou na nabitě ionty a soutěží tak o vazebného partnera opačně nabitě molekuly. Mnohem silnější jsou v bezvodém prostředí, jaké se vyskytuje například v jádru některých proteinů.

Vodíková vazba vzniká mezi atomem elektronegativního prvku a atomem vodíku, který je navázán na jiný atom elektronegativního prvku. Tento vodík je částečně kladně nabitý, jelikož vazebné elektrony jsou od něj dále, než kdyby se vázal s jiným atomem vodíku. Hovoříme-li o elektronegativních prvcích, jedná se v případě proteinů o kyslík a dusík, jejichž atomy se vyskytují v postranních skupinách některých aminokyselin i v základní kostře proteinu tvořené propojenými karboxylovými skupinami a aminoskupinami.

Takzvané hydrofobní („vodu odpuzující“) interakce se vyznačují snahou nepolárních skupin shlukovat se k sobě ve vodném prostředí. Nejedná se ani tak o skutečné přitahování nepolárních skupin, jako spíše o důsledek účinné vazby molekul vody mezi sebou. Tím, že každá molekula vody bude raději vázat jinou molekulu vody nebo polární skupinu organické molekuly, budou „nechtěné“ nepolární skupiny natlačeny k sobě.

O proteinech lze vlastně říct, že jejich struktura a funkce je na slabých chemických vazbách do značné míry závislá. Tyto vazby se uplatňují při vzájemných interakcích jednotlivých povrchů tvořených postranními řetězci aminokyselin. Pokud jsou součástí stejné makromolekuly, slouží vazba ke stabilizaci konečné struktury. Pocházejí-li z různých proteinů, mohou zprostředkovat jejich interakci, nebo spojovat jednotlivé podjednotky proteinového komplexu (a podílet se na vytvoření kvartérní struktury). Spojení na základě mnoha slabých vazeb je výhodnější, než kdyby bylo zprostředkováno několika málo velmi pevnými vazbami. Pro proteiny, jako pro většinu částí organismů, je rozhodující schopnost reagovat na aktuální potřeby. Vazby musí být rozpojitelné, pokud je to právě zapotřebí. Také musí být narušitelné v případě, že omylem vzniknou tam, kde nemají (viz níže). Obojí lze provádět mnohem jednodušeji se slabými vazbami.

Tento jev lze přiblížit na příkladu nám všem známého suchého zipu. Suchý zip sestává ze dvou povrchů. Jeden je tvořen mnoha drobnými háčky, druhý jemnými vlákny, ke kterým se háčky přichycují. Při rozepínání suchého zipu vlastně porušujeme jednu slabou vazbu po druhé, až se povede povrchy úplně oddělit. Proto to lze provést rychle a bez větší síly. Kouzlo proteinů spočívá mimo jiné v tom, že nejsou vybaveny jen jedním typem „háčků“ a „vláken“. Malé části tvořené postranními skupinami aminokyselin se mohou, jak již bylo řečeno, vázat třeba podle velikosti, náboje, schopnosti vytvořit vodíkový můstek, nebo dokonce kombinacemi těchto vlastností. Na jednom povrchu může být třeba mělká „jamka“ vystlána záporně nabitými skupinami. Nejlépe do ní tedy zapadnou malé kladně nabitě „háčky“. Na rozdíl od suchých zipů, které můžeme lepit k sobě, jak chceme (třeba háčky od bot přilepit na svetr), povrchy proteinů vykazují vazebnou specifitu. Protože jsou vazby slabé, musí jich pro interakci vzniknout mnoho. Pokud jsou povrchy málo kompatibilní (obsahují málo takových „háčků“ a „vláken“, které do sebe zapadají), vazba nevznikne.

k rostoucímu řetězci. Vznikající aminokyselinové vlákno musí ovšem postupně zaujmout konečnou strukturu, ve které bude protein vykonávat svou funkci. Jednotlivé části proteinu lze otáčet kolem jednoduchých chemických vazeb, které je spojují. Díky tomu lze vlákno postupně sbalit do konečné podoby. Tento proces utváření vyšších struktur se nazývá **skládání** (anglicky folding).

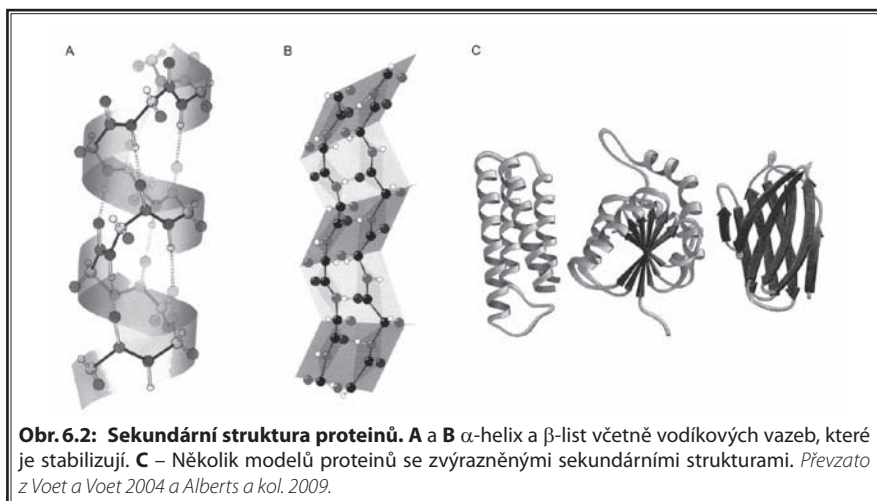
Teoreticky existuje takřka nekonečné množství kombinací, jak mohou být jednotlivé části otočeny vůči sobě, a rovněž možností jejich konečného vzájemného uspořádání v prostoru. Jak tedy daný protein nabude správné prostorové struktury? Odpověď spočívá ve stabilitě různých uspořádání, která jsou teoreticky možná. Z rozvolněného skládajícího se proteinu vyčnívá mnoho postranních skupin, které se při skládání k sobě přibližují či naopak jedna od druhé oddalují – to vše na základě jejich chemických vlastností. Například opačně nabitě skupiny se budou přitahovat a souhlasně nabitě odpuzovat. Větší skupiny se k sobě nemohou přiblížit natolik jako skupiny malé. Navíc proteiny vznikají a fungují ve vodném prostředí. Nelze se tedy divit, že části proteinu s postranními skupinami, které jsou polární, či dokonce nabitě, se budou na molekuly vody ochotně vázat a otočí se k povrchu proteinu. Nepolární (hydrofobní) skupiny budou naopak orientovány do nitra proteinu a molekul vody se budou stranit, protože s nimi netvoří vazby. Mnohé strukturní stavy proteinu tedy nemohou existovat, ačkoli jsou teoreticky možné, protože by obsahovaly například velké postranní skupiny natlačené těsně na sebe, stejně nabitě skupiny moc blízko u sebe, nebo nepolární skupiny na povrchu proteinu. Vznik jádra proteinu složeného z částí, které se s vodou vzájemně odpuzují (**rámeček 6.A**), nastává během procesu skládání proteinu velice brzy. Většina rozpustných proteinů (které jsou víceméně kulovitěho tvaru) má uprostřed takové jádro. Zamyslete se nad tím, jestli by ve vodném roztoku bylo snadné vytvořit z vlákna

smotanou kouli, kdyby se všechny části snadno vázaly s molekulami vody. Jak by podobný experiment dopadl v oleji?

Po vzniku jádra bývá struktura proteinu ještě částečně rozvolněná a je potřeba ji dále doladit. Další skládání nejprve probíhá v různých částech těchto obřích molekul nezávisle. Děje se tak na základě kombinací blízkých aminokyselin. Takto většinou vznikají již zmíněné **sekundární struktury**, a to pomocí vazeb mezi částmi základní kostry blízkých aminokyselin (i po vzájemném propojení peptidovou vazbou mohou zbytek aminoskupiny a karboxyskupiny tvořit vodíkové vazby). Sekundární struktury nevyžadují nutně konkrétní postranní skupiny pro svůj vznik. Postranní skupiny však mohou pravděpodobnost výskytu těchto struktur v dané oblasti proteinu zvýšit nebo snížit (třeba proto, že by jejich příslušná orientace nebyla stabilní jako u příkladů zmíněných dříve). Typickým příkladem sekundární struktury je skládaný  $\beta$ -list. Vzniká velmi snadno, protože pro jeho tvorbu stačí několik plně natažených úseků proteinového vlákna vhodně orientovaných vedle sebe (**obr. 6.2**). Skupiny základní kostry aminokyselin se propojí. Podle velikosti a zahnutí může beta list nabývat různého tvaru – od rovinného útvaru přes zahnutý plátek až k soudečku. Nezřídka tvoří  $\beta$ -listy stabilní výztuhu proteinu. Soudečkové  $\beta$ -listy mohou ukrývat katalytické jádro enzymu, nebo být zapuštěné v membráně a otvorem uvnitř selektivně propouštět ionty a malé molekuly (**rámeček 6.B**).

Dalšími rozšířeními sekundárními strukturami jsou různé šroubovice. Vznikají pootočením každé následující aminokyseliny v řetězci vůči té předchozí. Nejrozšířenější a nejnámější je  $\alpha$ -helix. Je to pravotočivá šroubovice, ve které se utvářejí vodíkové vazby v pravidelných intervalech mezi následujícími aminokyselinami (**obr. 6.2**). Méně často vznikají i jiné typy šroubovic, které jsou na rozdíl od  $\alpha$ -helixu méně stabilní, kratší a aminokyseliny mezi sebou svírají jiný úhel. Šroubovice se mohou spojovat do svazků a tvořit vláknité proteiny (viz **kap. 6.2**), mohou „trčet“ ven z jádra proteinu kvůli vazbě na jiné proteiny nebo DNA, případně procházet membránou (**rámeček 6.B**). Mezi sekundární struktury patří také různé záhyby, smyčky a nepravidelné lineární motivy. Většinou jsou kratší a nemají speciální název, což ovšem neznamená, že by nebyly pro formování proteinu důležité. Vedle toho, že spojují jednotlivé uspořádanější oblasti, mohou tvořit právě vyčnívající smyčky vazebná místa pro jiné molekuly a části reakčních center enzymů. Základní kostra aminokyselin tedy tvoří různé sekundární struktury. Na jejich vzniku se postranní skupiny neúčastní přímo, mohou ale ovlivňovat jejich stabilitu.

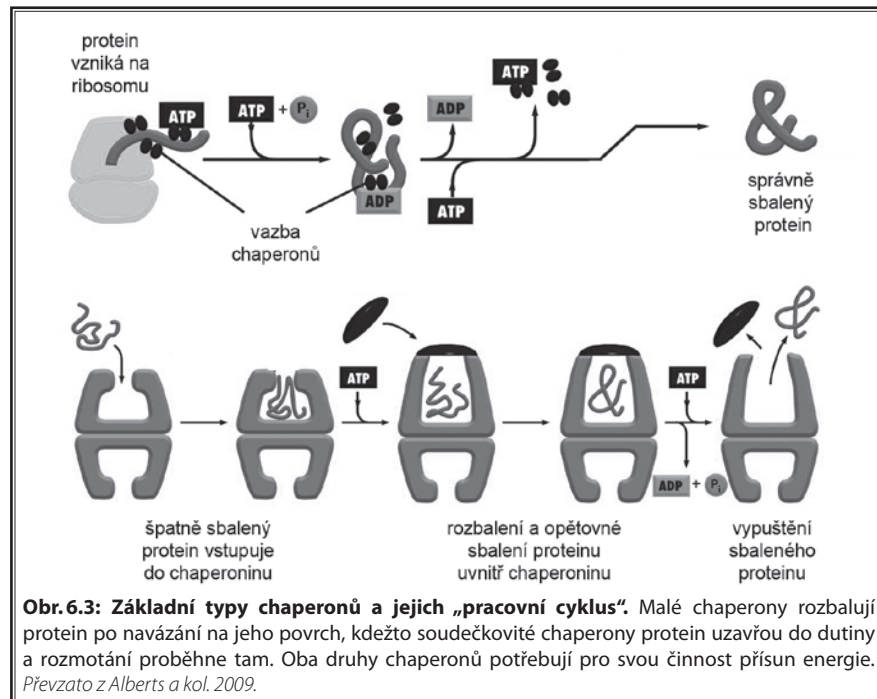
Terciární struktura je závislá na vzniku vazeb mezi blízkými i původně vzdálenými částmi molekuly, na nichž se významně podílejí právě postranní skupiny. Po poskládání různých úseků proteinu do sekundární struktury se totiž tyto části mohou dále různě přibližovat a vzdalovat díky otáčení jednotlivých částí proteinu kolem vazeb aminokyselinové kostry. Během toho vznikají a zase zanikají slabé vazby mezi částmi, které byly v původním řetězci vzdálené. Nakonec se protein dostane do stavu, ve kterém je vnitřních vazeb dost na to, aby se výsledná struktura udržela. Skládání probíhá v jednotlivých krocích – protein sestává z několika větších oblastí,



kteřé se poskládají nezávisle na sobě a pak teprve zaujmou konečnou vzájemnou polohu. Vzpomeňte si na přírovnání k několikaúrovňové stavebnici: ze základních dílů lze postavit různé typy větších částí, které můžeme vzájemně kombinovat do ještě větších a tak dále...

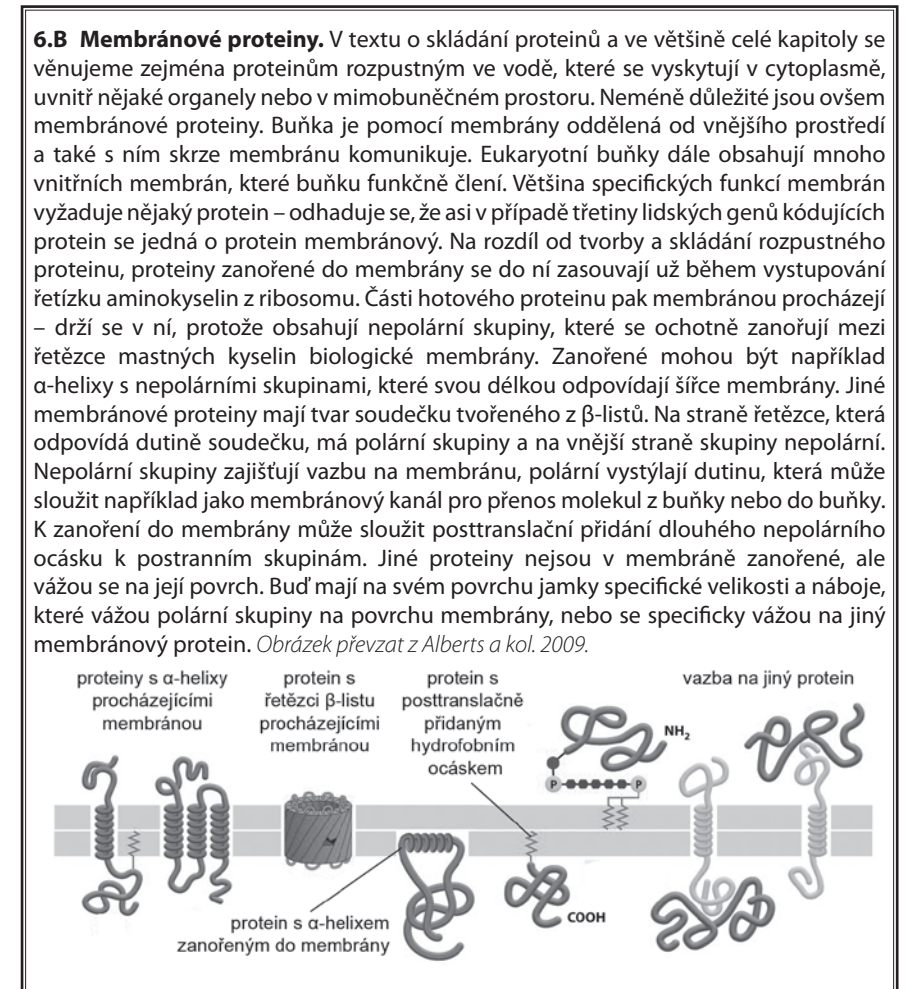
Část proteinu, která se formuje nezávisle na ostatních, se nazývá **doména**. Pokud necháme kratší řetězec aminokyselin odpovídající nějaké doméně, aby se poskládal, dosáhne za správných podmínek stejné struktury, jakou by měl uvnitř velkého proteinu, a chová se jako samostatný malý protein. Jedna doména nese většinou i jednu určitou funkci. Jak si později ukážeme, domény lze do výsledných proteinů různě kombinovat, což je důležité pro vznik nových proteinů v evoluci. Vidíme, že terciární struktura je určena strukturou primární a vzniká ve vhodném prostředí na základě vzájemných interakcí aminokyselin proteinu a okolí. Na vzniku terciární struktury se už podílejí i slabé vazby postranních skupin, které od sebe byly v rámci primární struktury daleko. Některé části proteinu (domény) se skládají nezávisle na ostatních.

Předurčenost terciární struktury pořadím aminokyselin v proteinu lze dokázat například schopností proteinu sbalit se mimo buňku v roztoku vhodných vlastností. Přesto dnes víme, že v buňkách správnému skládání proteinů napomáhají speciální proteiny – **chaperony** (čti šaperony). Jejich název je odvozen z francouzského



výrazu pro gardedámu. Má vyjadřovat, že chaperon proteinu pomáhá dosáhnout konečné podoby.

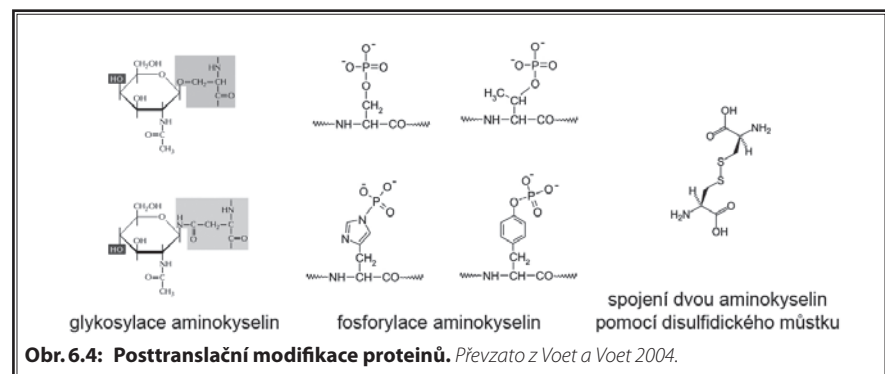
Proč tomu tak je? První důvod spočívá v rychlosti. Protein ponechaný v roztoku sám o sobě během skládání „testuje“ různá výsledná uspořádání. V těch, která jsou jen o trochu méně stabilní, než je nutné pro jejich zachování, protein setrvá nějakou dobu, než je opustí. V živých systémech je však často důležitá rychlost. Buňka si nemůže dovést čekat na každý protein, než projde podobným procesem pokusů a omylů, než najde tu správnou strukturu. Jde také o to, že protein není v buňce sám – je jich tam mnoho a také se jich mnoho naráz sbaluje. Pokud se dočasně vyskytují v některé méně stabilní formě, dejme tomu s několika nepolárními postranními skupinami na povrchu, mohou se přilepit. Slepí se tak dříve, než dospějí do správného,



energeticky nejstabilnějšího uspořádání. Neorganizované shluky proteinů nedělají dobrotu – nejen že proteiny v nich neplní svou funkci, ale pokud přesáhnou určitou velikost, mohou být pro buňku smrtelné. Proteiny, které se napoprvé do správné konformace „netrefí“, je potřeba rozbalit dříve, než vytvoří shluk, a dát jim další šanci na správné sbalení. Toto se opakuje, dokud protein s pomocí chaperonu nezíská správnou strukturu. Buňka musí investovat energii na rozbalování nepovedených proteinů, ale v konečném důsledku si zajistí jejich rychlejší sbalení a chrání se před vznikem shluků.

Výše popsaný proces provádějí dva základní typy chaperonů (**obr. 6.3**). Jedny jsou menší a vážou se zvenku na špatně sbalené proteiny. Dokážou rozeznat některé „podezřelé“ části, které na povrch nepatří. Takto podezřelé jsou například nepolární úseky (ty jsou za normálních okolností uvnitř). Po navázání na protein ho na úkor dodané energie ve formě ATP rozbalí. Tyto chaperony slouží také k rozbalování proteinů před jejich transportem do membránových organel, aby se proteiny mohly protáhnout úzkým kanálem v membráně. Dále se mohou vázat na řetězec vycházející z ribosomu, dokud není hotový a celý venku. Chaperony druhého typu mají tvar soudečku s dutinou uvnitř. Špatně sbalený protein do dutiny uzavřou a poté jej rozbalí. Protein zůstává v dutině, dokud nezíská správnou strukturu. Protože je izolován od okolí, není při sbalování rušen jinými molekulami. Hlavní funkcí chaperonů je tak urychlovat skládání proteinů a napravovat neúspěšná složení v buněčném prostředí.

Souvislost struktury proteinu s jeho funkcí lze ukázat na denaturaci. **Denaturace** je jev, během kterého protein ztratí strukturu, protože se dostane do nevhodných podmínek. Lze ji vyvolat například zvýšením teploty, změnami pH nebo zvýšenou koncentrací solí. Že se z uvařeného vejce nevylihně kuře, asi nikoho nepřekvapí, ale denaturace má i jemnější projevy, které lze pozorovat pouhým okem (měknutí masa po uvaření je částečně důsledek toho, že v něm proběhne denaturace strukturálních proteinů). Denaturované enzymy ztrácejí svoje katalytické schopnosti (viz **kap. 6.3**). Již zmíněné chaperony vedle asistování novým proteinům při jejich vzniku chrání buňku před denaturací proteinů. Pokud se totiž jednou vzniklý protein



vlivem nepříznivých podmínek rozvolní, mohou mu pomoci se vrátit do správného uspořádání. Pokud je buňka vystavena nepříznivým vyšším teplotám, vytvoří si více chaperonů, protože k denaturaci proteinů dochází častěji.

Nepotřebných a poškozených proteinů se buňka zbavuje jejich rozštěpením. Štěpeny jsou například proteiny, které se ani navzdory pomoci chaperonů nesbalí. Dále jsou odbourávány proteiny, které mají pouze přechodnou funkci. Ta může být například signální nebo regulační (viz též funkce proteinu). Jeden ze způsobů, jak „vypnout“ protein, který byl „zapnut“ specifickým signálem, je tento protein po odeznění signálu rozštěpit. Jak zařídit, aby rozkladné enzymy likvidovaly pouze cílové proteiny a nerozežraly cytoplasmu? V tomto případě probíhá degradace, podobně jako může probíhat skládání, v izolovaném dutém útvaru (nazývá se **proteasom**). Rozdíl je v tom, že izolace nemá chránit obsah před vnějším prostředím, ale vnější prostředí před obsahem. Dutina je zevnitř vystlána enzymy, které uzavřené proteiny rozštěpí. Jak ale proteasom pozná, které proteiny má pohltnout a které ne? Slouží k tomu speciální značka, která bývá na proteiny určené ke zničení umístěna – například na základě rozpoznání poškození nebo úseku, který nesou proteiny s krátkou životností (jako již zmíněné signální proteiny). Tak jsou špatně sbalené a nepotřebné proteiny rozvolněny a rozštěpeny.

Dlužno ještě dodat, že většina proteinů během skládání a po něm podléhá takzvaným **posttranslačním modifikacím** (**obr. 6.4**). Během nich jsou pozměněny postranní skupiny některých aminokyselin. Protein je takto „vylepšen“ různými molekulárními zbytky, které nejsou mezi postranními skupinami dvaceti aminokyselin obsaženy. Může například získat lipidové řetězce, pomocí kterých se zanoří do nepolárního prostředí uvnitř membrány (**rámček 6.B**), nebo se k němu připojí rozvětvené molekuly cukrů (**glykosylace**). Ty mohou tvořit plášť, který protein chrání před degradací v nepříznivém prostředí, nebo vytvářet značky, pomocí nichž se proteiny vzájemně rozpoznávají. Obě funkce může obal z takto pozměněných proteinů poskytnout celé buňce. Buňky epitelu žaludku mají z vnější strany membrány mnoho glykosylovaných proteinů. Díky glykosylacím k nim nemají žaludeční enzymy štepící proteiny z potravy přístup a nemohou narušit povrch buněk vlastního těla. Pláště z glykosylovaných proteinů slouží také jako adresy pro buňky imunitního systému. Využívají totiž plášť buněk endotelu, které vystylají cévní řečiště, aby se v těle zorientovaly. Tento plášť se částečně liší v různých oblastech těla a je proměnlivý vzhledem ke zdravotnímu stavu tkáně. Přítomnost odlišných glykoproteinů na membráně endotelu může poukazovat na infekci, na kterou obranné buňky reagují vstupem do zasažené tkáně.

Mnoho posttranslačních modifikací zásadně změní velikost a polaritu postranní skupiny dané aminokyseliny. Mění tedy schopnost daného místa proteinu vázat jiné místo téhož nebo jiného proteinu. Nejznámější modifikací s takovou funkcí je fosforylace. Během ní se k aminokyselině přidá záporně nabitá fosfátová skupina, která slouží k regulaci struktury a funkce proteinu. Může totiž vyvolat posunutí



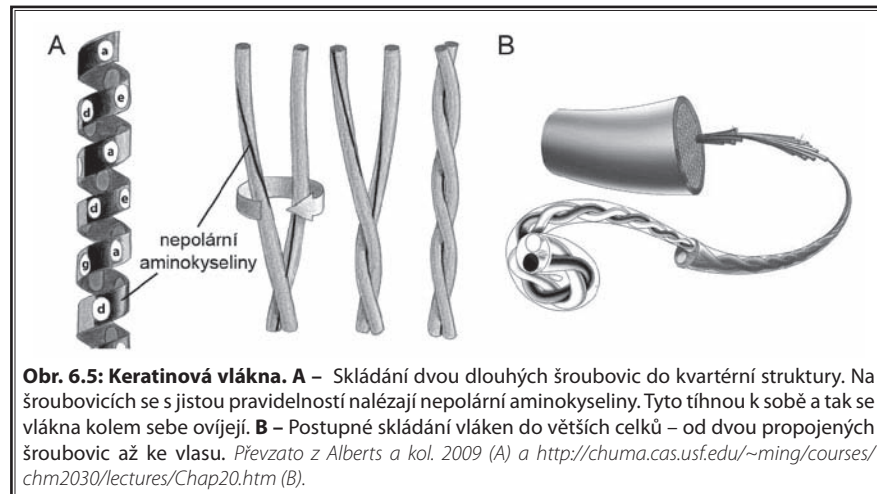
dalších částí vůči té modifikované, a způsobit tak změny i mimo místo, na které byla přidána.

Posttranslační modifikace mohou také propojit různé části téhož proteinu. Děje se to zejména u proteinů cílených na vnější povrch buňky nebo mimo buňku, kde je zpravidla méně příznivé prostředí než uvnitř. Nejznámější modifikací je vznik disulfidických můstků. Aminokyselina cystein má v postranním řetězci thioskupinu. Dvě takové skupiny z různých částí proteinu se mohou spojit kovalentní vazbou.

## 6.2 Funkce proteinu

Doposud jsme se zabývali zejména tím, jak protein nabývá svého tvaru a jak lze tento proces regulovat. Nyní se podíváme, jaký má tvar proteinu vztah k jeho funkci. Nepřeberné množství funkcí proteinů lze pro lepší orientaci rozdělit do několika kategorií. Ve vzácných případech není struktura proteinu pro výkon funkce příliš důležitá – je tomu tak třeba u **zásobních proteinů**, které slouží jako zdroj aminokyselin pro vyvíjející se zárodek nebo semenáček. Protože jsou během toho rozštěpeny, nezáleží na původní terciární struktuře, pouze na aminokyselinovém složení. U naprosté většiny proteinů je jejich tvar a správné složení ale naprosto nezbytné pro plnění dané funkce.

Jak vás už jistě napadlo, proteiny (buť spolu s dalšími látkami) jsou i samotnou hmotou, která tvoří buňky a těla organismů. Hlavní funkcí **strukturních proteinů** je udržovat tvary a mechanické vlastnosti buněk a tkání. Mnohé z nich jsou vláknité a odolné v tahu. Obecnou vlastností těchto proteinů je schopnost tvořit svazky, a tak se spojují do ještě pevnějších vláken. Podobně jako je tlustý provaz odolnější proti přetrhnutí než jednotlivá vlákna, jsou i tyto svazky odolnější než jednotlivé makromolekuly. Příkladem vláknitého strukturního proteinu, který zpevňuje buňky, je keratin. Kvartérní struktura tohoto proteinu sestává ze dvou dlouhých šroubovic. Mezi jejich bočními skupinami se s jistou pravděpodobností opakují nepolární



**Obr. 6.5: Keratinová vlákna.** **A** – Skládání dvou dlouhých šroubovic do kvartérní struktury. Na šroubovicích se s jistou pravidelností nalézají nepolární aminokyseliny. Tyto tihnou k sobě a tak se vlákna kolem sebe ovíjejí. **B** – Postupné skládání vláken do větších celků – od dvou propojených šroubovic až ke vlasu. Převzato z *Alberts a kol. 2009 (A)* a <http://chuma.cas.usf.edu/~ming/courses/chm2030/lectures/Chap20.htm> (B).

skupiny, které dvě šroubovice vzájemně spojují tím, že mezi sebe zapadají. Dvě po sobě následující skupiny jsou vždy o něco pootočený, takže dvě vlákna, která se přes nepolární skupiny vážou, jsou ovinutá kolem sebe (**obr. 6.5**).

Hotové proteiny se mohou spojit s dalšími do širších a delších vláken. Keratin se vyskytuje zejména v buňkách pokožky a z ní odvozených struktur. Jeho molekuly mohou být orientovány jedním směrem – například ve vlasech

a chlupcích, které jsou vlastně vlákna z vláken. Vlákna jsou dále kovalentně propojena disulfidickými můstky, což ještě zvyšuje celkovou pevnost struktur. Počet těchto vazeb se mezi jednotlivými tkáněmi liší a odráží se na jejich vlastnostech – keratiny tvořící rohy a nehty jsou propojeny pevněji než keratiny v pokožce. Keratinům podobné proteiny vyztužují jiné buněčné typy. Nejsou v nich naskládány do tak těsných svazků, protože by to bránilo životaschopnosti buněk (zralé pokožkové buňky jsou mrtvé, proto mohou rovnoběžně uspořádaná keratinová vlákna vyplnit téměř celou buňku). Příkladem vláknitého proteinu vyskytujícího se v mimobuněčném prostoru v pojivových tkáních je kolagen. Je tvořen třemi kolem sebe ovinutými šroubovicemi, které jsou posttranslačně kovalentně propojené. Podobně jako vlákna keratinu jsou i kolagenová vlákna dále propojena do tlustších svazků. Vlákňité pevné proteiny propletené do svazků tedy dodávají pevnost buňkám i mezibuněčné hmotě.

Kromě těchto stabilních proteinů existují i strukturní proteiny, které tvoří méně pevná vlákna se schopností rychlé přestavby podle potřeby. Tvoří aktinová vlákna a mikrotubuly cytoskeletu – pohyblivé lešení buňky. Oba druhy těchto vláken – mikrotubuly i mikrofilamenta, se skládají z kulovitých proteinů, které tvoří vlákna teprve v důsledku vzájemné vazby. Jednotlivé podjednotky jsou spojené menší plochou, než je tomu u vláknitých strukturních proteinů, a nejsou propojeny kovalentními vazbami. Z toho plyne, že je snazší tato vlákna rozebrat. Cytoskelet může fungovat jako pohyblivé lešení uvnitř buňky a vyztužovat přechodně existující struktury, jako jsou panožky (blíže viz **kap. 5**). Tato kostra je ale méně pevná a bez pomoci vláknitých strukturních proteinů či jiných odolných struktur (anorganické kostry a schránky, polysacharidové buněčné stěny) by pro udržení složitějších tvarů nestačila. Statická vláknitá kostra je podobná svařeným ocelovým drátům, dynamický cytoskelet spíše hračky z magnetických kuliček, které lze propojit do řetízku (**obr. 6.6**). Kuličky lze snadno přeskládat do jiného útvaru, ale rozhodně nejsou vhodné k zavěšení těžšího závaží. Zato ocelové dráty udrží leccos, ale bez pomoci malé dílny je neoddělíte...

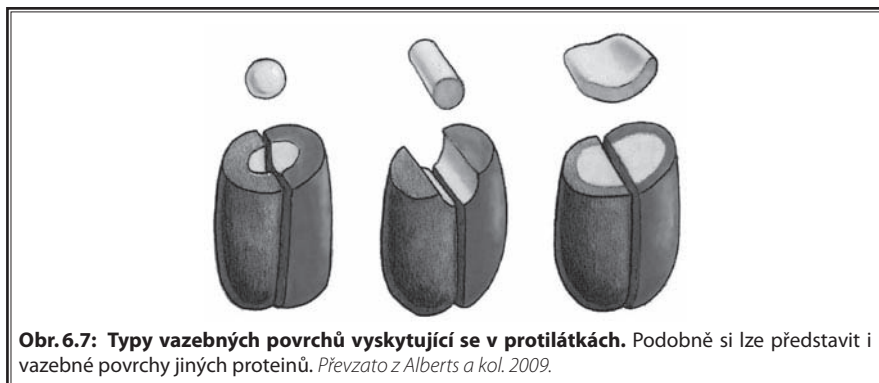


**Obr. 6.6: Magnetické kuličky.** Cytoskelet lze připodobnit k vyobrazeným kuličkám. Kuličky se spojují do větších útvarů, které lze podle potřeby snadno přestavovat. Převzato z <http://www.zbozizreklam.cz>

Konkrétní tvar povrchu proteinu je velmi důležitý pro **vazbu jiných molekul**. Již jsme zmiňovali schopnost povrchů proteinů vzájemně do sebe velmi specificky „zapadat“. Vedle povrchů jiných makromolekul umí proteiny specificky vázat i malé molekuly. Kromě toho, že jsou takové vazby nezbytné pro katalytickou funkci enzymů (viz **kap. 6.3**), mají i jiné role. Protein může například sloužit pro **přenos jiných látek po těle**. Některé hormony obratlovců nejsou rozpustné ve vodě, a tedy ani v krvi. Přesto se musí dostat z místa své tvorby ke všem částem organismu, včetně těch vzdálených. Pomáhají jim v tom krevní proteiny, na které se hormony specificky naváží. Tyto proteiny rozpustné jsou, a proto mohou zajistit přesun hormonu do všech částí krevního řečiště. Pomocí speciálního krevního proteinu jsou po těle přenášeny i ionty železa.

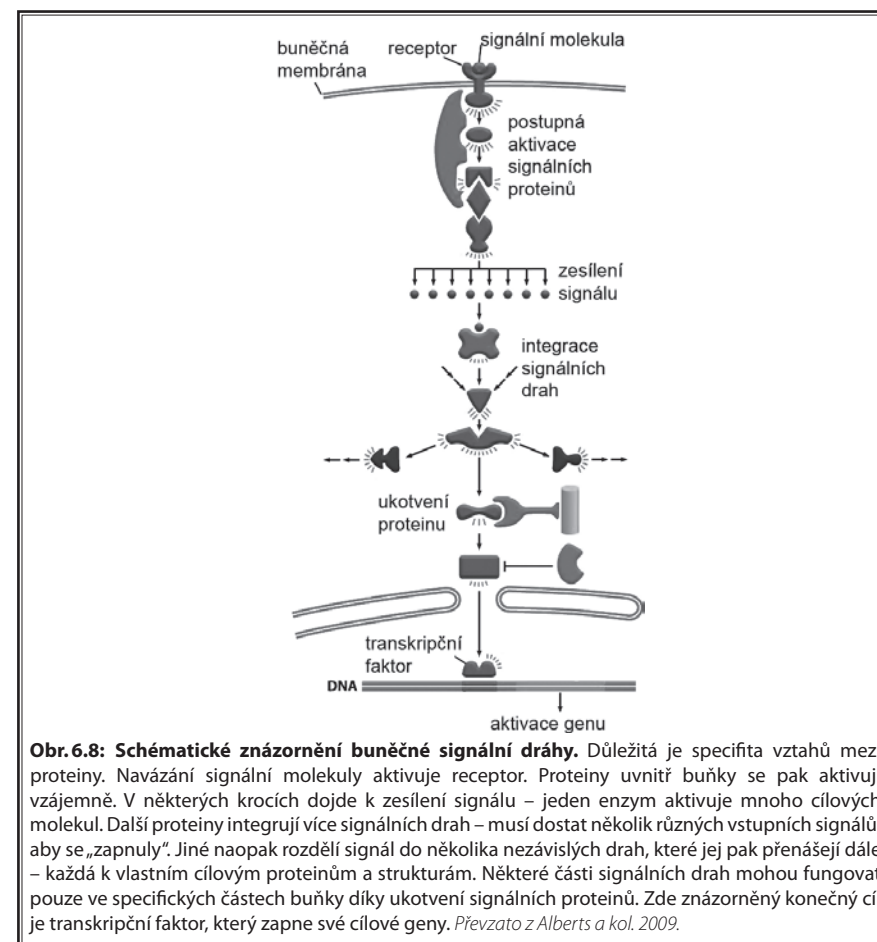
Schopnosti vázat jiné molekuly je plně využito v případě **protilátek**. Letným pohledem na tento typ proteinů si můžeme uvědomit, jak obrovské jsou možnosti vzniku proteinů se specifickým vazebným povrchem (**obr. 6.7**). Během zrání imunitních buněk, které protilátky tvoří, nastane přeuspořádání ve specifické oblasti genů, které protilátky kódují. Tvořené protilátky se pak liší svou strukturou v místě, které je zodpovědné za vazbu jiných molekul. Protože každá buňka provede s příslušnými geny svůj vlastní tvůrčí experiment, má tělo k dispozici miliony různých typů protilátek. V rámci obrany před patogenem se pak namnoží ta buňka, jejíž protilátky mají schopnost se na nepřátelský organizmus navázat. Tělo tak má k dispozici bohatý arzenál zbraní, z nichž si může vybrat ty, které právě potřebuje.

Schopnost specifické vazby umožňuje proteinům také vykonávat **signální a regulační funkci**. Starají se o to, aby veškeré děje, které v buňce mohou probíhat, nastaly ve správný čas a na správném místě. V tak složitém systému, jakým buňka je, je potřeba mnoha různých proteinů pro pouhou organizaci ostatních proteinů (diferencované lidské společnosti mají také rozsáhlý byrokratický aparát). Jsou uspořádány do složitých sítí vztahů, které buňce umožňují získávat podněty z prostředí, dále je vyhodnocovat v závislosti na své minulosti a na dalších signálech (**obr. 6.8**). Buňky neustále vyhodnocují situaci a vhodně na ni odpovídají.



**Obr. 6.7: Typy vazebných povrchů vyskytující se v protilátkách.** Podobně si lze představit i vazebné povrchy jiných proteinů. *Převzato z Alberts a kol. 2009.*

Informace o vnějším prostředí získávají pomocí **buněčných receptorů**. Jsou to zpravidla membránové proteiny schopné specificky vázat některou molekulu z vnějšího prostředí do jamky na svém povrchu. Tato jamka má určitý tvar, velikost a polaritu. To jí umožňuje vázat pouze tu signální látku, pro kterou je receptor stavěný, a případně odlišit i dvě velmi podobné molekuly. Buňky chuťového epitelu jazyka mají například receptory, na které se vážou molekuly cukru. Buňky imunitního systému zase disponují receptorem pro vazbu zbytků bakteriální buněčné stěny, aby poznaly, když se v jejich blízkosti vyskytují bakterie. Celková struktura receptoru musí být dostatečně pohyblivá – změny v uspořádání blízkého okolí molekuly v důsledku vazby pak mohou způsobit změnu celkové struktury i ve vzdálenějších částech receptoru. Signální molekula totiž svou pevnou vazbou do jamky přitáhne nebo odtlačí některé další části proteinu. Protože je celý receptor propojený, projeví



**Obr. 6.8: Schématické znázornění buněčné signální dráhy.** Důležitá je specifita vztahů mezi proteiny. Navázání signální molekuly aktivuje receptor. Proteiny uvnitř buňky se pak aktivují vzájemně. V některých krocích dojde k zesílení signálu – jeden enzym aktivuje mnoho cílových molekul. Další proteiny integrují více signálních drah – musí dostat několik různých vstupních signálů, aby se „zapnuly“. Jiné naopak rozdělí signál do několika nezávislých drah, které jej pak přenášejí dále – každá k vlastním cílovým proteinům a strukturám. Některé části signálních drah mohou fungovat pouze ve specifických částech buňky díky ukotvení signálních proteinů. Zde znázorněný konečný cíl je transkripční faktor, který zapne své cílové geny. *Převzato z Alberts a kol. 2009.*

se tyto změny struktury i na vnitřní straně membrány (na opačném konci receptoru). Tím, že změna struktury zpřístupní nebo vytvoří povrchy, které předtím na vnitrobuněčné části receptoru nebyly k dispozici, umožní proteinům uvnitř buňky reagovat na něco, co se děje venku.

Po navázání na aktivovaný receptor se některé proteiny uvnitř buňky „zapnou“. Většinou se to děje umístěním značky v podobě posttraslační modifikace (nejčastěji to bývá fosforylace). Část z nich mohou být enzymy, které takto označí další skupinu cílových proteinů (opět na základě specifické vazby). Podle toho, jak toto označení změní uspořádání cílového proteinu, ho může vypnout nebo zapnout. Enzymy se schopností vypínat a zapínat cílovou skupinu buněčných komponent fungují v podstatě jako obvody pro přenos signálu. Tyto „obvody“ se mohou větvit (jeden enzym má mnoho různých cílů, které modifikuje), spojovat (protein může vyžadovat značky na více místech – od více různých enzymů, aby byl plně zapnutý) a zesilovat signál (jeden enzym může pozměnit mnoho stejných cílových proteinů – i málo signálních molekul ve vnějším prostředí tak může vyvolat rozsáhlou reakci). Signální obvody vedoucí od různých receptorů se mohou propojovat, což buňce v konečném důsledku umožňuje složitější vyhodnocování – třeba rozdílnou reakci na jeden signál v závislosti na současném působení signálu druhého.

Na konci řetězce spojují jsou regulační proteiny, které se podílejí na konečné odpovědi buňky. Tou může být například přestavba cytoskeletu měnící tvar buňky nebo umožňující její pohyb některým směrem. Další možnou odpovědí je vyloučení signální molekuly pro ostatní buňky. Signalizace je totiž důležitá pro vzájemnou komunikaci buněk téhož organismu. Výše zmíněné buňky imunitního systému mohou být aktivovány i zprávou od svých „kolegů“, kteří již na patogena narazili. Pomocí signálních molekul vyloučených okolními buňkami také buňka získává představu, kde se v těle nachází a co má dělat. Tyto **signální molekuly** jsou často samy malými proteiny. Rozmanitost tvarů, které mohou zaujmout, umožňuje organismu mít takových proteinů mnoho typů – buňky tak mohou mít speciální signální molekuly pro nejrůznější příležitosti.

Typickým příkladem konečného regulačního proteinu je **transkripční faktor** – protein, který váže specifickou sekvenci DNA. Vyvolá odpověď spojenou se zapnutím nebo vypnutím tvorby nových proteinů. Povrch každého úseku DNA je tvořen postranními skupinami třícími z makromolekuly. Ty se odlišují svou velikostí, polaritou a schopností tvořit vodíkovou vazbu. Každá ze čtyř různých bází, které tvoří DNA (adenin, thymin, cytosin, guanin), má tyto skupiny na povrchu trochu jiné, což umožňuje povrchu transkripčního faktoru rozlišit jednotlivé sekvence. Transkripční faktor proto může rozeznat podle krátké zprávy na začátku genů, ke kterým si má nasednout a ke kterým ne. Jeden transkripční faktor většinou zapíná geny, které spolu nějak funkčně souvisí. Může to být třeba skupina enzymů, které dohromady štěpí nějaký vzácný zdroj potravy. Jejich tvorba se zapne až poté, co buňka tento zdroj potravy v prostředí zachytí. Dalším příkladem je diferenciací buňky na nový buněčný typ. Každá buňka potřebuje pro výkon své funkce vyrábět speciální sadu

proteinů (jako hemoglobin v červených krvinkách a trávicí enzymy v buňkách střeva), což dělá „na povel“ transkripčního faktoru typického pro tento buněčný typ. Regulační oblasti všech genů zapínaných jedním transkripčním faktorem obsahují cílovou sekvenci, kterou tento protein váže. Vedle transkripčních faktorů aktivujících cílové geny jsou i transkripční faktory, které své cíle vypínají. V části o evoluci proteinů si o transkripčních faktorech a jejich proměnlivosti řekneme více.

### 6.3 Enzymy

Mezi vrcholné molekulární nástroje patří bezesporu enzymy – proteiny, které umí **specificky katalyzovat průběh chemických reakcí**. Buněčné prostředí je bohatou směsí nejrůznějších látek, které neustále vytvářejí nové chemické vazby nebo se naopak rozpadají. Takové proměny jsou pro život nevyhnutelné – rozkládáním organických molekul se uvolňuje využitelná energie, kterou buňka pečlivě zachycuje. Spojování menších molekul je zase nutné pro růst a množení buňky. Aby se buňka mohla přizpůsobit novým podmínkám, musí jak odbourávat stávající složky, tak tvořit nové. Je samozřejmě nezbytné, aby všechny výše zmíněné děje probíhaly kontrolovaně. V buňce panují z hlediska organické chemie mírné podmínky, za kterých většina reakcí samovolně probíhá velmi pomalu nebo neprobíhá vůbec. Aby se dvě molekuly v roztoku vybraným způsobem spojily, musí se srazit s dostatečnou rychlostí a ve vhodné orientaci. Rozpad molekuly na menší části zase vyžaduje rozkmitání vazeb, aby se atomy mohly dostatečně vzdálit. Tohle všechno se děje dostatečně často při vysokých teplotách. Ty by ovšem byly pro fungování buňky nevhodné a navíc by veškeré děje probíhaly chaoticky. Právě proto jsou tu enzymy, které umí průběh chemických reakcí urychlit i při **mírných reakčních podmínkách** (fyziologická teplota a pH). Zároveň je **usměrní** – specializovaný enzym umožní průběh jedné reakce a nijak neusnadní průběh reakce jiné, byť podobné.

Jak tedy katalýza enzymem probíhá? Veškerá funkce enzymů vychází z jejich tvaru, konformace. Přesný mechanismus není často znám, ale většinou se jedná o některý z níže popsanych typů.



Jedním z nich je **zprostředkování vhodné vzdálenosti a orientace** reagujících molekul. Už jsme si zmínili, že pro úspěšný průběh reakce se musí molekuly dostatečně přiblížit a být k sobě vhodně otočené. V roztoku k tomu dojde jen zřídka – pohyb a srážky jsou náhodné. Enzym může mít na svém povrchu jamky pro specifickou vazbu reaktantů, od sebe vhodně vzdálené a vhodně otočené. Naváže jednu molekulu po druhé a pak jim umožní setrvat ve správné vzdálenosti a orientaci dost dlouho na to, aby vznikla vazba.

Dalším trikem usnadňujícím průběh reakce je **kyselé a zásadité katalýza**. Mnoho organických molekul může odevzdat do okolí proton ( $H^+$ ), tedy fungovat jako kyselina. Pokud je okolí zásadité, o proton ochotně přijde. Stejně tak mohou některé molekuly proton ( $H^+$ ) z okolí přijmout, tedy fungovat jako zásada, pokud jsou v kyselém prostředí. V obou případech je výsledkem nabitá molekula, která do následných reakcí vstupuje ochotněji. Některé reakce lze tedy urychlit přidáním silné kyseliny nebo zásady do roztoku. Problém je, že v podmínkách extrémního pH by se mnohé buněčné struktury zničily.

Enzymy umí acidobazickou katalýzu napodobit. Reaktant nebo reaktanty jsou nejprve navázány do příslušného místa enzymu, ve kterém jsou přesně nastražené určité postranní skupiny (kyselé a zásadité). Reaktant tedy není ionizován roztokem, ale specificky uspořádaným vazebným místem. Například pokud se tu bude nacházet kyselina glutamová, zásaditější reaktant se na ni naváže slabou vazbou a následně od ní přijme proton. Některé molekuly mohou podlehnout kyselé a zásadité katalýze zároveň, pokud mají k tomu vhodné postranní skupiny. V aktivním místě enzymu jsou kyselé i zásadité skupiny v takové vzdálenosti, že přesně usměrňují tok kationtů. Z jedné postranní skupiny kationt odstraní a na druhou ho přidají. Výsledkem je účinná aktivace substrátu. Taková katalýza není nikdy možná v roztoku, protože rozpuštěná kyselina a zásada by se zneutralizovaly.

Pokud hrozí, že aktivovaná molekula na povrchu enzymu prodělá kvůli náhodné srážce s nějakou okolní molekulou nespecifickou reakci, proběhne katalyzovaná reakce v nitru enzymu místo na jeho povrchu (buď se enzym skládá ze dvou polovin a po vazbě reaktantu se zaklapne, nebo reaktant putuje dovnitř úzkým tunelem). Takováto **ochrana reaktantů v přechodném stavu** není neobvyklá a často se uplatňuje při reakcích, do kterých by mohly vstoupit nežádoucí molekuly vody. Vody je v buňce dost a přece jen se jedná o poměrně agresivní látku. Někdy je její schopnost štípat aktivované vazby přímo využívána (třeba při trávení proteinů a škrobů), jindy je zásah vody naprosto nevhodný.

Dalším rozšířeným mechanismem katalýzy je **stabilizace přechodného stavu**. Chemické proměny mnoha molekul probíhají tak, že se nejprve dostanou do přechodného stavu, ve kterém jsou značně deformované a nestabilní. Z toho mohou proklouznout zpátky do stavu původního, ale také do jiného stabilního stavu, nebo se rozpadnout. Pravděpodobnost, že celý děj proběhne sám od sebe, je malá, protože do nestabilního přechodného stavu se molekuly nedostávají často. Pokud je ale vznik těchto přechodných stavů navozen, bude i vznik produktů reakce častější.

A právě k tomuto účelu je uzpůsobené aktivní místo řady enzymů: váží substrát v lehce deformované podobě v přechodném stavu, čímž výrazně zvýší pravděpodobnost následného přechodu na požadovaný produkt.

Velikou výhodou enzymaticky katalyzovaných reakcí vůči neorganizovanému systému nebo vůči běžným chemickým katalyzátorům je **regulovatelnost**. Buňka má činnost enzymů pod kontrolou – podle potřeby je umí vypínat a zapínat. Děje se to například posttranslační modifikací (viz **kap. 6.1**) nebo nekovalentním navázáním malé speciální molekuly (např. ionty kovů, koenzymy).

Podobně jako vazba signální molekuly na receptor způsobuje změnu jeho tvaru, vazba kofaktoru mění tvar enzymu. Vazba nebo jiná změna na jednom konci molekuly bílkoviny způsobí celkovou změnu konformace (uspořádání) a celá molekula se více či méně přeskládá, změní svůj tvar. S tím dojde i ke změně reakčního centra, tedy místa, kde probíhá katalyzovaná reakce. Někdy až vazba specifické malé molekuly umožní dokončení formace reakčního centra – tedy zapne enzym. V jiných případech způsobí vazba další molekuly narušení místní struktury reakčního centra, čímž enzym vlastně vypne. Někdy stačí malý posun bočních řetězců v reakčním centru a rychlost katalyzované reakce poklesne o několik řádů.

Enzymy bývají často negativně regulovány svým vlastním produktem, případně konečným produktem metabolické dráhy (série na sebe navazujících reakcí postupně měnící výchozí molekulu na konečný produkt), do které patří. Když je koncentrace produktu dost vysoká, naváže se část jeho molekul na enzymy a vypne je. Pokud by v budoucnu koncentrace opět klesla pod hladinu, která je pro buňku optimální, část molekul by se od proteinů oddělila, čímž by se proces výroby těchto molekul opět spustil. Právě popsáný jev je příkladem **negativní zpětné vazby** – procesu, kdy vychýlení systému z počátečního stavu (optimální koncentrace látky) způsobí změny, které původní stav pomáhají obnovit.

## 6.4 Evoluce proteinu

Nyní, když víme, jak se formuje struktura proteinů a jaký má vliv na jejich funkci, se můžeme zabývat proměnlivostí proteinů v evoluci. Evoluce je dnes často zkoumána na úrovni genů – sekvencí DNA kódujících sekvence proteinů. Protože ze sekvence aminokyselin umíme odvodit výsledný tvar proteinu, můžeme poměrně bezprostředně sledovat vztah evoluce na úrovni genu a evoluce nějaké funkce. **Proteinové inženýrství** se zabývá modifikací existujících proteinů za účelem dosažení kýžených vlastností. Zároveň může posloužit k otestování hypotézy týkající se souvislosti změny sekvence genu a změny funkce výsledného proteinu. Modifikovaný protein jednoduše nasyntetizujeme a testujeme jeho vlastnosti...

Už jsme si stručně ukázali, jak mohou fungovat transkripční faktory a jiné regulační proteiny. Nyní si předvedeme, jak se mohou měnit jejich vlastnosti. V prvé řadě je možné měnit sílu vazby transkripčních faktorů na příslušnou sekvenci a také samotnou sekvenci, kterou protein váže. Změnou síly vazby se může stát účinnější nebo naopak slabší ve své schopnosti aktivovat/vypínat své cílové geny. Pokud se

změní cílová sekvence, faktor začne ovlivňovat jiné geny – ty, které mají v regulační oblasti sekvenci vázanou změněným proteinem. Je jasné, že takovouto změnou faktor sice získá nové cílové geny, ale také ztratí ty původní.

V mnoha případech by organizmus s modifikovaným proteinem v evoluci neuspěl. Nejčastějším „řešením“ tohoto problému je **zdvojení genu**, které předchází změnám v jeho sekvenci. Ke zdvojení genů nebo i celých genomů jednou za čas dochází. Na zdvojených kopiích si pak může evoluce vyhrát. Někdy u nich dojde k úplné ztrátě funkce a vymizení, často jsou ale naopak zdrojem pro vznik novinek. Pokud měl původní protein dvě různé funkce, mohou si je jeho dvě kopie rozdělit a specializovat se na ně (předtím to nemuselo být možné, protože by extrémní specializace působily protichůdně), nebo získávat funkce naprosto nové. Nová kopie transkripčního faktoru může například změnit DNA sekvenci, kterou přednostně váže, a rozšířit tím počet genů, které dohromady se starou kopií budou regulovat. Může také zvýšit sílu vazby ke své sekvenci a stát se účinnější verzí původního proteinu, kterou bude buňka využívat v jiných případech než původní kopii. V **kap. 3** jste mohli číst o jedné skupině transkripčních faktorů – Hox genech. Ty jsou typickým příkladem rodiny genů, která se v minulosti rozšiřovala pomocí genových a genomových duplikací. Vzniklé kopie se pak specializovaly na regulaci transkripce nových cílových genů – například genů pro specifické části těla. Tím umožnily vyšší funkční diferenciaci živočišného těla.

Jak jsme zmínili v části o struktuře proteinu, proteiny lze přirovnat ke stavebnici. Jejich terciární struktury většinou sestávají z více domén. Typický transkripční faktor má domény nejméně dvě. O jedné jsme právě psali – slouží k vazbě DNA (příkladem DNA vazebné domény je homeodoména Hox genů). Druhá doména pak určuje, co bude protein v daném místě dělat.

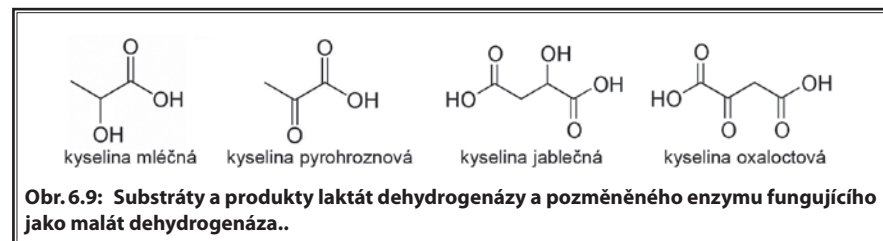
Doména aktivátorů může nějakým způsobem vázat RNA polymerázu – enzym, který je potřeba ke genu přitáhnout, aby začala jeho transkripce. Domény represorů naopak přístup RNA polymerázy blokuje. Transkripční faktor může obsahovat i další domény – například k vazbě jiných transkripčních faktorů (některé jsou tak slabé, že se jich musí pro aktivaci genové exprese sejít více), nebo pro regulaci funkce. Díky takovéto **modulární struktuře proteinů** mohou v evoluci vznikat nové kombinace domén. Rekombinací na úrovni DNA dojde k výměně nebo přesunu části genu pro daný transkripční faktor a spojí se s genem pro jiný protein. Může tak vzniknout protein úplně nový – dejme tomu s DNA vazebnou doménou nějakého

aktivátoru a zbylou doménou represoru – vznikne tak nový typ transkripčního faktoru. Bude blokovat skupiny genů, které jeho předchůdce aktivoval. Pokud si najde v buňce využití, může se v evoluci přenášet do dalších generací a pozměnit organizmus, který ho nese.

Jak je vidět, proteiny v evoluci fungují jako skládačka, která dovoluje ubírat a přidávat menší díly do již existujících celků. Stačí, aby užitečný dílek (doména) vznikl jednou, a může být nespočetněkrát využit (například doména vázící membránu pro proteiny cílené na vnitřní povrch buňky, DNA vazebné domény nejen pro transkripční faktory, ale i pro proteiny zmnožující nebo opravující molekulu DNA). Vzpomeňte si na příklad evoluce transkripčního faktoru v kap. 3.4. Hox gen, který u hmyzu tlumí vznik končetin na člancích zadečku, se vyskytuje i u koryšů. Má zde podobné funkce jako u hmyzu, ale díky aminokyselinovému ocásku blokujícím jednu klíčovou oblast nedokáže tlumit vznik končetin.

Stejný přístup jako příroda využívají i inženýři a vědci při přípravě **rekombinantních proteinů**. Vezmou části původně pocházející ze dvou a více proteinů a spojí je dohromady. Takto lze například proteiny v buňce označit malým zeleně fluoreskujícím proteinem (GFP – z angl. green fluorescent protein). Protein pochází z mořské medúzy, která díky němu zeleně fluoreskuje. Pokud pozorujeme pod mikroskopem buňky, ve kterých je náš protein spojen s GFP, budeme moct sledovat umístění a pohyb našeho proteinu. Přípravou rekombinantního proteinu se také dají připravit specifické molekulární nůžky pro vystřížení vybrané DNA sekvence – jednoduše spojíme různé DNA vazebné domény a proteiny, které DNA štípou.

Jistě vás zajímá, jak může v přírodě vzniknout enzym katalyzující úplně novou chemickou reakci. Vědci z týmu profesora Holbrooka, zabývající se enzymem zvaným laktát dehydrogenáza si položili stejnou otázku. Laktát dehydrogenáza katalyzuje oxidaci kyseliny mléčné na kyselinu pyrohroznovou, nebo zpětnou reakci – redukci kyseliny pyrohroznové na kyselinu mléčnou. Elektrony jsou přenášeny z kyseliny na koenzym (malá molekula, která pomáhá enzymu fungovat – v tomto případě umí uchovávat elektrony během oxidace/redukce), nebo obráceně. Enzym samozřejmě obsahuje vazebná místa pro oba reaktanty. Vědci se zaměřili na to, zdali by nebylo možné strukturu vazebného místa pozměnit tak, aby místo kyseliny mléčné vázal jinou molekulu a přitom byl stále schopen ji oxidovat. Pro tento účel byla zvolena kyselina jablečná, protože její molekula je kyselině mléčné velmi podobná (**obr. 6.9**). Vyzbrojeni znalostmi o struktuře aktivního místa změnili klíčové aminokyseliny v proteinu. Nový enzym pak byl skutečně schopen oxidovat kyselinu jablečnou na kyselinu oxalocetovou. Později se ukázalo, že enzym s takovým aktivním centrem, jaký vyrobili v laboratoři, se vyskytuje i v přírodě. Oba proteiny se ve své aminokyselinové sekvenci a struktuře liší jen málo, ale rozdíl v jejich funkcích představuje velký posun. Podobnou cestou mohly organizmy během své evoluční minulosti zcela jistě rozšiřovat možnosti svého metabolismu a spektrum látek, se kterými umějí zacházet.



## 7. ZÁVĚREČNÁ OBECNÁ KAPITOLA

Doposud jsme se zabývali konkrétními příklady tvarů u různých systematických skupin a poté jsme se také zaměřili na tvar u buněk a proteinů. V této závěrečné kapitole si obecně shrneme jevy, které jsme si ukázali na konkrétních příkladech.

### 7.1 Dědičnost tvaru a mechanismy jeho vzniku v ontogenezi

Drtivá většina buněk, které tvoří jedno lidské tělo, má k dispozici jeden jediný a naprosto stejný genom. Přesto ale buňky v lidském těle nabývají mnoha různých tvarů a velikostí. Srdeční svalová buňka a buňka nervová se sobě opravdu moc nepodobají. Jejich odlišnost je způsobena **zapínáním různých genů v různých chvílích**. Neaktivní geny jako kdyby v buňce vůbec nebyly. Díky aktivitě různých genů pak svalová a nervová buňka produkuje různé proteiny, a získává odlišné vlastnosti. Není přílišnou záhadou, co zapínání a vypínání genů způsobuje. V předchozích kapitolách jsme na to už dokonce několikrát narazili. Mohou za to například hormony (viz ethylen jako módní návrhář u rostlin, **kap. 4.6**) nebo transkripční faktory (viz Hox geny u hmyzu, **kap. 3.4**). Jak jsme si ukázali právě na příkladu Hox genů, buňka se tak vlastně „dozví“, kde se v těle nachází, a podle toho „zapne“ určité své geny.

Zajímavé je, že některé změny v zapínání genů nejsou omezeny jen na jednu konkrétní buňku, ale mohou se dokonce dědit do další generace. Takovým dědičným změnám, které nejsou zapsány v genech, říkáme **epigenetická dědičnost (rámeček 7.A)**. Je to nástroj účinný, protože umožňuje buňkám a organizmům, aby na nějakou dobu vypnuly tvorbu určitého znaku, který se zrovna jeví jako nevýhodný. Na rozdíl od klasické mutace v genu je však možné v případě potřeby tvorbu tohoto znaku opět obnovit. Abychom si význam epigenetické dědičnosti více konkretizovali, uvedeme si příklad, který se sice netýká tvaru, ale je pěkně názorný.

Zjistilo se, že epigenetická dědičnost může hrát roli například v kvalitě mateřské péče některých savců (myši nebo šimpanzů). Když je totiž malá myška během prvního týdne svého života vystavena nějakému stresu (třeba její matku honí kočka, takže je malá myška hladová a bojí se), dojde k důležité události, která ovlivní celý zbytek jejího života a život jejích potomků. V některých nervových buňkách v mozku stresované myšky se totiž aktivuje enzym, který se naváže na řídicí oblast jednoho genu, který zodpovídá za tvorbu receptoru určitého hormonu. Díky tomu se v mozku trvale produkuje jiné množství tohoto receptoru než by bylo jinak obvyklé, což ovlivní množství hormonu, který buňka přijme. Jak jsme si ukázali na onom příkladu s módním návrhářem u rostlin a konečně i s juvenilním hormonem u hmyzu, jsou hormony důležité pro zapínání a vypínání řady genů v buňce. Tím, že se změní množství hormonu v buňce, změní se i aktivita celé řady jejích genů. Pro naši myšku to bude znamenat, že se bude po celý život bát, bude se často někde schovávat a nebude věnovat moc času svým mláďatům. Má se za to, že tato změna není tak nevýhodná, jak se může na první pohled zdát. Mláďata stresovaných matek jsou totiž lépe připravena na prostředí obývané predátorem. Když konečně kočka chcípne, vrátí se po několika generacích vše pěkně zpátky (existuje totiž cesta, jak zase tento

gen odblokovat). Dalším příkladem epigenetické dědičnosti je uspořádání bičíků trepky (**rámeček 7.A**).

Ted se zdá být celá záhada vzniku tvaru vysvětlena. Máme geny, které produkují proteiny, a z proteinů se staví tělo. Aktivita těchto genů je dána tím, jaké signály (např. transkripční faktory nebo hormony) do této buňky proudí z okolí. Ty buňce totiž řeknou, v jaké části těla a v jaké fázi jeho vývoje se právě nachází. Ona pak podle toho aktivuje nebo utlumí určité geny a člověk je postaven. Organizmus vlastně není nic jiného než robot, kde každá buňka je takto naprogramována k přesnému sledu úkonů.

Možná vás to překvapí, ale tak tomu není – **organizmus se totiž od robota v jedné věci výrazně liší, umí se přizpůsobit aktuální situaci**. To mu umožňuje nejen vyrovnat se s tím, když nějaká buňka neplní své úkoly, ale je to i podstatnou podmínkou samotné evoluce. Když na robota namontujeme místo jeho nohou kolo, tak spadne a bude se neorientovaně vrtět na místě. Organizmus se na rozdíl od robota umí změně přizpůsobit. Někdy se pak dokonce ukáže, že může být výhodná, a nastartuje se nový rozkvet dané evoluční linie.

**7.A Dědičnost buněčných struktur.** S příchodem molekulární biologie se zjistilo, že geny – základní jednotky dědičnosti – jsou uloženy v podobě sekvencí molekuly DNA (deoxyribonukleové kyseliny). Postupně převládl názor, že všechny dědičné znaky jsou nějak kódované v DNA a dědičné změny jsou způsobeny výhradně jejími změnami. Dnes se ovšem ví, že existují i jiné způsoby dědění znaků a jejich změn než na úrovni tohoto zápisu. Obecně se takové změny označují jako epigenetické. Zajímavým příkladem epigenetické dědičnosti je dědičnost uspořádání buněčných struktur, která byla objevena u nálevníků. Jejich obří buňky jsou pokryté velkým množstvím bičíků specifickým způsobem uspořádaných v řadách. Vzájemné uspořádání bičíků určuje způsob pohybu při jejich kmitání a u různých druhů existují různé modifikace řad bičíků do struktur sloužících k pohybu nebo příjmu potravy. Každý bičík vyrůstá z útvaru zvaného bazální tělísko. Když se buňka nálevníka dělí, dělí se také každé bazální tělísko na dvě nová tak, že vzájemné uspořádání nových bazálních tělísek je stejné jako uspořádání těch starých. Uspořádání bičíků se „vtiskne“ do nové buňky. Pokud vezmeme buňku nálevníka a jemnou manipulací změním uspořádání bičíků pod její membránou, bude tato změna dědičná. V rámci jednoho provedení pokusu otočili trepce (*Paramecium*) část bičíků o 180°. Protože část bičíků pak kmitala do protisměru, zásah změnil i způsob plavání buněk. Rozhodující samozřejmě je, že se změna přenesla na potomstvo upravené trepky a ani po mnoha generacích nezmezila. Máme zde tedy nejen co do činění s dědičností znaků bez přímé účasti DNA, i když DNA samozřejmě kóduje proteiny, ze kterých se bičíky skládají. Rozmístění bičíků v prostoru se však dědí epigeneticky, ale také s dědičností získaných znaků. Význam genetického zápisu pro fungování života a jeho evoluci nikdo nepopírá. Je ale nezbytně nutné opustit představu, že jiné typy dědičnosti jsou nemyslitelné. Výše zmíněný příklad není nějaká obskurní rarita s okrajovým významem. Nálevníci jsou velká významná skupina eukaryot a značná část jejich diverzity se projevuje právě na úrovni rozmístění bičíků a z nich odvozených struktur.

**Jak se ale organismus dokáže změnám přizpůsobit?** Čte své okolí a interaguje s ním. Buňky mají řadu receptorů, prostřednictvím kterých neustále čtou své vnější i vnitřní prostředí. Mají také mechanismy, kterými na zjištěné parametry prostředí účelně reagují. Jak jsme si naznačili na modelu epigenetické krajiny, už dávno neplatí představa, že na začátku vývoje těla je genom jakožto přesný a neměnný plán, podle kterého je tělo postaveno. Naopak, konkrétní podobu fenotypu výrazně ovlivňuje prostředí, ve kterém se daná buňka, tkáň, orgán či organismus nachází.

Správnější tvrzení by tedy bylo, že na začátku ontogenetického vývoje není genom, nýbrž buňka. Buňka jakožto systém, který už od svého počátku obsahuje spoustu různých receptorů, signálních drah a mnoho dalších molekul. Tato buňka neustále přijímá a zpracovává různé signály z okolí, zkrátka žije. Samozřejmě nelze zapomenout, že významnou částí buňky je taky velká knihovna genů (genom). Součástí většiny životních dějů je to, že buňka v určitém okamžiku usoudí, že se musí podívat na určitý svazek ve své knihovně (na určitý gen). Někdy jej přečte (vytvoří podle něj mRNA a pak protein), někdy tam jen nechá záložku (epigenetická paměť), často si místo celé knihy najde jen krátký citát v časopisu a knihu už nechce (RNA interference, kdy krátké úseky RNA komplementární k mRNA vedou k zastavení translace dané mRNA), jindy taky třeba z některé knihy vytrhá část stránek a vloží si je do jiné knihy (rekombinace, kdy dojde k přehození polohy dané alely z jednoho na druhý chromosom stejného typu – diploidní buňka obsahuje každý chromosom ve dvou kopiích). V každém případě informace z knihovny posunou buňku do trochu odlišného stavu, kdy trochu jinak interpretuje informace zvenčí, začne reagovat na trochu jiné podněty nebo třeba zjistí, že chce přečíst další knihu.

Důležité je, že celý embryonální vývoj počíná nikoliv z jednoho genu, ale z jedné buňky. Ta reaguje na své prostředí a množí se. Embryonální vývoj je tak série konkrétních stavů mnoha buněk, které „čtou různé knihy“ podle prostředí, ve kterém se nachází. Ty stavy jsou právě takové, že společně skoro vždycky vytvoří funkční tělo. Genom tedy není popis těla, ale návod na tělo – asi stejně jako recept na štrúdl není plánem štrúdlu. Kuchař, stejně jako buňka, interaguje s receptem a skoro vždy vznikne použitelný štrúdl, byť může být málo sladký nebo je v něm moc mouky.

Tyto poznatky mohou také osvětlit vznik a přizpůsobivost různých tělních struktur a tvarů. Jestliže buňka vyvíjejícího se těla čte své nitro a okolí, jaké informace se dočte? Předně se dozví, kde je. Například exprese Hox genů (viz **kap. 3.4**) ji informuje, v kolikátém tělním článku se nachází. Jiná sada genových produktů (tedy mRNA a proteinů) vytváří a uchovává informace o tom, zda je buňka vepředu nebo vzadu, uvnitř či vně. U člověka kupodivu není příliš jasně určeno, zda je vpravo či vlevo. Zkuste se zamyslet proč. Malou nápovědou vám budiž fakt, že jsme bilaterálně souměrní. Další genové produkty poziční informaci buňkám ještě více zpřesňují. Takže buňka zjistí, kde se nachází. Co ale s tím?

Podívejme se na příklad buňky epitelu. Podle parametrů svého okolí se „rozhodne“ o své konkrétní podobě. Zjistí například, že na jedné straně se jí dotýkají další buňky téhož typu, vedle nich je základ budoucí cévy a celou přední část má

namířenou do lumen právě vznikajícího střeva. Buňka se podívá do knihovny, co by měla v takové situaci dělat. Dozví se, že má na kontaktu s těmi buňkami stejného typu vytvořit těsné spoje, na té straně, kde je lumen střeva, má vytvořit klky a k cévě se musí ve vlastním zájmu těsně přimknout. Výsledkem snahy naší buňky a jejích kolegyň je epitel, který transportuje živiny a jinak docela dobře těsní. Vytvoří se na první pokus a skoro bez chyb.

Buňky tkání, jako jsou svaly, šlachy a kosti, vnímají i mechanické zatížení. V populárně naučných knížkách často najdete přirovnání trámčiny v hlavici lidské stehenní kosti k nosníkům Eiffelovy věže. Který gen kóduje takové tvary? No samozřejmě žádný! Buňky vznikající kosti mají prostě tendenci vytvářet porézní strukturu. Nejde ale o stavbu věže podle architektonického plánu, naopak je to celkem náhodný děj. Zpočátku struktura rozhodně nosník věže nepřipomíná, pak ale dítě začne svou kost namáhat. Buňky registrují, že některé kousky kosti okolo nich jsou namáhány v tahu, jiné v tlaku, jiné vůbec. Podívají se tedy opět do svých knihoven. Dozvědí se, že přetěžované kousky je třeba posílit, jiné oslabit nebo zrušit. Po řadě takových dějů a nějakém tom růstu je z neuspořádané trámčiny najednou onen opěvovaný nosník, který na pár centimetrech plochy udrží asi pět tun. Pokud se vám během života namáhání nohy změní, třeba začnete jezdit na koni nebo si nohu zlomíte, kostní trámčina se opět dokonale přizpůsobí.

Zkrátka, aby orgány správně fungovaly, tak nestačí, aby vznikly jejich buňky, musí se k nim napojit například cévy nebo nervy. Tohle ale není polopaticky zapsáno v genech, je to výsledkem interakce mezi jednotlivými buňkami, tkáněmi a celými orgány.

Všechny tyto poznatky jsou pěkné, ale abychom je plně docenili, musíme si taky něco říci o jejich roli v evoluci. Představte si, že dojde k mutaci, která způsobí, že určitá šlacha začne na jednom místě kostnatět. Není to až takový problém, každá buňka má ve své knihovně knihy, ve kterých jsou recepty na tvorbu kostí. Stačí, aby ji něco donutilo tyto knihy ve správnou dobu otevřít a přečíst. V těle se tedy vytváří nová kost. Ta musí přizpůsobit svou sílu a tvar trámčiny směru namáhání, aby se hned nezlomila. Jak dlouhou evoluci to bude ještě vyžadovat? Žádnou! Říkali jsme, že kostní buňky poznají, jak mají růst, a to platí i v nové kosti. Do každé kosti musí vést céva. Ano, uhodli jste, do nové kosti povede víceméně automaticky. Stejně tak

**7.B Lamarckizmus.** Je zajímavé, že vývojové plasticity a schopnosti organismů perfektně vyladit své struktury a funkce si všiml jistý badatel ještě před vznikem vývojové a evoluční biologie. Jmenoval se J. B. Lamarck a postavil na tomto poznatku svou představu o vývoji života. Nyní zapomeňte vše, co jste se učili o Lamarckovi ve škole. Rozhodně nebyl blázen, aby věřil, že když useknete psovi ocas, bude mít štěňata bez ocasu. Jeho nauka předpokládala, že samovykládavá schopnost je vlastní všemu živému úplně stejně jako je hmotě vlastní gravitace. Další věc je, že vývojová plasticita vysvětluje použitelnost evolučních novinek, ale nikoliv jejich vznik. Za ten může náhoda, že, pane Darwine.

tato kost bude od začátku obalena okosticí. Gratulujeme, ve vaší kostře právě přibyla třeba česka, která tam dříve nebyla. Umožní vám trochu lépe chodit a stát.

Uvedme si jiný, konkrétnější příklad. Naši předkové v evoluci ztratili gen pro jeden druh myosinu. Vinou toho se jim výrazně zmenšily žvýkačí svaly. Jak na to reagovaly okolní tkáně? Různě, ale konkrétně tkáň tvořící mozkovnu na to reagovala tím, že se najednou výrazně víc vyklenula a prostor uvnitř se zvětšil. Důsledky si domyslete sami...

Pokud se tedy objeví nějaká nová struktura, je naděje, že bude rovnou překvapivě harmonicky začleněná do zbytku těla. Stane se to proto, že disponujeme velmi dokonalými a evolučně starými mechanismy, které se starají o vyladění architektury všech tkání a jejich vzájemnou harmonii. Nová kost je rovnou dost pevná, sval je inervovaný, epitel rovnou těsní. Bez těchto poznatků by nešlo pochopit, jak se v evoluci může objevit nová struktura a ještě rovnou přinést svému nositeli nějakou výhodu. Je to taky částečná odpověď na otázku, proč v evoluci často nevznikají různé groteskně polovičaté mezičlánky, ale jen normální organizmy. I když mnohé struktury mohou vzniknout takto naráz, u některých orgánů docházelo k několikačlenné evoluci. Vždy ale vzniká normální organizmus, k čemuž není potřeba žádný inteligentní designér. Organizmy se totiž navrhují samy a jde jim to docela dobře od ruky. Naše příklady uvedené výše jsou samozřejmě velmi zjednodušené a rýpalové jistě objeví, že něco bylo ve skutečnosti trochu jinak, ale uvedené obecné principy platí.

Důkazem a zároveň pěkným příkladem vývojové přizpůsobivosti jsou jedinci, u kterých během ontogenetického vývoje došlo k nějakému nenadálému defektu. Můžeme pozorovat, jak se tvar jednotlivých částí jejich těla, jeho chování a fyziologie vzájemně nastavují tak, aby tento defekt utlumily. Tomuto jevu se říká **fenotypová akomodace (efekt dvounohé kozy, viz rámeček 7.C)**.

Tvar tedy není zakódován záhyb po záhybu, ale odvíjí se od toho, jak je buňka nastavena působením prostředí. Je vytvářen sice s využitím genů (na základě čtení knížek v knihovně), ale výrazně se na něm podílí i aktuální interakce buněk, tkání a orgánů a interakce organismu s vnějším prostředím. Na tento aspekt utváření živého tvaru bychom neměli nikdy zapomínat. Úplně na závěr nám ještě dovolte

**7.C Fenotypová akomodace.** V první polovině 20. století žila jedna koza, které nenarostly přední nohy. Kupodivu jí to nevadilo až tak moc, jak by se mohlo zdát. Došlo u ní totiž ke změně tvaru a síly kostí na zadních nohou, změnil se tvar její páteře i pánve. Zesílily některé svaly ve spodní části těla a jejich napojení na kosti bylo posíleno o novou sadu slach. To vše se stalo najednou, bez nutnosti genetických změn. Koza pak skákala jako klokan a celkem spokojeně si žila. Od té doby byla zaznamenána řada obdobných případů, třeba dvounohý pes.

Je zajímavé, že řada takovýchto morfologických změn se podobá evolučním novinkám, které se objevily u dvounohých linií savců (člověk, klokan). Zůstává nezodpovězenou otázkou, jestli na počátku evoluce dvounohých linií také nestál nějaký podobný, tentokrát dědičný, vývojový defekt.

přidat další otázku k zamyšlení. Není náhodou tvar alespoň zčásti emergentní vlastností, podobně jako sladkost cukru (viz **rámeček 7.D**)? Také dnes, na začátku druhé dekády 21. století, máme kolem sebe fenomény, kterými se můžeme nechat okouzlovat. Tvar je nepochybně jedním z nich.

## 7.2 Vznik mnohobuněčných útvarů z buněk

Nyní se pokusíme dvě z výše zmiňovaných úrovní uspořádání živých systémů propojit a ukázat, jak probíhá vznik živočišného těla na základě řízené spolupráce buněk. Bez ní by byly vznik a fungování orgánů nebo celého těla nemyslitelné.

V **kapitole 6** věnované proteinům jsme se zabývali způsobem, jakým jedna buňka získá a zpracuje signál z prostředí, na který dále reaguje. Pro výklad v této kapitole stačí mít na paměti, že buňky mají schopnost vzájemného posílání zpráv (signálních molekul), které vyhodnocují (pomocí regulačních proteinů) a podle nichž se zařizují (vykonají buněčnou odpověď, například změni tvar, přesunou se, změni se na jiný buněčný typ apod.). Danou akci může buňka vykonávat pomocí molekulárních motorů nebo proteinů vážících membránu a cytoskelet. V jiném případě může zafungovat buněčná „paměť“ – sada transkripčních faktorů umístěných v jádře může dlouhodobě určité geny vypínat a jiné zapínat. Děje se tak i dlouho po odeznění signálu, který původně tyto změny spustil.

Aby mohla vzniknout organizovaná struktura, musí různé skupiny buněk provést různé akce, které společně povedou ke kýženému výsledku. Cvičenci během spartakiády také vytvoří obraz tím, že každý přijde na své stanoviště a vykoná příslušné cviky. Podobně mohou buňky udělat každá svůj proces a vytvořit tak nějakou strukturu. K tomu je ovšem zapotřebí, aby se buňky od sebe odlišily – aby nedělala každá to samé.

**7.D Emergentní vlastnosti.** Emergentní vlastnosti určitého celku (například lidského těla) mají základ v interakcích a vztazích mezi částmi, z nichž se tento celek skládá. Zanikají, pokud je celek rozložen na izolované oddíly. Dobře si to můžeme představit na příkladu ethanolu (lihu). Ethanol se skládá z atomů kyslíku, vodíku a uhlíku. Snězte, kolik chcete živočišného uhlí, dýchejte, kolik chcete vodíku a kyslíku, avšak nikdy se jimi neopijete (kyslíkem se otrávíte). Přesto stačí pár loků čistého ethanolu a zabloudíte i doma. Ze stejných atomů se skládá i cukr, ani jeho každodenní konzumace z vás, na rozdíl od lihu, notorického alkoholika neudělá. Důsledkem objevu emergentních vlastností bylo opuštění představy, že organizmus funguje jako hodinový strojek, který stačí rozebrat na součástky a ty popsat. Představu stroje nahradila síť. Obrovským šokem vědy 20. století bylo poznání, že sítím (systémům) nemůžeme porozumět na základě jejich prosté analýzy. Vlastnosti částí nejsou jejich skutečnými vlastnostmi. Mohou být pochopeny pouze v kontextu uspořádání a vzájemných vztahů. Jednotlivé buňky, tkáně, orgány a organizmy musíme proto chápat v kontextu vztahů s jinými částmi stejné úrovně. Celek je prostě víc než pouhá suma jeho částí. Neexistuje základní úroveň popisu. Každá úroveň, ať už úroveň molekulární, buněčná či organizmální, má určité emergentní vlastnosti, které nejdou vysvětlit z pozice úrovně nižší. Ani z úrovně buňky se nám proto zřejmě nepodaří vysvětlit vše.



Na začátku vzniku složitějších útvarů ze stejnorodé masy buněk se buňky rozrůžňují v několik odlišných buněčných skupin. Jednou z možností je rozrůžnění podle vzdálenosti od signálního centra. Signální centrum je skupina buněk, která směrem ke stejnorodé masě vysílá signál, podle nějž se tyto buňky zorientují v prostoru. Okolní buňky mohou odpovídat na signál různě podle toho, v jaké vzdálenosti od signálního centra se nalézají. Signální molekuly se totiž posouvají neuspořádaným pohybem (difúzí) buněčným prostorem směrem od centra – do vzdálenějších míst se jich dostane méně než do míst bližších.

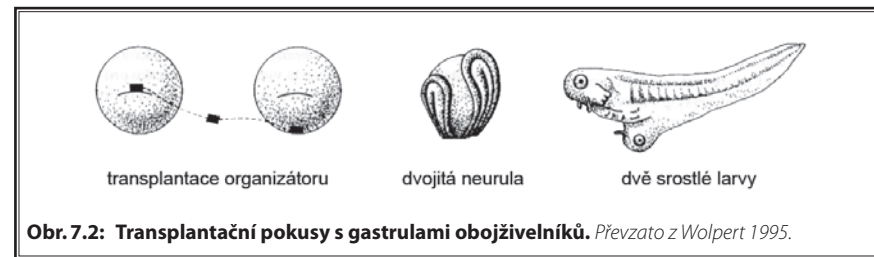
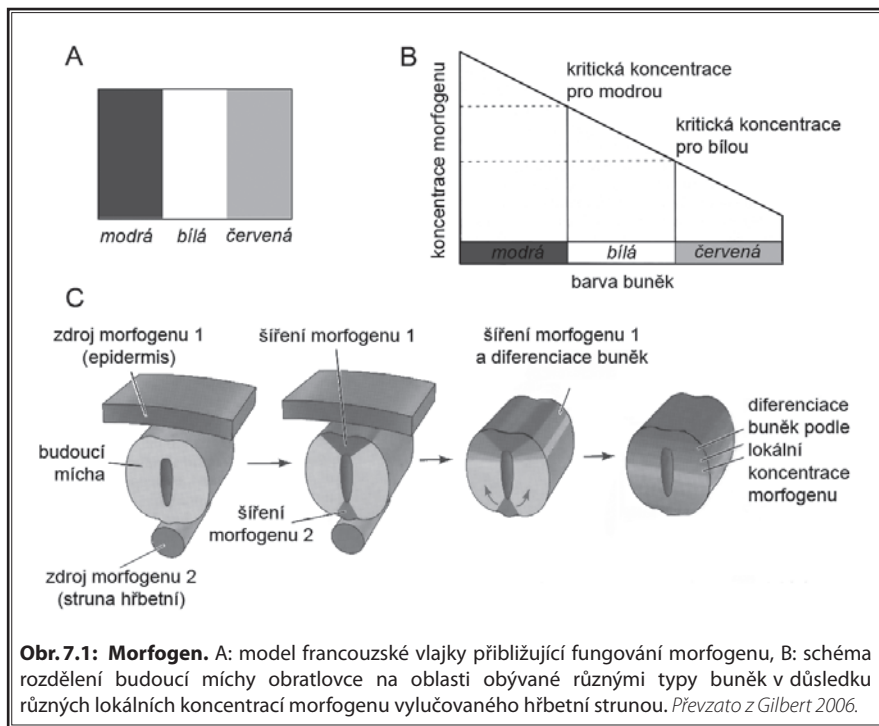
Látka, která dokáže vyvolat různé reakce buněk v závislosti na své koncentraci, se nazývá **morfogén**. Fungování morfogenu lze snadno vysvětlit na modelu francouzské vlnky navrženém vývojovým biologem Lewisem Wolpertem. Představme si kousek tkáně, který má na základě vývojových instrukcí vytvořit obraz francouzské vlnky (**obr. 7.1**). Z jednotné buněčné populace by se tedy měly stát 3 typy o odlišném zbarvení. Teoreticky by stačilo, aby určitá sousední tkáň, řekněme nalevo od budoucí vlnky, vylučovala do mezibuněčného prostředí molekuly morfogenu. Buňky by uměly reagovat třemi způsoby – pokud by se k nim dostalo velké množství morfogenu (buňky zcela nalevo, tedy nejbližší ke zdroji signálu), zbarvily by se do modra. Prostřední koncentrace by vyvolala bílé zbarvení a nejnižší koncentrace

by vedla ke zbarvení červenému. Podobné procesy se skutečně ve vývoji zárodku a diferenciaci budoucích tkání uplatňují.

Uvedeme zde několik příkladů. Ve vývojovém stádiu gastruly už mají zárodky obojživelníků určeno, kde bude břišní a kde zádová strana. Stejně tak jsou odlišeny budoucí přední a zadní část embrya. V zadní části a na břiše jsou signální centra, ze kterých proudí morfogeny. Buňky tak na základě kombinace koncentrací těchto dvou látek zjistí svou polohu. Mohou například dostávat mnoho signálu zezadu a málo signálu z břicha, čímž se dozví, že se nacházejí v zadní hřbetní oblasti, a podle toho se budou dále chovat. Signální centra v pozdější fázi vývoje zaniknou, ale buňky si svou pozici budou „pamatovat“ – vytvoří si podle ní specifickou kombinaci transkripčních faktorů, která pak bude fungovat jako adresa. Hox geny zmiňované v kapitole o hmyzu (**kap. 3**) a o proteinech (**kap. 6**) slouží jako adresa vypovídající o poloze podél předozadní osy těla. Pokud experimentálně odstraníme signální centrum zárodku, vznikne místo živočicha neforemná masa buněk. Pokud naopak vyjmuté signální centrum připojíme k jinému zdravému zárodku, vyroste z něj zrudá v podobě dvou srostlých larev – každé signální centrum přiměje bližší buňky, aby na základě jeho instrukcí tvořily příslušné tkáně a orgány (**obr. 7.2**).

Dalším příkladem rozrůžnění buněk pod vlivem morfogenu je rozdělování míchy na oblasti obývané různými typy neuronů tak, že morfogeny produkované hřbetní a břišní stranou neurální trubice poskytují jednotlivým buňkám informaci o vzdálenosti od těchto okrajů (**obr. 7.2**). Nezralé neurony můžeme ze zárodku vyjmout a pěstovat je na misce. Pokud přidáme příslušné morfogeny, buňky se změny na druh neuronu odpovídající příslušné koncentraci (pro vyvíjející se neuron napodobujeme podmínky, jaké má v zárodku). Pokud se morfogen pohybuje ze signálního centra v rovině do všech stran, vznikají na základě jeho koncentrace prstence buněk. Tak se tomu děje třeba během vzniku skvrn na křídlech motýlů. Během zrání buněk se prstence různě vybarví a utvoří na křídle oko.

Instruktažní procesy během embryonálního vývoje se opakují mnohokrát po sobě i současně. Umožňují tak buňkám získat velmi přesné údaje o jejich současném stavu. Například: jsem buňka vystylající vnitřek žíly v přední končetině, jsem v téměř hotovém kuřeti, které se bude brzy líhnout, a moje sousední buňka se právě poranila. Poté co buňky mají sérii instrukcí z okolních tkání a během toho, co dostávají další, tvoří společně útvary kombinací několika typických buněčných činností:



(1) **Buněčné dělení** – Buňka se v reakci na signály a svou minulost může začít intenzivněji dělit nebo může naopak v buněčném dělení ustát (viz také příklad ontogenetického vývoje listu, **kap. 4.6**). Navíc může rovinu buněčného dělení orientovat určitým směrem. Přibývající tkáň pak roste do tohoto směru, místo aby se rozrůstala chaoticky (viz také příklad rostlinného vrcholového meristému, **kap. 4.2**).

(2) **Tvorba a rušení buněčných spojů** – Počtem buněčných spojů, které buňky umístí na své membrány určují, jak pevně budou držet pohromadě s podkladem a vzájemně mezi sebou. Protože mohou proteiny, pomocí kterých dochází k připevnění, umístit jen na některé části povrchu a rovněž mají ve svém arzenálu více typů takových proteinů, mohou se spojit pouze s některými buňkami a povrchy mezibuněčné hmoty kolem a s jinými ne.

(3) **Programovaná buněčná smrt** – Buňky mohou v rámci reakce na instrukce od okolních tkání podstoupit programovanou buněčnou smrt. Pomocí tohoto procesu se odstraňují již nepotřebné části zárodka. Odstraněním buněk uvnitř kousku tkáně vznikají některé dutiny. Rovněž mezery mezi prsty vznikají zánikem blány, která prsty zárodka spojuje. Během vývoje je odstraněno i mnoho neuronů, protože na začátku jich vznikne více, než je potřeba. Po propojení nervových buněk do sítě a ke svalům jsou ty, které si spojení nenašly dostatečně brzy, odstraněny. Některé procesy tvorby spojů tak probíhají rychleji, než kdyby buněk vzniklo pouze tolik, kolik potřebuje dospělé tělo. Zárodek by pak musel „čekat“ na všechny buňky, dokud si nenajdou cíl. Navíc výše zmíněná signální centra mohou také zakončovat svou existenci programovanou buněčnou smrtí. Pokud je hlavní funkcí nějaké tkáně organizovat okolní buňky do struktury, stává se organizátor po dokončení struktury nepotřebným. *O průběhu a regulaci programované buněčné smrti se můžete dočíst více v přípravném textu BiO 2008 – Smrt jako součást života.*

(4) **Vylučování mezibuněčné hmoty** – Jednou z reakcí buněk na události ve vývíjícím se embryu je vyloučení buněčné hmoty. Zpravidla mívá specifické složení a může být vyloučena na specifickou stranu buněk. Její přítomnost ovlivňuje další změny v zárodku. Funkce mezibuněčné hmoty jsou shrnuty v **kap. 5.1**.

(5) **Migrace** – Mnoho událostí ve vývoji živočicha souvisí s přesunem buněk z jednoho místa na jiné (viz **kap. 5.1**).

(6) **Buněčná diferenciaci a změna tvaru buňky** – Buňky pod vlivem vývojových signálů zapínají a vypínají specifické skupiny genů, čímž se mění proteinové složení těchto buněk. Během konečné fáze buněčné diferenciaci také buňky zaujmou takový tvar, jaký budou potřebovat pro výkon své funkce. O tom, jak buňka získává tvar, jste se mohli dočíst rovněž v **kap. 5.1**.

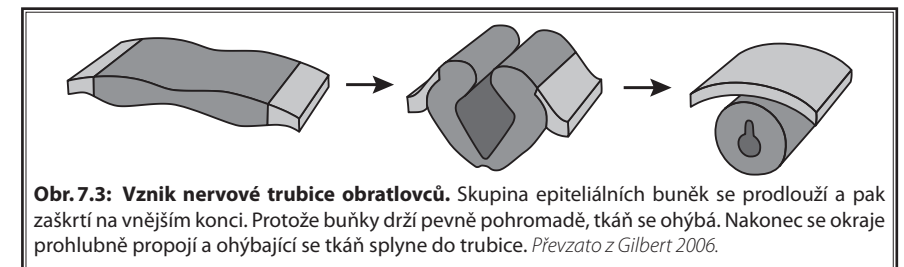
(7) **Organizovaný přesun a/nebo změna tvaru skupiny buněk** – Vedle jednotlivých buněk se mohou přesouvat celé propojené vrstvy epitelu. Buňky na jeho vedoucím okraji mají mnoho panožek a výstupků (tak jako buňky putující jednotlivě), ale zůstávají spojené navzájem i s buňkami bez panožek a celou tkáň táhnou. Takové pohyblivé listy mohou například uzavřít jinou skupinu buněk a vytvořit základ pro nějaký obal nebo povrchovou strukturu. U některých živočichů je tímto

způsobem zárodek pokryt základy budoucí pokožky. Když už je většina povrchu pokryta, střetnou se dvě populace pohybující se proti sobě. Buňky na jejich okrajích umístí na membrány svých panožek mechanické spoje, kterými se panožky vzájemně propojí a přitáhnou. Poté jsou tyto spoje umístěny i do zbytku stýkajících se membrán a skupiny buněk splynou v jednu. U mořských hub a žahavců se podobným způsobem uzavírají otvory vzniklé poraněním.

Epiteliální tkáň většinou funguje jako celek a jako celek může podstupovat různé přeměny. Kolektivní činností buněk epitelu vznikají například **záhyby**, dutiny a trubice. Buňky epitelu jsou polarizované a dokážou spouštět některé děje pouze na jednom konci. Mohou se například na jednom konci zaškrtnit. Protože se z přibližně válcovitých buněk stanou kužely (srovnejte situaci s přítomností fosfolipidů s malou hlavičkou v membráně, viz **kap. 5.1**) a jsou stále vzájemně spojené, tkáň se zakříví. To se uplatňuje například během gastrulace, což je proces, při němž se dovnitř živočišného embrya vchlípí část tkáně, ze které vznikne prvostřevo. Ohýbání epitelu je nezbytné i pro vznik záhybů a klků, které zvětšují povrch střeva. Je to také první krok při vzniku nervové trubice (**obr. 7.3**), kdy se záhyb pořád víc vnořuje a zakřivuje. V poslední fázi buňky, pomocí kterých zůstává budoucí trubice spojena se zbytkem epitelu, toto spojení přeruší. Poté se spojí navzájem, čímž trubicí uzavřou. Během této fáze buňky odstraní proteiny způsobující specifickou vazbu k sousednímu epitelu a umístí na membránu jiné, odpovědné za nové spojení uzavírající trubicí.

V prostorech obalených epitelem vznikají **dutiny** – například blastocoel (dutina uprostřed embryonálního útvaru – blastuly), nebo kanálek uvnitř nervové trubice. Takovou dutinu pak mohou buňky aktivně zvětšit vylučováním molekul mezibuněčné hmoty a iontů směrem dovnitř. Díky osmóze pak do dutiny vteče voda a celou strukturu napne. Tímto způsobem se například v přední části nervové trubice vytvoří větší dutiny – budoucí mozkové komory.

Nyní si popíšeme, jak vlastně mohou buňky pomocí výše zmíněných procesů vytvořit určitou strukturu. Naším příkladem bude cévní systém, jehož vývoj začíná vznikem velkých cév. Ty se formují ze shluků původně pohyblivých zárodečných buněk. V místech, kde mají být v hotovém těle velké cévy, se tyto buňky nahromadí do ostrůvků. Poté vytvoří buněčné spoje, kterými se propojí do podélných trubic odpovídajících budoucím cévám. Dále v důsledku vzájemné souhry v trubicích utvoří



dutiny. Může se to dít tak, že buňky, které jsou uprostřed, spustí programovanou buněčnou smrt a jsou odstraněny. Že jsou uvnitř, poznají podle toho, že sousedí pouze s dalšími buňkami trubice, kdežto buňky na kraji jsou ve styku i s okolní tkání. Jiný způsob, jak utvořit v budoucí cévě dutinu, spočívá v tom, že buňky své mezibuněčné spoje přeuspořádají. Se svými sousedy zachovávají spojení jen v některých místech, zbytek membrán, které k sobě byly přiložené, se oddělí a tím mezi nimi vznikne dutina. Pro vznik a vývoj mnohobuněčných struktur je ostatně typické, že stejného výsledku lze dosáhnout různými cestami (**obr. 7.4**).

**Trubice** se také po svém vzniku mohou dále rozrůstat a **větvit**. „Vedoucí“ buňky na jejich koncích vysílají panožky a posouvají se do okolních tkání. Zůstávají ale spojené se svými sousedy a táhnou je za sebou. Dále se mohou buňky trubičky i dělit, aby se cévní řečiště mohlo vedle natahování a přesouvání skutečně rozrůstat. S jistou pravidelností vznikají z některých buněk rostoucí trubice nové „vedoucí buňky“, které začnou natahovat panožky některým směrem a táhnout za sebou další buňky. Tak se budoucí cévy větví. Aby se nevětvlily nadměrně (cévní řečiště by pak bylo přehnaně nahuštěné), vysílají „vedoucí“ buňky signál, který brání blízkým buňkám začít tvořit další větev.

Protože míst vzniku a rozrůstání cévní soustavy je více, musí se na sebe vznikající cévy správně napojit. Již od začátku vznikají budoucí žíly a tepny odděleně. Jak je zajištěno, že se pak propojí správně? Proč se nikdy nestane, že žíla vedoucí odkysličenou krev ze svalů se omylem napojí na tepnu, která má zásobovat mozek kyslíkem? Podobná „nedorozumění“ by způsobila zánik zárodku dávno před dokončením jeho vývoje. Buňky budoucích tepen a žil se od sebe liší a dovedou rozpoznat příslušnost k tepně nebo žíle u ostatních buněk. V případě větších cév mají stejné buňky tendenci se vzájemně spojovat a vyhýbat se buňkám opačného typu. Proto se například rostoucí hlavní tepny napojí správně na aortu a nespojí se s žilami. V případě jemných vlásečnic se naopak větve odvozené od tepen a žil vzájemně spojují a stejné typy vedoucích buněk vlásečnic se vzájemně odpuzují. Je totiž potřeba, aby krev přitékající z tepen po odevzdání kyslíku z vlásečnice do okolní tkáně tekla dále do žil.



Jak tomu při směřovaném růstu a migraci buněk bývá, je i v právě popsaném případě řízen signály z okolních tkání. Růst hlavních větví cévního řečiště je řízen signály, které okolní tkáně vysílají podle svého umístění v těle. Hrubá mapa rozvodného systému je tak odvozena od různých signálů vysílaných buňkami různých částí těla. Není neobvyklé, že se růst cév řídí podle růstu dalších tkání. Zejména vznikající nervy vylučují signální molekuly, které k nim přilákají rostoucí tepny. Budoucí nerv si tak zařídí přívod kyslíku bez ohledu na to, kudy poroste. Velmi plastický je vývoj jemných větví – vlásečnic. Probíhá tak, aby měla krevní soustava přístup ke každé buňce. Pokud se totiž některá buňka vyskytne příliš daleko a nedostává se k ní dostatek kyslíku, začne tvořit růstový faktor, který přiláká některou z rostoucích kapilár. Růst a přestavby cévního řečiště na úrovni kapilár probíhá i v dospělosti.

Podobným způsobem jako vývoj krevního řečiště obratlovců probíhá i vznik vzdušnic u hmyzu. Dále se některé právě popsané mechanismy uplatňují při vzniku jiných trubic a kanálků, které mohou plnit například sběrnou funkci – řada exokrinních žláz se skládá právě z takových kanálků, které jsou vystlány sekrečním epitelem. Produkty tečou z menších kanálků do větších, postupně se shromažďují a společně vyúsťují ven (do trávicích dutin v případě slinných žláz, jater, slinivky; na povrch ze žláz mléčných apod.).

Na závěr si dovolueme ještě jedno zamyšlení. Při vysvětlování toho, jak se stejná skupina buněk rozrůzní, jsme mlčky předpokládali, že vedle skupiny buněk, která přijímá morfogen, existuje jiná skupina buněk, která ho vysílá. Mohlo by vás napadnout, kde se tam vzala. Jistě, mohla být funkčně odlišena od ostatních buněk, protože předtím dostala k tomu určený signál. Jenže kdybychom se postupně posouvali v embryonálním vývoji zpět, zjistili bychom, že samozřejmě začíná rozdělením oplodněného vajíčka na dvě buňky. Jak se dělicí buňky rozrůzní na samém začátku? Každá eukaryotní buňka se umí polarizovat. V případě některých živočichů je takto polarizované už vajíčko. Jeho přední, zadní, horní a spodní konec se určí předem. Během dělení se pak dostanou značky určující různé části vajíčka do různých buněk. Rozmístění značek proběhlo uvnitř matky na základě informací z jejího těla. Máme zde tedy podobný problém jako známý „paradox“ se slepicí a vejcem. Polarita embrya se určí podle polarity matky. Její polarita se ovšem určila podle polaroty vaječné buňky, ze které vznikla...

U jiných živočichů nemusí být všechny osy určeny hned na začátku. Zde se mohou značky uvnitř vajíčka přeskupit podle nějakého signálu z prostředí. Polarizaci může spustit například oplození. Spermie se s vajíčkem spojí v jednom místě. Na tomto místě může zůstat značka, která buňku polarizuje. Dělením polarizované buňky vznikají dceřiné buňky, které nejsou stejné. V dělicí se skupině buněk pak máme různé buňky na různých stranách. Ty mohou poskytovat jiné signály buňkám mezi nimi a přispívat k dalšímu rozrůžňování.

### 7.3 Homologie

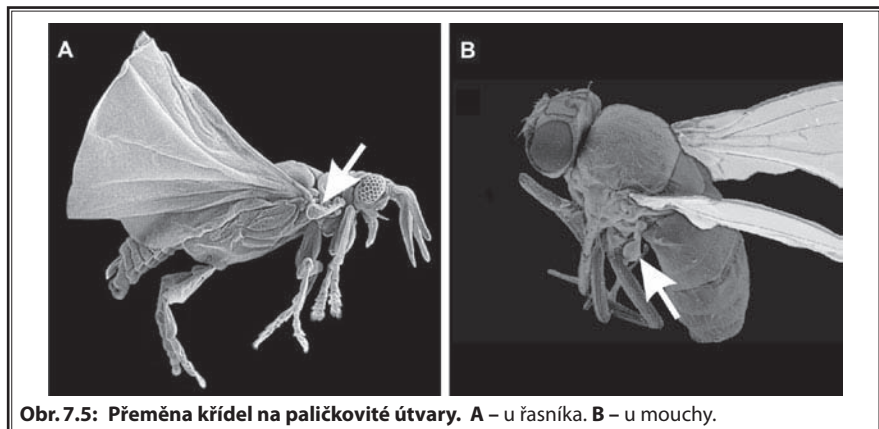
**Homologie** je termín používaný pro znaky, které mají stejný původ. My si povíme o dvou základních konceptech homologie, mezi kterými je určitý rozdíl. Prvním je koncept **seriální homologie** (paralogie) a druhým koncept **historické homologie**.

Seriální homologie se vztahuje k různým znakům v rámci jednoho organismu. Tyto znaky vznikly například zdvojením původní jednotky nebo rozrůzněním několika původně stejných jednotek (např. různě přízpusobené končetiny hmyzu ústním ústrojím počínaje a cerky na konci zadečku konče). Pojem historické homologie se naopak vztahuje na struktury vyskytující se u různých druhů. Za homologické tento koncept označuje ty struktury, které byly zděděny od společného předka sledovaných druhů. Příkladem historické homologie jsou zadní křídla vosy a kyvadélka mouchy (paličkovité útvary těsně za křídly prvního páru). Vznikly ze stejné struktury jejich společného předka. Ale teď pozor, kyvadélka mouchy a její přední křídla jsou také homologická. Zde však nejde o homologii historickou, nýbrž seriální. Kromě seriální a historické homologie byla vytvořena ještě celá řada konceptů homologie, což je jednou z příčin možných nedorozumění v debatě o homologických strukturách. Pro odhalení stejného původu dvou struktur jsou používána v podstatě tři hlavní kritéria:

**1. Kritérium pozice** – Daný znak (struktura) je u různých druhů homologické tehdy, je-li ve stejné relativní pozici k jiným znakům (strukturám).

**2. Kritérium zvláštní podobnosti** – Podobné struktury mohou být homologické bez ohledu na jejich pozici v takovém případě, že společně sdílí mnoho detailů. Pravděpodobnost, že jde o homologické struktury, vzrůstá s jejich složitostí.

**3. Kritérium kontinuity** – Daná struktura se zpravidla neobjeví najednou, ale podléhá postupnému vývoji. Ačkoliv může být během evoluce proměněna k nepoznání, lze její původ objasnit pohledem na druhy, které jsou primitivnější (podobnější předkovi). Příkladem může být sosák motýlů. Jak jsme si ukázali (viz



Obr. 7.5: Přeměna křídel na paličkovité útvary. A – u řasníka. B – u mouchy.

kap. 3.3), existují motýli s kousacím ústrojím, s jednoduchými krátkými sosáky, ale i s dlouhými sosáky, které je možné použít k sání nektaru z velmi hlubokých květů.

V poslední době se v literatuře pojem homologie používá i v případě, že mají dvě struktury stejný ontogenetický původ. Zkráceně řečeno, říká se, že dva znaky jsou homologické, pokud vznikají stejným vývojovým mechanismem. Příkladem může být názor, že oko obratlovců a hmyzu je homologické, protože se v obou případech zásadně uplatňuje gen Pax-6. Toto kritérium se zdá být užitečné, ale ve skutečnosti je jeho používání dosti ošemetné. Účast několika stejných genů sama o sobě nezaručuje, že je také celá vývojová dráha stejná, a tím méně, že jsou stejné i dané

**7.E Určování homologií je problém.** Jak už možná tušíte, kritéria homologie uvedená v této kapitole nejsou samospasitelná, protože velmi často nastane situace, kdy jsou dané jednotky homologické podle jednoho kritéria a podle dalšího homologické nejsou. Tato kritéria nám totiž homologii neodhalí, pouze nás upozorní, že by se o homologii mohlo jednat. Pokud chceme určit historické homologie definitivně, potřebujeme znalost příbuzenských vztahů ve sledované skupině a skupinách jí příbuzných (potřebujeme znát fylogenezi). Někdy je tato podmínka splněna, ale rozhodně to není pravidlem. Je to díky tomu, že při určování příbuznosti používáme také kritéria polohy a speciální podobnosti, ovšem na obrovském množství znaků (jednotlivé pozice v sekvencích genů apod.). Často i zde nastane situace, kdy příbuzenské vztahy nejsou dostatečně silně prokázány, a tudíž nám v zodpovězení naší otázky nepomohou.

Například dlouho nebylo jasné, kam patří řasníci (Strepsiptera). I když dnes víme, že patří k broukům, podíváme se na dřívější problém s definicí homologie. Jedna z možných hypotéz říkala, že řasníci jsou příbuzní dvoukřídlym, protože sdílí unikátní podobnost, kyvadélka (splněno kritérium speciální podobnosti). Je ale potřeba říci, že u dvoukřídlych je takto pozměněn zadní pár křídel (obr. 7.5B), kdežto u řasníků přední (obr. 7.5A). Není tedy splněno kritérium stejné pozice. Lze si tudíž představit scénář, že by se tyto paličkovité útvary vyvinuly nezávisle na sobě a že by jejich podobnost byla pouze zdánlivá (konvergentní vývoj), nebo že by měly tyto útvary u řasníků a dvoukřídlych stejný původ, ale u řasníků se prostě změnil tělní článek, u něhož dojde k zapnutí příslušné vývojové dráhy.

Teď už opravdu jen pro otrlé. Představme si, že by řasníci a dvoukřídli byli skutečně blíže příbuzní a jejich paličkovitá kyvadélka by měla základ ve stejných genech. Rozhodně netvrdíme, že tomu tak je (viz výše), jde jen o myšlenkový pokus! Jsou potom paličkovitá křídélka řasníků homologická s předním nebo zadním párem křídel dvoukřídlych? Vznikla sice z buněk dávajících vznik předním křídlym, ale díky genové aktivitě typické pro zadní křídla. Co je víc, buněčná linie nebo specifická buněčná exprese? Vidíte, že i tak zdánlivě jasný pojem, jako je homologie, je velmi nedokonalý při popisu reality a je dobré jej používat velmi opatrně. Musíme vždy studovat jevy a fenomény, nikoliv umělé jazykové škatulky sloužící pouze ke komunikaci mezi lidmi. Nyní si zkuste uvědomit, s jakými homologiemi a konvergenčními jste se při četbě této brožury setkali. Zamyslete se, proč jsou některé tvary struktur „oblíbené“ a vznikají v evoluci opakovaně nezávisle na sobě. Najdete alespoň v některých případech vztah mezi jejich tvarem a funkcí, kterou plní?

morfologické struktury. Bylo totiž zjištěno, že určité transkripční faktory se mohou jako regulační jednotky podílet na celé řadě různých vývojových drah. Další zajímavý příklad představuje vznik oční čočky mloků. Jejich čočka embryonálně vzniká z ektodermu, ale regeneruje se z mezodermální duhovky. Stejná struktura se tedy může vytvořit jak z ektodermu, tak z mezodermu (byť v jinou dobu).

#### 7.4 Omezení (*constraints*)

Někdy se může zdát, že tvar organismu je vždy adaptivní. Tak tomu ale není, ve skutečnosti vzhled a tvar organismu ovlivňuje celá řada nejrůznějších typů omezení. Výsledný fenotyp, a tedy i tvar organismu je vyládněn nejen směrem k prostředí, ve kterém organismus žije, ale musí brát ohled i na řadu vnitřních omezení. Některé vlastnosti organismu tak nevznikají jako přizpůsobení (*adaptace*), nýbrž z prosté nutnosti, jako vedlejší produkty podílející se na utváření jiného znaku. Nic ale nebrání, aby takovéto struktury byly později adaptivně využity.

Klasickou analogií tohoto procesu jsou **plochy** na sloupech držících klenbu v katedrále sv. Marka v Benátkách, mezi biology známé jako **spandrelly**. Jedná se o trojúhelníkovité plošky, které vzniknou tam, kde se stýká kulatá kupole s pravoúhlým rohem. Tato struktura byla tedy prý vytvořena zcela nezáměrně; nicméně stejně jako tomu bývá u biologických „spandrel“, nijak to nebránilo jejímu dalšímu využití a spandrelly v chrámu sv. Marka byly začleněny do výzdoby a je z nich důležitá součást stropní výmalby.

Jako **omezení (*constraint*)** označujeme proces, který omezuje fenotypovou variabilitu nebo vývoj fenotypu tlačí po určité dráze. **Běžná mechanická *constraints*** omezují fenotypovou variabilitu v důsledku působení fyzikálních zákonů, omezeného prostoru, energie nebo času (těžko bude sýkorka snášet stejně velké vejce jako pštros). Pokud však fenotypovou variabilitu omezuje struktura, charakter či dynamika vývojových mechanismů, hovoříme o **vývojovém omezení**. Na tento typ omezení se zde zaměříme a povíme si, jak se s ním organismus může vyrovnat, a ukážeme si i některé jeho konkrétní příklady. Vývojová omezení jsou totiž pro tvar organismu a jeho evoluci velmi důležitá.

Důležitým vývojovým omezením je **ontogenetický konflikt**. Ten říká, že existují hodnoty znaku optimální pro jedno životní stádium, které ale nejsou optimální pro stádia jiná. Toto omezení lze obejít pomocí metamorfózy (proměny). Ukážeme si to na příkladu proměny u hmyzu. Mezi larvou (resp. nymfou) a dospělcem hmyzu existuje ontogenetický konflikt. Čím jsou totiž daná životní stádia odlišnější, tím rozdílnější jsou optimální hodnoty jejich fenotypových znaků (například pokud chci sát tekutinu, tak mi kusadla k ničemu nebudou, ale potřebuji sosák a naopak).

Evoluce má v takovém případě dvě možnosti. (1) Ustaví se rovnováha mezi jednotlivými životními stádii, která se podrobí vývojovému omezení a nebudou se příliš rozrůžňovat (touto cestou se vydal ametabolní a hemimetabolní hmyz, tj. hmyz prakticky bez proměny a s proměnou nedokonalou); (2) dojde naopak k úplnému rozpojení morfologie v rámci ontogeneze. Larvy se tak mohou přizpůsobovat

do značné míry nezávisle na dospělci (touto cestou se vydal hmyz s proměnou dokonalou neboli holometabolní). Ale pozor! Také u holometabolního hmyzu zůstává část larválních tkání přítomna i v dospělci (tam se ontogenetický konflikt projeví).

Vývojovým omezením lze utéct ještě jedním způsobem, totiž **buněčným hrdlem láhve**. Příkladem je parazitický korýš kořenohlavec (*Sacculina*), jehož larvální

**7.F Fenotypová plasticita – její náklady a výhody.** O fenotypové plasticitě hovoříme tehdy, pokud změna ve fenotypu není způsobena odlišným genotypem, nýbrž pouze změnami v genové expresi. Vytvoření dvou nebo více alternativních fenotypů pomocí fenotypové plasticity poskytuje možnost lepšího přizpůsobení na konkrétní podmínky v prostředí ještě během života organismu. Kontrola fenotypovou plasticitou obecně nastává převážně tam, kde existuje cyklická selekce (různé fáze ontogeneze, střídání barvy srsti během roku, výskyt a absence predátora apod.). Fenotyp lze samozřejmě také měnit geneticky (různé alely genů). Předpokládá se, že alternativní fenotypy jsou určovány různými alelami genů tam, kde nehrozí riziko, že nositelé alternativní alely náhodně vymizí. Příkladem mohou být levoústé a pravoústé cichlidy v jezeře Tanganika. Každá z těchto forem jediného druhu ožírá rybám povrch vždy z jedné strany. Protože je životaschopnost jedné formy neustále závislá na frekvenci druhé formy (oběť díky tomu neví, z jaké strany přijde hryznutí), nehrozí pokles levoústé nebo pravoústé alely na nulu.

Fenotypová plasticita s sebou ovšem nese zvýšené náklady, které ji limitují:

- 1. Náklad produkce** – Přestavět tělo stojí spoustu energie. Pokud chci vytvořit jiný fenotyp, musím k tomu mít dostatek energie.
- 2. Náklady na získání informací** – Aby mohl jedinec rozhodnout, kterému fenotypu má dát přednost, musí být schopen z prostředí získávat množství nejrůznějších informací. Stojí ho to čas, energii, a může ho to dokonce ohrožovat na životě.
- 3. Náklady genetické** – Zvyšuje se riziko pleiotropie či epistáze. Změna exprese jednoho genu může ovlivnit celou řadu fenotypových projevů.

Výhodnost fenotypové plasticity je proto limitována počtem informací, které lze získat z prostředí, ale i dobou, která uplyne mezi detekovanou změnou prostředí a faktickou změnou ve fenotypu. Pokud se podmínky prostředí mění rychleji než fenotyp, tak fenotypová plasticita není příliš účinný nástroj. Fenotypovou plasticitu výrazně ovlivňují také vývojová omezení působící mezi alternativními fenotypy. V případě holometabolního hmyzu působí mezi larvou a dospělcem vývojové omezení jen ve velmi omezené míře. Pokud ale uvažujeme tvorbu alternativních fenotypů až ve stádiu dospělce, působící vývojová omezení už jsou logicky mnohem silnější. Je proto výhodné sbírat informace z prostředí ještě v larválním stádiu či ve stádiu kukly a podle získaných informací případně modifikovat fenotyp dospělého při jeho vzniku.

Zajímavým a důležitým nákladem fenotypové plasticity je skrytí neaktivních genů před vlivem selekce. V důsledku toho se v těchto genech mohou hromadit negativní mutace. Limitem fenotypové plasticity je tedy i čas, po který jsou určité geny skryty před selekcí. Riziko mutací je sníženo v případě, že se jednotlivé fenotypy liší jen v míře exprese jednotlivých genů. Tam, kde dochází k úplnému zastavení exprese určitých genů, mohou se tyto geny stát časem zcela nefunkční. To ve svém důsledku vede ke korozi umlčeného fenotypu. Odborně tomu říkáme genetické omezení fenotypové plasticity.

stádium (nauplius) se nijak výrazně neliší od larev volně žijících korýšů. Po proniknutí do těla hostitelského kraba však dochází k radikální přestavbě. Kořeno hlavec ztrácí vnější kostru a tělní plán se mění do podoby připomínající vláknité podhoubí. Toto „podhoubí“ postupně prorůstá podél nervových vláken a ovlivňuje svého hostitele. Když parazit vyplní tělo svého hostitele, pronikne i na jeho povrch a vytvoří zde svou vnější část. Podstatné je, že kořeno hlavec při průniku do hostitele odvrhne téměř celé své dosavadní tělo. Do hostitele vnikne jen jedna jediná buňka a z ní pak vyrostе parazitická forma. Kořeno hlavec tedy dvakrát projde jednobuněčným stádiem.

**Pro evoluci určité struktury a jejího tvaru může být omezující i pleiotropie** (jeden gen ovlivňuje více fenotypových projevů). Pleiotropie totiž způsobuje korelaci mezi určitými fenotypovými znaky. Pro příklad si tentokrát odskočíme mezi plazy. U některých ještěřů je tvorba řady samčích pohlavních znaků vázána na samčí pohlavní hormon testosteron (zbarvení, velikost žvýkacích svalů, agresivita, velikost hemipenisů apod.). Pokud jsou samci těchto ještěřů vykastrováni, tyto znaky u nich zmizí. Je to tím, že geny pro ně jsou exprimovány jen za dostatku testosteronu. U samic se naopak zvýšením hladiny testosteronu tvorba příslušných znaků navodí. Je výhodné tyto znaky navázat na testosteron, protože jsou potřeba jen u samců. Je to adaptace proti jejich tvorbě v situacích, kdy jich není zapotřebí. Kdyby ale nastala situace, že by velké žvýkací svaly potřebovaly i samice, vznikaly by agresivní mužatky. Aby selekce uspěla, musela by být změněna hormonální kontrola tvorby žvýkacích svalů. To, co původně vzniklo jako adaptace, může později sloužit jako omezení.

### 7.5 Tvar jako důsledek abiotických vlastností prostředí

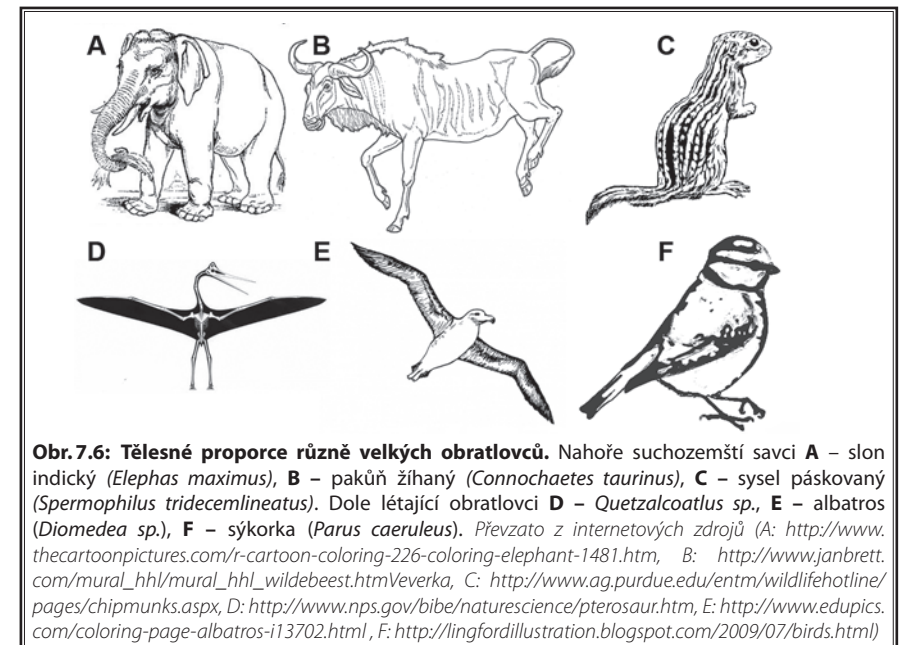
Doposud jsme se zabývali tvary konkrétních orgánů u konkrétních skupin. Vysvětlovali jsme vztah jejich tvaru k funkci dané specifickými životními nároky daného druhu živočicha nebo rostliny. Zde se naopak pokusíme o více zobecňující pohled na tvar celého těla a jeho vybraných částí. Biologie je z velké části věda o rozmanitosti života a jeho projevu. Živá příroda je tak pestrá a různorodá, že není jednoduché o ní vyvozovat univerzální pravidla. Přesto se zde o několik zobecňujících náhledů pokusíme. Budeme se zabývat pravidly, která platí o velkém množství druhů, často bez ohledu na jejich taxonomickou příslušnost. I v rámci těchto druhů se samozřejmě najdou nějaké výjimky, ale nemusí to vždy znamenat problém. Pokud biolog zkoumá platnost takového zobecňujícího pravidla a narazí na výjimku, nemusí hned věšet hlavu. Jestliže totiž zvláštní případ prozkoumá, může zjistit, proč se ve vybraném znaku od ostatních druhů vychyluje. To pak může ve výsledku přispět k pochopení podstaty „obecného“ pravidla.

Protože jsou organizmy přizpůsobené k životu ve svém prostředí, lze najít obecnou platnost u takových znaků, které souvisí s přizpůsobením na vsudypřítomný faktor. Takovými faktory jsou zejména fyzikální vlastnosti prostředí. Adaptaci sloužící k efektivnímu hnízdnímu parazitizmu nebo otevírání mořských ježovek

bychom čekali pouze u specialistů. Naproti tomu s teplotou prostředí, působením gravitace a hustotou okolní hmoty (vzduch, voda, půda...) se musí vyrovnávat každý živočich bez ohledu na to, čím se živí a jak se rozmnožuje. Podobná přizpůsobení v souvislosti s daným faktorem nalezneme napříč různými skupinami organizmů zejména tehdy, má-li daný problém pouze omezený počet řešení. Zástupci mnoha živočišných skupin žijících v půdě mají například hadovité tělo. Pokud měli předkové těchto živočichů končetiny, došlo často během evoluce k jejich ztrátě. Půdní a mořští bezobratlí zavrtávající se do substrátu mají rovněž dlouhé úzké tělo. Být co nejužší je zřejmě jediný optimální způsob pro živočicha, který musí vynakládat hodně energie pro prodlužování chodby, aby se dostal na nová místa. Množství vynaloženého úsilí totiž záleží na šířce, nikoliv na délce živočicha.

Důsledky tělesné velikosti snadno odhalíme pohledem na extrémny. Pro srovnání si představte vedle sebe malého živočicha, dejme tomu rejška nebo myš, a největšího žijícího suchozemského savce, slona afrického (**obr. 7.6**). Není těžké si všimnout, že sloni mají k velikosti svého těla relativně tlusté nohy a krk a holou kůži bez srsti. Podobně jsou na tom nosorožci, navzdory tomu že v rámci savců nejsou slonům příbuzní.

Oba rozdílly jsou způsobené rozdílným poměrem objemu k ploše povrchu u rozdílně velkých objektů. Pokud například použijeme 8 malých kostek k postavení jedné velké (**obr. 7.7**) tak, že je na sebe naskládáme, získáme samozřejmě kostku s osminásobným objemem. Povrch velké kostky ovšem nebude 8× větší než povrch

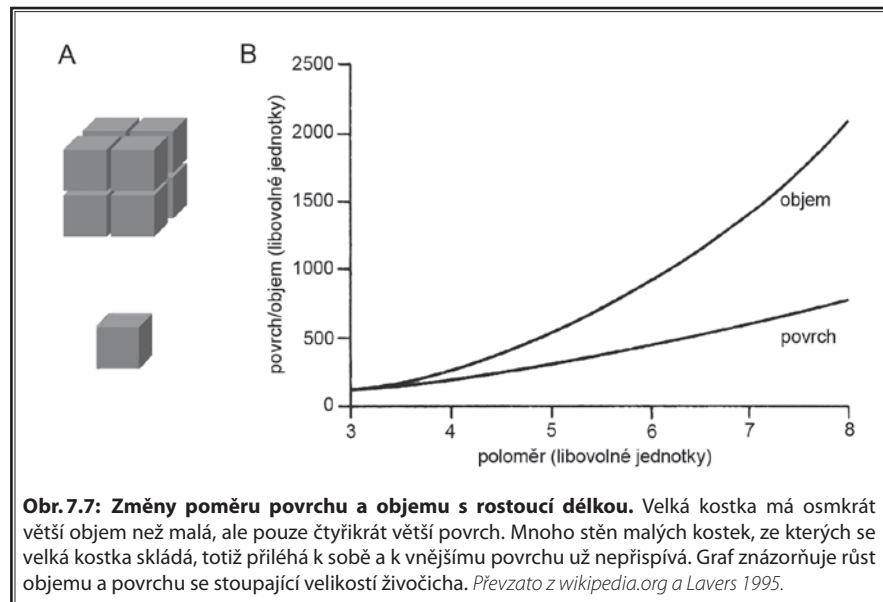


**Obr. 7.6: Tělesné proporce různě velkých obratlovců.** Nahoře suchozemští savci **A** – slon indický (*Elephas maximus*), **B** – pakůň žiháný (*Connochaetes taurinus*), **C** – syseľ páskovaný (*Spermophilus tridecemlineatus*). Dole létající obratlovci **D** – *Quetzalcoatlus* sp., **E** – albatros (*Diomedea* sp.), **F** – sýkorka (*Parus caeruleus*). Převzato z internetových zdrojů (A: <http://www.thecartoonpictures.com/r-cartoon-coloring-226-coloring-elephant-1481.htm>, B: [http://www.janbrett.com/mural\\_hhl/mural\\_hhl\\_wildebeest.htm](http://www.janbrett.com/mural_hhl/mural_hhl_wildebeest.htm), C: <http://www.ag.purdue.edu/entm/wildlifehotline/pages/chipmunks.aspx>, D: <http://www.nps.gov/bibe/naturescience/pterosaur.htm>, E: <http://www.edupics.com/coloring-page-albatros-i13702.html>, F: <http://lingfordillustration.blogspot.com/2009/07/birds.html>)

malé kostky! Některé původní stěny už totiž nebudou sousedit s okolím, ale budou se dotýkat jiných stěn. Celková plocha sousedící s vnějším prostředím bude pouze čtyřnásobek plochy původní. Podobně je tomu i s průřezem větší kostky, pokud délku strany zdvojnásobíme, zvětší se i průřez pouze čtyřnásobně (roste tedy s druhou mocninou délky, zatímco objem s třetí mocninou). Pro tělo živočicha pak platí, že pokud by se celé rovnoměrně zvětšilo, mělo by menší poměr povrchu těla a průřezu končetin ke svému tělesnému objemu než předtím.

Nyní je nutné se zeptat, k čemu potřebuje živočich končetiny určité tloušťky a jak tyto nároky rostou s velikostí těla. S rostoucím objemem roste i hmotnost živočicha. Těžší živočich potřebuje silnější svaly a kosti, aby se udržel nad zemí. Síla svalů a pevnost kostí ovšem obvykle roste úměrně k jejich průřezu, ne objemu. U většího těla je tedy potřeba mít tlustší končetiny, než by odpovídalo pouze rovnoměrnému zvětšení všech částí těla. To samé platí o tloušťce krku, pokud má mít živočich větší hlavu. Malí obratlovci tedy mohou mít tenké končetiny a krk, u větších jsou nohy a krk podstatně osvalenější a ti největší mají vzhled dnešních tlustokožců. Podobnou tělesnou konstituci jako sloni a nosorožci měli i někteří dinosauři, například *Triceratops*. Druhy s menšími hlavami mohly mít tenčí krky, všichni velcí dinosauři ovšem měli mohutné končetiny.

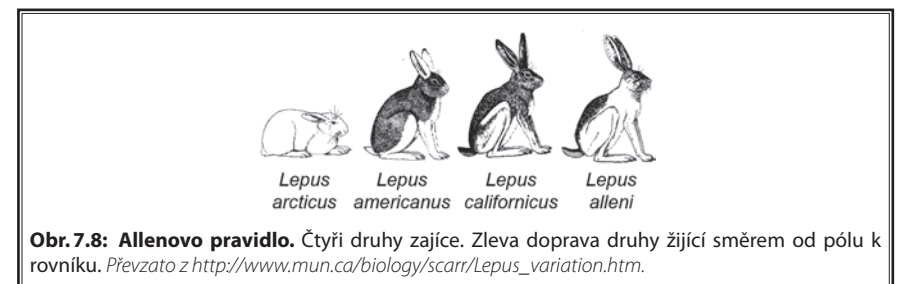
Druhá vlastnost typická pro největší suchozemské savce, lysost, je také důsledkem nadměrného nárůstu objemu vůči povrchu. Savci patří mezi endotermní obratlovce – vyrábějí si teplo tělesným metabolismem tak, aby si udrželi potřebnou tělesnou teplotu. Zatímco menší druhy si musí teplo spíše pečlivě chránit, těm opravdu velkým nehrozí jeho ztráta, ale naopak přehřátí. Sloni a nosorožci nemají



tepelnou izolaci ve formě srsti, aby mohlo přebytečné teplo snadněji unikat. Sloni mají dokonce nápadně zvětšené uši, které jim poskytují dodatečný povrch pro odvádění tepla. Velikost tělních povrchů a kvalita srsti samozřejmě nesouvisí jen s tělesnou velikostí, ale i s teplotou obývaného prostředí. U poddruhů slona afrického (*Loxodonta africana oxotis*) žijícího na savaně jsou uši větší než u pralesního poddruhu (*Loxodonta africana pumilio*) nebo u slona indického (*Elephas maximus*).

Pro mamuty a srstnaté nosorožce veliký objem termoregulační problém rozhodně nepředstavoval. Naopak, navzdory své velikosti potřebovali ochrannou vrstvu srsti. Obecně lze říct, že podobní teplokrevní živočichové budou mít tím větší tělesnou velikost, čím dále žijí od rovníku (**Bergmannovo pravidlo**). Naopak tělní výrůstky teplokrevních živočichů (např. uši) jsou menší u těch druhů, které žijí blíže k pólům (**Allenovo pravidlo**, viz obr. 7.8). Větší živočich má menší poměr povrchu ku objemu. To platí i pro stejně velkého živočicha, pokud má menší části vyčnívající ven z těla (např. uši). Oba trendy jsou způsobené potřebou udržet si teplo nebo se ho zbavit. Menší teplokrevní živočichové mají spíše zakulacený tvar těla, na rozdíl od obojživelníků a plazů mezi nimi nenajdeme zástupce připomínající červa. Potřebují totiž co nejvýhodnější poměr povrchu ku objemu, co nejvíce se přiblížit tvaru koule. Tenké hadovité tělo by znamenalo ztrátu tepla.

Z důvodů výše popsaných omezení pravděpodobně existuje horní limit pro velikost suchozemského obratlovce. Není však úplně jasné, kde leží – z fosilního záznamu známe dinosauře, kteří mohli vážit až několik desítek tun. Pokud má tělo zesílené končetiny (případně i krk) může tedy dosáhnout mnohem větších rozměrů, než tomu u většiny druhů skutečně je. Jinak je to se spodní hranicí velikosti endotermních obratlovců. Je dána termoregulací a rychlostí metabolismu. U velmi malých živočichů jsou ztráty tepla tak rychlé, že je těžší stačí kompenzovat. Navíc si nemohou dovolit nést izolaci ve formě tuku nebo kožichu – omezovala by je v pohybu (představte si myš obalenou dvoucentimetrovou vrstvou tuku). Pravděpodobně na samý pokraj „malosti“ se dostala bělozubka nejmenší. Tento rejsek je tak malý, že projde chodbami žízála. Váží přibližně 2 gramy a své energetické potřeby kompenzuje ohromnou žravostí. Denně spotřebuje množství potravy odpovídající sto třiceti procentům její hmotnosti. Jedná se samozřejmě o potravu živočišnou, která je rychleji stravitelná a výživnější než rostlinná. Metabolismus bělozubky musí navíc



pracovat na plné obrátky, vzhledem ke své tělesné velikosti má například obrovské srdce, které udělá přes 1 000 úderů za minutu.

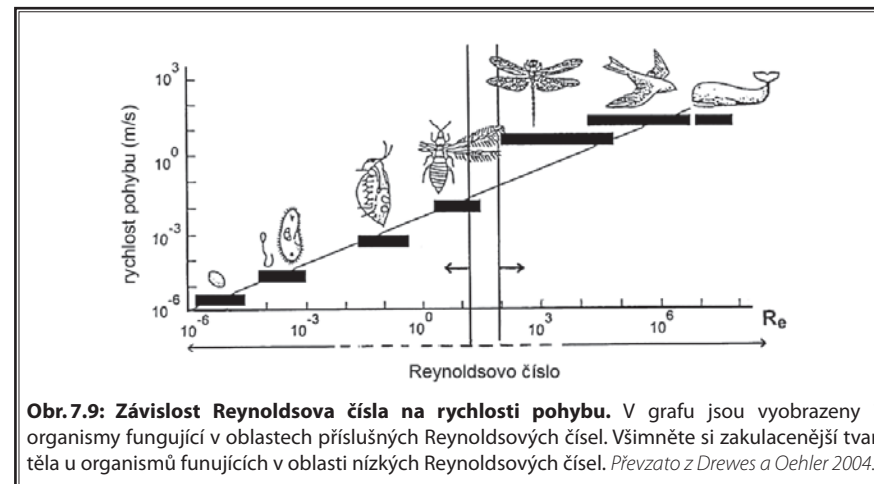
Protože výše popsaný velikostní limit není mechanický, ale metabolický, týká se i létajících teplokrevných obratlovců. Netopýrek thajský a kalypa menší (kolibřík žijící na Kubě) jsou velikostně srovnatelní s bělozubkou. Mají také extrémně výkonné srdce a živí se energeticky bohatou potravou (hmyz a nektar). Zcela jinak je to s horní hranicí pro velikost létajícího obratlovce. Většina dnešních druhů ptáků váží méně než 1 kg. Úsilí, které musejí ptáci vyvíjet, aby se udrželi ve vzduchu, je úměrné hmotnosti. Naproti tomu plocha křídel, určující do značné míry letové schopnosti, roste úměrně povrchu těla, pokud se bude pták zvětšovat stejnoměrně. Aby rostoucí křídla „stíhala“ rostoucí hmotnost, jsou u těžších druhů křídla ve srovnání se zbytkem těla větší než u lehčích. Je to patrné na první pohled, srovnáme-li třeba albatrosa se sýkorkou. Křídla ovšem nelze zvětšovat donekonečna – od jisté velikosti by byla velmi nepraktická. Navíc mají velké druhy ptáků problémy se vzletnutím a často si musejí pomáhat „pádem“ ze stromu nebo útesu. Největší známý létající živočich v dějinách planety byl pterosaur rod *Quetzalcoatlus* z pozdní křídy. Největší druhy měly rozpětí křídel přes 10 m a vážili desítky kilogramů.

Ve vodním prostředí (na rozdíl od vzduchu a souše) nemá tak rozhodující vliv na formování těl gravitace. Těla jsou zde totiž nadnášena. Vodní prostředí je mimořádně místem, kde vznikli největší zástupci všech živočišných skupin (včetně primárně suchozemských taxonů, jako jsou savci a plazi).

Při **pohybu v tekutině** (voda, vzduch) je tělo živočicha brzděno dvěma typy sil. První z nich je způsoben vzájemnými vazbami molekul tekutiny a jejich vazbami k pohybujícímu se tělu. Tyto vazby je potřeba přerušovat, aby se v prostředí dalo hýbat. Jsou tím silnější, čím má prostředí větší hustotu. Ve vzduchu jsou tedy podstatně slabší než ve vodě, ve vodě pak slabší než by byly například v medu.

Druhý typ brzdících sil způsobují víry, které vznikají v tekutině při rychlém pohybu. Hovoříme pak o takzvaném **turbulentním proudění**. Vírů vzniká tím více, čím je pohybující se tělo větší a čím rychleji se přesouvá. Zbývá zdůraznit, že vliv

**7.G Tělesná symetrie.** Když se podíváme na příslušníky živočišné říše, nelze přehlédnout, že většina druhů je dvoustranně symetrická. Mohli bychom si myslet, že je to pouze dědictví od společného předka (dvoustranně souměrní živočichové tvoří jednu velkou skupinu, v rámci které jsou si příbuzní). Jenže u mnoha skupin tento znak druhotně zmizel. Je podezřelé, že ztráta dvoustranné souměrnosti většinou souvisí s přisedlým způsobem života. Zástupci některých skupin dokonce zůstávají dvoustranně souměrní v larválním stádiu a v dospělosti – poté co ztratí pohyblivost, ztratí i souměrnost. Je tedy vidět, že pro přisedlé organizmy je výhodné dvoustrannou souměrnost nemít. Zřejmě je pro ně dobré mít nižší stupeň centralizace a reagovat na podněty z různých stran se stejnou vahou. Naopak většina živočichů pohybujících se v prostoru dvoustrannou souměrnost vykazuje. Přejmenším mají diferencovanou přední a zadní část těla – smyslové podněty zepředu mají jiný a zpravidla větší význam než podněty zezadu.



**Obr. 7.9: Závislost Reynoldsova čísla na rychlosti pohybu.** V grafu jsou vyobrazeny i organismy fungující v oblastech příslušných Reynoldsových čísel. Všimněte si zakulacenější tvar těla u organismů fungujících v oblasti nízkých Reynoldsových čísel. Převzato z Drewesa a Oehler 2004.

jednotlivých sil se mění i podle tvaru plovoucího těla. Torpédovitý tvar, jaký známe u rychle plovoucích obratlovců, snižuje vliv turbulence. Vznikl u mnoha skupin nezávisle, aby vytvořil rychlé vodní dravce; žraloky v rámci paryb, tuňáky a mečouny mezi rybami, tučňáky a delfíny v rámci ptáků a savců. Podobný tvar těla měli vyhynulí plazi rodu *Ichthyosaurus* připomínající dnešní delfíny. Tito živočichové před sebou při plavání tvoří mnohem méně vírů, než kdyby mělo jejich tělo tupé široké zakončení... Mimo obratlovce zpravidla nenacházíme tak velké plavce. Přesto mají rychle plovoucí druhy (například různé olivně a ploutvenky) protáhlý tvar.

Je tedy pro všechny vodní organizmy z hlediska pohybu výhodný torpédovitý tvar? Se zmenšováním těla a snižováním rychlosti ubývá turbulentní proudění na významu, až nakonec úplně zmizí. Pro malého živočicha tedy představuje hlavní zdroj brzdících sil viskozita prostředí. Z hlediska zooplanktonu je situace podobná, jako by byla pro kapra v medu. Musí si prorážet cestu poměrně hustým okolím. Brzdná síla je v tomto případě úměrná velikosti povrchu. Proto je při malých velikostech výhodnější kulatý tvar ve srovnání s protáhlým. Velikostí, při kterých se vyplatí zakulacený tvar, dosahují larvy mořských bezobratlých a jiný zooplankton (např. perloočky). Poměr dynamické brzdící síly k viskózním silám zpomalujícím plovoucí těleso se označuje jako **Reynoldsovo číslo**. Pro organismy fungující při Reynoldsově číslu kolem 100 a menším (malé a pomalé organizmy) nabývají na významu viskózní síly a turbulentní proudění je neohrožuje (**obr. 7.9**).

Velmi malé planktonní organizmy spoléhající se na pasivní pohyb často tvoří dlouhé výrůstky ze své schránky. Ty neslouží k urychlování pohybu, ale k jeho zpomalování. Organizmy se tak udržují blízko vodní hladiny a chrání se před klesáním v rámci vodního sloupce. Pohyb na větší vzdálenosti jim zabezpečuje proudění vody. Pasivně se pohybují a šíří také suchozemské organizmy, pokud jsou dostatečně malé (drobné bezobratlé a cysty prvoků přenášá vítr).



## 7.6 Matematika tvaru

Mnohé tvary lze popsat s neuvěřitelnou matematickou přesností. U rostlin (viz **kap. 4.4**) jsme si ukázali, že následující listy jsou zakládány v úhlu, který užívá podílu čísel Fibonacciho posloupnosti. Kromě toho se setkáme s mnoha příklady šestiúhelníkovitého uspořádání a s fraktálovými strukturami, o nichž si blíže povíme v této kapitole. I když lze mnohé struktury popsat matematicky, nejedná se o cíl přírody přiblížit se určitým matematickým definicím, ale o důsledek optimalizace daných struktur a jejich uspořádání pro jejich funkci.

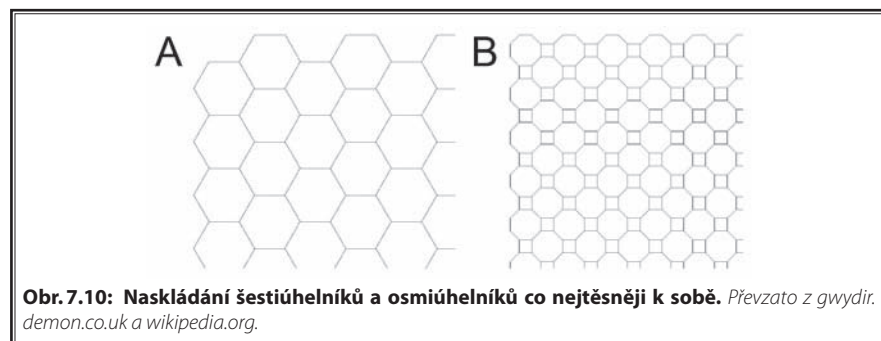
### Šestiúhelníky

Nezávisle na sobě vznikly v evoluci struktury, které mají šestiúhelníkovité uspořádání. Zamysleme se nad výhodami šestiúhelníkové geometrie, přičemž nám jako příklad poslouží plástve ve včelím úlu.

Vzhledem k tomu, že se musí naskládat mnoho pláství do určitého prostoru, je vhodné vytvořit takové uspořádání, které zaplňuje prostor co nejvýhodněji. Z tohoto požadavku logicky plyne, že nejvýhodnějšími útvary budou tvary rovnostranné – třeba obdélník tak ponecháme bez povšimnutí. Dalším požadavkem je možnost skládat velké množství těchto stejných útvarů k sobě. Taková možnost se nenaskytá například u pětiúhelníků, kde lze jen omezené množství pětiúhelníků přiložit k sobě tak, aby mezi nimi nevznikala mezera. Podobná situace panuje u osmiúhelníků, které nelze srovnat vedle sebe bez zbytečně vznikajících prázdných míst. V tomto případě by vznikaly čtverce mezi sousedními osmiúhelníky (**obr. 7.10**).

Kruhy naskládané vedle sebe také nejsou nejlepším řešením, protože mezi nimi vzniká nevyužitá místa. Kruhy totiž nelze stlačit k sobě tak jako útvary s hranou. Jenže stejně jako šestiúhelníky by šlo k sobě poskládat i čtverce nebo trojúhelníky. Představme si larvu, kterou je potřeba do chodbičky o šestiúhelníkovém průřezu umístit – v příčném řezu bude larva víceméně kruhovitá. Kdybychom kruhovitou larvu umísťovali do komůrky s trojúhelníkovitým nebo čtvercovým průřezem, zbývalo by kolem ní značné množství nevyužitého místa.

A proč je pro včely optimální využití prostoru tak důležité? Při aplikaci nevhodných struktur by se na jednu komůrku spotřebovalo více vosku než na tu



s šestiúhelníkovým průřezem. Je logické, že včela se snaží spotřebovat co nejméně vosku za vzniku co největšího množství pláství. Kdyby voskem plýtvala, získala by méně pláství, a tudíž přibýtek pro menší počet larev.

Vzhledem k tomu, že rovnostrannost pláství nemusí být na milimetry dodržena, uvažuje se o alternativní hypotéze, proč vznikají včelí plástve tohoto tvaru na příčném průřezu. Na stavbě pláství se podílí několik včel, které postupně plástve staví. Kruhová struktura by se skládala velmi těžko. Naopak, není problém pokračovat od vzniklých šestiúhelníkovitých pláství a tvořit tak jednu po druhé, třeba i za spoluúčasti více včel.

Další strukturou, v níž lze najít šestiúhelníkovou strukturu, je větvení listové žilnatiny (detailněji o listové žilnatině pojednává **kap. 4.7**). Listová žilnatina se totiž nejen větví v užší a užší žilky, ale spíše tvoří síťovitou strukturu. U většiny druhů bylo zjištěno, že z každého větvičného bodu vycházejí tři cesty. Z hlediska prostoru je tedy žilnatinová síť uspořádána do šestiúhelníků, i když ne tak pravidelných jako ve včelích plástvích (**obr. 7.11**). Když se řekne „šestiúhelník“, mnozí z vás si také vybaví složené oko hmyzu. To je tvořeno z jednotlivých oček šestiúhelníkovitého průřezu, která jsou k sobě přesně poskládána.

Nejen úroveň celých organismů nabízí možnost najít šestiúhelníky, stejné struktury najdeme též na úrovni proteinů. Svaly se skládají z aktinových a myosinových vláken. Myosinové hlavičky díky svému pohybu po aktinových vláknech vedou ke stahování svalu. Podélný řez svaelem vypadá zcela jinak než šestiúhelník, jenže celý sval není strukturou plochou, ale trojrozměrnou. Když provedeme příčný řez, zjistíme, že aktinová vlákna jsou uspořádána šestiúhelníkovitě, tedy přesněji do vrcholů šestiúhelníků (**obr. 7.12**). Uprostřed pak leží myosinové vlákno, které se tak nepohybuje po jednom, ale po šesti obklopujících aktinových vláknech. Blíže se o svalovém stahu dočtete v přípravném textu *BiO 2005 – Pohyb*.

V neposlední řadě stojí za zmínku mýdlové bubliny. Jsou-li samostatné, zaujmají kulovitý tvar – tedy



tvar, při němž zaujímá bublina minimální povrch. Pokud vzájemně sousedí více bublin v jedné vrstvě, budou nabývat v místě setkání šestiúhelníkovitého průřezu.

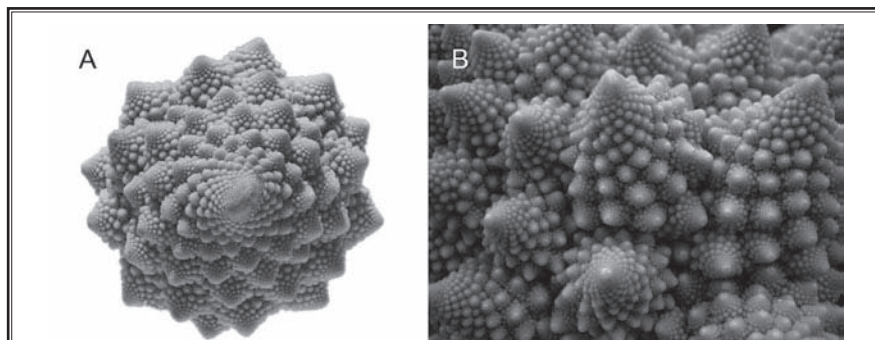
### Fraktály

Fraktály jsou struktury, které jsou složeny ze stejných dílů, které se stále ve stejném poměru zmenšují, ale celkový tvar je nezměněn. Čím více zvětšíme danou strukturu, tím více detailů uvidíme. Tyto detaily ovšem budou velmi podobné v různých zvětšeních, právě kvůli tomu, že se součásti struktury pořád ve zmenšené verzi opakují, viz například květák romanesco (**obr. 7.13**). Zajímavostí fraktálu je nejen opakovatelnost jeho struktur ve stále menším zvětšení, ale i celková geometrická složitost, která je popsána pomocí poměrně jednoduchých matematických vzorců.

Fraktálová struktura, tedy poměrně složitá struktura vzniklá nekonečným opakováním stejných jednoduchých prvků, se nevyskytuje jen u květáku romanesco. Stejným principem se větví listová žilnatina. Menší žilky se větví stejným způsobem jako ty velké, jen jsou pochopitelně zmenšené.

Pomocí fraktálů lze popsat i tvary sněhových vloček. Čím více sněhovou vločku přiblížíme, tím více detailů spatříme. A nejen to, detaily budou opět opakováním předešlých struktur, jen ve zmenšené verzi. Dalšími příklady fraktálovitého větvení jsou větvení říčního systému, větvení krevního řečiště, větvení hmyzích vzdušnic, dýchací trubice obratlovců, větvení koruny stromů a ve zjednodušené podobě je to i složený okolík miříkovitých (*Apiaceae*). Hlavní trubice se větví v postupně užší a užší postranní trubičky. Poměr zmenšování je zachován v průběhu celé struktury.

Zajímavé je, že i některé lidské výtvoary podléhají fraktálovému větvení. Jmenujme například systém silnic. Nejširší dálnice se větví v několik širokých silnic první třídy. Silnice první třídy se větví v užší silnice druhé třídy. A ty se dále dělí, stále ve zmenšujícím se poměru. Skončit bychom mohli někde u polních a lesních cest. Podobné principy se uplatňují u plynového a horkovodního potrubí.



**Obr. 7.13: Ukázka fraktálové struktury u květáku romanesco. A – celkový pohled. B – detail.** Při větším přiblížení vidíme, že se opakuje stejný motiv, který byl použit k výstavbě větších celých velkých větví. *Převzato z roxiemike.wordpress.com a tws3d.com.*

## 8. LITERATURA

### 8.1 Doporučená literatura

- ALBERTS B A KOL. (1998): *Základy buněčné biologie*. Espero Publishing, Ústí nad Labem
- BALÁŽ V, KOLÁŘ F, LIŠKOVÁ J, PLUHAŘOVÁ A, SYNEK P (2008): *Smrt jako součást života*. Přípravný text BiO.
- BÍLÝ M, HÁJEK J, KOUTECKÝ P, KRATZEROVÁ L (2000): *Rozmnožování organizmů*. Přípravný text BiO.
- BEDNÁŘ J (2003): *Led v oblacích*. Vesmír 82, 583, 2003/10
- CAMPBELL NA, REECE JB (2007): *Biologie*. Computer Press, Praha
- CARROL S (2010): *Nekonečné, nesmírně obdivuhodné a překrásné*. Academia, Praha
- CVRČKOVÁ F (1999): *Procházka virtuální zahradou*. Vesmír 78, 515, 1999/9
- ČEPIČKA I, FALTEISEK L, KOLÁŘ F, LIŠKOVÁ J, PÁNEK T (2009): *Mnohobuněčnost*. Přípravný text BiO.
- ČEPIČKA I, JEDELSKÝ PL, KUBEŠOVÁ M, LIŠKOVÁ J, MATEJŮ J, STRÁDALOVÁ V (2005): *Pohyb*. Přípravný text BiO.
- ČEPIČKA I, KOLÁŘ F, SYNEK P (2007): *Mutualizmus – vzájemně prospěšná symbióza*. Přípravný text BiO.
- DRÁBEROVÁ E (2000): *Cytoskelet – dynamická síť*. Vesmír 79, 438, 2000/8
- FIALA J (1997): *Zrušené asymetrie*. Vesmír 76, 58, 1997/1
- GVOŽDÍK V (2008): *Jedový aparát plazů a fylogeneze*. Vesmír 87, 92, 2008/2
- MIHULKA S, STORCH D, ZRZAVÝ J (2003): *Evoluce bez adaptací*. Vesmír 82, 584, 2003/10
- PAVLOVÁ L (2006): *Fyziologie rostlin*. Karolinum, Praha
- ROBOVSKÝ J (2004): *Fosilní savec s jedovými zuby*. Vesmír 84, 702, 2005/12
- SEIDLOVÁ F (2008): *Růstové vrcholy rostlin*. Vesmír 87, 224, 2008/4.
- SEIDLOVÁ F (2011): *Rostliny, obdivuhodné organizmy naší planety*. Vesmír 90, 328, 2011/6
- SKLENÁŘ V (2003): *Struktura biopolymerů*. Vesmír 82, 314, 2003/6
- STORCH D (2004): *Metabolická teorie biologie aneb Nová teorie všeho (živého)?* Vesmír 83, 508, 2004/9
- STORCH D (1999): *Proč je malých zvířat víc než velkých*. Vesmír 78, 377, 1999/7
- STORCHOVÁ Z (2001): *Kolik mutací je potřeba k evoluci?* Vesmír 80, 263, 2001/5
- STORCHOVÁ Z (2005): *O buněčném odpadu*. Vesmír 84, 73, 2005/2
- STUDNÍČKA M (1984): *Masožravé rostliny*. Academia, Praha
- STUDNÍČKA M (1996): *Nejzáhadnější masožravé rostliny: rod *Genlisea**. Živa 1996/1
- ŠÍMA P, TREBICHAVSKÝ I (2001): *Stresové proteiny v imunitě*. Vesmír 78, 372, 1999/7
- TYLER B (2008): *Na velikosti záleží*. Mladá fronta, Praha
- VOET HV, VOET JG (1995): *Biochemie*. Victoria publishing, Praha
- VOTRUBOVÁ O (2011): *Anatomie rostlin*. Karolinum, Praha
- VOTÝPKA J, VARGA V, VARGA M (2003): *Parazitizmus*. Přípravný text BiO.
- ZRZAVÝ J (2006): *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia, Praha

## 8.2 Doporučené webové zdroje

MORFOLOGIE ROSTLIN: <http://botanika.bf.jcu.cz/morfologie/morfologiezacatek.html>

ANATOMIE ROSTLIN: <http://kfrserver.natur.cuni.cz/anatomie/index.html>

FYZIOLOGIE ROSTLIN: [http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/pavlova/fyziologie\\_rostlin/index.html](http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/pavlova/fyziologie_rostlin/index.html)

OBRAZKY A INFORMACE O MASOŽRAVÝCH ROSTLINÁCH: <http://www.masozraverostliny.cz/>

## 8.3 Použitá literatura

ALBERTS B, JOHNSON A, LEWIS J, RAFF M, ROBERTS K, WALTER P (2002): *Molecular biology of the cell*. 4th ed. Garland Science, New York

ALBERTS B, JOHNSON A, LEWIS J, RAFF M, ROBERTS K, WALTER P (2008): *Molecular biology of the cell*, 5th ed. Garland Science, New York

BELL AD, BRYAN A (2008): *Plant form*. 2nd ed. Timber Press, Portland – London

BORRELL BJ (2003): *Suction feeding in orchid bees (Apidae: Euglossini)*. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences B271, pp. 164–166.

BOYCE CK (2005): *Patterns of segregation and convergence in the evolution of fern and seed plant leaf morphologies*. Paleobiology 31; pp. 117–140

CORSON F, BEDIA MA, BOUDAOU A (2009): *In silico leaf venation networks: Growth and reorganization driven by mechanical forces*. Journal of Theoretical Biology 259; pp. 440–448

CRONG QCB (2009): *The molecular organography of plants*. 1st ed. Oxford University Press, Oxford

EIDMANN H (1929): *Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren*. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 15; pp. 1–66

EMLÉN DJ (2008): *The evolution of animal weapons*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 39; pp. 387–413

FORGÁCS G, NEWMAN S (2005): *Biological physics of the developing embryo*. Cambridge University Press, Cambridge

GAISLER J, ZIMA J (2007): *Zoologie obratlovců*. Academia, Praha

GILBERT SF (2006): *Developmental biology*. 8th ed. Sinauer associates, Sunderland

GRIMALDI DA (2010): *400 million years on six legs: On the origin and early evolution of Hexapoda*. Arthropod Structure and Development 39; pp. 191–203

GRIMALDI DA, ENGEL MS (2005): *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge

GULLAN PJ, CRANSTON PS (2005): *The insects: An outline of entomology*. 3rd ed. Blackwell Publishing, Oxford

HERMS WB, JAMES MT (1961): *Medical entomology*. Journal of Medical Education 36; p. 560

KAPLAN DR (2001): *The science of plant morphology definition, history, and role in modern biology*. American Journal of Botany 88; pp. 1711–1741.

KRENN HW (2010): *Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts*. Annual Review of Entomology 55; pp. 307–327

KRENN HW, PLANT J, SZUCSICH NU (2005): *Mouthparts of flower-visiting insects*. Arthropod Structure and Development 34; pp. 1–40

KUKALOVÁ-PECK J (2008): *Phylogeny of higher taxa in insecta: Finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies*. Evolutionary biology 35; pp. 4–51

LAVERS C (2004): *Proč mají sloni velké uši?* Argo, Dokořán, Praha

LEYSER O, DAY S (2003): *Mechanisms in plant development*. 1st ed. Blackwell Publishing, Oxford

LIEM, KF (1974): *Evolutionary strategies and morphological innovations; Cichlid pharyngeal jaws*. Systematic Zoology 22:425–441

MARKOŠ A (1997): *Povstávání živého tvaru*. Vesmír, Praha

MOCZEK AP, EMLÉN DJ (2000): *Male horn dimorphism in the scarab beetle, Onthophagus taurus: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes?* Animal Behaviour 59; pp. 459–466

SLACK A (1988): *Carnivorous Plants*. 3rd ed. Alphabooks Ltd, Sherborne

SNODGRASS RE (1935): *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill, New York

SNODGRASS RE (1946): *The skeletal anatomy of fleas*. Smithsonian Miscellaneous Collections

SNODGRASS RE (1956): *Anatomy of the honey bee*. Comstock Publishing Association, Ithaca, New York

STUDNIČKA M (1984): *Masožravé rostliny*. Academia, Praha

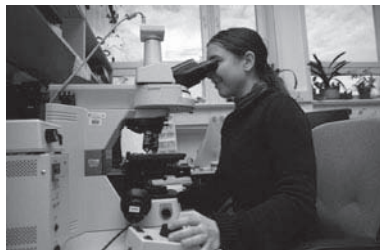
SCHWARZ S, GRANDE AV, BUJOSO N, SAEDLER H, HUIJSER P (2008): *The microRNA regulated SBP-box genes SPL9 and SPL15 control shoot maturation in Arabidopsis*. Plant Molecular Biology 67; pp. 183–195

TAIZ L, ZEIGER E (2002): *Plant physiology*, 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland

VESELOVSKÝ Z (2001): *Obecná ornitologie*, Academia, Praha

VOET HV, VOET JG (2004): *Biochemistry*, 3rd ed. Wiley publishing

WOLPERT L (1995): *Triumf embrya*. Academia, Praha



## STUDIUM

Studium biologických oborů má na PŘF JU mnohaletou tradici spojenou s Biologickou fakultou JU. V současnosti je rozšiřováno o další přírodovědné obory, zaměřené především na Chemii, Fyziku, Informatiku a Matematiku, a také o studium pro budoucí středoškolské učitele.

### CO SE NAUČÍTE A ZAŽIJETE NA PŘF JU

Studenti se silným zájmem o biologické obory si mohou od prvního ročníku volit podle vlastního zaměření z široké nabídky obecných i velmi specializovaných přednášek. Ti, kteří mají vztah k vědě a praktickému výzkumu, mají možnost pracovat přímo v laboratořích. Jako členové vědeckých týmů se mohou zapojit do projektů z různých oborů biologie. Studenti, kteří dávají přednost terénní práci se účastní výzkumu často ve velmi exotických částech světa, jako je Papua Nová Guinea, některé oblasti Afriky, nebo v blízkosti severního pólu. O těchto zajímavých projektech najdete podrobnosti na našich stránkách:

[www.prf.jcu.cz](http://www.prf.jcu.cz)

### JAK SE STANETE STUDENTEM PŘF JU

Do studia nebiologických oborů můžete vstoupit bez přijímací zkoušky. V biologických oborech jsou přímo přijati úspěšní účastníci krajských kol, studenti, kteří se umístili na předních místech celostátního kola přírodovědně orientovaných olympiád, nebo uchazeči, kteří vypracovali písemnou práci z přírodovědných oborů a jsou pozváni k její obhajobě na PŘF JU.

**Pokud vás zajímá, pohled studentů na život a dění na PŘF JU, můžete si přečíst jejich vlastní postřehy ve studentské příručce BINOLUPA (<http://shp.prf.jcu.cz/binowiki/>).**



## PŘIJĎTE K NÁM STUDOVAT BIOLOGII!

### SYSTEMATICKÁ BIOLOGIE A EKOLOGIE

jako jeden z oborů programu biologie

#### Co se u nás studuje?

Ústav botaniky a zoologie (ÚBZ) zajišťuje výuku mnoha základních předmětů v bakalářském i magisterském stupni odborného i učitelského programu Biologie. Dále je možno pokračovat v doktorském studijním programu v oborech Botanika, Ekologie, Hydrobiologie, Parazitologie a Zoologie. Výzkumná činnost na ÚBZ umožňuje studentům zapojení do atraktivních výzkumných projektů (viz <http://botzool.sci.muni.cz>).

#### Co se u nás naučíte?

Základní vyučované předměty pokrývají problematiku rozmanitosti, třídění a vzájemné příbuznosti organismů, jejich ekologie, zeměpisného rozšíření, metodiky různých biologických a ekologických disciplín a didaktiky biologie. Do výuky jsou zapojeni i externí učitelé z Akademie věd ČR a dalších vysokých škol. Nedílnou součástí výuky jsou determinační praktika a terénní cvičení v České republice i v zahraničí.

#### Jak se k nám připojit?

Přímo přijati jsou úspěšní řešitelé krajských a celostátních kol BO nebo SOČ s průměrem ze čtyř vybraných předmětů do 1,5. Podrobněji na: <http://www.sci.muni.cz>.



## MOŽNOSTI STUDIA NA PŘÍRODOVĚDECKÉ FAKULTĚ

**bakalářské studium** (12 studijních programů)  
a navazující **magisterské studium** (9 studijních programů)  
**21 učitelských kombinací** v obou programech

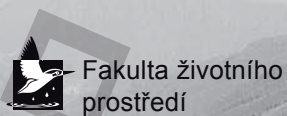
Biologie  
Antropologie  
Matematika  
Aplikovaná matematika  
Fyzika  
Aplikovaná fyzika  
(pouze bc program)  
Chemie

Biochemie  
Aplikovaná biochemie  
(pouze bc program)  
Geologie  
Geografie a kartografie  
Aplikovaná geografie  
(pouze bc program)

**doktorské studium**  
(7 studijních programů)

Biologie  
Matematika  
Fyzika  
Chemie  
Biochemie  
Geologie  
Geografie a kartografie

# Studium na Fakultě životního prostředí ČZU v Praze



Zajímá tě problematika ochrany životního prostředí, přírody a krajiny? Nechceš se jen biflovat, ale poznávat věci také v praxi?

**Pojď studovat některý z oborů nabízených Fakultou životního prostředí.**

- Studium na fakultě životního prostředí není jen výukou v teple přednáškových sálů, ale je doplněno četnými exkurzemi, praxemi a terénními cvičeními.
- Studuje se v třístupňovém systému (Bc. → Ing. → Ph.D.) V kterémkoliv stupni se můžeš rozhodnout, zda odejdeš do praxe nebo budeš pokračovat ve studiu na mateřské fakultě nebo na kterékoliv jiné univerzitě v ČR nebo v zahraničí.
- Můžeš využít možnosti studia v zahraničí po dobu 3-12 měsíců na některé ze spolupracujících univerzit v Evropě i mimo ni.
- Když vydržíš a staneš se úspěšným absolventem, budeš mít možnost získat zajímavé zaměstnání.
- V současnosti je možné volit z 5 bakalářských, 6 magisterských a 4 doktorských studijních oborů.

**Bakalářské studijní obory – titul Bakalář (Bc.)**

**Aplikovaná ekologie (P, K)** – komplexní péče o životní prostředí s důrazem na ekologické disciplíny

**Krajinářství (P, K)** – ochrana a plánování krajiny s důrazem na technické disciplíny

**Územní technická a správní služba (P, K)** – problematika životního prostředí ve státní správě a samosprávách

**Vodní hospodářství (P)** – ochrana vodních zdrojů, projektování vodních prvků v krajině

**Územní plánování (P)** – ochrana životního prostředí v procesu územního plánování

Ve studiu je možné pokračovat na FŽP v magisterských studijních oborech a získat titul Inženýr (Ing.): **Aplikovaná ekologie (P)**, **Ochrana přírody (P)**, **Krajinné inženýrství (P)**, **Krajinné a pozemkové úpravy (P)**, **Environmentální modelování (P)**, **Regionální environmentální správa (P, K)**, **Voda v krajině (P)**, dále také v oborech vyučovaných v anglickém jazyce: **Land and Water Management**, **Nature Conservation**, **Environment Modelling**.

Prezenční forma studia (P) je organizována formou pravidelné docházky na přednášky a cvičení v semestru. Kombinovaná forma studia (K - dříve také dálkové studium) probíhá formou 3-4 konzultačních období za semestr a klade větší důraz na samostudium. V kombinované formě je možné studovat nejen v Praze, ale i v našich distančních střediscích v Litvínově, v Karlových Varech a v Břežnici na Příbramsku.

Další informace o Fakultě životního prostředí a organizaci studia včetně jednotlivým studijním oborů nalezneš na [www.fzp.czu.cz](http://www.fzp.czu.cz) v sekci Studium.

**VŠECHNY ZÁJEMCE SRDEČNĚ ZVEME NA DEN OTEVŘENÝCH DVEŘÍ, KTERÝ SE KAŽDOROČNĚ KONÁ KONCEM LEDNA**

**[www.fzp.czu.cz](http://www.fzp.czu.cz)**



Kontakt na studijní oddělení:

Fakulta životního prostředí  
Česká zemědělská univerzita  
Kamýcká 1176, 165 21 Praha 6 - Suchdol

e-mail: [uchazec\\_fzp@fzp.czu.cz](mailto:uchazec_fzp@fzp.czu.cz)  
[www.fzp.czu.cz](http://www.fzp.czu.cz)

## Fakulta lesnická a dřevařská



# FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

České zemědělské univerzity v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská ČZU nabízí široké spektrum vzdělání pokrývající celou oblast lesního hospodářství, zpracování dřeva a myslivosti, to vše v návaznosti na ekologii, zkvalitňování životního prostředí a další odvětví.

Prezenční i kombinované studium je třístupňové: bakalářské, navazující magisterské a doktorské. Během studia je možno studovat jeden až dva semestry na mnoha univerzitách v Evropě i mimo ni, případně se zúčastnit až půlročních praxí v Jižní a Střední Americe i jinde. Fakulta pořádá s vybranými univerzitami Double-Degree studium, kdy získá absolvent současně diplom náš i zahraniční.

Budova fakulty se nachází v klidném areálu univerzity v Praze 6 – Suchdole,



odkud je snadný přístup k bohatému kulturnímu zázemí hlavního města. K dispozici je zde rozsáhlé studijně – informační centrum, sportovní areál i ubytování na kolejích.

Aktuální informace, strukturu studijních programů, podmínky přijímacího řízení i mnoho dalších informací naleznete na [www.fld.czu.cz](http://www.fld.czu.cz)



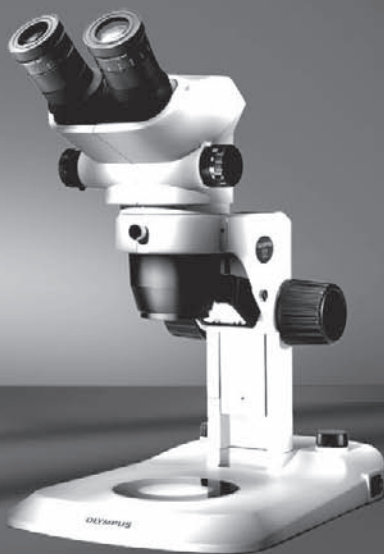
**[www.fld.czu.cz](http://www.fld.czu.cz)**

# OLYMPUS

Vaše Představy, Naše Budoucnost

## ŠKOLNÍ MIKROSKOPY A STEREOMIKROSKOPY

- Nový standard pro školy a univerzity
- Kompaktní a odolná konstrukce
- Jednoduchý transport
- Ergonomie



- ▲ **Olympus SZ51/61**  
univerzální stereomikroskopy  
s možností spodního i horního  
osvětlení
- ◀ **Olympus CX21**  
laboratorní mikroskop  
pro výuku a vzdělávání

Olympus Czech Group, s.r.o., člen koncernu, divize mikroskopů,  
Evropská 176/16, 160 41 Praha 6, tel.: +420 221 985 267, +420 221 985 111  
e-mail: mikroskopy@olympus.cz, www.olympus.cz

Univerzita Karlova v Praze  
**Přírodovědecká fakulta**  
www.natur.cuni.cz



## Bakalářské a navazující magisterské studium

- Přírodovědecká fakulta nabízí vysokoškolské vzdělání v oblasti věd biologických, geografických, geologických, chemických, v ekologii a ochraně životního prostředí. Fakulta poskytuje svým studentům zapojení do výzkumu v přírodních vědách, přístup k nejnovějším poznatkům a jejich využití, výuku propojenou s vědeckou a výzkumnou činností fakulty a úzkou spoluprací s Akademií věd ČR.
- Prezenční studium je třístupňové: bakalářské – navazující magisterské – doktorské, s podporou zahraničních studijních pobytů.
- Bakalářský stupeň nabízí vzdělání v **devíti studijních programech**, které umožňují výběr z **27 studijních oborů**.
- Magisterský stupeň je možno absolvovat v **osmi studijních programech** s volbou **45 studijních oborů**.
- Absolventi Přírodovědecké fakulty získají kromě diplomu také celoevropsky uznávaný **Dodatek k diplomu (Diploma Supplement)** v anglickém jazyce, který usnadňuje pozici na zahraničním trhu práce.
- Absolventi chemických studijních oborů získávají navíc certifikát **Eurobachelor** a absolventi magisterského studia certifikát **Euromaster**. Certifikát garantuje srovnatelnost vzdělání s přísnými evropskými standardy.

BIOLOGIE • GEOGRAFIE • GEOLOGIE • CHEMIE • EKOLOGIE • OCHRANA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ



# Tvary v živé přírodě

---

Biologická olympiáda 2011–2012, 46. ročník  
přípravný text pro kategorie A, B

**Jan Fíla** (*Ústav experimentální botaniky Akademie věd ČR  
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

**Tomáš Pánek** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

**Juraj Sekereš** (*Ústav experimentální botaniky Akademie věd ČR  
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

**Ilustrace Petr Synek**

*Editor Jan Fíla*

*Jazyková úprava Hana Nůsková*

*Grafická úprava Libor Mořkovský*

*Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze,*

*Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchbátka*

*Vytiskla Tiskárna FLORA, s. r. o.,*

*Štěrboholská 44, 102 00 Praha 10*

*Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,*

*Špálova 23, 162 00 Praha 6*

*Vydání první, náklad 5 000 kusů*

*Vydáno roku 2011*

*Neprodejně*

*ISBN 978-80-213-2191-5*