

Eduard Kočárek

Biologie

pro studenty lékařských fakult
a zdravotnických oborů





Knihu věnuji všem maminkám a tatínkům, jiným rodinným příslušníkům i ostatním lidským bytostem se srdcem na dlani, které pečují o děti se závažným genetickým postižením.

Eduard Kočárek

Biologie

**pro studenty lékařských fakult
a zdravotnických oborů**

Upozornění pro čtenáře a uživatele této knihy

Všechna práva vyhrazena. Žádná část této tištěné či elektronické knihy nesmí být reprodukována a šířena v papírové, elektronické či jiné podobě bez předchozího písemného souhlasu nakladatele. Neoprávněné užití této knihy bude trestně stíháno.

Automatizovaná analýza textů nebo dat ve smyslu čl. 4 směrnice 2019/790/EU a použití této knihy k trénování AI jsou bez souhlasu nositele práv zakázány.

RNDr. Eduard Kočárek, Ph.D.

Ústav biologie a lékařské genetiky 2. lékařské fakulty Univerzity Karlovy
a Fakultní nemocnice v Motole, Praha

BIOLOGIE

pro studenty lékařských fakult a zdravotnických oborů

Recenze:

Mgr. et Mgr. Marek Vácha, Ph.D.

Vydání odborné knihy schválila Vědecká redakce nakladatelství Grada Publishing, a.s.

© Grada Publishing, a.s., 2025

Cover Photo © depositphotos.com, 2025

© RNDr. Eduard Kočárek, Ph.D., 2025 – obrázky kromě níže uvedených

© MUDr. Jiří Uhlík, Ph.D., 2025 – obrázky 5.3, 5.4, 5.5, 5.9, 5.12, 6.7, 7.1 až 7.5, 8.1 až 8.4, 32.1, 32.5 a 37.7

Vydala Grada Publishing, a.s.

U Průhonu 22, Praha 7

jako svou 10 286. publikaci

Odpovědná redaktorka Bc. Gabriela Glezgová

Sazba a zlom Jan Šístek

Obrázek 4.8 Mgr. Daniel Vondrák, Ph.D., obr. 26.4 a 27.4 poskytla

RNDr. Šárka Bendová, Ph.D., obr. 42.4 poskytl Mgr. Petr Lonský, obrázky 44.16, 44.18 a 61.4 poskytla doc. RNDr. Zuzana Zemanová, CSc.

Počet stran 952

1. vydání, Praha 2025

Vytiskly Tiskárny Havlíčkův Brod a.s.

Názvy produktů, firem apod. použité v knize mohou být ochrannými známkami nebo registrovanými ochrannými známkami příslušných vlastníků, což není zvláštním způsobem vyznačeno.

Postupy a příklady v této knize, rovněž tak informace o lécích, jejich formách, dávkování a aplikaci jsou sestaveny s nejlepším vědomím autorů. Z jejich praktického uplatnění však pro autory ani pro nakladatelství nevyplývají žádné právní důsledky.

ISBN 978-80-271-8264-0 (ePub)

ISBN 978-80-271-8263-3 (pdf)

ISBN 978-80-271-3036-8 (print)

Obsah

Předmluva	19
1 Typické znaky živých organismů	23
1.1 Hledání života	23
1.2 Znaky, vlastnosti a projevy živých organismů	23
1.3 Stupně organizace živých systémů a jejich hierarchie	28
2 Biologické vědy	37
2.1 Biologie, její název a náplň	37
2.2 Biologické obory	38
2.3 Moderní a transdisciplinární biologické obory	39
2.4 Vztahy biologických a společenských věd	41
3 Klasifikace živých organismů	43
3.1 Počátky klasifikace živých organismů a Linnéův systém	43
3.2 Základní systematické kategorie a jejich vztahy	45
3.3 Domény a říše živých organismů	45
3.3.1 Prokaryota	46
3.3.2 Eukaryota (jaderní)	46
3.4 Biologický druh (<i>species</i>), jeho pojmenování a vymezení	48
3.5 Nejnížší systematické jednotky	51
3.6 Molekulární taxonomie a kryptické druhy	52
4 Úvod do cytologie	53
4.1 Základní vlastnosti buňky, buněčná teorie	53
4.2 Jednobuněčné organismy	58
4.3 Mnohobuněčné organismy	58
5 Eukaryotická buňka	61
5.1 Základní charakteristika eukaryotické buňky	61
5.2 Buněčná membrána	62
5.3 Jádro eukaryotické buňky	64
5.4 Cytoplazma	64
5.4.1 Endoplazmatické retikulum a ribozomy	65
5.4.2 Golgiho komplex a exocytóza	66
5.4.3 Lyzozomy a endocytóza	67
5.4.4 Peroxizomy	69
5.4.5 Proteazomy	70
5.4.6 Semiautonomní organely	71
5.4.7 Cytoskelet a pohyb na buněčné úrovni	76
5.4.8 Inkluze a vakuoly	80
5.5 Buněčná stěna	82

6	Mikroskop – brána do buněčného světa	83
6.1	Zvětšovací přístroje a jejich využití	83
6.2	Od lupy k elektronovému mikroskopu (dějiny mikroskopie)	84
6.3	Optické mikroskopy	88
6.4	Základy fluorescenční mikroskopie	93
6.4.1	Luminiscence a fluorescence	94
6.4.2	Fluorescenční mikroskop	96
6.5	Konfokální mikroskop	98
6.6	Elektronový mikroskop	100
7	Tkáně a orgány eukaryotických organismů	105
7.1	Tkáně živočichů	105
7.2	Od tkání k orgánům a orgánovým soustavám	109
8	V histologické a hematologické laboratoři	113
9	Rozmnožování eukaryotických organismů	119
9.1	Rozmnožování – základní vlastnost živého organismu	119
9.2	Nepohlavní rozmnožování	119
9.3	Pohlavní rozmnožování	120
9.3.1	Pohlavní rozmnožování u člověka	122
9.3.2	Pohlavní rozmnožování u rostlin	122
9.4	Apomixie a partenogeneze	124
9.5	Pedogeneze a neotenie	125
10	Dědičnost a proměnlivost, úvod do genetiky	129
10.1	Znaky	129
10.2	Dědičnost a proměnlivost	130
10.3	Gen a genom	132
10.4	Genetika a její význam v klinických oborech	133
11	Základní molekuly života: informační biomakromolekuly a jejich funkce	135
11.1	Základní molekuly života	135
11.2	Přenos genetické informace; ústřední dogma molekulární biologie	137
11.3	Replikace RNA a reverzní transkripce doplňují centrální dogma	138
12	Genetická laboratoř a její vybavení	141
12.1	První nahlédnutí do genetické laboratoře	141
12.2	Ochrana zdraví při práci v laboratoři	142
12.3	Vybavení laboratoře	142
13	DNA – genetická paměť buňky	147
13.1	Struktura DNA	147
13.2	Sekvence DNA v příkladech	154
13.3	Měření vzdáleností ve světě DNA	155
13.4	Denaturace a renaturace DNA	156

14 DNA v laboratoři (odběry vzorků a základní nástroje molekulární genetiky)	159
14.1 Analýza nukleových kyselin – základ molekulárněgenetického vyšetření	159
14.2 Materiál k analýze DNA	159
14.2.1 Preimplantační vyšetření	159
14.2.2 Prenatální vyšetření	160
14.2.3 Postnatální vyšetření	160
14.3 Izolace DNA	161
14.4 Elektroforéza DNA	163
14.4.1 Gelová elektroforéza	165
14.4.2 Vizualizace DNA	168
14.4.3 Kapilární elektroforéza	169
14.5 Enzymy v molekulárněgenetické laboratoři	170
14.6 Hybridizace DNA	172
14.6.1 Southernův přenos	173
14.6.2 Čipové techniky	174
14.6.3 Hybridizace <i>in situ</i>	175
15 Replikace DNA	177
15.1 Replikace DNA v kostce	177
15.2 Replikace DNA krok za krokem	181
16 Klonování DNA a jeho význam	185
16.1 Molekulární klonování a techniky rekombinantní DNA	185
16.2 Otazníky kolem rekombinantní DNA	188
17 Polymerázová řetězová reakce aneb replikace DNA ve zkumavce	191
17.1 Základní protokol polymerázové řetězové reakce	191
17.2 Kary Mullis a „jeho“ PCR (historie objevu PCR)	194
17.3 PCR na každém kroku aneb k čemu se hodí PCR?	197
18 RNA – molekula mnoha tváří (stavba RNA, její typy a význam)	199
18.1 Základní struktura RNA	199
18.2 Co všechno umí ribozymy?	200
18.3 Typy RNA v buňce	201
18.4 Aptamery – nová perspektiva medicíny?	204
19 Bílkoviny v kostce (stavba a význam proteinů)	207
19.1 Proteiny a proteosyntéza	207
19.2 Aminokyseliny – základní stavební kameny proteinů	208
19.3 Proteiny a peptidy, peptidová vazba	211
19.4 Struktura proteinů	212
19.5 Základní skupiny proteinů	216
19.6 Kofaktory proteinů	217
19.7 Biologický význam proteinů	218
19.8 Jedy, které vraždí i pomáhají	219

20	Transkripce a posttranskripční úpravy	221
20.1	Základní scénář transkripce, RNA-polymerázy	221
20.2	Transkripce krok za krokem	223
20.2.1	Iniciace (zahájení) transkripce	223
20.2.2	Elongace transkripce	223
20.2.3	Terminace (ukončení) transkripce	223
20.3	Posttranskripční úpravy u eukaryot	224
20.3.1	Sestřih v detailu	225
20.3.2	Tajemné introny aneb malá oprava učebnic biologie	226
20.3.3	Alternativní sestřih aneb jeden gen = více proteinů	226
20.3.4	Polyadenylace a modifikace 5'-konce pre-mRNA	228
20.4	Editování RNA a DNA	228
20.5	RNA interference	229
21	Translace, genetický kód a posttranslační úpravy	231
21.1	Translace neboli překlad	231
21.2	Transferová RNA, její struktura a funkce	231
21.3	Ribozom – klíčová struktura translace	234
21.4	Základní scénář translace	234
21.5	Genetický kód	236
21.5.1	Genetický kód je tripletový a nepřekryvný	237
21.5.2	Genetický kód je degenerovaný	237
21.5.3	Genetický kód je univerzální	238
21.6	Translace krok za krokem	239
21.6.1	Iniciace translace	240
21.6.2	Elongace translace	240
21.6.3	Terminace translace	241
21.7	Posttranslační úpravy a degradace proteinů	241
22	Poznatky molekulární genetiky pomáhají při léčbě chorob	245
22.1	Nukleotidy a nukleosidy jako léčiva	245
22.2	Jak vyzrát na bakterie? (antibakteriální látky a mechanismy jejich účinku)	247
22.3	Antibiotika v onkologii	249
23	Struktura genu a regulace genové exprese	251
23.1	Základní charakteristika a klasifikace genů	251
23.2	Struktura eukaryotického genu	253
23.3	Regulace genové exprese u eukaryot	255
23.4	Regulace genové exprese u bakterií	258
24	Základy epigenetiky	259
24.1	Epigenetika, její náplň a historie	259
24.2	Genomový imprinting	262
24.3	Význam a využití epigenetických poznatků	263
24.4	Epigenetika a evoluce	265

25	Lidský genom a typy sekvencí v něm obsažených	267
25.1	Genom v eukaryotické buňce	267
25.2	Projekt lidského genomu a jeho historie	268
25.3	Význam projektu lidského genomu	271
25.4	Typy sekvencí v lidském genomu	273
25.5	Transpozony mění pohled na lidský genom	277
25.6	Tajemné „omy“ a „omiky“	281
26	Sekvenování DNA	283
26.1	Význam a historie sekvenování	283
26.2	Sangerovo sekvenování	284
26.3	Moderní sekvenační techniky	287
27	Mutace	289
27.1	Obecná charakteristika a klasifikace mutací	289
27.2	Následky a význam mutací	292
27.3	Mutace a evoluce	293
27.4	Klasifikace genových mutací a jejich vliv na funkci proteinu	294
27.4.1	Mutace se změněným smyslem (<i>missense mutations</i>)	295
27.4.2	Mutace bez smyslu (<i>nonsense mutations</i>)	297
27.4.3	Mutace se stejným smyslem (<i>same sense mutations</i>)	298
27.4.4	Posunové mutace (<i>frame shift mutations</i>)	298
27.4.5	Sestřihové mutace	300
27.4.6	Amplifikace	301
28	Mutageny a mutogeneze	307
28.1	Indukované mutace, základní klasifikace mutagenů	307
28.2	Fyzikální mutageny	308
28.3	Chemické mutageny	310
28.4	Biologické mutageny	313
29	Reparační mechanismy aneb jak buňka opravuje poškozenou DNA	315
29.1	Reparační procesy a jejich význam	315
29.2	Mechanismy reparačních procesů	316
29.3	Následky poškození mutátorových genů	319
30	Testování genotoxicity – významná součást preventivní medicíny	321
30.1	Testy genotoxicity, jejich význam a rozdělení	321
30.1.1	Komety pod mikroskopem (kometový test čili Comet assay)	322
30.1.2	Mutace mutantů aneb Amesův test	323
30.1.3	Stanovení chromozomových zlomů aneb kolik chromozomů se polámalo?	325
30.2	Genotoxicita a karcinogenita	325
31	Variabilita a polymorfismus	327
31.1	Variabilita a její složky	327
31.2	Genotyp a fenotyp	329

31.3	Mutace a polymorfismy	330
31.4	Polymorfismy v lidském genomu	332
31.5	Molekulární podstata a typy polymorfismů DNA	333
31.6	DNA před soudem (DNA profilování a jeho význam)	334
31.7	Od DNA k portrétu člověka (DNA fenotypizace)	341
31.8	Polymorfismus proteinů	341
31.9	Genové varianty ve zdraví a v nemoci	342
31.10	Vinen, či nevinen? (genové varianty, lidské chování a kriminalita)	346
32	Eukaryotické buněčné jádro, stavba a funkce chromozomů	349
32.1	Základní stavba buněčného jádra	349
32.2	Chromatin a chromozomy	352
32.3	Molekulární stavba a kondenzace chromozomového vlákna	355
32.4	Kovalentní modifikace histonů ovlivňují genovou expresi	357
32.5	Jak vypadá chromozom?	359
32.5.1	Telomery a telomeráza	359
32.5.2	Kolik má chromozom chromatid?	361
32.6	Není chromozom jako chromozom	364
32.7	Autozomy a gonozomy	366
32.8	Jak se vyznat v lidských chromozomech?	367
32.9	Obří mezi chromozomy	368
32.10	Jadérko – malé, ale důležité	369
33	Buněčný cyklus a mitóza	371
33.1	Buněčný cyklus a jeho kontrolní body	371
33.2	Mitóza	374
33.3	Poruchy mitózy	382
34	Buněčná signalizace	383
34.1	Obecné principy buněčné signalizace	383
34.2	Typy buněčné signalizace	386
34.2.1	Neuronální neboli synaptická signalizace	387
34.2.2	Endokrinní signalizace	390
34.2.3	Parakrinní signalizace	395
34.2.4	Autokrinní signalizace	396
34.2.5	Dotyková signalizace	396
34.3	Buněčná signalizace pod lupou aneb není receptor jako receptor	398
34.3.1	Receptory spážené s iontovými kanály	399
34.3.2	Receptory spážené s G-proteiny	401
34.3.3	Receptory s enzymatickou aktivitou	404
35	Regulace buněčného cyklu	407
35.1	Buněčný cyklus je dokonale sladěný koncert	407
35.2	Cykliny a cyklin-dependentní kinázy – základní motory buněčného cyklu	408
35.3	Protoonkogeny a jejich produkty	409

35.4	Tumorové supresory	410
35.4.1	Tumor-supresorový gen <i>RBI</i>	411
35.4.2	Tumor-supresorový gen <i>TP53</i> – nejen strážce genomu	412
36	Buněčné kultury	413
36.1	Život mimo tělo	413
36.2	Kultury rostlinných buněk	415
36.3	Kultury živočišných buněk	416
37	Pohlavní rozmnožování a meióza	421
37.1	Pohlavní rozmnožování a jeho význam	421
37.2	Neuvěřitelný svět za zrcadlem aneb za co vděčíme parazitům?	423
37.3	Meióza	425
37.4	Gametogeneze	429
37.4.1	Spermatogeneze	429
37.4.2	Oogeneze a menstruační cyklus	433
37.5	Poruchy meiózy a jejich následky	437
37.6	Možnosti studia chromozomů v meióze; štetkovité chromozomy	439
38	Asistovaná reprodukce	441
38.1	Poruchy reprodukce	441
38.2	Asistovaná reprodukce a její význam	443
38.3	Nitroděložní inseminace	443
38.4	Fertilizace <i>in vitro</i>	445
38.5	Intracytoplazmatická injekce spermie	448
38.6	Techniky umožňující získání spermií	448
38.7	Preimplantační vyšetření	449
38.8	Etické a právní aspekty asistované reprodukce	450
38.8.1	Anonymita dárců i příjemců gamet	450
38.8.2	Náhradní (surogátní) matky	451
38.8.3	Otec nebo strýc?	452
38.8.4	Osud nadbytečných embryí a statut embrya	454
38.8.5	Zvýšení výskytu poruch reprodukce v populaci	454
38.8.6	Ovariální hyperstimulační syndrom	454
38.8.7	Genetické úpravy embryí	455
38.8.8	Další etické, psychosociální a legislativní otázky	456
39	Chromozomové určení pohlaví	459
39.1	Chromozomové určení pohlaví u člověka	459
39.2	XX-muž a XY-žena	462
39.3	Hrozí lidskému chromozomu Y zánik? (složité cesty evoluce pohlavních chromozomů)	464
39.4	Kombinace gonozomů při oplodnění u člověka	464
39.5	Savčí typ pohlavní determinace (<i>Drosophila</i>)	466
39.6	Ptačí typ pohlavní determinace (<i>Abraxas</i>)	467
39.7	Jeden druh – více typů pohlavní determinace?	467
39.8	Pohlavní determinace typu <i>Protenor</i>	469

39.9	Haplodiploidní typ pohlavní determinace	469
39.10	Pohlavní determinace u rostlin	470
40	Inaktivace chromozomu X a její význam	471
40.1	Inaktivace chromozomu X aneb kdo musí jít z kola ven?	471
40.2	Molekulární mechanismus inaktivace X	473
40.3	Inaktivovaný X pod mikroskopem aneb Barrovo tělísko	474
40.4	Význam vyšetření Barrova tělíska v klinické genetice	475
40.5	Rekordman nebo rekordwoman?	476
40.6	Když dva dělají totéž, není to totéž aneb proč nemá octomilka Barrovo tělísko?	478
41	Chromozomové aberace, mozaicismus a chimérismus	481
41.1	Chromozomové aberace jsou rozsáhlé změny genomu	481
41.2	Jak vypadá pacient s chromozomovou aberací?	482
41.3	Mozaicismus	483
41.4	Chimérismus	485
42	Cytogenetická vyšetření v medicíně	489
42.1	Význam a rozdělení cytogenetických vyšetření	489
42.2	Prenatální vyšetření a jejich indikace	490
42.2.1	Možnosti invazivních prenatálních vyšetření	491
42.2.2	Etické a právní aspekty invazivních prenatálních vyšetření ...	494
42.2.3	Odkdy je člověk člověkem?	497
42.3	Postnatální vyšetření a jeho indikace	498
42.3.1	Chromozomová analýza lymfocytů periferní krve	499
42.3.2	Barvení chromozomů	501
42.4	Vyhodnocení výsledků chromozomového vyšetření	503
42.5	Cesta plná omylů aneb počátky lidské cytogenetiky	504
43	Numerické chromozomové aberace	507
43.1	Svět „těch druhých“	507
43.2	Klasifikace a názvosloví numerických aberací	508
43.3	Klasifikace a názvosloví polyploidii	508
43.4	Triploidie	509
43.5	Tetraploidie	510
43.6	Klasifikace a názvosloví aneuploidii	510
43.7	Downův syndrom	512
43.8	Další aneuploidie autozomů	515
43.9	Aneuploidie pohlavních chromozomů	518
43.9.1	Turnerův syndrom	519
43.9.2	Klinefelterův syndrom	522
43.9.3	Další aneuploidie gonozomů	523
44	Strukturní chromozomové aberace	527
44.1	Klasifikace a názvosloví strukturních aberací	527
44.2	Mechanismy vzniku strukturních aberací	529

44.3	Chromozomové delecce	531
44.3.1	Mikrodeleční syndromy	534
44.3.2	Mikrodelece chromozomu 22q	534
44.3.3	Williamsův-Beurenův syndrom	536
44.3.4	Praderův-Williho a Angelmanův syndrom: jedna delecce, dva syndromy?	538
44.3.5	Chromozomové delecce u nádorových chorob	542
44.4	Chromozomové duplikace	542
44.5	Chromozomové translokace	543
44.5.1	Translokační formy Downova syndromu	544
44.5.2	Další příklady robertsonských translokací	546
44.5.3	Chromozomové translokace u nádorů aneb když balancovaná přestavba není tak docela balancovaná	547
44.6	Chromozomové inverze	552
44.7	Kruhové chromozomy	553
44.8	Izochromozomy	554
44.9	Marker chromozomy	555
44.10	Fragilní místa	555
45	Molekulární cytogenetika	557
45.1	Úvod do molekulární cytogenetiky aneb FISH není ryba	557
45.2	Základní protokol hybridizace <i>in situ</i>	558
45.3	Sondy pro hybridizaci <i>in situ</i>	559
45.4	Každý chromozom má svou barvu aneb techniky M-FISH a SKY	561
45.5	FISH v klinické genetice	564
45.6	Komparativní genomová hybridizace aneb závod o chromozomy	565
45.7	Technika array CGH	566
45.8	Další molekulárněgenetické techniky sloužící k identifikaci chromozomových aberací	568
46	Základy obecné genetiky, Mendelovy zákony	569
46.1	Základy obecné genetiky	569
46.2	Gregor Johann Mendel a jeho zákony dědičnosti	570
46.3	Dědičnost s neúplnou dominancí	581
46.4	Kodominance	583
47	Klinická genetika a genetické poradenství	585
47.1	Klinická genetika a geneticky podmíněné choroby	585
47.2	Genetické poradenství	587
47.3	Genetická konzultace a genealogické vyšetření	588
47.4	Vybrané etické aspekty genetického poradenství	590
47.5	Možnosti léčby a prevence geneticky podmíněných chorob	591
47.5.1	Primární prevence	593
47.5.2	Teratogeny	594
47.5.3	Sekundární prevence	597

48 Monogenní choroby a jejich dědičnost	599
48.1 Charakter a typy monogenních chorob	599
48.2 Autozomálně dominantní choroby	602
48.2.1 Achondroplazie	603
48.2.2 Další příklady autozomálně dominantních chorob	605
48.3 Autozomálně recesivní choroby	607
48.3.1 Cystická fibróza	608
48.3.2 Keltové mezi námi?	610
48.3.3 Spinální muskulární atrofie	611
48.3.4 Metabolické poruchy s autozomálně recesivním přenosem	612
48.4 X-vázané dominantní choroby	614
48.5 X-vázané recesivní choroby	617
48.5.1 Hemofilie A a B	619
48.5.2 Marné snažení Grigorije Rasputina	620
48.5.3 Duchennova a Beckerova svalová dystrofie	620
48.5.4 Další X-vázaná recesivní onemocnění	622
48.6 Náhodná inaktivace X ovlivňuje fenotyp X-vázaných chorob aneb mohou být přenašečky postižené?	624
48.7 Y-vázaná neboli holandrická dědičnost	624
48.8 Monogenní choroby v genetickém poradenství	625
48.9 Jsou monogenní choroby vskutku monogenní?	627
49 Genové interakce a multifaktoriální dědičnost	629
49.1 Jeden znak = více genů	629
49.1.1 Komplementarita	629
49.1.2 Epistáze aneb <i>Mater incerta</i> ?	630
49.1.3 Duplicitní interakce	631
49.2 Dědičnost kvantitativních znaků	633
49.3 Multifaktoriální dědičnost a heritabilita	634
49.4 Multifaktoriální znaky a choroby u člověka	635
50 Genová vazba, počátky genetického mapování a nepřímá DNA diagnostika	641
50.1 Genová vazba a Morganovy zákony	641
50.2 Morganovo číslo	644
50.3 Význam poznatků o genové vazbě v klinické genetice	645
51 Mimojaderná dědičnost	649
51.1 Mitochondrie a chloroplasty a jejich endosymbiotický původ	649
51.2 Molekula mtDNA, vztah jaderného a mitochondriálního genomu	650
51.3 Mitochondriální dědičnost	651
51.4 Význam studia mtDNA v antropologii, kriminalistice a evoluční biologii	654
51.5 Chloroplastová dědičnost	655

52	Základy populační genetiky	657
52.1	Populace z genetického hlediska	657
52.1.1	Autogamické populace	658
52.1.2	Příbuzenské sňatky a nenáhodný výběr partnerů	658
52.1.3	Alogamické populace	661
52.2	Hardyho-Weinbergův zákon	662
52.3	Evoluční faktory měnící frekvence alel v populaci	666
52.4	Benigní či patogenní varianta? (preference heterozygotů)	670
53	Hlavní složky imunitního systému	673
53.1	Fascinující labyrint imunity	673
53.2	Funkční anatomie imunitního systému	676
53.2.1	Primární lymfatické orgány	678
53.2.2	Sekundární lymfatické orgány	679
54	Základní mechanismy imunity	683
54.1	Nespecifická imunita	683
54.2	Specifická imunita	686
54.3	Proč máme tolik protilátek?	690
54.4	Získaná imunita a preventivní očkování	693
54.5	Významné milníky preventivní vakcinace	695
54.6	Pomůže nám pasivní imunizace?	698
54.7	Onemocnění imunitního systému	699
55	Transplantace, transfuze a imunologická tolerance	703
55.1	Transplantace aneb život s cizím orgánem	704
55.2	Imunologická tolerance	704
55.3	Historie a současnost transplantací	707
55.4	Transplantace kostní dřeně a reakce štěpu proti hostiteli	710
55.5	Transfuze krve, krevní skupiny a jejich dědičnost	711
55.5.1	Poněkud komplikovaný systém AB0	711
55.5.2	Rh neboli „opičí“ faktor	714
55.5.3	MN-systém	715
55.5.4	Využití poznatků o krevních skupinách	715
55.5.5	Kdo může být dárce krve?	717
56	Základy ekologie	719
56.1	Kdo je a kdo není ekolog?	719
56.2	Jak funguje ekosystém?	720
56.3	Časovaná bomba zvaná bioakumulace	722
56.4	O čem vypovídá biodiverzita?	723
56.5	Vztahy mezi organismy	725
56.5.1	Neutralismus	726
56.5.2	Kompetice	726
56.5.3	Amenzalizmus	729
56.5.4	Predace	731
56.5.5	Komenzalizmus	731

56.5.6	Protokooperace	733
56.5.7	Mutualismus	735
56.5.8	Parazitismus	737
57	Biologie parazitických organismů	739
57.1	Vztah parazita a hostitele	739
57.2	Pestrý svět parazitů aneb proč se parazitologové nezajímají o bakterie a viry?	740
57.3	Parazité na každém kroku	744
57.4	Jak se vyznat v parazitech aneb klasifikace parazitických organismů	746
57.5	Základní znaky a typické životní strategie parazitických organismů	749
57.5.1	Morfologické adaptace	749
57.5.2	Fyziologicko-biochemické adaptace	750
57.5.3	Životní strategie a reprodukce parazitů	751
57.5.4	Parazité a imunita	752
57.5.5	Genetické adaptace parazitů	753
57.5.6	Parazit mění tvář aneb antigenní variabilita a genetická plasticita parazitů	755
57.5.7	Manipulační aktivita parazitů	756
57.5.8	Toxoplazma – rafinovaný parazit	757
57.5.9	Další strategie parazitických organismů	761
58	Základy biologie prokaryot	765
58.1	Bakterie a archea – dvě domény buněčných organismů	765
58.2	Velikost, tvar a struktura prokaryotické buňky	766
58.3	Kdo vlastně objevil penicilin?	771
58.4	Molekulární genetika prokaryot	774
58.5	Výživa prokaryotických buněk	777
58.6	Reprodukce prokaryot	779
58.7	Archea	782
58.8	Techniky kultivace a laboratorního studia prokaryot	785
58.9	Význam prokaryot pro člověka a životní prostředí	788
58.9.1	Prokaryota – nezbytné součásti ekosystémů	788
58.9.2	Mikrobiom – nezbytná podmínka k přežití i časovaná bomba	789
58.9.3	Prokaryota jako původci chorob, antibiotická rezistence	790
58.9.4	Prokaryota jako biologické zbraně	792
58.9.5	Prokaryota v biotechnologiích a technikách rekombinantní DNA	793
59	Viry	795
59.1	Obecná charakteristika virů	795
59.2	Klasifikace virů	799
59.3	Vstup viru do organismu hostitele	800
59.4	Obecný scénář virové infekce	801
59.5	Virový genom a replikační strategie virů	803
59.6	Retroviry	805
59.7	Genetická plasticita virů aneb proč jsou viry nebezpečné?	806

59.8	Bakteriofágy	809
59.9	Od mimivirů k virofágům	812
59.10	Význam virů pro člověka	813
59.11	Viry jako dělníci evoluce	815
60	Viroidy a priony	817
60.1	Subvirové částice	817
60.2	Viroidy	818
60.3	Patří virus hepatitidy D mezi viry?	820
60.4	Priony	820
61	Biologie nádorové buňky a onkogeneze	827
61.1	Nádor není rakovina	827
61.2	Základní znaky nádorové buňky	828
61.3	Onkogeneze v kostce	832
61.4	Klasifikace nádorů aneb není nádor jako nádor	834
61.5	Problém heterogenity nádorových buněk	837
61.6	Vzniká nádor z jediné „odrodilé buňky“?	837
62	Základy onkogenetiky	839
62.1	Jsou nádory dědičné?	839
62.2	Klasifikace mutací vedoucích ke vzniku a k progresi nádoru	840
62.3	Onkogeneticky významné geny	841
62.3.1	Protoonkogeny a onkogeny	842
62.3.2	Mechanismy aktivace protoonkogenů na onkogeny	842
62.3.3	Tumor-supresorové geny	843
62.3.4	Ztráta heterozygoty	844
62.3.5	Mechanismy ztráty funkce tumor-supresorových genů	845
62.3.6	Geny řídící reparační mechanismy	846
62.3.7	Geny řídící apoptózu	846
62.4	Nádory a dědičnost	847
62.5	Hereditární nádorová onemocnění spojená s mutacemi tumor-supresorových genů	850
62.6	Hereditární nádorová onemocnění spojená s poruchami reparace DNA	853
63	Vliv vnějších faktorů na vznik nádorových chorob	857
63.1	Karcinogeny a jejich klasifikace	857
63.1.1	Fyzikální karcinogeny	857
63.1.2	Chemické karcinogeny	860
63.1.3	Biologické karcinogeny	862
63.1.4	Virová onkogeneze pod lupou	863
63.2	Která látka je karcinogenní?	864
64	Genová terapie – východiska, realita a budoucnost	867
64.1	Sen o lidské dokonalosti	867
64.2	Od eugeniky ke genové terapii	872

64.3	Možnosti symptomatické léčby geneticky podmíněných chorob	873
64.4	Přenos genu – základní technika genové terapie	874
64.5	Genová terapie zacílená na RNA a proteiny	879
64.6	Genový editor CRISPR/Cas9	880
64.7	Problémy a omezení genové terapie	882
64.8	Problematika genové terapie lidských embryí	883
Výběr doporučené a použité literatury		887
Seznam použitých zkratk		889
Jmenný rejstřík		905
Věcný rejstřík		911
Souhrn		950
Summary		951

Předmluva

K výzkumu skutečností lékařských jest přírodovědecký výcvik vysoké ceny přípravné. Jím lékař učí se cvičiti smysly, zostřovati jich a včas vyzbrojovati, vyhledávati znaky rozpoznávací, a to, co k sobě patří a snad i souvisí, dobře rovnati a ukládati. Vliv metody přírodovědecké viděti jest z děl vynikajících lékařů. Ne darmo řekl Rokitanský¹ v mottu svém: Der Adel der Heilkunde ist dieser, dass sie einer Tochter der Naturwissenschaft ist.²

BOHUSLAV RÁYMAN (1852–1910), český organický chemik a biochemik

I když úryvek z díla BOHUSLAVA RÁYMANA, dnes neprávem pozapomenutého českého vědce světového formátu, působí poněkud archaicky, ani v současné době neztratilo jeho poselství nic ze své platnosti. Mnoho studentů přicházejících každým rokem na lékařské fakulty pokládá tzv. teoretické obory, k nimž patří i biologie, za zbytečnou a nepotřebnou brzdu, která jim brání v rozletu k té „pravé a nefalšované“ medicíně. Teprve v průběhu studií klinických disciplín si mnozí z nich uvědomí, jak potřebná je k pochopení činnosti lidského těla i k objasnění vzniku a léčby nemocí právě ona zdánlivě „zbytečná“ teorie, kterou se učili na počátku studia. O významu přírodních věd pro rozvoj lékařského myšlení píše velmi výstižně ve své stati i B. RÁYMAN.

Publikace, kterou držíte v ruce, se snaží přesvědčit budoucí lékaře i ostatní pracovníky ve zdravotnictví o důležitosti biologických poznatků pro studium medicínských oborů. Je určena nejen pro budoucí **doktory medicíny**, ale také pro **farmaceuty, fyzioterapeuty, zdravotní laboranty, zdravotní sestry, optometry, radiologické laboranty** a další. Věřím také, že si k této knize najdou cestu i někteří **studenti přírodovědeckých fakult** a studenti biochemie, bioinženýrství a bioinformatiky na **vysokých školách technického zaměření**. Další významnou „cílovou skupinou“ jsou **středoškolští studenti**, kteří mají hlubší zájem o biologii a rádi by se biologickým, lékařským či jiným zdravotnickým oborům věnovali i na vysoké škole. Kniha by jim měla také napomoci při kvalitní **přípravě na přijímací zkoušky** z biologie.

Při psaní publikace jsem vycházel především ze svých přednášek pro studenty bakalářských oborů a také z úvodních přednášek věnovaných buněčné a lékařské biologii pro studenty medicíny na 2. lékařské fakultě Univerzity Karlovy v Praze. Třebaže text knihy předpokládá základní znalost středoškolské biologie a chemie, řada důležitějších témat je zde probrána téměř od základů.

Jsem si vědom toho, že text může některým čtenářům připadat jako maximalistický, jiným čtenářům s hlubším zájmem o věc bude naopak chybět detailní rozpracování některých témat. Těžko lze však vyhovět každému. Pokusil jsem se o široký tematický

¹ KARL VON ROKITANSKY (1804–1878) byl významný česko-rakouský lékař, spoluzakladatel patologické anatomie. Překlad jeho citovaného výroku zní: *Ušlechtilost medicíny je v tom, že je dcerou přírodovědy.*

² RÁYMAN B. Přírodopyspec a otázky dne. Praha: Český čtenář 1913; 137.

záběr a především o návaznost na některé pasáže středoškolské biologie. Snažil jsem se také upozornit na různé aspekty probírané látky, tedy i takové, které již leží mimo lékařskou biologii v jejím klasickém pojetí. Je třeba si uvědomit, že bez viru tabákové mozaiky, bakteriofágů, bakterií, kvasinek, plísní, rostliny huseníčku, much octomilek, myší a mnoha dalších zdánlivě „nemedicínských“ objektů bychom jen těžko pochopili procesy, které se odehrávají v lidských buňkách, orgánech a tkáních. Jsem navíc přesvědčen, že širší uchopení biologických témat by mělo napomoci ke splnění dalšího úkolu, který si tato kniha klade. Tím není nic menšího než se naučit **žasnout nad životem**. Domnívám se, že právě onen úžas z poznání života v jeho neobyčejné pestrosti a složitosti a s tím úzce související uvědomění si nesamozřejmosti lidské existence patří k **základním pilířům zdravotnické etiky**.

Publikace se snaží shrnout převážnou část látky tvořící základy lékařské biologie. S ohledem na aktuální situaci jsem však některým tématům věnoval větší pozornost (např. molekulární genetiky, parazitismu a biologii virů). Některá témata jsem naopak z různých důvodů zredukoval, vypustil nebo rozptýlil ve více kapitolách. Tak např. problematika evoluce není pojednána odděleně, ale pasáže věnované evoluci najdeme v různých kapitolách, vždy uvedené do souvislosti s probíranou látkou. Stejně tak je v různých kapitolách věnován dostatečný prostor historii a etice, a proto nepovažuji za účelné zpracovávat specializované kapitoly na stejné téma. Po úvaze jsem vyřadil většinu textů týkající se ontogeneze, stárnutí a kmenových buněk. Předpokládám, že kapitoly o těchto a mnoha dalších tématech souvisejících s medicínou se stanou náplní jiné publikace, jejímž ústřední tématem bude lidský organismus ve zdraví a v nemoci.

Aby bylo možné s textem lépe pracovat, jsou jeho jednotlivé části odlišeny **dvěma typy písma**. Pasáže obsahující základní poznatky, doporučené k zapamatování, jsou tištěny **obyčejným písmem**. Jde o texty určené zejména **pro středoškoláky a pro studenty bakalářských oborů**.

Naproti tomu oddíly obsahující rozšiřující učivo a zajímavosti jsou tištěny kurzívou. Věřím, že tyto pasáže ocení především studenti medicíny a odborné biologie. Pro ně by měla tato kniha sloužit nejen jako úvod do studia, ale i jako inspirace k tomu, aby si dohledali další poznatky ve specializovaných publikacích.

Ríká se, že každá učebnice biologie je v době vydání již zastaralá. Nárůst poznatků z biologie v posledních desetiletích je skutečně překotný, až dramatický. Uvědomuji si to velmi dobře každým rokem při přípravě či aktualizaci přednášek a cvičení a snad ještě intenzivněji jsem to pocítil při psaní této knihy. I když jsem se snažil o maximální aktuálnost všech poznatků, nemohu vyloučit, že některé zde uvedené údaje budou zastaralé ve chvíli, kdy se tato publikace objeví na pultech knihkupeců. Takový už bývá osud učebnic. Budu proto vděčen každému čtenáři za jakékoli připomínky a náměty ke zkvalitnění textu po odborné i formální stránce.

Na tomto místě bych rád poděkoval všem, kteří mi jakkoli napomohli ke zpracování této knihy. Děkuji MUDr. Jiřímu Uhlíkovi, Ph.D. z 2. lékařské fakulty UK, doc. RNDr. Zuzaně Zemanové, CSc. z Všeobecné fakultní nemocnice v Praze a RNDr. Šárce Bendoové, Ph.D. z 2. lékařské fakulty UK i několika dalším kolegům za poskytnutí kvalitních obrázků. Za podnětnou recenzi jsem vděčný Mgr. et Mgr. Marku Váchovi, Ph.D. ze 3. lékařské fakulty UK. Mé díky patří také všem kolegyním a kolegům z Ústavu biologie a lékařské genetiky 2. LF UK a FN Motol, jakož i mnohým našim studentům, bez jejichž chytrých a zajímavých námětů by byl tento text v mnohém ochuzen. Za čas, trpělivost, vstřícnost i pomoc děkuji paním redaktorkám z nakladatelství GRADA Publishing.

V neposlední řadě zůstávám velice vděčen mojí mamince Mgr. Věře Kočárkové a mojí manželce Mgr. Silvii Kočárkové, DiS., které mě nejen všestranně podpořily při psaní textů, ale také jejich podstatnou část přečetly a upozornily mě na nejeden prohřešek vůči stylistice i jazyku českému. Na závěr si neodpustím ještě jedny jmenovité díky, a to mému již nežijícímu otci RNDr. Eduardovi Kočárkovi, CSc., který ve mně vzbudil zájem o psaní učebnic a předal mi mnoho ze svých zkušeností.

Přeji všem čtenářům hodně radosti z poznávání fascinujícího světa biologie, plného tajemství, překvapivých paradoxů i netušených objevů.

*Quod bonum, felix, faustum, fortunatumque sit.*³

Eduard Kočárek

Ve Statenicích u Prahy, dne 26. září 2023 na svátek
svatých Kosmy a Damiána, patronů všech lékařů,
ranhojičů a dalších zdravotnických profesí

³ Kéž je to k dobru, zdaru, štěstí a požehnání.

1 Typické znaky živých organismů

Není jiného zasvěcení v mystérium krásy nežli život.⁴

OTOKAR BŘEZINA (1868–1929), český básník a spisovatel

1.1 Hledání života

Snad každý z nás si někdy položil otázku: „Co je život?“ Mnozí myslitelé a badatelé vynaložili značné úsilí, aby třeba jen zčásti rozluštili tento zapeklitý problém. Např. český biolog VLADIMÍR ÚLEHLA (1888–1947) sepsal na toto téma dvoudílný spis nazvaný *Zamyšlení nad životem* a čítající dohromady 676 stran. Citát v úvodu kapitoly ukazuje, že tato otázka jítla také fantazii básníků a spisovatelů. K problému definice života se vyjádřilo mnoho dalších vynikajících mozků. Je samozřejmé, že úkolem této učebnice není podat ucelený přehled všech těchto názorů. Nebude však na škodu, když se i my zamyslíme nad tím, co mají živé systémy společného. Jistě nebude v našich silách uvést na následujících řádcích vyčerpávající odpověď tuto otázku. Mnohé horizonty nám zůstanou utajeny a nepovšimnuty už proto, že text, který nyní držíte v ruce, není spisem filozofickým ani dílem uměleckým. Není ale na škodu připomenout alespoň některá, typicky biologická kritéria, podle nichž je možné konkrétní organismus označit adjektivem „živý“.

1.2 Znaky, vlastnosti a projevy živých organismů

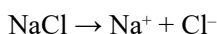
Navzdory značné rozdílnosti vykazují všechny živé organismy některé společné znaky, které můžeme rovněž označit jako základní znaky života. Patří k nim zejména:

1. **Specifické látkové složení.** Těla živých organismů jsou tvořena převážně organickými sloučeninami, jejichž základními stavebními kameny jsou atomy tzv. **biogenních prvků**. Nejvýznamnějšími biogenními prvky jsou **uhlík, kyslík, vodík, dusík, síra a fosfor**. První čtyři z těchto prvků, resp. jejich sloučeniny, tvoří dohromady 96,5 % hmotnosti lidského těla. K dalším takovým **makrobiogenním prvkům** patří sodík, draslík, vápník, hořčík, železo a chlór. V menším množství nacházíme v tělech živých organismů také tzv. **mikrobiogenní prvky**, např. měď, zinek, mangan, molybden, chrom, kobalt, bór, fluor, jód, selen, křemík, vanad a cín. Mikrobiogenní prvky jsou nezbytné pro správnou funkci některých bílkovin (např. zinek je součástí tzv. proteinů zinkových prstů) anebo jsou součástí jiných biologicky významných molekul (např. selen je součástí aminokyseliny selenocysteinu, kobalt je součástí

⁴ BŘEZINA O. Hudba pramenů a jiné eseje. Praha: Odeon 1989; 44.

vitaminu B₁₂, jód je součástí hormonů štítné žlázy). Stejně prvky jsou však ve vyšší koncentraci pro organismus většinou toxické.

Z chemických sloučenin tvoří převážnou část (až 70 % hmotnosti) živých těl **voda** (H₂O). Na fyzikálních a chemických vlastnostech vody jsou závislé všechny živé organismy. S ohledem na polární kovalentní vazbu mezi kyslíkem a vodíkem je voda polárním rozpouštědlem, v němž se dobře rozpouštějí všechny látky označované jako **hydrofilní**. Mezi tyto sloučeniny patří zejména **molekuly s iontovou vazbou**, které se při rozpouštění štěpí neboli disociují na ionty (proto jsou jejich roztoky elektricky vodivé). Příkladem je chlorid sodný, který ve vodě disociuje podle rovnice:

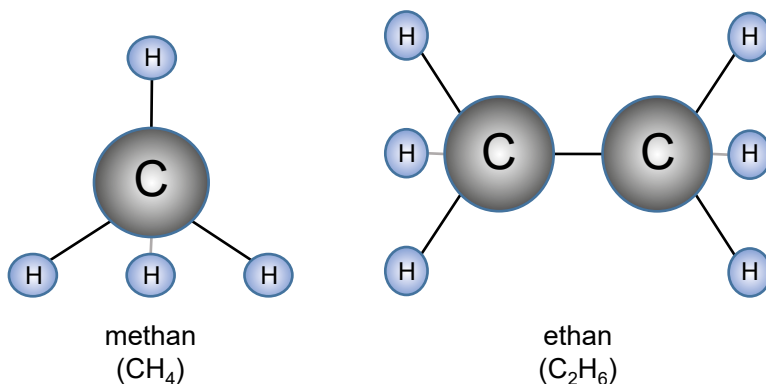


Ve vodě se však rozpouštějí i mnohé **látky s polárními kovalentními vazbami**. Jejich molekuly jsou v roztoku obklopeny molekulami vody, avšak zachovávají si svoji chemickou strukturu a neštěpí se na ionty. Proto jsou jejich roztoky elektricky nevodivé. Příkladem je močovina [CO(NH₂)₂] anebo glukóza (C₆H₁₂O₆).

Existují však také látky **hydrofobní**, jejichž molekuly obsahují převážný podíl nepolárních vazeb, a proto k nim molekuly vody nejsou přitahovány. Tyto sloučeniny jsou ve vodě nerozpustné. Patří k nim např. většina tuků a olejů.

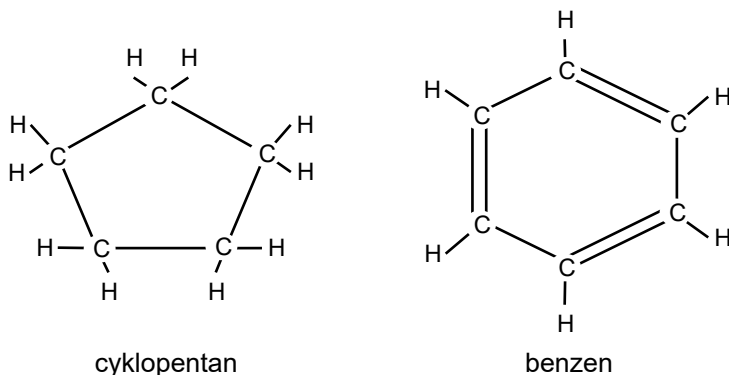
U větších molekul, jakými jsou např. bílkoviny, nukleové kyseliny nebo fosfolipidy (viz dále), existují úseky, které jsou hydrofobní, a jiné úseky, které jsou naopak hydrofilní. Zatímco mezi hydrofilními úseky a molekulami vody dochází k četným interakcím, u hydrofobních domén k vazbě na molekuly vody nedochází. Podle toho zaujímají velké molekuly ve vodných roztocích charakteristické prostorové uspořádání.

Na druhém místě co do početnosti nacházíme v živých organismech **organické látky**. Pod tímto pojmem rozumíme všechny sloučeniny, jejichž strukturu lze odvodit od **uhlovodíků**. Jak napovídá název, jde o látky tvořené atomy uhlíku a vodíku, přičemž uhlíkové atomy jsou čtyřvazné a mohou se navzájem spojoovat anebo mohou na ně být napojeny atomy vodíkové. Nejjednodušším uhlovodíkem je methan (CH₄). O jeden atom uhlíku více obsahuje ethan (C₂H₆) (obr. 1.1). Molekuly uhlovodíků



Obr. 1.1 Zjednodušené modely molekul methanu a ethanu

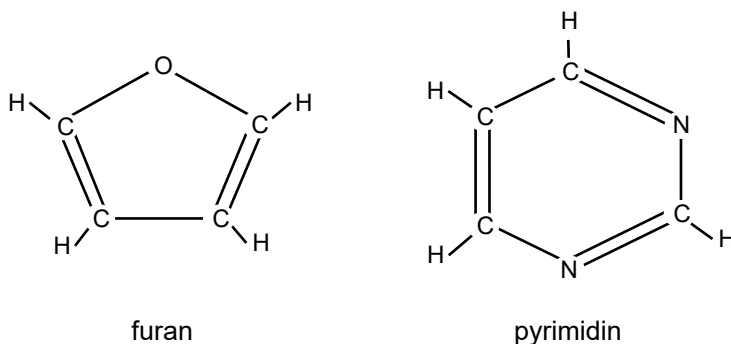
však mohou tvořit mnohem delší, v některých případech dokonce rozvětvené řetězce, popř. kruhové neboli cyklické molekuly. K uhlovodíkům s cyklickou molekulou patří např. cyklopentan (C_5H_{10}) nebo benzen (C_6H_6) (obr. 1.2).



Obr. 1.2 Strukturní vzorce cyklických uhlovodíků cyklopentanu a benzenu

Volné uhlovodíky však v živých systémech nacházíme jen vzácně. Daleko častěji se zde vyskytují **deriváty uhlovodíků**, v jejichž molekulách jsou vodíkové atomy nahrazeny jinými chemickými skupinami. Vzácností nejsou ani sloučeniny obsahující v základních řetězcích či v kruhových molekulách tzv. **heteroatomy**, tj. jiné atomy než uhlík (např. kyslík, dusík nebo síru). K tzv. **heterocyklickým sloučeninám** patří např. furan, od něhož jsou odvozeny některé cukry, a pyrimidin, od něhož jsou odvozeny některé dusíkaté báze, které jsou základními složkami nukleových kyselin (obr. 1.3).

K organickým sloučeninám, které hojně nacházíme v tělech živých organismů, patří zejména sacharidy (cukry), mastné kyseliny, lipidy, aminokyseliny, bílkoviny (neboli proteiny) a nukleové kyseliny. Mnohé z těchto látek (např. bílkoviny a nukleové kyseliny) mají charakter **polymerů**. Znamená to, že vytvářejí velmi rozměrné molekuly (tzv. makromolekuly) tvořené velkým počtem základních chemických



Obr. 1.3 Strukturní vzorce heterocyklických sloučenin furanu a pyrimidinu

jednotek, tzv. **monomerů**. Tak např. molekuly bílkovin vznikají spojením velkého počtu aminokyselin (viz oddíl 19.3) a molekuly nukleových kyselin jsou tvořeny mnoha nukleotidy (viz oddíly 13.1 a 18.1).

Tato pasáž představuje pouze stručný úvod do problematiky či spíše připomenutí některých základních pojmů. Zájemce o bližší charakteristiku jednotlivých molekul odkazují na specializované učebnice organické chemie a biochemie.

2. **Uspořádanost, strukturovanost a organizovanost** živých systémů. Každý živý jedinec i jednotlivé části jeho těla mají svoji nezaměnitelnou, často velmi komplikovanou stavbu. Říkáme, že živé systémy mají **vysokou uspořádanost**. S jistými výhradami lze říci, že mají nízkou entropii.⁵ Tuto fascinující uspořádanost, resp. strukturovanost, lze dobře pozorovat již na úrovni molekulární (specifické utváření jednotlivých molekul a molekulových komplexů), ale i na vyšších stupních organizace: tj. na úrovni buněčné, tkáňové, orgánové atd. (viz oddíl 1.3). Podle některých definic je právě **existence buněk** tím základním kritériem, které odlišuje živé organismy od neživých systémů.

*Problém s uspořádaností živých systémů výstižně, byť poněkud netradičně komentuje australsko-izraelský biochemik ADDY PROSS (*1945) ve své knize přízvučně nazvané „Co je život?“. „Abychom podstatu problému vyjádřili co nejjednodušeji, podívejme se na následující hypotetický příběh: Jdete po poli a zničehonic narázíte na ledničku – plně funkční lednička na poli, v níž je navíc několik dokonale vychlazených lahví piva. Jak by ale mohla lednice fungovat uprostřed pole? Očividně není připojena k žádnému vnějšímu zdroji energie, a přesto zůstává uvnitř chladná. [...] Podíváte se blíže a všimnete si, že má na vrchní straně solární panel připojený k baterii, jež udržuje v chodu kompresor, který ke svému fungování potřebuje všechny ledničky. Takže záhada, jak lednice funguje, je vyřešena. Lednička zachytává sluneční energii pomocí fotovoltického panelu. Zdrojem energie, která ji udržuje v chodu, je Slunce, jež umožňuje přečerpávat teplo z chladného prostředí do horkého – v opačném směru, než jak tomu je u tepelného toku běžné. [...] Ovšem záhada, jak se lednice dostala doprostřed pole, zůstává. Kdo ji tam dal? A proč? Když vám teď řeknu, že tu ledničku tam nikdo nedal – že k tomu došlo spontánně pomocí přírodních sil, nebudete mi ani trochu věřit.“⁶ Tolik citace, jejímž úkolem není podat hotovou odpověď na uvedené otázky, ale pouze poukázat na složitost této problematiky. Konečně, k otázce uspořádanosti biologických systémů se ještě vrací odstavec věnovaný metabolismu (viz níže).*

3. **Dráždivost (iritabilita) a přízpůsobivost (adaptabilita)**, tj. schopnost živých systémů aktivně reagovat na podněty z okolního prostředí, popř. se jim aktivně přizpůsobovat. Znamená to, že živé organismy mají (na rozdíl od neživých systémů) **aktivní vztah k okolnímu prostředí**.
4. **Paměť**. Živé systémy jsou vybaveny pamětí, tzn., že mají schopnost ukládat, uchovávat a vybavovat informace. Nemíníme tím jen **paměť uloženou v centrální nervové soustavě**, ale také jiné typy paměti, jako např. **paměť imunitní** (schopnost

⁵ Často tradovaná definice entropie jako „míry neuspořádanosti systému“ je ovšem problematická, neboť neuspořádanost není měřitelná veličina.

⁶ PROSS A. Co je život? Jak se chemie stává biologií (z angličtiny přeložil P. Pecháček). Praha: Dokořán 2020; 11.

rozpoznávat cizorodé struktury a uchovávat informace o nich v paměťových buňkách (viz kapitoly 53 a 54) anebo **paměť genetickou**, tj. uchování a vybavení informací uložených v molekulách nukleových kyselin (viz oddíl 1.3 a kapitola 11).

5. **Metabolismus (výměna látek a energie)**, což je soubor všech chemických, popř. fyzikálně-chemických procesů, jimiž je udržována celistvost (integrita) jedince. Udržení celistvosti je podmíněno zachováním **homeostázy**, tj. stálosti vnitřního prostředí (uvnitř buněk, tkání, orgánů i v celém organismu). Tuto stálost vnitřního prostředí však nesmíme chápat jako absenci jakýchkoli změn. Naopak, **živý organismus je systémem dynamickým**, v němž stále probíhá veliké množství procesů, které udržují či zvyšují jeho uspořádanost. Mnohé životní děje zajišťují výměnu látek a energie s okolním prostředím. Tato výměna vede z termodynamického hlediska k tomu, že se zvyšuje uspořádanost živého organismu na úkor okolního prostředí. Organismus z prostředí přijímá živiny a s nimi současně (v chemických vazbách tvořících jednotlivé molekuly) i chemickou energii. Přijaté látky a energii pak přeměňuje, aby vybudoval složitější struktury (molekulární, buněčné, tkáňové, orgánové atd.) nezbytné ke své existenci a k dalšímu vývinu. Tím zároveň **zvyšuje svoji uspořádanost** (viz výše). Část přijaté chemické energie ovšem přemění na energii tepelnou, kterou uvolňuje spolu s odpadními produkty metabolismu do okolního prostředí. Některé živé organismy disponují zvláštními metabolickými pochody, které jim umožňují např. fixaci sluneční energie a její přeměnu na energii chemickou (zelené rostliny a sinice) (viz oddíly 5.4.6.2 a 58.5).
6. **Růst**. Těla většiny živých organismů během celého života nebo alespoň v určitých jeho fázích nabývají na rozměrech a objemu – rostou. Souvisí to s využíváním živin a energie, což umožňuje zvětšování a výstavbu nových tělesných struktur (viz výše).
7. **Pohyb** jako aktivní přesun jedince z místa na místo, popř. aktivní pohyb určitých částí živého těla (bičků, končetin, některých orgánů atd.) je vlastní nemalé části živých organismů. Značnou dynamiku však můžeme pozorovat i uvnitř biologických struktur. Máme na mysli např. **transport molekul** nebo molekulárních komplexů z místa na místo v nitru buněk i mimo ně.
8. **Reprodukce čili schopnost rozmnožování**. Již starořecký dramatik a filozof EURYPIDÉS (480–406 př. n. l.) napsal: „*Ve svých dětech žijeme dál*.“ Třebaže jsou jednotlivé organismy smrtelné (což je *de facto* následek jejich vysoké uspořádanosti, kterou nelze udržet nekonečně dlouho), biologické druhy **udržují svoji kontinuitu** tím, že se jejich příslušníci rozmnožují (reprodukuje). Každý zdravý organismus má schopnost vytvářet nové jedince – potomky. S tím souvisí i skutečnost, že rodiče předávají svým potomkům svoji **dědičnou čili genetickou informaci**.
9. **Dědičnost (heredita)** neboli schopnost organismů vytvářet potomky se stejnými nebo podobnými znaky. Proto jedinci určitého druhu vytvářejí potomky, kteří patří ke stejnému druhu, a děti jsou v mnoha znacích podobné svým rodičům, sourozencům nebo jiným příbuzným.
10. **Proměnlivost** neboli **variabilita**. Ačkoli jsou určité znaky dědičně stálé, jiné znaky mohou (dokonce u velmi blízkých příbuzných jedinců) nabývat různých forem. Proto ani děti nejsou ve všech znacích totožné se svými rodiči a ze zkušenosti dobře víme, že ani sourozenci nemají zcela shodný vzhled. Jisté rozdíly zaznamenáme i u jednovaječných dvojčat. Tato rozdílnost určitých znaků je projevem proměnlivosti neboli variability, která může být způsobena nejen odlišnými vlivy prostředí, ale

také specifickou kombinací dědičných vloh získaných od rodičů (viz kapitoly 10 a 37).

11. Vývoj neboli evoluce. Živé organismy se v průběhu relativně krátkých dob i dlouhých geologických period mění – vyvíjejí se a vytvářejí nové formy. Znamená to, že každý organismus, s nímž se na Zemi setkáme, je **výsledkem evolučních procesů**. Můžeme též říci, že vznikl evolucí z jiných forem živých organismů. Mechanismům evoluce jsou věnovány oddíly 27.3, 37.2, 51.1 a 52.3.

Výše uvedené znaky a projevy života jsou společné pro všechny **buněčné organismy**, tj. organismy, jejichž těla jsou tvořena buňkami (o stavbě buněk pojednávají kapitoly 4, 5 a oddíl 58.2).

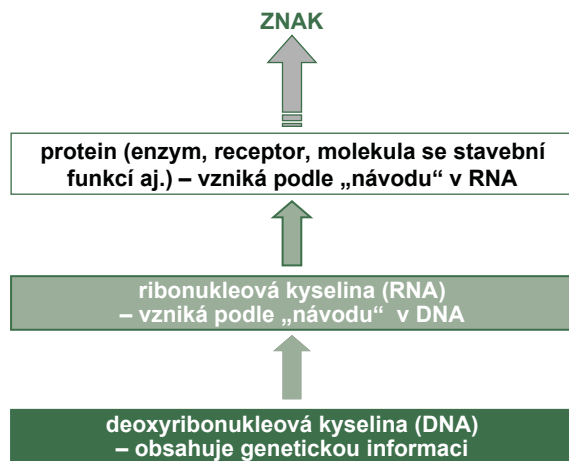
Od buněčných organismů odlišujeme **organismy nebuněčné**, pro něž některé z výše uvedených kritérií platí jen částečně anebo s výhradami (viz oddíl 1.3, podrobněji pak kapitoly 59 a 60).

1.3 Stupně organizace živých systémů a jejich hierarchie

Z předchozích oddílů již víme, že strukturovanost a specifickou organizovanost živých organismů lze pozorovat již na úrovni **jednotlivých molekul**, resp. jejich komplexů. Každá z nich má v živém organismu svoji nezastupitelnou roli, zásadní význam však mají ty molekuly, v nichž je obsažena základní **genetická informace**, tedy přesný „návod“, podle něhož se utváří nejen samotná buňka, ale zprostředkovaně i celý organismus. Toto „know-how“ je „zapsáno“ v molekulách **deoxyribonukleové kyseliny (DNA)**. Molekuly DNA lze tak přirovnat k velmi obsažným „paměťovým diskům“ či „úložištím“ obsahujícím obrovský počet různých „souborů“, které nazýváme **geny**. Podle každého z těchto genů se vytváří příslušná molekula **ribonukleové kyseliny (RNA)**. Tyto molekuly mohou sloužit k různým účelům. Podle některých z nich se vytvářejí konkrétní **bílkoviny neboli proteiny**. Bílkoviny mají v živých organismech mnohostranný význam. Některé se podílejí při vytváření různých struktur, jiné slouží ke komunikaci a další fungují jako **enzymy**, tj. molekuly s katalytickou aktivitou. Jejich přítomnost je proto nezbytná pro průběh naprosté většiny biochemických reakcí a dalších životních dějů. Aktivita enzymů a dalších bílkovin tak různým způsobem přispívá ke vzniku konkrétního znaku. Znamená to, že DNA, RNA a proteiny jsou **základními molekulami života** a souborně je označujeme jako **informační biomakromolekuly**. Samy mají své specifické struktury, které úzce souvisejí s jejich funkcí. Jejich význam, resp. přenos informací mezi nimi lze velmi zjednodušeně vyjádřit schématem na **obrázku 1.4**.

Výše uvedený popis i schéma jsou jen informativní a mají sloužit k pochopení úvodních kapitol věnovaných buňkám a tkáním organismů. Podrobněji jsou struktury jednotlivých molekul a přenos genetické informace popsány v kapitolách 13, 18 a 19.

Strukturovanost lze však pozorovat také u dalších biochemicky významných molekul, resp. u útvarů, které vytvářejí. Proteiny a některé molekuly RNA často vytvářejí složité komplexy tvořené větším počtem molekul. Příkladem jsou buněčné struktury zvané ribozomy, v nichž probíhá syntéza bílkovin (viz oddíl 21.3). Jiným příkladem jsou **biologické membrány**, jejichž základem je fosfolipidová dvouvrstva, do níž jsou včleněny molekuly některých bílkovin (viz oddíl 5.2).



Obr. 1.4 Zjednodušené schéma přenosu genetické informace

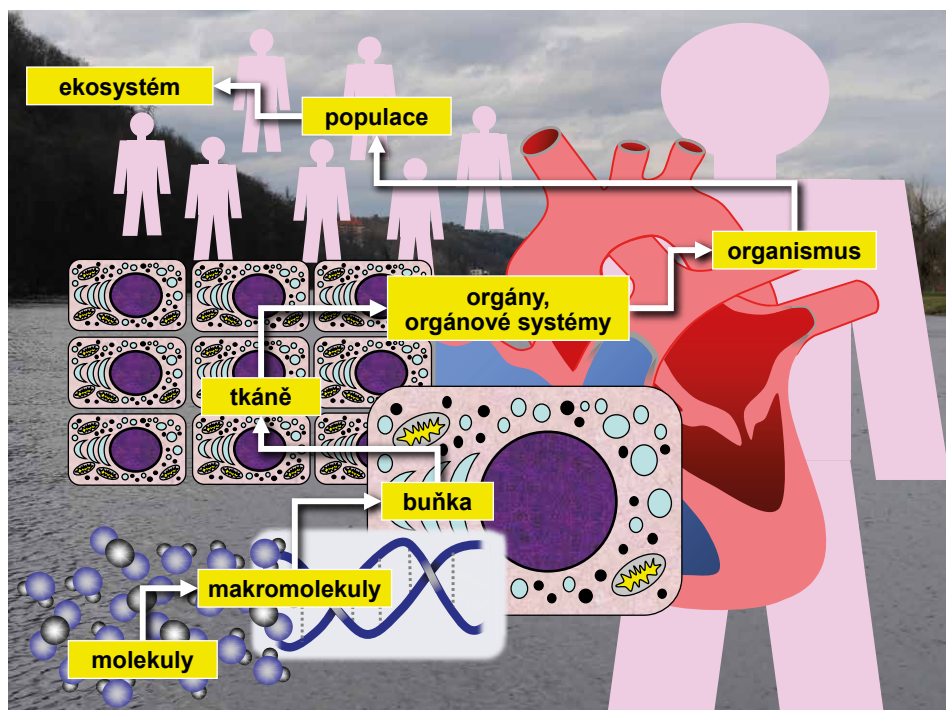
Buněčné struktury tvořené molekulami, resp. molekulovými komplexy vytvářejí dohromady základní stavební a funkční jednotku živého organismu – **buňku**. Některé živé organismy (zejména bakterie a protisté) jsou **jednobuněčné**, tzn., že jejich tělo je tvořeno jedinou buňkou, která je schopna samostatné existence. Naproti tomu těla **mnohobuněčných organismů** jsou tvořena větším počtem buněk, které zpravidla vykazují určitou specializaci a existuje mezi nimi vzájemná „dělbá práce“. Znamená to, že každá buňka, resp. skupina buněk, zastává pouze určitou funkci. Jejich dlouhodobá samostatná existence v přírodním prostředí mimo organismus je většinou nemožná.

Specifickou skupinu, o níž nelze jednoznačně říci, zda zahrnuje živé organismy, či nikoli, tvoří částice, které nemají buněčnou stavbu, avšak přesto vykazují určité znaky živých organismů. Sem patří především **viry** a jim příbuzné struktury (např. viroidy nebo virusoidy). Přesto i viry mají zcela specifickou stavbu: Každá jejich částice obsahuje molekulu nukleové kyseliny a bílkovinný obal, který má zpravidla zvláštní geometrické uspořádání. Částice některých virů jsou dokonce kryty membránovým obalem. O těchto **nebuněčných organismech** (nazývaných též *Aphanobionta* či *Acytota*) pojednávají kapitoly 59 a 60.

Vraťme se však k mnohobuněčným organismům (**obr. 1.5**). V jejich tělech nacházíme soubory buněk se stejnou funkcí (a často i se stejnou nebo podobnou stavbou), které se nazývají **tkáně** (viz kapitola 7). Větší počet tkání vytváří dohromady **orgán**. Orgány jsou pak podle své funkce spojeny do **orgánových soustav** (rolišujeme tak např. soustavu trávicí, dýchací, cévní, vylučovací, nervovou, imunitní, endokrinní atd.). Soubor všech orgánových soustav vytváří organismus **celého jedince** – živé individuum.

Strukturovanost živých systémů se však projevuje i na vyšších úrovních, než je pouhý jedinec (**obr. 1.5**). Skupina jedinců stejného druhu žijících na určitém stanovišti (resp. v určité geograficky vymezené oblasti) se nazývá **populace**.

Mluvíme tak např. o populaci rysa ostrovida v Beskydech, o populaci volavky popelavé na Třeboňsku, o populaci hořce panonského na Šumavě atd. Často zaslechne i výraz „lidská populace“, čímž máme na mysli skupinu lidí (tedy jedinců náležejících druhu člověk moudrý – Homo sapiens) žijících v určitém městě, regionu,

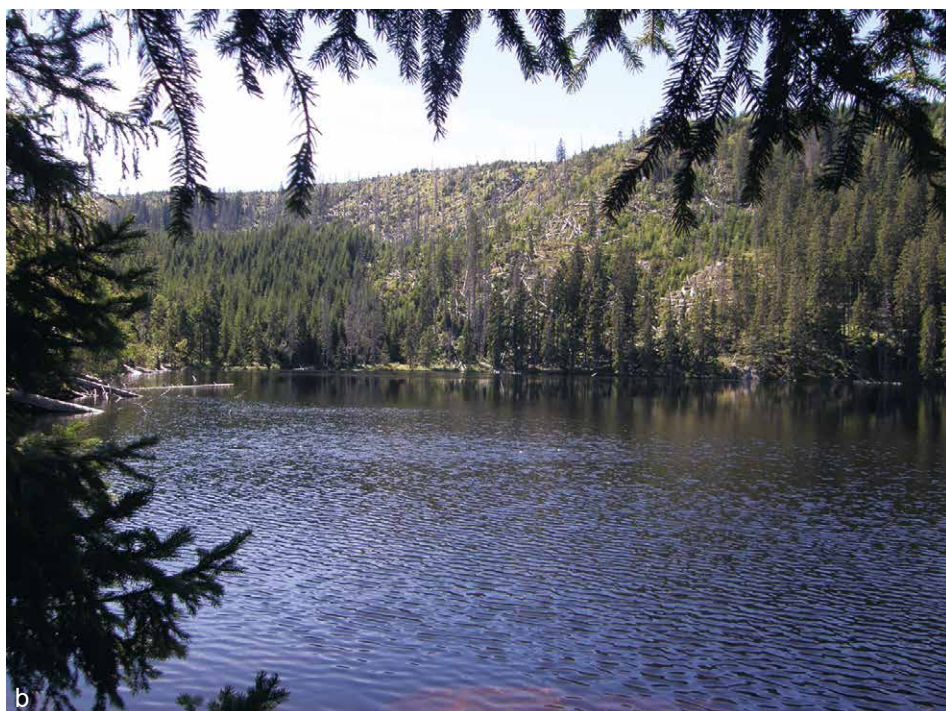
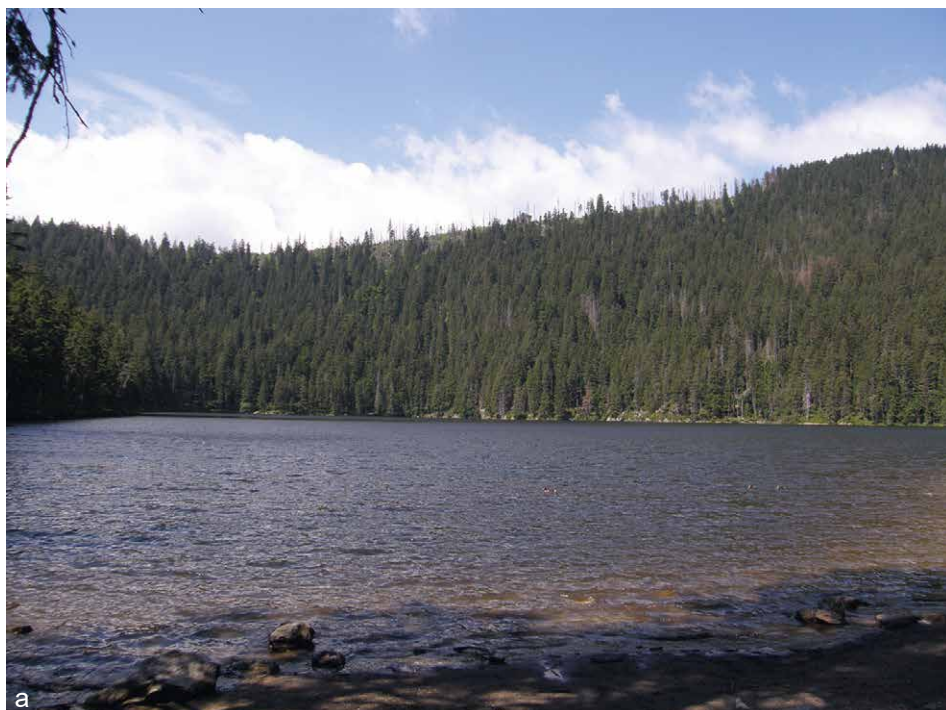


Obr. 1.5 Hierarchie živých systémů a jejich složek

státu, nebo kontinentu. Termínem „světová lidská populace“ míníme soubor všech lidských jedinců na zeměkouli.

Téměř žádné místo na světě však není osídleno pouze jedním druhem, resp. jedinou populací. Konkrétní přírodní vlivy na daném stanovišti neboli **biotopu** většinou umožňují přežití a rozmnožení většího počtu druhů současně. Znamená to, že na každém biotopu se vyskytuje více různých populací. Tyto populace se většinou navzájem ovlivňují (např. jeden druh je potravou pro další druh, jiné druhy navzájem soupeří o potravní zdroje; mezi určitými druhy naopak panují vzájemně výhodné kooperační vztahy, jako např. mutualismus) (viz oddíl 56.5.7). Soubor populací na daném biotopu vytváří pevně propojený celek, který se nazývá **společenstvo neboli biocenóza**. Společenstvo je zároveň živou složkou vyššího celku – **ekosystému**. Ekosystém definujeme jako soubor živých organismů i neživých složek (tj. fyzikálních, chemických, klimatických, geologických a dalších faktorů) typických pro daný biotop. Rozsah i konkrétní formy ekosystémů mohou být značně rozdílné.

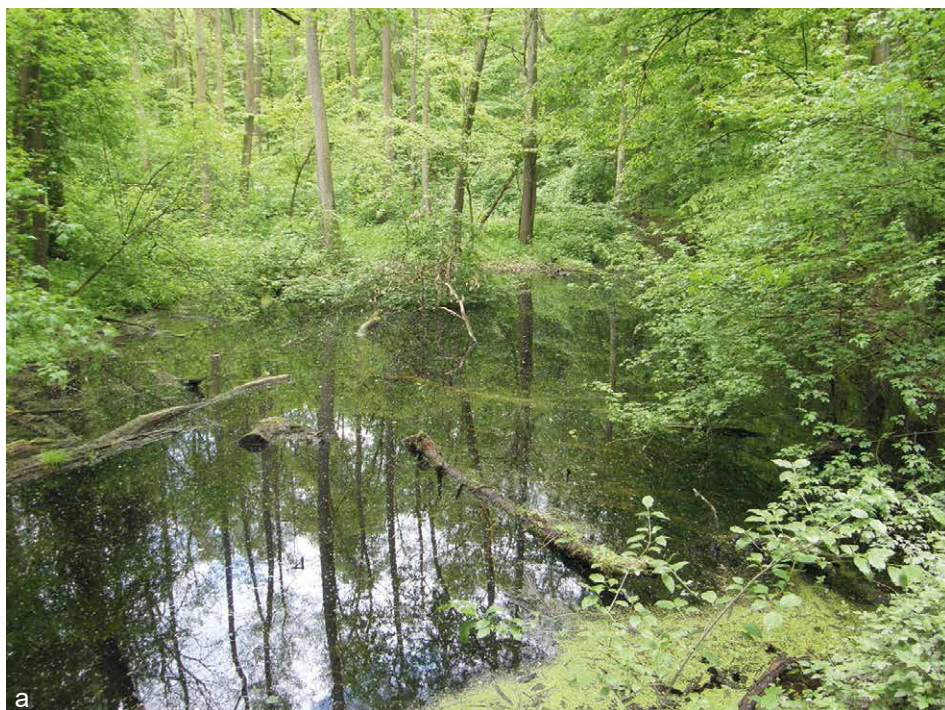
Klasickým příkladem **přirozeného ekosystému**, který lze poměrně dobře vymezit, je jezero (např. ledovcová jezera na Šumavě (obr. 1.6a, b), v Krkonoších, v Alpách a ve Vysokých Tatrách). Žije zde velké množství vodních živočichů, rostlin, bakterií a dalších organismů, mezi nimiž panují různé potravní vztahy (bakterie a drobné řasy jsou potravou pro planktonní korýše a ti jsou naopak potravou pro některé druhy ryb, stejně tak tyto ryby mohou být požírány jinými dravci, zejména dravými rybami nebo dravými ptáky atd.). Dalšími přirozenými ekosystémy jsou rašeliniště (obr. 1.7a–c); u nás především na Šumavě, v Jizerských horách, v Krkonoších, v Hrubém Jeseníku



Obr. 1.6 Šumavská horská jezera: a – Čertovo, b – Prášilské



Obr. 1.7 *Různé typy rašelinišť: a – Jezerní slat' ve střední Šumavě, b – rašeliniště Jizerky v Jizerských horách, c – Swamp u Máchova jezera*

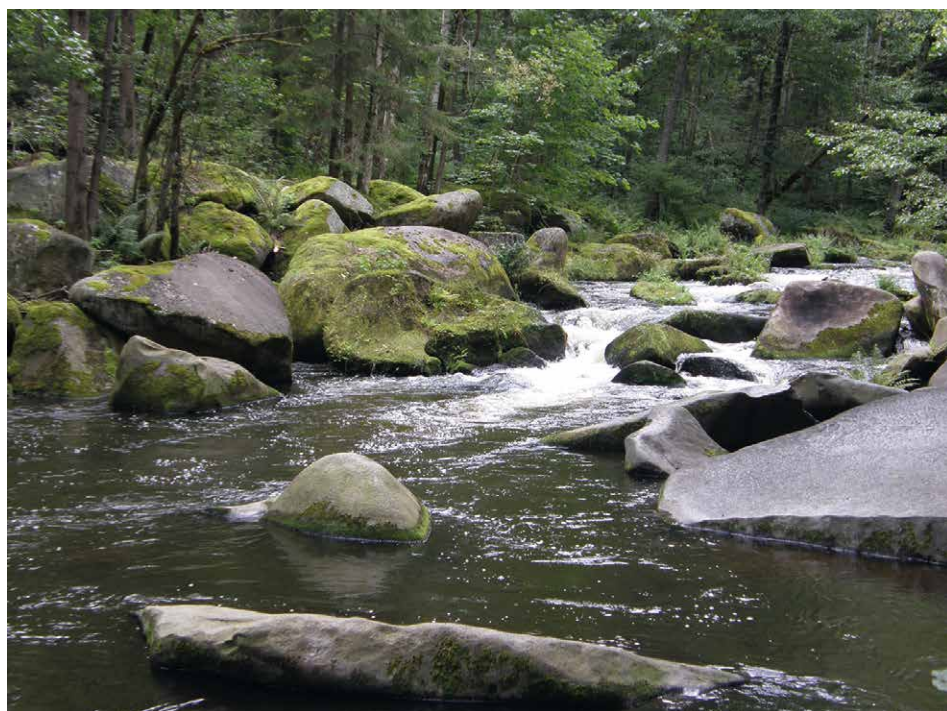


Obr. 1.8 Lužní lesy ve středním Polabí: a – Libický luh u Velkého Oseka v okrese Kolín, b – Babinec u Přerova nad Labem v okrese Nymburk

a na Třeboňsku), horské smrčiny, lužní lesy (u nás např. v Polabí (obr. 1.8a, b), v Litovelském Pomoraví a na jižní Moravě), přirozené úseky potoků a řek (obr. 1.9) aj. Existují ovšem ekosystémy, které jsou ve srovnání s výše uvedenými plošně nepatrné. Typickým příkladem jsou oblasti přirozených vývěrů horkých pramenů. Vlivem specifických faktorů (vysoké teploty, určitého chemického složení vody atd.) zde přežívá jen velmi omezený počet druhů schopných přežít a rozmnožování v těchto podmínkách. Proto se tu vytvořila velmi zvláštní a jinde nepozorovatelná společenstva.

Od přirozených ekosystémů odlišujeme **ekosystémy umělé**, na jejichž tvorbě se zásadní měrou podílel člověk. Příkladem je rybník (svým charakterem většinou blízký mělkému jezeru) (obr. 1.10), pole, louka, uměle vysázený les atd. Za velmi specifické ekosystémy lze považovat i lidská sídla jako taková – pronikáním a postupnou adaptací mnoha původně divokých živočichů a rostlin se zde vytvořila zvláštní společenstva. Jejich význam pro člověka je poněkud kontroverzní, neboť mnozí tito „nezvaní“ obyvatelé lidských sídel mohou fungovat např. jako zdroje alergenů anebo jako přenašeči nebezpečných parazitů, popř. původců infekčních nemocí.

Také **každý ekosystém má svoji specifickou strukturu**. Dobře to lze ukázat na výše uvedeném příkladu jezera či rybníka. Například vodní cévnaté rostliny rostou většinou jen v mělkých partiích u břehu, kde najdeme rovněž početné zástupce vodního hmyzu a některé vodní plže. Naopak ve volné vodě nacházíme planktonní řasy a sinice, drobné korýše, vírňáky a ryby. Na dně (jako součást tzv. bentosu) zase žijí larvy hmyzu, máloštětinatci a někteří měkkýši. Detailní hydrobiologický výzkum by



Obr. 1.9 Přirozené koryto řeky Vltavy pod Čertovou stěnou na jižní Šumavě v okrese Český Krumlov



Obr. 1.10 Rybníky: *a – Novozámecký v okrese Česká Lípa, b – Olšina na jižní Šumavě v okrese Český Krumlov*

nás přesvědčil, že každé z uvedených stanovišť je navíc strukturováno i vertikálně. Určité druhy najdeme např. ve vrstvách vody při hladině, kde je dostatečný přístup světla a relativně vysoká koncentrace kyslíku. Jiné druhy jsou naopak adaptovány na nízkou nebo dokonce nulovou koncentraci kyslíku, navíc nevyžadují pro svůj život světlo, a proto žijí v nejhlubších partiích vodní nádrže.

Soubor původních (tj. přirozených) ekosystémů typických pro danou geografickou oblast se nazývá **biom** (v některých učebnicích je biom definován jako „globální ekosystém“). Za biomy je možné považovat např. **smíšený opadavý les mírného pásu** (v tomto biomu leží i převážná část území České republiky), **horský les** (u nás pouze horské partie Šumavy, Krkonoš a Hrubého Jeseníku), dále **tropický deštný prales**, **poušť**, **step**, **savanu**, **tajgu**, **tundru**, **volný oceán** anebo **šelfové moře**. V současnosti bylo navrženo několik různých klasifikačních systémů, které většinu uvedených biomů podrobněji člení do více kategorií.

Souborem všech biomů, resp. ekosystémů, je „živý obal“ Země, tedy **biosféra**. Lze ji definovat též jako část Země, resp. zemskou vrstvu, kde se vyskytují (byť v určitých oblastech jen velmi sporadicky) nějaké formy života.

2 Biologické vědy

Biologie je v nejširším smyslu věda o životě. [...] Ale co je to vlastně život? Známe vlastnosti života, alespoň některé, ale vůbec neznáme a nechápeme podstatu života, tak jako ostatně nechápeme podstatu hmoty a energie. [...] Život nelze vysvětlit, lze jej však pochopit [...] při dobré vůli – snad.⁷

OTAKAR MATOUŠEK (1899–1994), český geolog, historik a popularizátor přírodních věd

2.1 Biologie, její název a náplň

Název biologie vznikl složením dvou řeckých slov: **bios** (βίος = **život**) a **logos** (λόγος = **slovo, popř. věda**). Jde tedy, volně přeloženo, o „vědu o životě“, přesněji o vědu o živých organismech. Ačkoli se zkoumání živých organismů zevrubně věnovali již mnozí antičtí badatelé (za všechny jmenujme alespoň ARISTOTELE ZE STAGEIRY a CLAUDIA GALENA), název „biologie“ se v historii vědy objevil daleko později – na přelomu 18. a 19. století. Většina historiků přírodních věd uvádí, že jeho autor je francouzský učenec JEAN-BAPTISTE DE LAMARCK (1744–1829) (obr. 2.1), který je dnes znám spíše jako autor první ucelené vědecké evoluční teorie.

Podle jiných názorů je autorem pojmu „biologie“ spíše německý přírodovědec GOTTFRIED REINHOLD TREVIRANUS (1776 až 1837). Termín „biologie“ najdeme již v titulu prvního svazku jeho spisu z 1802, který zněl: *Biologie neboli filosofie živé přírody* (*Biologie; oder die Philosophie der lebenden Natur*).

Biologie zkoumá všechny úrovně života od molekulární podstaty dějů probíhajících v nitru živých soustav až po celé ekosystémy, resp. biomy (viz kapitola 1).



Obr. 2.1 JEAN-BAPTISTE DE LAMARCK, jeden z pravděpodobných autorů pojmu biologie a autor první vědecké evoluční teorie (autor: Charles Thévenin, *Volné dílo*, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=19173092>)

⁷ MATOUŠEK O. Člověk kritizuje přírodu. Praha: Václav Petr 1941; 84.

V současnosti jde o ohromný objem informací, který je jen těžko souborně zpracovatelný. Proto se během svého vývoje v průběhu 19. a 20. století biologie rozrůznila do **mnoha oborů, odvětví a disciplín**.

2.2 Biologické obory

Biologické obory klasifikujeme podle různých kritérií. Některé obory se obecně zabývají stavbou živých soustav, popř. procesy, které v nich probíhají, jiné si všímají odlišností mezi jednotlivými organismy a na základě těchto rozdílů vymezují jednotlivé druhy a další systematické jednotky. Rozlišujeme proto:

1. **Obecné obory**, které zkoumají znaky, jevy a procesy společné všem živým organismům (popř. velké skupině organismů). **Obecná biologie** je průřezové odvětví biologie, zkoumající obecné základy stavby a funkce živých soustav.
2. **Systematické obory**, které se na základě výskytu specifických znaků snaží rozdělit, resp. klasifikovat, organismy do systematických skupin neboli **taxonů**. Taxonem může být druh, rod, čeleď, řád, třída, kmen atd. (viz oddíl 3.2). Systematickými obory jsou např. systematická zoologie a systematická botanika. Existuje také speciální nauka o systematickém třídění organismů, která se nazývá **taxonomie**.

Podle toho, zda daný obor zkoumá spíše stavbu těla, nebo naopak funkci jednotlivých struktur a ději, které zde probíhají, rozeznáváme:

1. **Morfologické obory**, které zkoumají stavbu (resp. utváření těl) živých organismů, ať již makroskopickou (např. anatomie) nebo mikroskopickou (např. histologie nebo cytologie) (viz kapitola 4).
2. **Funkční obory**, které se naopak zabývají procesy probíhajícími v živých soustavách. K lékařsky významným funkčním oborům řadíme např. **fyzilogii** (vědu o procesech probíhajících v buňkách, tkáních a orgánech živých organismů) nebo **imunologii** (viz kapitoly 53–55).

Záleží také na tom, zda poznatky daného biologického oboru mají pouze teoretický význam, nebo jde o informace s možností přímého či nepřímého praktického využití. Podle tohoto kritéria rozlišujeme:

1. **Teoretické obory** shrnují poznatky o všech vlastnostech živých soustav, resp. jejich zákonitostech nebo jevech, které v nich probíhají, bez ohledu na to, zda jsou tyto informace aktuálně aplikovatelné v praxi nebo nikoli.
2. **Aplikované obory** jsou naopak úzce zaměřené na konkrétní využití daných poznatků k průmyslovým, lékařským, farmaceutickým nebo jiným účelům. Příkladem aplikovaného oboru je **biotechnologie**, která se zabývá konkrétním využitím biologických procesů při výrobě potravin, léků a dalších produktů. K aplikovaným oborům však lze také zařadit disciplíny označované adjektivem „klinický/klinická“. Jde o obory využívané v lékařské praxi. Tak např. **klinická imunologie** zahrnuje především tu část imunologických poznatků, které jsou nezbytné pro pochopení patologických procesů v lidském těle a pro jejich diagnostiku, léčbu nebo prevenci. Stejně tak existuje např. **klinická mikrobiologie**, **klinická biochemie**, **klinická genetika**, **klinická psychologie** apod.

2.3 Moderní a transdisciplinární biologické obory

Úzké vztahy mezi přírodními vědami a nutnost komplexního hodnocení biologických jevů si vyžádaly také vznik mnoha **hraničních neboli transdisciplinárních oborů**.⁸ Patří k nim zejména **biochemie**, tj. nauka o chemických procesech v živých organismech. Zabývá se sloučeninami, které jsou základními stavebními a funkčními jednotkami živých těl. Poznatky z biochemie jsou nezbytné pro pochopení fyziologie a farmakologie (vědy o léčivech, jejich výrobě a použití).

Dalším významným transdisciplinárním oborem je **biofyzika**, jejíž hlavní náplní je studium vlivu fyzikálních faktorů na organismy a také fyzikálních zákonitostí, jež se významně uplatňují při biologických pochodech. Významně přispívá k pochopení mnoha životních procesů na molekulární úrovni; v tomto případě hovoříme o **molekulární biofyzice**. Předmětem zájmu biofyziky jsou také fyzikální metody sloužící ke studiu živých organismů. Zvláštní aplikovanou disciplínou je **lékařská biofyzika**, která se kromě jiného zabývá také přístroji sloužícími k diagnostice a léčbě chorob pomocí fyzikálních procesů.

K molekulární biofyzice a k biochemii má velmi blízko **molekulární genetika**,⁹ která se zabývá stavbou a funkcí **informačních makromolekul**, tj. nukleových kyselin a proteinů (viz kapitoly 11, 13, 18 a 19). Zkoumá procesy, jimiž dochází k přenosu genetické informace mezi těmito molekulami. Molekulární genetika bývá často zaměňována s **molekulární biologii**; v mnoha učebnicích jsou tyto pojmy chápány jako synonyma. Podle některých autorů má však molekulární biologie poněkud širší a obecnější záběr. Stejně jako molekulární genetika má blízký vztah k biochemii, předmětem jejího zájmu jsou molekulární mechanismy biologických procesů v buňkách i mezi nimi navzájem. Při popisu a objasnění těchto procesů ovšem vychází z poznatků o nukleových kyselinách a proteinech, proto se s molekulární genetikou velmi úzce prolíná.

Existují také transdisciplinární biologické obory, které mají také úzký vztah k **vědám o Zemi**. Pro studium evoluce živých organismů má velký význam **paleontologie**, hraniční obor mezi biologii a geologií, zabývající se organismy, které žily v minulých geologických obdobích. Dalším transdisciplinárním oborem je **biogeografie**, nauka o rozšíření populací jednotlivých organismů i jejich společenstev v různých oblastech světa. Biogeografie vychází z toho, že rozšíření populací jednotlivých druhů a společenstev na Zemi není náhodné, a proto se zabývá i procesy, které formují jejich výskyt. Využívá nejen poznatků z geografie, ale také z geomorfologie, geologie, klimatologie, pedologie, hydrologie, ekologie, fyziologie a dalších oborů.

Široce transdisciplinárním oborem je také samotné **lékařství** neboli **medicína**. Zabývá se nejen zdravím, ale především chorobnými procesy u člověka, metodami jejich diagnostiky a způsoby jejich léčení, včetně možností prevence (tj. předcházení vzniku nemocí). K tomu využívá nejen poznatky z biologie, biochemie a biofyziky a mnoha aplikovaných oborů, ale i různých společenských věd (např. psychologie,

⁸ V některých učebnicích se používá výraz „interdisciplinární obor“.

⁹ Podle názorů některých autorů je adjektivum „molekulární“ ve slovním spojení „molekulární genetika“ redundantní, a proto zbytečné, neboť veškerá současná genetika vychází z molekulárních základů.

sociologie, právních a ekonomických věd atd.). V posledních desetiletích se v lékařství stále více uplatňuje **informatika** (viz dále) a statistika.

K nejmodernějším oborům patří **biomedicína**, která stojí na pomezí mezi teoretickými a aplikovanými obory. Jde v podstatě o velmi rozsáhlé spektrum teoretických disciplín, které se zabývají laboratorním výzkumem různých medicínsky významných biologických jevů a možnými aplikacemi zjištěných dat v lékařství. K typickým biomedicínským výzkumným aktivitám patří např. vývoj a testování nových léčiv, studium dějů vedoucích ke vzniku různých chorob, výzkum imunitních procesů, laboratorní ověřování nových chirurgických technik, vývoj nevhodnějších materiálů k výrobě náhradních implantátů (tj. umělých náhrad orgánů nebo jejich částí). Do spektra biomedicínské problematiky lze zařadit také v současnosti velmi diskutované aktivity, jako jsou např. **klonování savců** (včetně plánovaného klonování člověka), **genové modifikace živých organismů** (např. s cílem vytvoření organismu produkujícího určité léčivo), vývoj **metod genové terapie** atd.

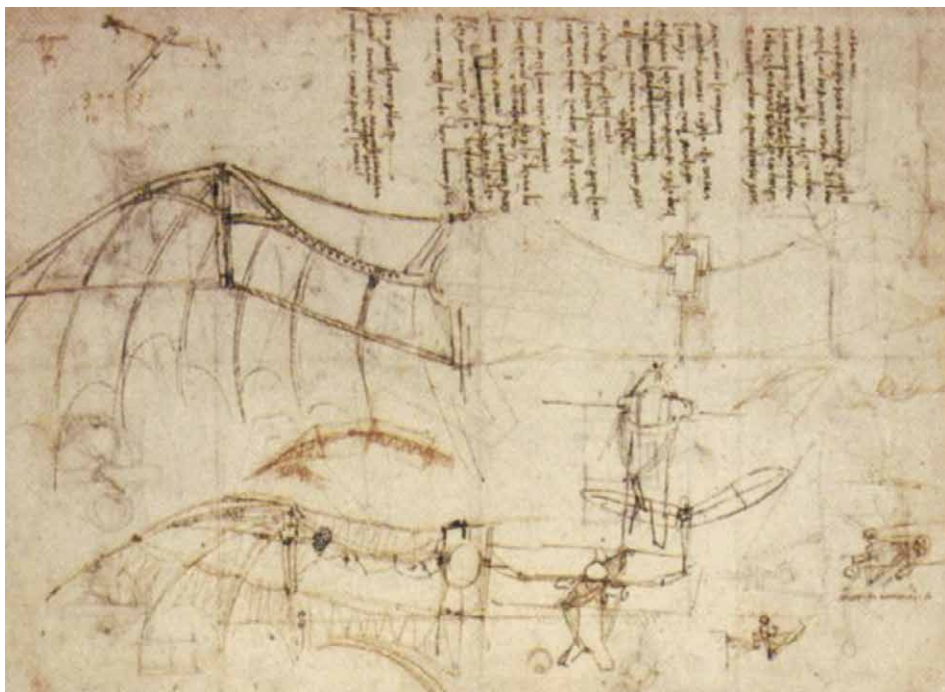
Současnou biologii a medicínu (včetně biomedicíny) si nelze představit bez **širokého využití informačních technologií**. Kvalitní počítač s napojením na síť je nezbytným vybavením každé laboratoře i lékařské ordinace. Bez dobře fungující počítačové sítě si dnes nelze představit provoz žádné kliniky. Mnohé laboratorní přístroje nezbytné pro diagnostiku jsou přímo napojeny na počítač, který umožňuje rychlou a spolehlivou analýzu a archivaci nasbíraných dat, ať již číselných, textových nebo obrazových. Stejně tak se v různých oblastech medicíny objevuje stále více postupů, kde počítač sám řídí, popř. vyhodnocuje samotný léčebný zákrok.

Nelze se proto divit, že masivní aplikace informatiky v biologii si vyžádala vznik dalšího moderního interdisciplinárního oboru – **bioinformatiky**. Tento obor se zabývá především metodami umožňujícími shromažďování a analýzu rozsáhlých souborů biologických dat. V současnosti má bioinformatika klíčový význam zejména v molekulární genetice, kde je třeba analyzovat, vyhodnotit a vzájemně srovnat obrovské množství informací o genetickém materiálu (= genomu) člověka i dalších organismů. Proto bývá bioinformatika často definována (i když ne zcela přesně) jako obor zaměřený na analýzu molekulárněgenetických dat.

Na pomezí mezi technickými obory a biologii stojí **bionika**, která uplatňuje poznatky získané studiem živých organismů, resp. jejich struktur, při vývoji nových technologií. Inspirace strukturami a procesy u živých organismů tak vede např. k vývoji dopravních prostředků, přístrojů, stavebních konstrukcí, potahů a krytin.

Za jednoho z prvních „bioniků“ lze s jistými výhradami označit LEONARDA DA VINCIHO (1452–1519), který se při konstrukci svého létacího stroje inspiroval letem netopýrů a studiem stavby jejich křídel (obr. 2.2). Název „bionika“ však vznikl daleko později (až v roce 1958).

Zvláštním oborem, který má blízko zejména k biofyzice, je **biomechanika**, která se zabývá mechanickou strukturou, mechanickým chováním a mechanickými vlastnostmi živých organismů i mechanickými interakcemi mezi nimi a vnějším okolím. Integruje v sobě poznatky anatomie, fyziologie, matematiky, fyziky, kybernetiky, technické mechaniky, nauky o materiálech i lékařských oborů. S medicínou úzce souvisí **aplikovaná biomechanika člověka**, kterou můžeme dále rozdělit na biomechaniku práce, forenzní (soudní) biomechaniku, tělovýchovnou biomechaniku, ortopedickou biomechaniku, klinickou biomechaniku, patobiomechaniku aj. Mnohé poznatky o biomechanice lidského těla mají zásadní význam pro rehabilitaci, resp. **fyzioterapii**.



Obr. 2.2 DaVinciho návrh létajícího stroje nezapře inspiraci architekturou netopýřích křídel (zdroj: https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:Leonardo_Design_for_a_Flying_Machine,_c._1488.jpg)

2.4 Vztahy biologických a společenských věd

Biologické poznatky, zejména ty, které se přímo či nepřímo týkají člověka, se uplatňují také ve vědách společenských. Tak např. **etologie** (z řeckého *ethos*, resp. *ethos* = zvyk, obyčej, mrav) neboli nauka o chování živočichů má úzký vztah k psychologii a k sociologii. Naopak informace o neurofyzilogických procesech, které jsou základem chování a prožívání, jsou spolu s údaji o evoluci lidského mozku, resp. lidské psychiky základními kameny **biopsychologie**.

Také **antropologie** (z řeckého *ανθρωπος*, resp. *anthrōpos* = člověk) jako nauka o člověku a lidské populaci není pouhou „biologií člověka“, ale zahrnuje poznatky z historických věd (historiografie, dějiny umění, archeologie aj.), ze sociologie, z etnografie, z lingvistiky i z dalších humanitních oborů. Disciplínami s velmi úzkým vztahem k humanitním vědám jsou zejména **sociální a kulturní antropologie**.

Rovněž **ekologie**, i když je sama o sobě vědou biologickou (zabývá se vzájemnými vztahy organismů a jejich vnějšího prostředí) (viz kapitola 56), má nepřehlédnutelný vztah ke společenským vědám. Závažné regionální i globální problémy vyplývající ze stále výraznějšího ovlivňování životního prostředí činností člověka (i aktuální potřeby zajistit trvalou udržitelnost rozvoje člověka a celé lidské společnosti) si vy- nutily vznik řady aplikovaných disciplín, které zahrnují nejen poznatky z ekologie

a dalších přírodních věd, ale také základy legislativy, ekonomie, sociologie a politologie. Příkladem je **ochrana životního prostředí** (tento pojem je někdy chybně ztotožňován s ekologií jako takovou), **environmentalistika** nebo **environmentální management**.

Společenskovědními souvislostmi vztahu člověka k životnímu prostředí se zabývá také **sociální a kulturní ekologie**. Tento obor studuje především vzájemné interakce mezi různými lidskými kulturami či společnostmi a vlivy prostředí, v němž žijí.

3 Klasifikace živých organismů

*Velikost člověka je velká v tom, že se cítí ubohý; strom nepoznává svou ubohost.*¹⁰

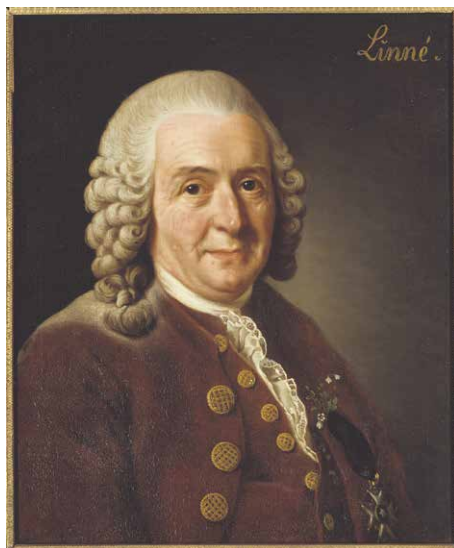
BLAISE PASCAL (1623–1662), francouzský matematik, fyzik, teolog a filozof

3.1 Počátky klasifikace živých organismů a Linnéův systém

Již antičtí badatelé si všimli, že některé organismy jsou si navzájem více či méně podobné. Proto se je pokusili na základě společných znaků uspořádat do různých skupin – tedy vytvořit jejich **systém**. Významnou osobností byl v tomto směru ARISTOTELÉS ZE STAGEIRY (384–322 př. n. l.), který se pokoušel živočichy uspořádat např. podle toho, zda jde o tvory s krví nebo bez krve, zda jsou živočiši živořodí nebo vejcorodí atd. V jeho pracích se poprvé objevují pojmy, jako je **rod** nebo **druh**, které dodnes používáme v systematické biologii. Lze tak říci, že ARISTOTELÉS položil základy pro pozdější zavedení **binominální nomenklatury** (viz oddíl 3.4).

O klasifikaci všech známých věcí se později pokusil také novoplatonik PORFYRIOS Z TYRU (232–304? n. l.), který do svého systému připomínajícího strom (tzv. **Porfyriův strom** = *Arbor Porphyrii*) zahrnul také živočichy (včetně člověka) a rostliny. Porfyriův strom byl ovšem velmi vzdálen od současných biologických klasifikačních systémů (jde spíše o ontologický model významný pro další rozvoj filozofie). Přesto i moderní biologie využívá k vyjádření evoluční a taxonomické příbuznosti organismů tzv. **dendrogramů** (z řeckého δένδρον, resp. *dendron* = strom), resp. **kladogramů** (z řeckého κλάδος, resp. *klados* = větev). Jde o grafická schémata připomínající strom, resp. jeho větvení.

Tvůrcem prvního vědeckého klasifikačního systému organismů byl švédský přírodovědec CARL LINNÉ (1707–1778)



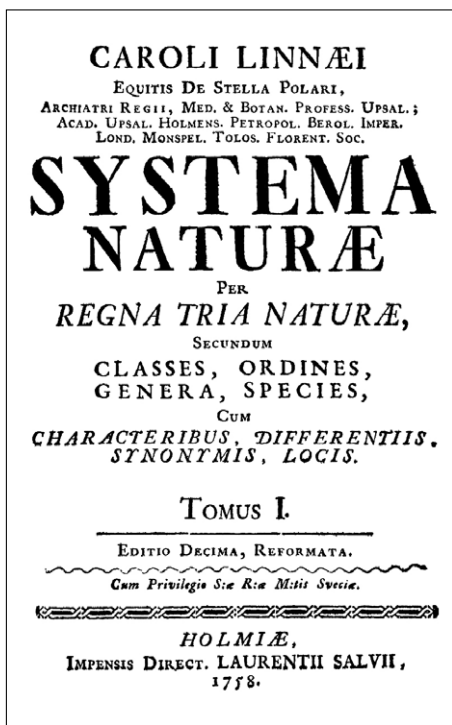
Obr. 3.1 CARL LINNÉ, tvůrce vědeckého systému živých organismů (portrét od Alexandra Roslina z roku 1775, olej na plátně) (zdroj: Alexander Roslin – Nationalmuseum, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=52119229>)

¹⁰ Citováno podle: TERMIER P. Sláva Země. Praha: Vyšehrad 1939; 23.

(obr. 3.1). Ve svém proslulém díle *Systema naturae* (obr. 3.2) rozřídil všechny tehdy známé organismy do systematických kategorií: říší, tříd, řádů, čeledí, rodů a druhů. Názvy většiny kategorií LINNÉ sám vymyslel, v mnoha případech také pojmenoval a popsal nové druhy, pro jejichž označení použil důsledně binominální nomenklatury (viz níže). Linnéův systém se natrvalo stal základem pro závaznou taxonomickou klasifikaci všech živých organismů. I když byl v pozdějších dobách mnohokrát opravován a doplňován, vychází z jeho principů i moderní systematická biologie.

LINNÉ sám považoval svůj systém za umělý a formální, jehož jediným účelem bylo pouze přehledně shrnout a utřídit dosavadní poznatky o živých organismech. Jinými slovy, mělo jít především o jakési „didaktické schéma“, podle něhož by se ostatní badatelé, popř. studenti přírodních věd mohli lépe orientovat ve stále přibývajících hromadě poznatků o stávajících i nově objevených druzích živočichů a rostlin. LINNÉ nepředpokládal, že by vzájemná podobnost, resp. rozdílnost, jednotlivých organismů mohla souviset s jejich vývojem a že podobná stavba těla má v mnoha případech vztah k evoluční příbuznosti organismů. Věřil totiž (v duchu tehdy tradovaného doslovného výkladu Bible), že všechny organismy byly ve stejném okamžiku (resp. ve velmi krátké době po sobě) stvořeny Bohem a otázka jejich příbuznosti je z tohoto hlediska bezpředmětná. Později připustil, že některé ze současných druhů mohly vzniknout křížením původních druhů. Otázka, zda je vznik nových druhů mezidruhovým křížením možný, pak zaměstnávala v průběhu 19. století mnoho badatelů, mezi jinými i GREGOR MENDEL (1822–1884), jenž svými experimenty nakonec dospěl k formulaci základních pravidel dědičnosti (viz oddíl 46.2).

Navzdory řadě nesrovnalostí byl Linnéův systém na svou dobu velmi pokrokový. LINNÉ jako první např. zařadil netopýry a kytovce k savcům a neváhal za biologický druh označit také člověka – spolu s ostatními primáty jej zařadil do skupiny *Anthropomorpha* (to mělo za následek kritiku Linnéových prací ze strany některých konzervativních církevních kruhů).



Obr. 3.2 Linnéovo stěžejní dílo *Systema naturae* – titulní strana (zdroj: Carl Linné – Sourced from <http://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?PPN362053006>, Volné dílo, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=11136563>)

3.2 Základní systematické kategorie a jejich vztahy

Systematická biologie rozeznává poměrně velké množství vzájemně nadřazených, resp. podřazených, **systematických kategorií neboli taxonů**. Jejich zevrubné uvedení a přesná definice každé z nich by značně převýšily rámec této kapitoly i celé učebnice. Přesto bychom měli znát alespoň **základní kategorie**, k nimž patří (v hierarchickém uspořádání od nejširší kategorie k nejužší):

doména → **říše** → **kmen** → **třída** → **řád** → **čeleď** → **rod** → **druh**

Vzájemný vztah a hierarchii těchto kategorií lépe pochopíme na příkladu dokumentujícím systematické zařazení člověka (*Homo sapiens*):

Doména: Eukaryota (*Eukarya*)

Říše: Živočiši (*Animalia*)

Kmen: Strunatci (*Chordata*)

Třída: Savci (*Mammalia*)

Řád: Primáti (*Primates*)

Čeleď: *Hominidae* (počeštěně „hominidé“, resp. „hominidi“; přesný, avšak nepoužívaný překlad by zněl „člověkovití“)

Rod: Člověk (*Homo*)

Druh: Člověk moudrý (*Homo sapiens*)

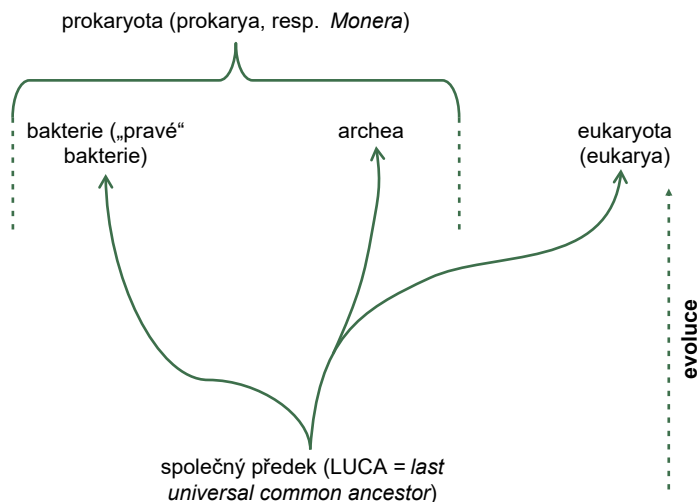
Další text se bude zabývat podrobnější specifikací některých těchto taxonomických kategorií.

3.3 Domény a říše živých organismů

Za živé organismy (*Vitae*) se zpravidla pokládají ty, které mají buněčnou stavbu. Dělíme je do tří základních systematických skupin, tzv. domén (obr. 3.3). Většina současných klasifikačních systémů rozeznává tři **základní domény**:

1. **bakterie** (*Bacteria*), dříve též eubakterie (tzv. „pravé“ bakterie)
2. **archea** (*Archaea*), dříve též archebakterie
3. **eukaryota** neboli **eukarya** (též eukaryonta nebo česky „jaderní“)

Některé klasifikační systémy zavádějí ještě zvláštní taxonomickou skupinu (superdoménu), která obsahuje struktury na pomezí živých a neživých organismů. Označujeme ji **Acytota** (nebuněční), resp. **Aphanobionta**. Do této kategorie se zařazují struktury, které sice **netvoří buňky**, přesto ale vykazují některé znaky živých systémů (např. specifické látkové složení, strukturovanost, schopnost reprodukce, dědičnost aj.) a koexistují v těsném vztahu se živými organismy. Konkrétně sem patří **virý, viroidy, virusoidy a priony** (viz kapitoly 59 a 60).



Obr. 3.3 Domény buněčných organismů vznikly ze společného buněčného předka označovaného jako LUCA. Bakterie a archea mají prokaryotickou buňku, proto jsou souborně označovány jako prokaryota (též prokarya, postaru Monera). Třetí doména – eukaryota – vznikla patrně oddělením od archeí.

3.3.1 Prokaryota

Bakterie a archea mají **prokaryotní typ buňky**, proto je souborně označujeme jako **prokaryota** neboli **prokarya** (dříve též *Monera*) (viz obr 3.3), česky „prvojaderní“ nebo též „předjaderní“. Ve srovnání s eukaryotní buňkou (viz kapitola 5) má prokaryotní buňka výrazně jednodušší stavbu, její jaderný útvar zvaný **nukleoid** nemá jaderný obal a **vnitřní membránové útvary u prokaryot víceméně chybí**.

Souhrnný název *prokaryota* je však pouze pomocný a nijak nevypovídá o značných rozdílech mezi archeí a bakteriemi. Současné poznatky naznačují, že archea jsou z evolučního hlediska blíže k eukaryím. Obecnou stavbou prokaryotické buňky a vzájemnými odlišnostmi bakterií a archeí se zabývá kapitola 58.

Moderní taxonomické systémy pojem *prokaryota* většinou nepoužívají. Slouží pouze pro cytologické a obecně biologické účely k označení organismů s určitým typem buňky. Některé starší systémy (dosud tradované i v učebnicích biologie) řadí mezi *prokaryota* dokonce zvláštní říši **Subcellulata**, která obsahuje nyní již nebuněčné organismy spolu s fosilními „praorganismy“ (tj. hypotetickými prvotními formami organismů s primitivní strukturou). Tato velmi zastaralá klasifikace však nemá ve světě moderních biologických poznatků opodstatnění.

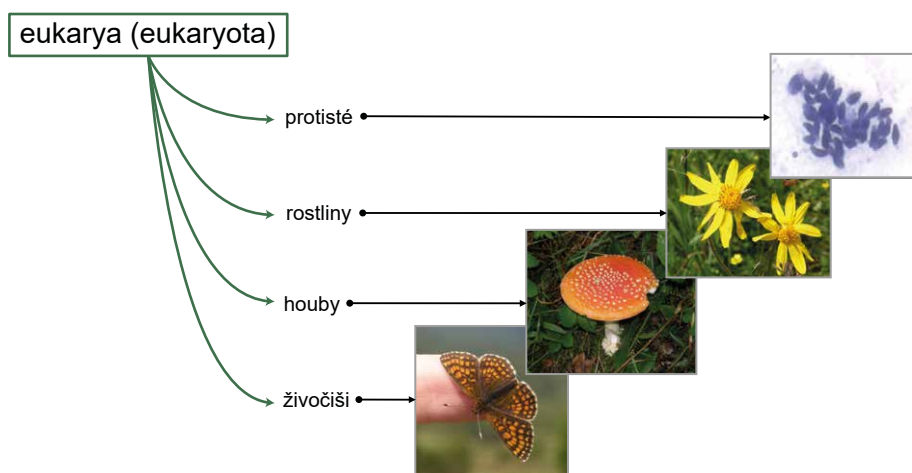
3.3.2 Eukaryota (jaderní)

Ve srovnání s buňkou prokaryotickou je buňka eukaryí mnohem složitější. Základní rozdíl spočívá v tom, že nitro eukaryotické buňky obsahuje **jádro ohraničené jaderným obalem** a **velký počet různých membránových struktur**, včetně semiautonómních

organel (mitochondrií, u rostlin též chloroplastů). Předpokládá se proto, že prokaryotický typ buňky je vzhledem ke své jednoduchosti vývojově starší, zatímco eukaryotická buňka vznikla zřejmě druhotně z buňky prokaryotické. Stavbou eukaryotické buňky se zabývá kapitola 5.

Eukarya lze velmi zjednodušeně rozdělit do **čtyřech základních říší** (obr. 3.4) jimiž jsou:

1. **protisté** (*Protista*), nepřesně též „prvoci“
2. **rostliny** (*Plantae*)
3. **houby** (*Fungi*)
4. **živočiši** (*Animalia*)



Obr. 3.4 Velmi zjednodušené rozdělení eukaryot na čtyři říše

Skupina označovaná jako protisté je značně různorodá a zahrnuje veškeré eukaryotické organismy, které není možné zařadit do ostatních tří říší. Převážně (i když nikoli výhradně) jde o **jednobuněčná eukarya**, která však mají značně rozdílný evoluční původ. Patří sem zejména organismy, které byly dříve řazeny mezi prvoky (s nimiž jsou *Protista* často nesprávně směřována). Najdeme zde však také některé skupiny dříve zařazované do říše rostlin (např. mezi jednobuněčné „řasy“, popř. „rostlinné“ bičíkovce) nebo do říše hub (např. hlenky – *Myxomycetes*). Do současnosti bylo popsáno přibližně 80 000 druhů protistů, předpokládá se však, že jde jen o nepatrný zlomek skutečného počtu existujících druhů.

Výše uvedené pojetí systému eukaryot vychází z konceptu, který publikoval americký ekolog ROBERT HARDING WHITTAKER (1920–1980) v roce 1969. V dalších desetiletích bylo v souvislosti s novými objevy navrženo několik klasifikačních systémů, které se snaží citlivěji respektovat evoluční původ a rozdíly jednotlivých skupin, a proto rozdělují eukarya do pěti i více oddělených říší, popř. superskupin.¹¹ Detailní výklad

¹¹ Blíže viz např. ČEPIČKA I. Diverzita protist. *Živa* 2019; 5: 220–223.

těchto nově navržených taxonomických systémů by však výrazně převýšil rámec i účel této učebnice. Proto se i v dalším textu přidržíme výše uvedeného členění eukaryot, které sice není ve světle moderních poznatků zcela korektní, avšak plně postačí pro pochopení probírané látky.¹²

Jeden z nejpoužívanějších dnešních klasifikačních systémů rozlišuje minimálně těchto pět superskupin eukaryot:

1. **Opisthokonta** (počeštěně též opisthokonti), kam patří zejména živočiši a houby.
2. **Amoebozoa** neboli měňavkovci, kam řadíme měňavky a hlenky.
3. **Excavata** (počeštěně též exkaváti), kam patří většinou organismy dříve považované za bičíkovce (tj. krásnoočka, trypanozomy, améboflageláti, bičenky a diplomonády). Původně se předpokládalo, že mezi exkaváty bude možné hledat evolučně nejstarší eukaryota, resp. původní formy, z nichž se vyvinuly všechny další eukaryotní organismy. V současnosti se však ukazuje, že tento taxon zřejmě zahrnuje skupiny velmi odlišného evolučního původu, takže mnozí badatelé navrhuji jeho rozdělení do většího počtu superskupin.¹³
4. **Archaeplastida**, která víceméně odpovídají dřívějším rostlinám; řadíme sem zelené řasy, rostliny, ruduchy a glaukofyty.
5. **SAR** (zkratka z názvů *Stramenopiles*, *Alveolata* a *Rhizaria*), kam řadíme rozsivky, chaluhy, zlativky, opalinky, výtrusovce, obrněnky, nálevníky, dírkonošce a mřížovce.

Jak již napovídá komentář v případě superskupiny Excavata, ani tato klasifikace patrně neodpovídá reálným fylogenetickým vztahům mezi jednotlivými nižšími taxony eukaryot. I v současných systémech jsou některé skupiny označovány jako „incertae sedis“ (tj. nejasného zařazení). Je tedy téměř jisté, že se na tomto poli dočkáme ještě mnoha překvapení.

3.4 Biologický druh (species), jeho pojmenování a vymezení

Druh je nejnižší základní kategorií v hierarchii taxonomické klasifikace organismů. Pojmenování každého druhu se řídí tzv. **binominální** (česky bychom řekli „dvoujmennou“) **nomenklaturou**. Třebaže její názny nacházíme již v díle ARISTOTELA ZE STAGEIRY, za skutečného autora binominální nomenklatury se dnes považuje švýcarský botanik GASPARD BAUHIN (1560–1624) (obr. 3.5). Ve svém díle ji dále rozpracoval CARL LINNÉ (viz výše). Binominální nomenklatura přiřazuje každému organismu dvouslovné jméno, z nichž první (podstatné jméno) označuje **rod (genus)** a druhé (zpravidla přídavné jméno) **druh (species)**. Příkladem je již uvedené pojmenování lidského druhu, které zní *Homo sapiens* (člověk moudrý), kde podstatné jméno *Homo* (= člověk) je název rodu a přídavné jméno (tzv. druhové epiteton) *sapiens* (= moudrý) označuje konkrétní druh.

Stejně tak lze pravidla binominální nomenklatury aplikovat na organismy značně fylogeneticky vzdálené. Tak např. protista toxoplazma, jenž vyvolává různě závažná

¹² Informaci o aktuální taxonomické klasifikaci najdou zájemci např. na webových stránkách BioLib: <http://www.biolib.cz/cz/main/>

¹³ Viz např. ELIÁŠ M. Potíže s kořenem – Eukaryotická fylogeneze. *Vesmír* 2017; 96: 270–273.

postižení lidského plodu (oddíl 57.5.8), se odborně nazývá *Toxoplasma gondii* (rod – *Toxoplasma*, druhové epiteton – *gondii*). Odborné pojmenování bakterie způsobující Lymeskou boreliózu je *Borrelia burgdorferi* (rod – *Borrelia*, druhové epiteton – *burgdorferi*).

Povšimněme si, že pro pojmenování druhu je mezinárodně závazný **název v latinské (resp. do latiny upravené) podobě**. Toto pojmenování se používá ve veškeré odborné komunikaci a je srozumitelné všem biologům, lékařům a dalším specialistům bez ohledu na jejich státní či jazykovou příslušnost.

Téměř každý jazyk ovšem zavádí pro mnoho druhů i svá specifická pojmenování. Výjimkou není ani čeština, která (na rozdíl od mnoha jiných jazyků) respektuje binominální nomenklaturu a další pravidla pro klasifikaci jednotlivých taxonů. Tak např. muška *Drosophila melanogaster*, kterou známe z genetických laboratorí (viz např. oddíly 39.5, 40.6 a 50.1), se v české zoologické nomenklatuře označuje jako octomilka obecná. Původce malárie, protista *Plasmodium falciparum*, se česky nazývá zimnička tropická, zatímco parazitická motolice *Schistosoma haematobium* je známa pod názvem krevnička močová.

Autory mnoha českých botanických a zoologických názvů jsou bratři JAN SVATOPLUK PRESL (1791–1849) a KAREL BOŘIVOJ PRESL (1794–1852). Z jimi zavedených pojmenování se dodnes používají např. u rostlin bledule, dobromysl, dymnivka, hasivka, hluchavka, hvozdík, jestřábník, kakost, kopretina, kostřava, kukuřice, lebeda, orsej, šťável, šťovík, udatna, vrbka, u živočichů pak tuleň, vorvaň, lachtan, mrož, dikobraz a mnoho dalších.

Problémem pojmenování v národních jazycích je však značná nejednotnost. Nežrídka se stává, že pro určitý druh existují dva a někdy i více názvů (tak např. v češtině se místo zmíněného názvu „zimnička“ někdy používá pojmenování „krvinkovka“), některá pojmenování jsou zaváděna uměle a ne vždy se vžijí. Přesto má pojmenování v národních jazycích velký význam zejména pro informaci laiků, kteří by těžko vstřebali složité, špatně zapamatovatelné a nežrídka velmi dlouhé latinské názvy.

Biologická definice druhu však není jednoduchá. V zásadě lze říci, že druh je soubor organismů, které:

1. mají shodný vývojový původ;
2. mají určité shodné, dědičně stálé vlastnosti;
3. jsou si navzájem podobné;
4. jsou schopny vzájemného křížení a tvorby životaschopného a plodného potomstva.



Obr. 3.5 GASPARD BAUHIN, tvůrce binominální nomenklatury (zdroj: By Unknown author – Unknown source, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=93122>)

V současnosti však známe řadu výjimek z této definice. Je např. známo, že mnohé příbuzné druhy rostlin (vzácněji i některých živočichů) vytvářejí mezidruhové křížence, kteří jsou nejen životaschopní, ale dokonce se dále rozmnožují.

K živočichům, kteří vytvářejí mezidruhové hybridy schopné rozmnožování, patří někteří členovci (např. perloočky rodu hrotnatka – *Daphnia*), z obratlovců pak např. žáby (známý skokan zelený – *Pelophylax esculentus* – je ve skutečnosti křížencem dvou druhů: skokana skřehotavého a skokana krátkonohého). Mezidruhová kříženci jsou dobře známi i u savců. Tak např. kříženec samce osla se samicí koně je mula, zatímco kříženec mezi oslící a koněm se nazývá mezek. V zajetí byli získáni i kříženci některých kočkovitých šelem: kříženec lvice a tygra se nazývá tigon, zatímco kříženec tygřice a lva je ligr. Ve všech jmenovaných případech jsou mezidruhová kříženci savců zcela životaschopní, jejich schopnost reprodukce je však rozdílná. U mul a mezků se předpokládá úplná sterilita, zatímco tigoni a ligři mohou být v některých případech schopni reprodukce.

Předpokládá se také, že naši předkové (příslušníci *Homo sapiens*) se **křížili s neandrtálci**. Podle nedávných studií obsahuje genetická výbava euroasijských lidských populací několik jednotek procent neandrtálské genetické výbavy. Není ovšem jasné, nakolik byly *Homo sapiens* a neandrtálec odlišnými druhy anebo spíše poddruhy jednoho druhu (viz oddíl 3.5). Obecně se však předpokládá, že **mezidruhová hybridy se významně uplatnili v evoluci**, neboť mezidruhovým křížením mohlo v určitých případech dojít k relativně rychlému vzniku zcela nových druhů.

Také vzájemná podobnost jedinců zařazovaných do jednoho druhu může být chápána velmi volně. Vzpomeňme na různá psí plemena, která z biologického hlediska náleží do jediného druhu, i když se liší velikostí, stavbou těla, ochlupením, chováním a mnoha dalšími znaky. Přesto je vzájemné křížení různých plemen možné a takto vzniklí potomci („voříškové“) jsou až na řídke výjimky schopni reprodukce.

Výzkumy ukázaly, že **předkem všech plemen psů je zřejmě vlk** (*Canis lupus*). Blízká příbuznost psa a vlka dokonce opravňuje k pochybám, zda se opravdu jedná o odlišné druhy anebo o pouhé variety jednoho druhu. Jisté je, že kříženci psa a vlka jsou schopni života i reprodukce. Svědčí o tom např. existence plemena zvaného **československý vlčák**, který vznikl křížením německého ovčáka a divokého karpatského vlka. Smutnou skutečností je, že československý vlčák byl vyšlechtěn za komunistické totality na konci padesátých let 20. století jako služební plemeno pro vojenské účely. Pohraniční stráž tehdy potřebovala k zajištění „ochrany“ státní hranice (především však k polapení osob prchajících za „železnou oponu“ do západních států) mimořádně odolné, vytrvalé, ostražitě a agresivní psy. Teprve od roku 1966 se československý vlčák objevuje i u soukromých chovatelů.

U **nepohlavně se rozmnožujících organismů** s primitivní stavbou (prokaryot) je vymezení druhu ještě složitější. Tak např. taxony bakterií byly dříve stanovovány zejména podle morfologie buňky a kolonií, podle barvitelnosti buněčné stěny specifickými barvivy a podle biochemických či imunologických specifík (např. podle obsahu určitých látek v membránách, v buněčné stěně či v cytoplazmě, podle přítomnosti určitých antigenních struktur atd.). Nověji se uplatňují přístupy molekulárněgenetické vycházející zejména z analýz a vzájemného srovnání určitých úseků deoxyribonukleové kyseliny (DNA).

Ještě problematičtější je **klasifikace nebuněčných organismů**. Tak např. viry mají nejen specifický způsob rozmnožování uvnitř hostitelské buňky, ale vytvářejí velmi rychle

nové varianty (viz kapitola 59), a proto je zde vymezení druhu v tom smyslu, jak jej chápeme u buněčných organismů, velmi obtížné. Současné klasifikační systémy vycházejí z toho, jaký má virus typ nukleové kyseliny, jakou strukturu má jeho částice a se kterými dalšími viry je evolučně příbuzný. Na tomto základě se vymezují taxonomické kategorie od domény (v případě virů však označované anglickým pojmem „realm“) až k rodu. Pokusy o zavedení binominálního či jiného kodifikovaného označení druhu u virů a ostatních nebuněčných struktur zatím selhaly.

3.5 Nejnižší systematické jednotky

Výše uvedený příklad psích plemen ukazuje, do jaké míry mohou být příslušníci jediného druhu odlišni. Příkladů takové variability bychom našli daleko více, a to nejen u vyšlechtěných rostlin či živočichů, ale i u nespočtu druhů, které žijí volně v přírodě.

Proto rozlišujeme u některých druhů také **poddruhy neboli subspecie**. Pod pojmem poddruh rozumíme skupinu jedinců se specifickými morfologickými znaky lišícími se od jiného poddruhu téhož druhu. Možnost vzájemného křížení mezi příslušníky různých poddruhů daného druhu je však zpravidla v plné míře zachována. Mnohé poddruhy jsou vázány svým výskytem na určitou geografickou oblast. Označení poddruhu uvádí zpravidla přívlastek (poddruhovému epitetonu), který píšeme za označením druhu.

Tak např. u druhu trypanozomy *Trypanosoma brucei*, který patří k nebezpečným parazitickým protistům, rozlišujeme tři základní poddruhy:

- *Trypanosoma brucei brucei* (trypanozoma dobytčí), která napadá většinou jen dobytek a jiná domácí zvířata;
- *Trypanosoma brucei gambiense* (trypanozoma spavičná), která napadá člověka a způsobuje chronickou formu spavé nemoci;
- *Trypanosoma brucei rhodesiense* (trypanozoma rhodézská), která rovněž napadá člověka, ale způsobuje velmi těžkou, akutní formu spavé nemoci s rychlým nástupem.¹⁴

Povšimněme si, že česká pojmenování v tomto případě nerespektují rozdíl mezi druhem a poddruhem, což je situace, s níž se setkáváme poměrně často.

V rámci poddruhů se ještě vyčleňují tzv. **intrasubspecifické taxony**, jimiž jsou **variety, formy, morfy, plemena a kultivary**. Tyto taxony však často nemají jasné vymezení. Kultivary jsou vyšlechtěné formy rostlin (např. zemědělské plodiny, okrasné rostliny apod.). Naopak plemena jsou zpravidla člověkem vyšlechtěné, resp. domestikované formy živočichů. V biologii člověka, resp. antropologii, však rovněž hovoříme o tzv. **lidských plemenech**, což je víceméně synonymní označení pro lidské rasy. Dnes ovšem nemalá část odborníků od tohoto termínu upouští a pokládá celý koncept lidských ras za produkt rasistických učení 19. a první poloviny 20. století.

Kromě psů známe velké množství vyšlechtěných plemen u mnoha dalších domácích zvířat, jako např. u koně domácího. Divoký tarpan stepní (předek našeho domácího koně) se odborně nazývá *Equus ferus*. Domestikovaný (zdomácnělý) kůň domácí, poddruh tarpana stepního, se označuje jako *Equus ferus caballus*. Vyšlechtěné plemeno

¹⁴ Blíže o životní strategii trypanozom pojednává oddíl 57.5.6.

arabského plnokrevníka se pak označuje *Equus ferus caballus* „Arabian horse“, huculský kuň *Equus ferus caballus* „Hucul pony“ atd.

3.6 Molekulární taxonomie a kryptické druhy

Až do objevů struktury a funkce informačních biomakromolekul (tj. DNA, RNA a proteinů) byly všechny taxonomické systémy založeny na srovnání znaků zjištěných většinou přímým (makroskopickým či mikroskopickým) pozorováním jedinců. K charakterizaci určitého taxonu se používaly zejména morfologické znaky (stavba a velikost těla a utváření jeho jednotlivých orgánů i jiných struktur), dále např. způsob rozmnožování (včetně utváření jednotlivých vývojových stadií), typy chování, místo výskytu atd.

Dnes se při vymezení jednotlivých taxonů a k upřesnění rozdílů mezi nimi významně uplatňují molekulárněgenetické analýzy, zejména **analýzy molekul DNA**. Tyto molekuly jsou velice dlouhé (jde o biopolymery) (viz kapitola 11) a některé jejich části jsou u většiny organismů shodné nebo velmi podobné. Jiné úseky těchto molekul jsou však značně rozdílné a jejich složení je typické pro určitý druh, rod nebo jiný, vyšší taxon. Tyto **molekulární znaky** nám pomáhají daleko přesněji vymezit jednotlivé taxony a následně osvětlit i jejich evoluci. Vyhledávání a srovnávání rozdílů ve složení molekul DNA mezi jednotlivými taxony je náplní moderního oboru zvaného **molekulární taxonomie**.

Molekulárnětaxonomické analýzy dokonce ukázaly, že některé organismy dosud klasifikované jako jediný druh patří ve skutečnosti (vzhledem k prokázaným rozdílům ve složení určitých úseků DNA) dvěma nebo více druhům. Tyto druhy, které jsou z morfologického hlediska shodné nebo téměř shodné, avšak se liší v molekulárních znacích, označujeme jako **kryptické druhy**.

Diagnostika kryptických druhů má zásadní význam také v medicíně. Ukázalo se totiž, že některé kryptické druhy se navzájem liší také patogenitou.

Tak např. u protistů byly v rámci rodu *Entamoeba* objeveny morfologicky zcela identické kryptické druhy *Entamoeba histolytica* (měňavka úplavičná) a *Entamoeba dispar*, z nichž první je závažným patogenem napadajícím střevní sliznici, zatímco druhý žije v lidském trávicím traktu, aniž by ho významně poškozoval. Jejich rozlišení (a tedy i správná diagnostika onemocnění) je možné pouze prostřednictvím metod molekulární taxonomie.

4 Úvod do cytologie

*Řeč lidská skládá se z kmenů, kořenů jednotlivých, hmota skládána z atomů, celá fyzika z elementů pohybu, matematika z elementů kvantity a celé biologické bádání založeno na buňce, které poznány v říši bylinné (1838) i živočišné (1839). Ta buňka to jest elementární jednotný organismus, zrno pískové v kvádru, z něhož zbudovány jsou nejsložitější organismy jako milionové státy. I v „normálním“ postupu i v patologickém všechny vědy biologické snaží se dění u zvířat, člověka i bylin uvést na buňku, jako celá chemie budována jest na atomech v jejich vlastnostech i vzájemnostech.*¹⁵

BOHUSLAV RÁYMAN (1852–1910), český biochemik

4.1 Základní vlastnosti buňky, buněčná teorie

Těla všech prokaryotických i eukaryotických organismů jsou tvořena **buňkami**. Každá buňka představuje základní stavební a funkční jednotku živého organismu a vykazuje tři základní vlastnosti:

1. **Má vlastní metabolismus** (tj. soubor biochemických procesů zajišťujících přísun, přeměnu a vylučování látek v návaznosti na příjem a využití energie).
2. **Je schopna se sama dělit** (alespoň v určitých fázích svého vývinu). Znamená to také, že předává svoji genetickou informaci v nezměněné podobě dceřiným buňkám.
3. **Je ohraničena buněčnou membránou**, která ji odděluje od okolního prostředí. Některé buňky (bakterií, hub, rostlin, protistů) mají na svém povrchu navíc **buněčnou stěnu**.

Buňka je zároveň nejmenší strukturní jednotkou živého organismu, která je schopna **samostatného rozmnožování a dlouhodobé samostatné existence**. Jednotlivé buňky izolované z mnohobuněčných organismů lze však zpravidla uchovat pouze v laboratorních podmínkách s využitím techniky buněčných kultur (viz kapitola 36).

Věda, která se zabývá studiem stavby buňky a jejích jednotlivých částí, se nazývá **cytologie**. Toto pojmenování pochází z řeckého kytos (κύτος = dutina, krabice, v přeneseném významu buňka; v latinské transkripci se pak počáteční „k“ mění v „c“). Klasická cytologie patří k morfologickým oborům (viz oddíl 2.2).

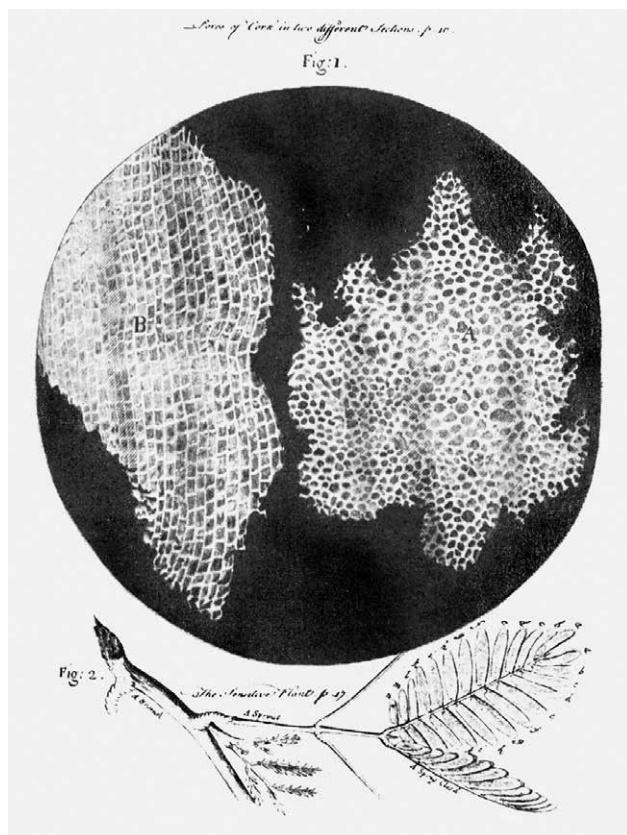
V některých učebnicích se setkáváme i se zdánlivě synonymním výrazem „buněčná biologie“ nebo též „biologie buňky“. Pod tímto pojmem však spíše rozumíme vědu, která studuje nejen buněčné struktury a jejich morfologii, ale také procesy, které v buňce probíhají. Jde tedy o širěji zaměřenou nauku stojící na pomezí funkčních a morfologických oborů, která kromě cytologického základu využívá poznatků z molekulární biologie, biochemie, fyziologie a biofyziky.

¹⁵ RÁYMAN B. Přírodopysce a otázky dne. Praha: Český čtenář 1913; 45.

Podobně také předpony „cyto-“ (vzácněji „cyt-“) se týkají určitých molekul, funkcí, útvarů či dějů, které mají vztah k buňkám. Jako příklad uveďme pojmy cytochromy (bílkovinné pigmenty s lokalizací uvnitř buněk), cytázy (enzymy štěpící buněčnou stěnu), cytotoxický (tj. toxický vůči buňkám) a cytoprotektivní (tj. mající ochranný vliv na buňky). Látky, resp. léčiva zastavující dělení buněk (především buněk nádorových) se nazývají **cytostatika**. Stejně tak koncovka „-cyt“ označuje určitý typ buňky, např. kostní buňka se odborně nazývá osteocyt, vazivová buňka je fibrocyt a buňku izolovanou z plodové vody (amniové tekutiny) označujeme jako amniocyt.

V onkologii se provádí tzv. **cytologické vyšetření**, též **cytodiagnostika**. Pod tímto pojmem rozumíme vyšetření morfologie buněk ze vzorku od pacienta a případné zjištění přítomnosti buněk nádorových. Konkrétním příkladem je analýza buněk ze stěru děložního hrdla sloužící ke včasnému zachycení nádoru.

Výraz *buňka* (resp. jeho anglického ekvivalentu „cell“, popř. latinského „cellula“) poprvé použil anglický přírodovědec **ROBERT HOOKE** (1635–1703), který ve svém spise *Micrographia* (vydaném v roce 1665) líčí mikroskopické pozorování suchého korkového pletiva (obr. 4.1) těmito slovy: „I could exceedingly plainly perceive it to



Obr. 4.1 Vyobrazení buněk korkovém pletivu v díle **ROBERTA HOOKEA** (zdroj: Robert Hooke, *Micrographia*, 1665, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=836146>)

*be all perforated and porous, much like a Honey-comb, but that the pores of it were not regular [...] these pores, or cells, [...] were indeed the first microscopical pores I ever saw.*¹⁶

Buňky v korkovém pletivu, které HOOKE pozoroval (obr. 4.2), byly vlastně prvními buňkami, které obdržely svůj odborný název. S určitými výhradami lze toto pozorování ztotožnit se samotným objevem buňky. Ve stejné době však buňky a tkáně pozorovali ve svých mikroskopech také jiní badatelé. Za všechny jmenujme alespoň holandského učenice ANTONIEHO PHILIPSE VAN LEEUWENHOEKA (1632–1723) (obr. 4.3), který pomocí mikroskopů vlastní výroby pozoroval různé biologické objekty. Byl první, kdo pozoroval různé zástupce mikrobů, které v holandštině pojmenoval výrazem



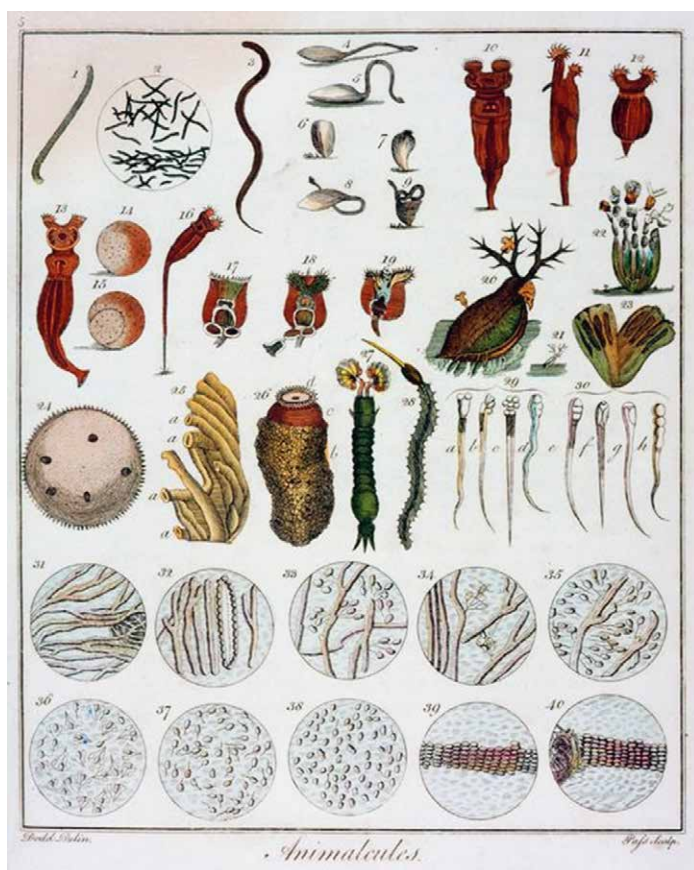
Obr. 4.2 Anglický polyhistor ROBERT HOOKE, známý svými objevy na poli přírodních věd (Autor: Rita Greer – The original is an oil painting on board by Rita Greer, history painter, 2004. This was digitized by Rita and sent via email to the Department of Engineering Science, Oxford University, where it was subsequently uploaded to Wikimedia., FAL, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=7667243>)



Obr. 4.3 ANTONIE PHILIPS VAN LEEUWENHOEK (autor: Jan Verkolje – www.rijksmuseum.nl: Home : Info : Pic, Volné dílo, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=3946892>)

¹⁶ Český překlad: „Mohl jsem mimořádně jasně vnímat, že je celé perforované a porézní, podobně jako medová pláštěv, ale že jeho póry nebyly pravidelné [...] tyto póry nebo buňky [...] byly skutečně prvními mikroskopickými póry, které jsem kdy viděl.“

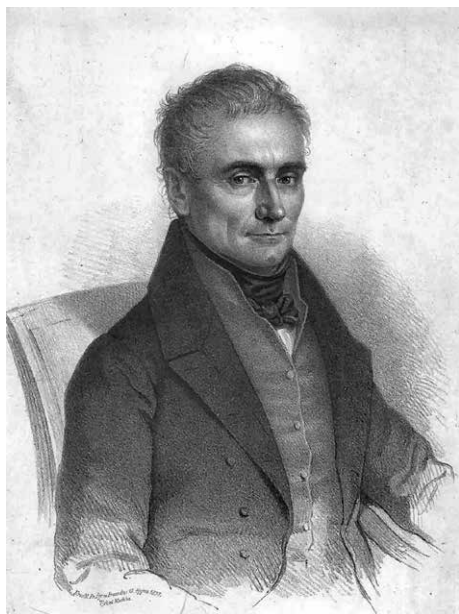
„dierkens“, „diertgens“ nebo „diertjes“. Tento pojem, který lze do češtiny přeložit jako „zvírátko“, se do světových odborných spisů dostal většinou v latinské podobě „animalcules“ (v jednotném čísle animalculum = drobné zvíře, zvírátko). Většinu těchto „zvírátek“ (obr. 4.4) nyní řadíme mezi jednobuněčné organismy: protisty, bakterie nebo jednobuněčné řasy. LEEUWENHOEK byl také první, kdo provedl a podrobně zdokumentoval mikroskopická pozorování vlasů, svalových vláken, spermií a červených krvinek. Patřil také k prvním badatelům, kteří pozorovali průtok krve v kapilárách. Přestože LEEUWENHOEK neměl přírodovědné vzdělání a sám nepsal žádné souborné dílo, byl ve své době velmi uznávaným badatelem. Své objevy vyličil v dopisech, které posílal britské Royal Society (Královské společnosti). Ta mnohé z jeho dopisů publikovala v tištěné podobě. Velmi precizní Leeuwenhoekovy nákresy pozorovaných objektů prozrazují, že tento geniální amatér patřil k prvním, kteří v mikroskopu viděli různé buněčné útvary, ať už jednotlivé buňky, nebo některé tkáně. V mnoha starších učebnicích je dokonce nesprávně označován za vynálezce mikroskopu (viz oddíl 6.2).



Obr. 4.4 Vyobrazení „animalcules“ z konce 18. století podle obrázků pořizených A. P. LEEUWENHOEKEM (zdroj: Daniel Dodd (nebo jeho syn D. P. Dodd?) a John Pass – <https://www.heritage-images.com/preview/1155977?page-source=search>, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=17789101>)

K **buněčné teorii** neboli učení, že **buňka je základní stavební a funkční jednotkou těl všech živých organismů** však dospěli badatelé až ve třicátých letech 19. století. Za objevitele buněčné teorie jsou považováni němečtí badatelé THEODOR SCHWANN (1810–1882) a MATTHIAS JAKOB SCHLEIDEN (1804–1881). Na objevu se však významnou měrou podílel i náš JAN EVANGELISTA PURKYNĚ (1787–1869) (obr. 4.5 a 4.6).

Podle mínění některých historiků vědy byl PURKYNĚ dokonce prvním, který zformuloval buněčnou teorii. I když tento názor zřejmě není opodstatněný, měly jeho práce pro vznik cytologie veliký význam. PURKYNĚ jako první pochopil klíčovou roli buňky jako základní jednotky živého organismu a jako první také upozornil na to, že těla rostlin i živočichů mají analogickou mikroskopickou – tedy buněčnou – strukturu. Vysvětlil, že rostlinná buňka se liší od živočišné pouze tím, že má pevný obal (dnes označovaný jako buněčná stěna), který živočišné buňce často chybí. Pro buňky používal Purkyně výraz „zrnečka“, který se však neujal. Německý fyziolog, histolog a cytolog THEODOR SCHWANN tento nárys buněčné teorie dále rozpracoval a doložil dalšími pozorováními. Od J. E. PURKYNĚ pochází také výraz „**protoplast**“, resp. „**protoplazma**“, který se dodnes používá jako souborné označení pro vnitřní, živý obsah buňky nebo také pro rostlinnou buňku zbavenou buněčné stěny. PURKYNĚ si tento pojem pravděpodobně „vypůjčil“ ze starého rukopisu poitierského biskupa, svatého VENANTIA FORTUNATA (530?–609?). Toto dílo obsahovalo mimo jiné církevní hymnus, v němž byl pro prvního muže Adama použit výraz protoplast (z řeckého πρωτόπλαστος, resp. πρῶτοπλαστος =



Obr. 4.5 JAN EVANGELISTA PURKYNĚ, český fyziolog, průkopník buněčné teorie a mikroskopie. Podobenka z roku 1837 (zdroj: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/0c/Jan_Evangelista_Purkyne.jpg?uselang=cs)



Obr. 4.6 Busta na pomníku JANA EVANGELISTY PURKYNĚ v rodných Libochovicích (okr. Litoměřice)

prvně stvořený, míněno „prvně vytvořený z prachu země“). Je však možné, že se inspiroval i jinými, tematicky podobnými církevními díly. **PURKYNĚ** je zároveň znám tím, že zavedl některé laboratorní techniky, které umožňovaly podrobnější mikroskopické pozorování buněk a tkání, a popsal určité tkáně lidského těla, včetně buněk, které jsou v nich přítomny (viz kapitola 8). Dodnes se pro zvláštní skupinu velkých nervových buněk v mozečku používá název **Purkyňovy buňky**.

4.2 Jednobuněčné organismy

Těla některých organismů jsou tvořena pouze jednou buňkou, proto je označujeme jako **organismy jednobuněčné**. V tomto případě představuje buňka volně žijící samostatnou jednotku. Typické jednobuněčné organismy jsou bakterie a archea, z eukaryot sem patří většina protistů, některé houby (např. kvasinky) a některé rostliny (jednobuněčné řasy). V případě bakterií je sice známo, že jejich buňky jsou schopny vzájemné kooperace a u některých druhů dokonce vytvářejí vláknité či hroznovité agregáty, pro zařazení mezi jednobuněčné organismy je však směrodatné, že téměř každá bakteriální buňka si zachovává schopnost samostatné existence (může za přirozených podmínek i po oddělení z příslušného útvaru přežít a dále se reprodukovat).

První jednobuněčné organismy jsou doloženy z doby zhruba před 3,5 miliardami let.¹⁷ Fosilie těchto zřejmě **nejstarších živých organismů** nacházíme v usazených (sedimentárních) horninách v Austrálii, v jižní Africe a v menší míře i na jiných lokalitách. K nejstarším fosiliím dokládajícím existenci jednobuněčných organismů patří zejména tzv. **stromatolity**. Jde o bochníkovité útvary vzniklé činností bakterií (konkrétně sinic – oddíly 58.5 a 58.9.1). Na průřezu stromatolitem je patrné, že je tvořen tenkými minerálními vrstvičkami, které se při jeho vzniku postupně usazovaly (jde o mořský kal spojený s vápnitým materiálem vylučovaným bakteriemi). Je zajímavé, že zbytky kolonií stromatolitů sporadicky přežívají dodnes, např. u západního pobřeží Austrálie v některých mořských zálivech (nejznámější lokalitou je Shark Bay), kde voda vykazuje vysokou salinitu (tj. vysokou koncentraci soli). Kromě stromatolitů nacházíme ve fosilním záznamu vzácněji také mikroskopické otisky jednotlivých buněk či jejich skupin.

4.3 Mnobuněčné organismy

V průběhu evoluce docházelo (zřejmě opakovaně) ke vzniku vícebuněčných útvarů, v nichž jednotlivé buňky vzájemně stále úžeji kooperovaly. Tak se vytvořily **organismy mnobuněčné**, jejichž tělo je tvořeno větším počtem buněk, a ty jsou zpravidla morfologicky i funkčně rozrůzněny. K mnobuněčným organismům řadíme velkou část eukaryot – konkrétně živočichy, většinu hub, většinu rostlin a také některé organismy řazené do skupiny protistů (např. chaluhy a hlenky).

¹⁷ Nedaleko kanadského Québecu byly nedávno ve vrstvách minerálu hematitu (krevele, Fe_2O_3) starých cca 4 miliardy let zjištěny mikroskopické útvary, které někteří badatelé považují za zkameněliny primitivních jednobuněčných organismů. Pokud se tato hypotéza potvrdí, půjde o nejstarší nalezené zkameněliny vůbec.

První mnohobuněčné organismy se na Zemi objevily již v prekambriu (tj. ve starohorách, ještě před začátkem prvohor). Jejich nejstarší zkameněliny pocházejí z doby zhruba před 600 miliony lety. Podle jednoho z nejvýznamnějších nalezišť, pohorí Ediacara Hills v Austrálii, se tyto nejstarší mnohobuněční tvorové označují souhrnně jako **ediakarská fauna**, popř. ediakarská biota (obr. 4.7). Systematické zařazení těchto organismů zůstává stále předmětem dohadů. Některé svým utvářením připomínají nynější žahavce (zejména medúzy nebo korálnatce), proto je australský geolog REGINALD CLAUDE SPRIGG (1919–1994), který své nálezy v Ediacara Hills popsal již v roce 1946, označil jako „medusoidy“. Jiní zástupci ediakarské fauny jsou však spíše podobní dnešním členovcům či mnohoštětinatcům. Podle některých odborníků by také mohlo jít o příslušníky zvláštní říše, kteří zcela vymřeli na počátku prvohor a nejsou příbuzní s žádným dnes žijícím organismem. Objevily se i názory, že příslušníci ediakarské „fauny“ patřili ve skutečnosti mezi lišejníky, houby nebo velké druhy řas. Přesto se dnes většina badatelů přiklání k jejich zařazení mezi živočichy. Jiným nerozluštěným tajemstvím je, jak mohla měkká těla těchto organismů fosilizovat (tj. přeměnit se na zkameněliny). Z fosilního záznamu z různých geologických období totiž známe především druhy s pevnějšími schránkami, popř. lasturami, vnitřními kostřami atd. Ediakarské organismy, u nichž žádnou pevnou oporu těla nepředpokládáme, jsou z tohoto hlediska překvapivou výjimkou.

Zatímco u jednobuněčných organismů vykonává zpravidla každá buňka všechny funkce nezbytné k udržení životní aktivity, v tělech mnohobuněčných organismů dochází



Obr. 4.7 Ukázky fosilií ediakarské fauny – venkovní paleontologická expozice v pražské zoologické zahradě

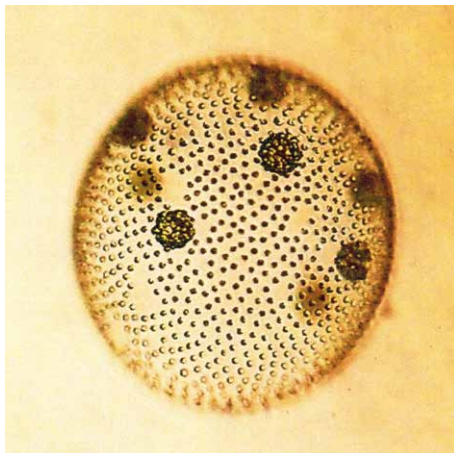
v různé míře ke **specializaci**. Znamená to, že tělo jedince je tvořeno větším počtem typů buněk, z nichž každý má svoji specifickou stavbu a zastává pouze omezený počet životních funkcí (viz kapitola 7). Podle své specializace mohou buňky nabývat velmi rozdílných tvarů. Tak u živočichů známe např. buňky oválné nebo kulovité (např. vajíčko), dále buňky ve tvaru krychle (u některých druhů výstelky neboli epitelu), buňky vřetenovité (u hladké svaloviny), buňky hvězdčicovité (kostní a pigmentové buňky), buňky pyramidální (některé nervové buňky) a buňky améboidní, které mění svůj tvar stejně jako protista měňavka (typické např. u makrofágů).

Příkladem velmi primitivního mnohobuněčného organismu je váleč koulivý (Volvox globator), nyní většinou řazený mezi zelené řasy. Váleči (obr. 4.8) vytvářejí v průměru až 1,5 mm velké kulovité kolonie zvané cenobia, které drží pohromadě želatinózní hmota vylučovaná buňkami. V každém takovém cenobiu nacházíme několik set až tisíc buněk, které se většinou vyskytují na jeho povrchu a jsou opatřené bičíky. Ty zajišťují charakteristický krouživý pohyb celé kolonie. Kromě toho vytváří váleč také morfologicky odlišné pohlavní buňky. Těla mnohobuněčných organismů jsou však v drtivé většině daleko složitější a větší, než je tomu v případě váleče.

Buňky, jež mnohobuněčný organismus tvoří, si zachovávají **značnou míru autonomie** a schopnost vlastní regulace procesů, které v nich probíhají. Současně je však jejich aktivita regulována a koordinována také **na úrovni celého organismu**

prostřednictvím určitých „povelů“ z řídicích center. Typickým příkladem tohoto typu řízení je **endokrinní signalizace**, kdy určité orgány (endokrinní žlázy) produkují do krve chemické látky zvané hormony, které jsou pak přenášeny krví do jiných orgánů, kde vyvolávají změnu biologické aktivity určitých buněk či tkání (viz oddíl 34.2.2).

Složitost těla mnohobuněčného organismu a s ní související nutnost provedení velmi komplexních dějů vyžaduje koordinaci aktivit a spolupráci mnoha různých buněk, z nichž každá vykonává svoji konkrétní funkci. Aby mohla buňka tuto funkci plnit, musí projít **procesem diferenciací**, při kterém získává postupně specifickou strukturu a tvar. Často jde o velmi složité procesy. Tak např. při vzniku lidské červené krvinky (erytrocytu) prochází buňka sedmi morfologicky odlišnými vývojovými stadii a v závěru diferenciací dokonce ztrácí jádro. Jiným zvláštním příkladem je vznik **příčně pruhaného svalového vlákna**, při němž splývá dohromady velké množství buněk (tzv. myoblastů), a vytváří se tak složitý mnohojaderný útvar, který označujeme jako soubuní neboli **syncytium**.



Obr. 4.8 Váleč koulivý (*Volvox globator*), naleziště: Borkovická blata (okres Tábor) (laskavě poskytl Mgr. Daniel Vondrák, Ph.D.)

5 Eukaryotická buňka

*... v celém našem těle je mnoho bilionů buněk, všechny živé, každá pro sebe: a všechny dohromady jsme vlastně já, ty, my. Skutečně, jsme kolonie buněk, každý z nás, – tyto buňky se celkem mnoho o nás nezajímají; žijí si a umírají každá pro sebe. Pohledme na svou kůži: je to dokonalý hřbitov milionů buněčných mrtvol.*¹⁸

OTAKAR MATOUŠEK (1899–1994), český geolog, historik
a popularizátor přírodních věd

5.1 Základní charakteristika eukaryotické buňky

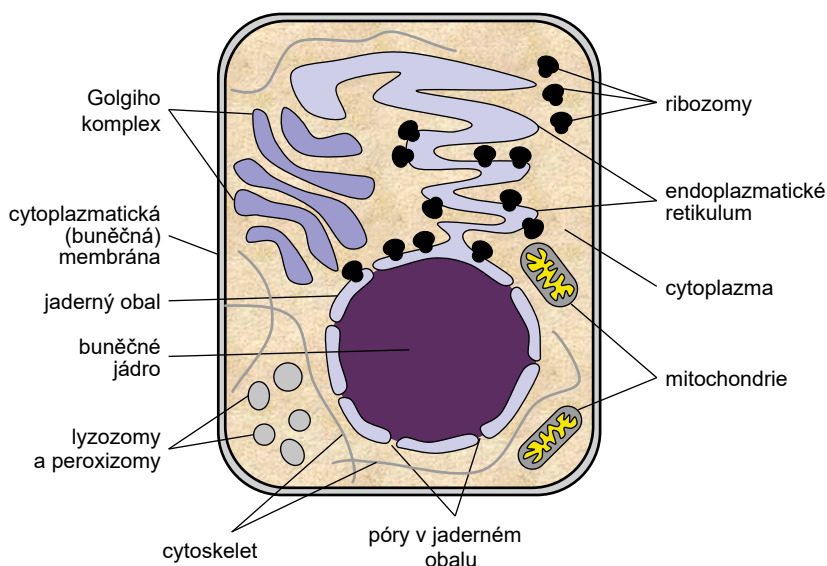
Velikost eukaryotických buněk je různá, u savců (včetně člověka) zpravidla kolísá mezi 4–150 mikrometry (μm). Také tvary a struktura jednotlivých buněk jsou značně rozdílné a úzce souvisí s jejich konkrétní funkcí. Základním rysem všech eukaryotických buněk (a tedy i lidských) je výrazné rozčlenění neboli **kompartmentace** buněčného obsahu do jednotlivých oddílů s rozdílnou funkcí. Toto oddělení je zprostředkováno především **membránami**, které vytvářejí **organely** (buněčné ústroječky). Kromě organel zde nacházíme i jiné útvary se zásobní nebo jinou funkcí (viz dále).

Lidské tělo obsahuje asi 45–70 bilionů buněk, které lze roztrždit do zhruba 200 odlišných buněčných typů. Průměrná velikost buňky člověka je 20 μm . K nejmenším lidským buňkám patří červená krvinka (erytrocyt), jejíž průměr činí pouze 7,5 μm . Naopak největší buňkou lidského těla je vajíčko (oocyt), jehož průměr dosahuje 0,2 mm (= 200 μm). Daleko větší vajíčka však mají jiní zástupci obratlovců: Např. vajíčko obojživelníků má průměr 2 mm a vajíčko ptáků až několik centimetrů.

Základní hmotu buňky (obr. 5.1) tvoří **cytoplazma**, která obsahuje **cytosol** (buněčný roztok), většinu organel, drobné částice (partikule) a útvary obsahující zásobní látky (inkluze). Od cytoplazmy odlišujeme **karyoplazmu**, tj. hmotu tvořící **buněčné jádro**. Cytoplazma a karyoplazma tvoří dohromady protoplazmu, resp. protoplast (tento termín zavedl již náš slavný badatel JAN EVANGELISTA PURKYNĚ) (viz kapitola 4.1). V následujícím textu jsou informativně probrány nejvýznamnější buněčné struktury.¹⁹

¹⁸ MATOUŠEK O. Člověk kritizuje přírodu. Praha: Václav Petr 1941; 96.

¹⁹ Zájemce o bližší popis odkazují na nepřebornou nabídku učebnic cytologie a histologie, např. VAJNER L, UHLÍK J, KONRÁDOVÁ V. Lékařská histologie I. Cytologie a obecná histologie. Praha: Karolinum 2010.



Obr. 5.1 Zjednodušené schéma eukaryotické (živočišné) buňky se znázorněním nejvýznamnějších struktur

5.2 Buněčná membrána

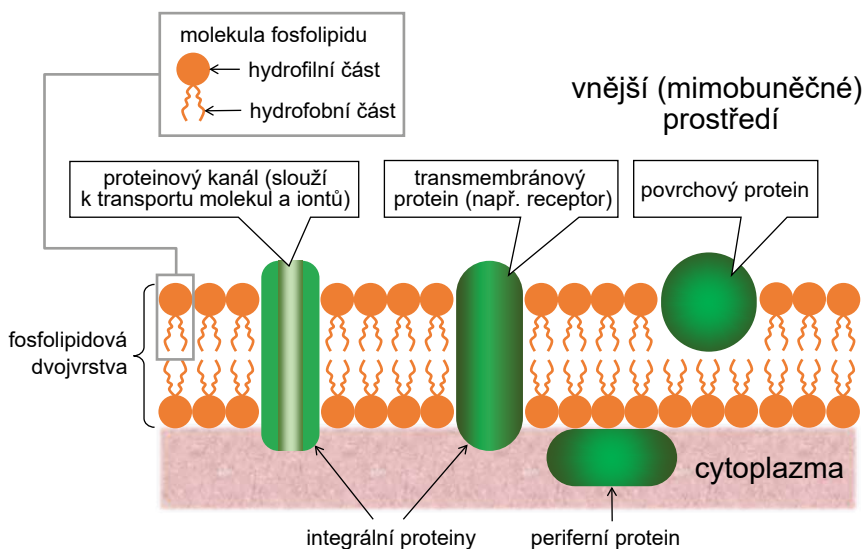
Buněčná neboli **cytoplazmatická membrána**, též *plasmalemma* (obr. 5.2) ohraničuje buňku, avšak současně zprostředkuje kontakt mezi vnitřním prostředím buňky a jejím okolím. Umožňuje především:

1. sekreci látek, které jsou produkty biochemických pochodů v nitru buňky,
2. transport látek z okolního prostředí do nitra buňky i z buňky do okolního prostředí,
3. komunikaci a kontakt mezi buňkami.

Základem buněčné membrány je **bimolekulární vrstva fosfolipidů**. Znamená to, že molekuly fosfolipidů tvoří dva listy: **vnitřní list** (obrácený k cytoplazmě) a **vnější list** (hraničící s prostorem vně buňky).

Každá molekula fosfolipidu (obr. 5.2 nahore) obsahuje dvě části: **hydrofilní** (kteřá je obrácena k povrchu membrány a je v kontaktu s okolním vodným prostředím) a **hydrofobní** (obrácenou do vnitřku membrány). V každém listu tvoří molekuly fosfolipidů souvislou vrstvu.

Kromě fosfolipidů obsahuje membrána mnoho **různých proteinových molekul**, jejichž podíl na celkové hmotnosti buněčné membrány činí okolo 50 %. Některé z těchto proteinů mají **transportní funkci**, tzn., že zprostředkují vstup různých molekul a iontů dovnitř anebo naopak ven z buňky. Příkladem jsou tzv. **iontové kanály**. Jiné membránové proteiny fungují jako **receptory**. Znamená to, že po vazbě určité molekuly z vnějšího prostředí (např. hormonu) indukují další biochemické děje v nitru buňky, čímž přenášejí tento signál dovnitř a následně vyvolávají určitou buněčnou odpověď. Těmito procesy se realizuje **buněčná signalizace**, která má mimo jiné velký význam



Obr. 5.2 Základní stavba cytoplasmatické membrány, nahoře schéma molekuly fosfolipidu

pro regulaci buněčného dělení (viz kapitoly 34 a 35). Pokud je nějakým způsobem narušena příslušná receptorová molekula anebo další signální molekuly, vzniká nebezpečí, že se buňka vymkne kontrole a začne se neomezeně dělit. Proto se tento typ poruch může podílet i při vzniku **nádorového onemocnění**.

V plazmatické membráně nacházíme i zvláštní **struktury umožňující kontakt, popř. komunikaci se sousedními buňkami**. Jde především o tři typy spojů:

1. **Těsné neboli okluzní spoje** (tight junctions), které jsou zprostředkovány specifickými proteiny zvanými **okludiny**.
2. **Desmozomy** tvořené především bílkovinami zvanými **kadheriny**.
3. **Mezerové spoje, též vodivé spoje nebo nexy** (gap junctions), které představují kanálky přímo spojujícími cytoplazmy sousedících buněk (odtud výraz vodivé spoje). Tyto kanálky jsou obklopeny proteinovými komplexy zvanými **konexony**.

Mezibuněčné spoje jsou klíčovými strukturami zprostředkujícími **mezibuněčnou signalizaci**, která umožňuje koordinaci činnosti jednotlivých buněk a tkání (viz oddíl 34.2.5). Proto porucha těchto spojů může mít velmi závažné následky. Předpokládá se, že zejména narušení mezerových spojů může být jednou z kritických událostí vedoucích ke vzniku nádorové buňky.

Fosfolipidová membrána se nevyskytuje pouze na povrchu buňky, ale je **základní složkou dalších organel eukaryotické buňky**: endoplazmatického retikula, Golgiho komplexu, jaderného obalu, mitochondrií, plastidů i dalších membránových útvarů (viz oddíly 5.4.1, 5.4.2, 5.4.3, 5.4.4, 5.4.6 a 5.4.8). Membrány jednotlivých jmenovaných struktur však mají (na rozdíl od cytoplasmatické membrány) odlišnou tloušťku a obsahují také jiné specifické proteiny.

5.3 Jádro eukaryotické buňky

Jednou z nejvýznamnějších a také nejsložitějších organel eukaryotické buňky je **jádro** (*nucleus*). Jeho tvar, velikost i jeho pozice v buňce jsou závislé na typu buňky. Tak např. v buňkách epitelu (výstelkové tkáně) nacházíme obvykle jádra kulovitá až vejčitá, jádra svalových buněk mají zpravidla tvar vřetenovitý až tyčinkovitý. Ještě složitější jádro mají některé bílé krvinky zvané polymorfonukleární leukocyty, kde je jádro výrazně protaženo a vybíhá do několika laloků (hovoříme o tzv. segmentovaném jádře). Tvar jádra může být ovlivněn i patologickými procesy. Např. nádorové buňky mají většinou jádra nepravidelného tvaru (viz oddíl 61.2). Také umístění jádra v buňce může být rozdílné. V některých buňkách jej najdeme v centrálních partiích, u jiných buněk se jádro vyskytuje v okrajových částech.

Jádro (viz obr. 32.1 v oddíle 32.1) je ohraničeno **jaderným obalem**, který je tvořen dvěma membránami. Jaderný obal obsahuje tzv. **jaderné póry**. I když hovoříme o pórech, nejde o volně přístupné otvory, jak se dříve předpokládalo. Jaderný pór obsahuje komplex specifických proteinů souborně označovaných jako **nukleoporiny**. Póry zajišťují selektivní výměnu látek mezi vnitřním prostorem buněčného jádra a cytoplazmou. Na vnějším povrchu jaderného obalu se mohou vyskytovat **ribozomy**, což jsou struktury, v nichž probíhá syntéza bílkovin (viz oddíly 5.4.1 a 21.3).

Uvnitř jádra nacházíme vlastní jadernou hmotu čili **karyoplazmu**²⁰, jejíž podstatnou součástí je **chromatin**. Základními složkami chromatinu jsou **chromozomy**. Jde o různé dlouhé vláknité útvary, z nichž každý obsahuje lineární molekulu **deoxyribonukleové kyseliny (DNA)**, na kterou je navázán velký počet molekul specifických proteinů, jež dělíme na **histony** a **nehistonové proteiny**. Počet a utváření chromozomů jsou pro každý biologický druh specifické. Protože v DNA je obsažena genetická informace, lze říci, že **jádro obsahuje převážnou část „genetické paměti“ eukaryotické buňky**. Molekuly DNA přítomné v jádře tvoří dohromady tzv. **jaderný genom**.

Důležitou součástí jádra je také struktura zvaná **jadérko** (*nucleolus*), která má klíčový význam pro **vznik ribozomů** (viz oddíl 32.10). V jednom jádře může být jedno nebo více jadérek. O stavbě a funkci jádra, chromozomů a jadérka podrobněji pojednává kapitola 32.

5.4 Cytoplazma

Cytoplazma obsahuje kromě buněčného roztoku neboli **cytosolu** řadu specializovaných organel a dalších struktur nezbytných pro život buňky. K cytoplazmatickým organelám řadíme semiautonorní organely (zejména mitochondrie a chloroplasty), ribozomy, hrubé a hladké endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, lyzozomy, peroxizomy, proteazomy. Současně nacházíme v cytoplazmě cytoskelet tvořící oporu i základní pohybový systém buňky a dále různé inkluze a vakuoly.

²⁰ Někteří autoři používají výraz „nukleoplazma“.

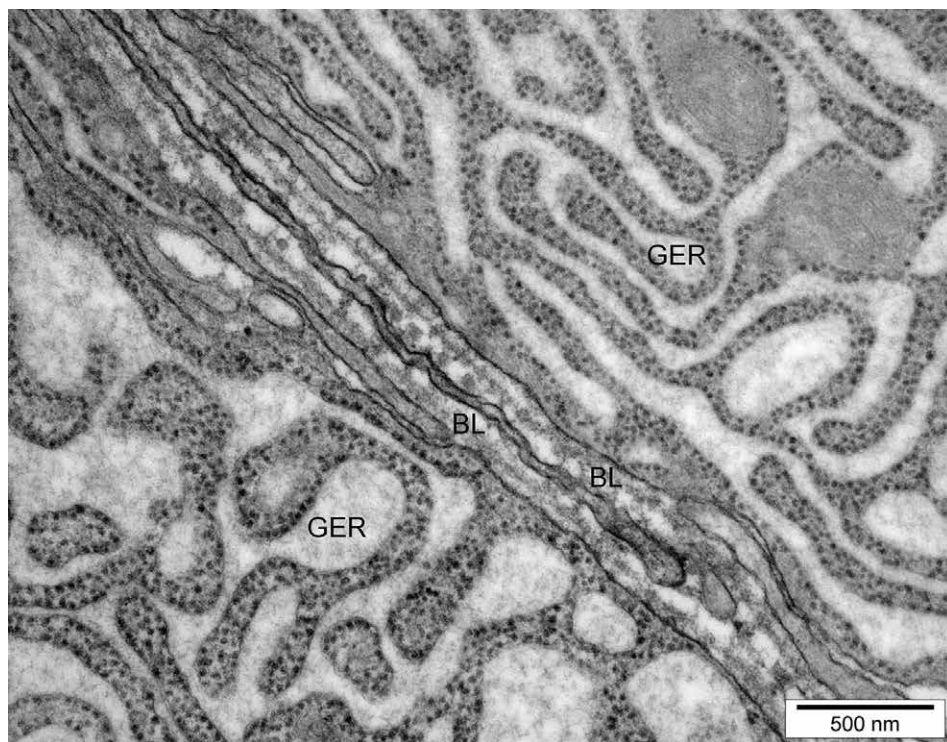
5.4.1 Endoplazmatické retikulum a ribozomy

Endoplazmatické retikulum je membránová organela, která se v buňce vyskytuje ve dvou formách. Rozlišujeme tak drsné a hladké endoplazmatické retikulum.

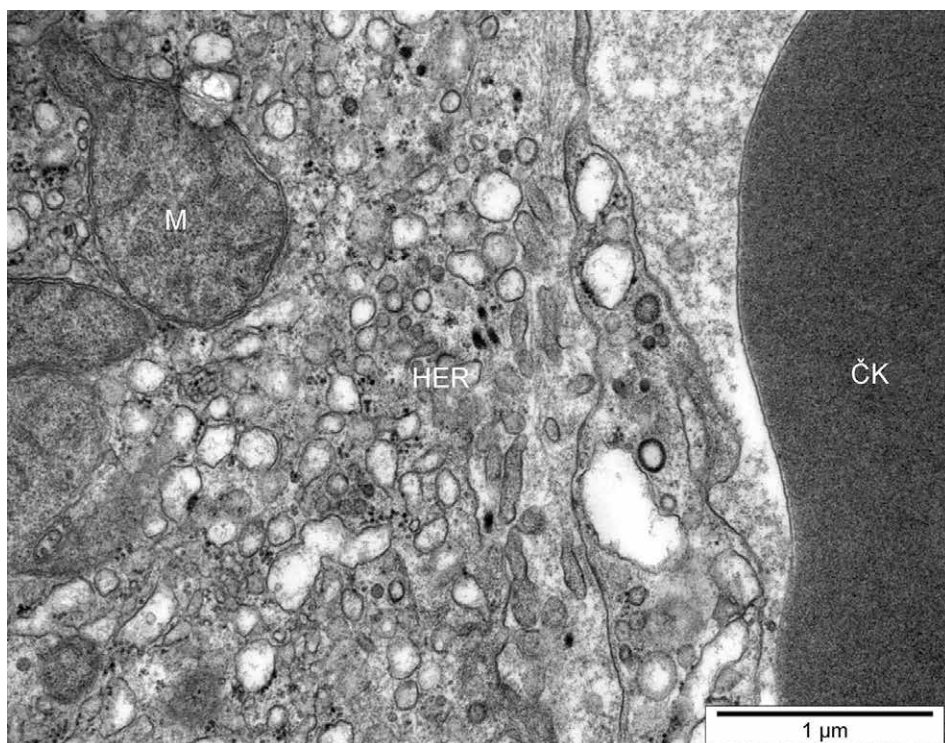
Drsné neboli granulární endoplazmatické retikulum (obr. 5.3) je zvláštním kanálkem spojeno s jaderným obalem. Na svém povrchu obsahuje útvary zvané **ribozomy**.

Ribozomy jsou poměrně malé částice o velikosti 20×30 nanometrů (nm). Nejde o membránové struktury, ale o komplexy tvořené molekulami **ribozomové RNA** (rRNA) a specifických bílkovin. Klíčový význam ribozomů, a tedy i drsného endoplazmatického retikula, spočívá v **syntéze proteinů**. Velmi zjednodušeně lze ribozomy označit jako „výrobní jednotky“, v nichž se z jednotlivých aminokyselin vytvářejí molekuly bílkovin. Tento proces se nazývá translace (viz kapitola 21). Ne všechny ribozomy se však nacházejí na drsném endoplazmatickém retikulu. Některé mohou být přítomny i v povrchové membráně jaderného obalu, jiné se vyskytují volně v cytoplazmě.

Hladké neboli agranulární endoplazmatické retikulum (obr. 5.4) ribozomy neobsahuje a od drsného retikula se liší také svou funkcí. Probíhá v něm např. úprava proteinů vzniklých na ribozomech drsného endoplazmatického retikula (viz oddíl 21.7), dále syntéza steroidních hormonů a fosfolipidů, hydroxylace xenobiotik (tj. cizorodých,



Obr. 5.3 Granulární (hrubé) endoplazmatické retikulum (GER) v cytoplazmě dvou serózních buněk potkaního pankreatu. Buňky jsou od sebe oddělené mezibuněčným prostorem obsahujícím bazální lamínu (BL) (transmisní elektronová mikroskopie, zvětšení 50 000 $\times$).



Obr. 5.4 Hladké endoplazmatické retikulum (HER) a mitochondrie (M) v cytoplasmě prasečího hepatocytu. Vedle hepatocytu probíhá jaterní sinusoida obsahující červenou krvinku (ČK) (transmisní elektronová mikroskopie, zvětšení 40 000×)

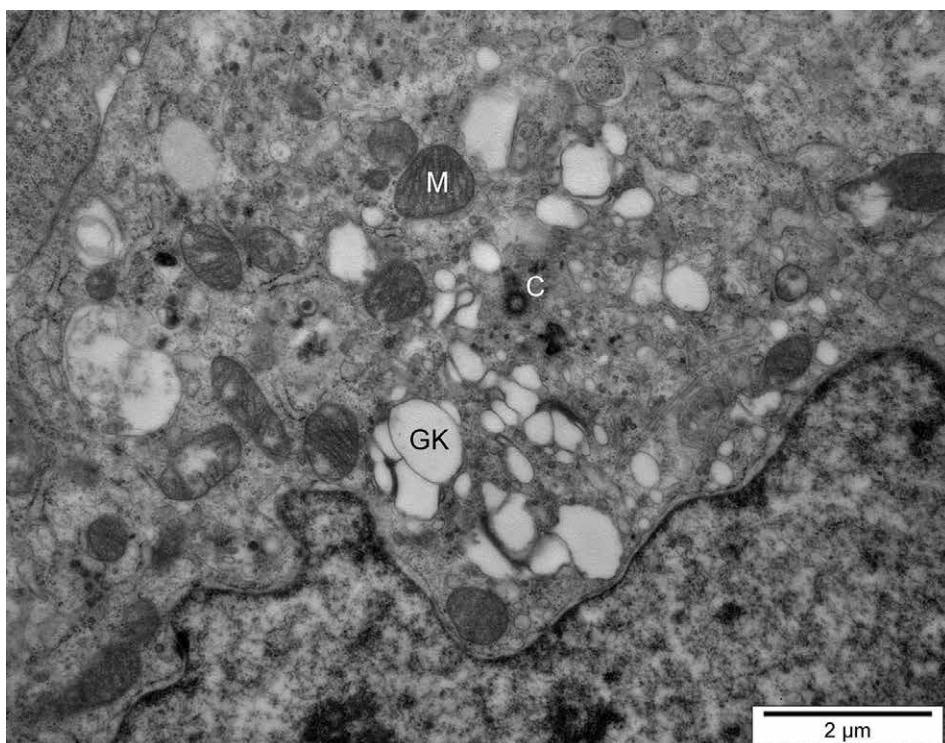
často toxických látek, které se hydroxylací převedou na deriváty, jež mohou být snadněji vyloučeny z těla), transport iontů a jiné významné děje.

5.4.2 Golgiho komplex a exocytóza

Golgiho komplex, rovněž **Golgiho aparát** (obr. 5.5), navazuje funkčně i svým umístěním v buňce na hladké endoplazmatické retikulum. Tvoří jej zpravidla jeden nebo více plochých membránových útvarů. K hlavním funkcím této organely patří **produkce membránového materiálu**, jenž slouží pro obnovu buněčné membrány i ostatních membránových struktur.

V Golgiho komplexu však probíhají také závěrečné fáze **přeměny biochemicky významných molekul**, zejména některých proteinů, které jsou určeny „na export“, tj. k transportu mimo buňku (viz dále). Při tomto procesu se z Golgiho aparátu oddělují malé membránové transportní útvary zvané **sekreční váčky** neboli **sekreční granula**. Ty se po oddělení z Golgiho komplexu přesouvají k buněčné membráně, s níž se posléze spojí a svůj vnitřní obsah uvolní do prostoru mimo buňku. Tento proces se nazývá **exocytóza**.

Aparát byl poprvé pozorován roku 1898 v Purkyňových buňkách mozečku, kde bývá poměrně dobře vyvinut. Autorem tohoto objevu je italský lékař a histolog CAMILLO



Obr. 5.5 Golgiho komplex (GK), mitochondrie (M) a centriol (C) v cytoplasmě buňky z buněčné kultury nádorových lidských neuroblastů (transmisní elektronová mikroskopie, zvětšení 15 000×)

GOLGI (1843–1926), který k obarvení vyvinul zvláštní techniku využívající kombinace dichromanu draselného a dusičnanu stříbrného, po jejichž aplikaci se v buňkách vytvářejí velmi drobné tmavé krystalky chromanu stříbrného. Tímto způsobem je možné vizualizovat nejen některé vnitřní struktury, ale také celé nervové buňky, včetně jejich výběžků (axonů a dendritů). Toho GOLGI využil k detailnímu studiu stavby nervové soustavy, za což mu byla roku 1906 udělena Nobelova cena. Na počest GOLGIHO byl později pojmenován také Golgiho komplex.

5.4.3 Lyzozomy a endocytóza

Kromě výše popsaných organel nacházíme v buňkách ještě další **membránové útvary**, které mohou mít velmi rozdílnou funkci. Patří k nim **lyzozomy**, které obsahují 40 až 60 různých hydrolytických enzymů, souborně označovaných jako **kyselé hydrolázy**. Označení „kyselé“ vychází ze skutečnosti, že tyto enzymy jsou aktivní pouze v kyselém prostředí (pH 4,8–6,0), které se uvnitř lyzozomu trvale udržuje. Působením těchto enzymů dochází ke štěpení neboli **lýze** (z řeckého lysis, resp. λύσις = rozpouštění, rozklad) různých molekul, zejména proteinů, sacharidů, nukleových kyselin a lipidů. Od výrazu „lýza“ pochází název lyzozom.

Lysozomy se uplatňují při degradaci molekul z vnějšího i vnitřního prostředí buňky. Proto se podílejí také při procesu **endocytózy**, kdy buňka přijímá částice z vnějšího prostředí. Pokud buňka takto pohlcuje částičky malých rozměrů (zpravidla menších než 150 nm), jde o tzv. **pinocytózu** („buněčné pití“). Tyto částice jsou nejprve pohlceny do malého váčku, který vzniká z cytoplazmatické membrány a vchlipuje se dovnitř buňky. Takto vzniklý endocytotický váček pak prochází dalšími změnami a v nitru buňky splývá s lysozomem, jehož enzymy zpravidla rozštěpí pohlcený materiál. Rozštěpením získá buňka některé látky, které může dále využít (např. aminokyseliny). Tyto látky pak přecházejí do cytoplazmy. Nerozložitelné zbytky bývají vyloučeny z buňky procesem tzv. buněčné defekace.

Rozměrnější částice (např. jiné buňky nebo jejich části, bakterie nebo ostatní partikule o průměru větším než 250 nm) přijímá buňka procesem zvaným **fagocytóza** („buněčné požívání“). V tomto případě jsou částice nejdříve pohlceny do tzv. **fagozomu** („fagocytární vakuoly“), který pak uvnitř buňky splývá s lysozomem. Schopnost fagocytózy je dobře známa u mnoha protistů (např. měňavek), kteří si touto cestou obstarávají potravu. V lidském organismu je fagocytóza typická pro tzv. profesionální fagocyty, k nimž patří mimo jiné některé typy **leukocytů** (bílých krvinek) a tzv. **makrofágy**. Fagocyty jsou schopny pohlcovat např. buňky bakterií a tím následně napomáhat k nástupu či průběhu dalších obranných reakcí. Proto má fagocytóza **klíčový význam pro imunitu organismu** a uplatňuje se při imunitní odpovědi (viz kapitoly 53 a 54).

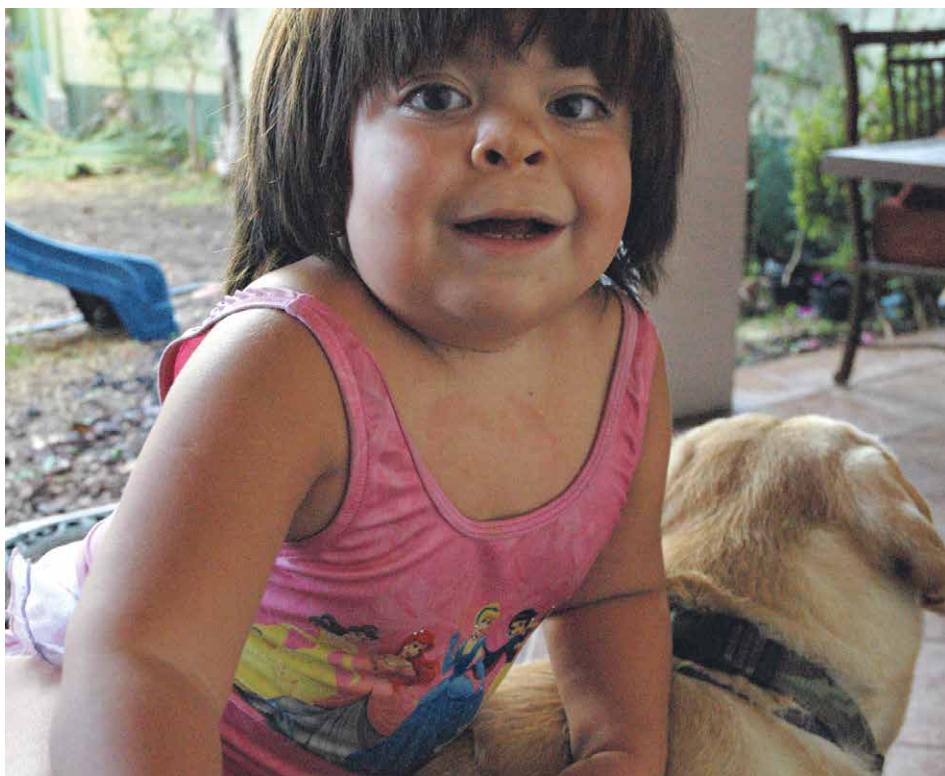
Kromě imunitní odpovědi proti původcům infekčních onemocnění zastávají fagocytující buňky i jiné úlohy. Významně se uplatňují např. při likvidaci poškozených a odumřelých buněk v těle. Tak např. makrofágy mohou každý den strávit až 10^{11} zestárších červených krvinek (erytrocytů).

Lysozomy však neslouží pouze ke štěpení molekul exogenního původu. Mají zásadní význam také při **odbourávání vlastních, již nepotřebných molekul** přítomných v nitru buňky.

K výbavě lysozomů patří také enzymy zvané **katepsiny**, které řadíme mezi proteázy (enzymy schopné štěpit proteiny). Tyto enzymy se z lysozomů uvolňují do cytosolu při zahájení tzv. **programované buněčné smrti**. Pod tímto pojmem rozumíme proces, kdy buňka z různých důvodů provede své sebezničení (proto se někdy programovaná buněčná smrt označuje jako „buněčná sebevražda“). Katepsiny v tomto případě napomohou k rozštěpení vnitřního obsahu buňky, především jeho proteinové složky.

Význam lysozomů vyplývá i z faktu, že geneticky podmíněné **poruchy tvorby lysozomů, resp. lysozomových enzymů**, mají zpravidla velmi těžký průběh a patří ke klinicky nejzávažnějším vrozeným onemocněním. Tyto poruchy jsou způsobeny hromaděním určitých nerozštěpených molekul v buňkách a tkáních, což dříve či později způsobí jejich zánik a následně negativně ovlivní činnost celého organismu.

V současnosti je známo asi 50 těchto chorob. Příkladem jsou tzv. **mukopolysacharidózy**, u nichž dochází k poruše funkce některého z lysozomálních enzymů štěpícího glykosaminoglykany (dříve zvané mukopolysacharidy – odtud název). Tyto enzymatické defekty vedou k hromaděni nerozštěpených glykosaminoglykanů v buňkách, v pojivových tkáních a také v krvi. Citelné je zejména ukládání těchto molekul v neuronech, které postupně zanikají, což způsobuje poruchu činnosti nervové soustavy. Kromě charakteristických obličejových rysů (obr. 5.6) jsou typickými projevy psychomotorická a růstová retardace, dále poruchy vývinu kostní tkáně, ale také postižení srdce či jiných



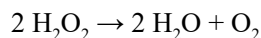
Obr. 5.6 Dívka postižená mukopolysacharidózou (typický obličej) (zdroj: Wonderlane – <https://www.flickr.com/photos/wonderlane/3464129989/in/photostream/>, CC BY 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=80093189>)

orgánů. Obtíže se zpravidla objevují po 1. roce života a pozvolna se zhoršují. U dítěte se začíná projevovat nápadný neklid, poruchy spánku a postupný úbytek rozumových schopností. Pacienti zpravidla umírají v dětském nebo raném dospělém věku. Účinná léčba mukopolysacharidóz v současnosti neexistuje, v některých případech lze však průběh choroby zbrzdit podáváním chybějícího enzymu nebo látek, které zabráňují vstupu glykosaminoglykanů do buněk. U některých pacientů se podařilo dosáhnout úspěchu transplantací nezralých (kmenových) buněk od zdravých dárců. Do budoucna se předpokládá využití genové terapie (viz kapitola 64).

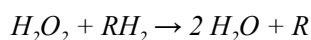
5.4.4 Peroxizomy

Další specifickou skupinou membránových organel jsou **peroxizomy**. Také tyto struktury obsahují mnoho různých enzymů. V nitru peroxisomů probíhá řada biochemických dějů, mimo jiné syntéza některých lipidů, syntéza cholesterolu, oxidace mastných kyselin (stejně jako v mitochondriích) a degradace aminokyselin. Při některých těchto reakcích vzniká jako vedlejší produkt **peroxid vodíku** (H_2O_2) (odtud název organel). Tato látka je obecně velmi agresivní a mohla by způsobit nevratnou degradaci většiny buněčných struktur. Proto je v peroxisomech přítomna skupina enzymů, které peroxid

vodíku degradují. Nejvýznamnější z těchto enzymů je **kataláza**, jejímž působením se peroxid rozkládá podle rovnice:



Další cestou, jak může kataláza degradovat peroxid vodíku, je oxidace organické látky obsahující vodík (v rovnici znázorněné jako RH_2):



*Také geneticky podmíněné poruchy funkce peroxizomů, resp. jejich enzymů, patří k velmi závažným vrozeným onemocněním se špatnou prognózou. Příkladem je **Zellwegerův syndrom**, u něhož dochází k výraznému snížení aktivity peroxizomových enzymů nebo i ke ztrátě peroxizomů. Zasaženy bývají zejména mozek, játra a ledviny, podle čehož se onemocnění také nazývá cerebrohepatorenální syndrom. U postižených novorozenců zjišťujeme nižší porodní váhu a následně velmi pomalé přibývání tělesné hmotnosti, což souvisí se závažnou poruchou příjmu potravy. Postupně se rozvíjejí různé neurologické obtíže, zejména poruchy sluchu a zraku, křeče a celkově snížené svalové napětí (těžká hypotonie). Játra postižených dětí jsou zpravidla zvětšena a projevem jejich narušené funkce bývá žloutenka. Typický bývá rozvoj mentální retardace. Prognóza onemocnění je velmi špatná, většina postižených dětí umírá do 1 roku života. Účinná léčba zatím není známa.*

5.4.5 Proteazomy

Vedle lyzozomů se na odbourávání nepotřebných proteinových molekul podílejí významnější měrou nemembránové struktury zvané **proteazomy** (někdy nazývané též prozomy nebo multikatalytické proteinázy). Jde o velmi malé válcovité proteinové částice o velikosti 10×60 nm přítomné v cytoplasmě i v buněčném jádře. V nitru proteazomů probíhá rozklad proteinů neboli **proteolýza** (viz oddíl 21.7). Aby však mohl být příslušný protein v proteazomu rozložen, je nejprve označen tak, že se na něj naváže jiný protein zvaný **ubikvitin**. Připojení ubikvitinu katalyzuje enzym **ubikvitin ligáza** (viz oddíl 44.3.4). Protein zpravidla označený větším počtem ubikvitinových jednotek pak putuje do proteazomu, kde je nejprve zbaven ubikvitinu a poté rozložen. V proteazomech nezanikají pouze proteiny, které jsou pro buňku již nepotřebné, ale také proteiny defektní, tzn. s chybnou strukturou nebo různým způsobem poškozené.

Předpokládá se, že v proteazomech probíhá degradace asi 90 % všech nepotřebných bílkovin. Proto mají pro rozklad proteinů větší význam než lyzozomy (viz oddíl 5.4.3). Proteazomy nacházíme ve všech eukaryotických buňkách a také u některých prokaryot.

Pod elektronovým mikroskopem byly proteazomy objeveny koncem šedesátých let 20. století. Jejich funkce však byla objasněna až v letech 1988–1989 (z této doby pochází také název „proteazom“). Skutečnost, že u eukaryotických buněk představují proteazomy hlavní proteolytický systém, dokumentují i výsledky četných experimentů a pozorování, podle nichž narušení tvorby proteazomů (např. vlivem mutace nebo vnějším zásahem) vede ke smrti buňky. Zatím provedené studie dokonce ukazují, že nádorové buňky jsou v tomto směru daleko citlivější k narušení proteazomů než buňky normální. Proto byly některé látky narušující proteazomy či zastavující jejich tvorbu,

*tzv. proteazomové inhibitory, navrženy k využití při protinádorové léčbě.²¹ V současnosti se v onkologické praxi aplikuje zejména **bortezomib** (známý též pod názvem „Velcade“), který patří k neúčinnějším chemoterapeutikům při léčbě mnohočetného myelomu.*

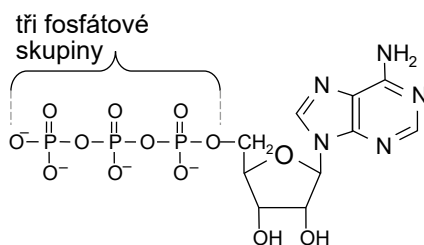
5.4.6 Semiautonomní organely

Semiautonomními organelami jsou **mitochondrie** a **plastidy**. Označení „semiautonomní“ vychází ze skutečnosti, že mají vlastní genetickou informaci (vlastní DNA) a jejich dělení probíhá do značné míry nezávisle na dělení buňky. V živočišných (a tedy i lidských) buňkách stejně jako v buňkách hub nacházíme pouze mitochondrie. V buňkách rostlin a některých protistů (např. krásnooček) se navíc vyskytují plastidy.

5.4.6.1 Mitochondrie – energetické centrum buňky

Nezbytným vybavením každé kuchyně je vaříč, sporák, popř. jiný zdroj tepla. Pokud bychom ho neměli, těžko bychom připravili většinu jídel, ani bychom si neuvařili kávu nebo čaj. Byli bychom tak celoživotně odkázáni na studenou kuchyni. Ani výroba mnohých potravin studené kuchyně se však neobejde bez dodání tepla (např. většina masných výrobků vzniká vařením či uzením masa). Z toho vyplývá, že pro přípravu naprosté většiny potravin je nezbytné dodání tepelné energie.

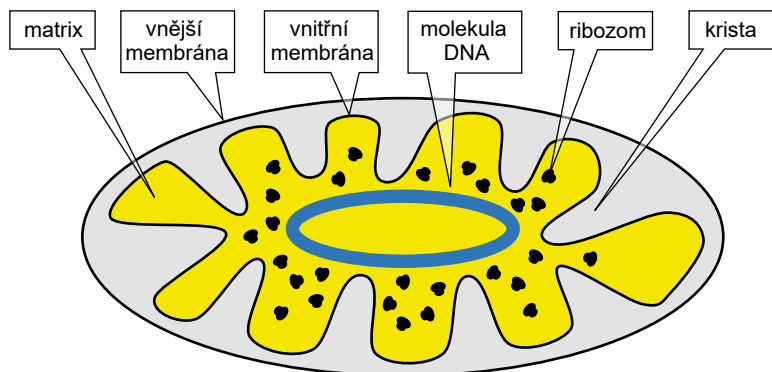
Také v buňce se každým okamžikem uskuteční nespočet reakcí a dalších životně důležitých procesů a jen málo z nich probíhá zcela spontánně. K realizaci většiny těchto dějů musí buňka **dodat energii**. V „buněčné kuchyni“ však nenajdeme žádná ohřívadla. energii je třeba dodat v jiné, a to chemické formě. Existují molekuly, které označujeme jako **makroergní** či makroergické. Pokud dojde k jejich rozštěpení, uvolní se chemická energie, kterou může buňka využít k uskutečnění určité reakce či jiného procesu. Nejvýznamnější takovou makroergní molekulou je **adenosintrifosfát** (obr. 5.7), jehož převážný podíl vzniká za normálních podmínek v buněčných strukturách zvaných **mitochondrie**.



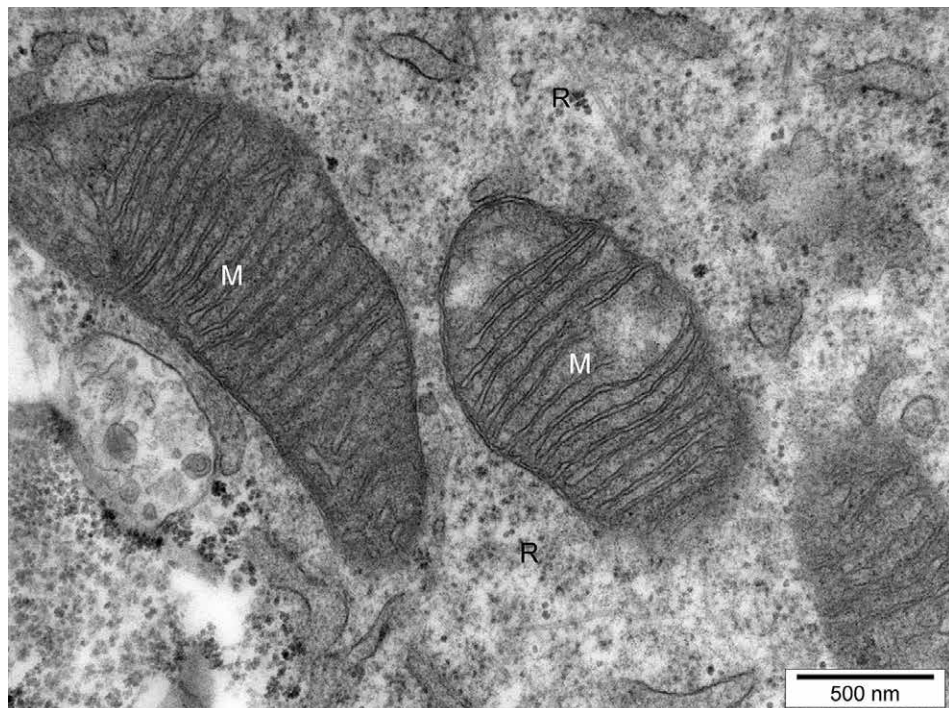
Obr. 5.7 Strukturní vzorec adenosintrifosfátu (ATP)

²¹ Bližší informace o proteazomech, mechanismu jejich působení i o možném léčebném využití proteazomových inhibitorů najdou zájemci např. v článku FUCHS O, NEUVIRTOVÁ R. Ubikvitiny, proteazomy, sumoylace a použití dnes a zítra v terapii nádorů i jiných chorob I. Ubikvitin – proteazomový systém a transkripční faktor NFκB. Vnitř. Lék. 2006; 52(4): 371–378.

Mitochondrie (obr. 5.4, 5.8 a 5.9) má zpravidla oválný či válcovitý tvar o průměru 0,5–1 μm . Délka mitochondrie závisí na typu, resp. metabolické aktivitě buňky, a může kolísat od několika jednotek až do 10 μm . Každá mitochondrie je obalena **dvěma membránami**: vnitřní a vnější (obr. 5.8). Vnější membrána je zpravidla hladká, zatímco



Obr. 5.8 Stavba mitochondrie



Obr. 5.9 Mitochondrie (M) a volné ribozomy (R) v cytoplasmě buňky z buněčné kultury nádorových lidských neuroblastů (transmisní elektronová mikroskopie, zvětšení 50 000 $\times$)

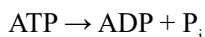
vnitřní membrána se vchlipuje do vnitřního prostoru mitochondrie v podobě výběžků, tzv. **krist** (*cristae mitochondriales*). V nitru mitochondrie nacházíme poměrně hustou hmotu zvanou matrix. V ní je přítomna molekula **mitochondriální DNA (mtDNA)**, která je většinou kruhová (cirkulární). Molekuly mtDNA mají své vlastní geny a vytvářejí si některé specifické proteiny (viz kapitola 51). Proto obsahují mitochondrie v matrix také **vlastní ribozomy**, které jsou však velikostí a stavbou velmi podobné prokaryotickým ribozomům (viz oddíl 58.2). Znamená to, že se liší od ribozomů v cytoplazmě a na jiných membránových organelách eukaryotické buňky.

Utváření mtDNA, mitochondriálních ribozomů a další specifické znaky vypovídají o tom, že **mitochondrie patrně vznikla z prokaryotické buňky**, která v dávne evoluční minulosti vstoupila do primitivní buňky eukaryotické. V průběhu další evoluce se stále prohlubovala vzájemná kooperace obou buněk. Prokaryotická buňka postupně ztratila většinu své genetické informace, pozbyla schopnost samostatné existence a proměnila se na mitochondrii. Uvedený proces, kdy docházelo ke stále těsnější spolupráci obou buněk, se nazývá **endosymbióza**. Předpokládá se, že endosymbióza je jedním ze základních milníků v procesu vzniku eukaryotické buňky (viz oddíl 51.1).

Počet mitochondrií v buňkách je různý a závisí (stejně jako tvar mitochondrií) na typu a metabolické aktivitě buňky. Velký počet mitochondrií nacházíme např. v buňkách příčně pruhované svalové tkáně srdeční – kardiomyocytech. Poměrně bohaté na mitochondrie jsou také jaterní buňky (jedna jaterní buňka obsahuje zhruba 1700 až 2500 mitochondrií).

Molekula mtDNA obsahuje geny, jejichž porucha (mutace) může způsobit závažná genetická onemocnění postihující především nervový systém. O těchto chorobách, jejich dědičnosti i dalším významu mtDNA pojednává kapitola 51.

V mitochondriích probíhají významné biochemické procesy, zejména **beta-oxidace mastných kyselin, citrátový (Krebsův) cyklus a dýchací řetězec**, resp. **oxidativní fosforylace**.²² Uvedené děje jsou za normálních podmínek navzájem spřaženy a ve svém výsledku vedou mimo jiné k syntéze již zmíněného **adenosintrifosfátu (ATP)**. Tato makroergní molekula se jako **zdroj chemické energie** využívá v mnoha biochemických reakcích. Má také klíčový význam pro uskutečnění naprosté většiny životně důležitých procesů, které by bez dodání energie nemohly proběhnout. Aby bylo možné získat z ATP chemickou energii, štěpí se podle rovnice:



ADP označuje **adenosindifosfát**, P_i je zkratka používaná pro **fosfát**, což je anorganický iont PO_4^{3-} odvozený z kyseliny trihydrogenfosforečné (H_3PO_4). Opětným připojením fosfátové skupiny k ADP lze opět vytvořit ATP (k tomuto procesu dochází např. v závěrečné fázi dýchacího řetězce).

*Při některých procesech se z ATP odštěpují dvě fosfátové skupiny. Výsledkem je **adenosinmonofosfát (AMP)** a **pyrofosfát (PP_i)**, což je struktura tvořená dvěma fosfátovými skupinami. Tento děj lze zapsat jednoduchou rovnicí:*



²² Zájemce o podrobnější popis těchto dějů odkazují na učebnice biochemie.

K odštěpení pyrofosfátu dochází také při syntéze DNA a RNA (viz kapitoly 15 a 20).

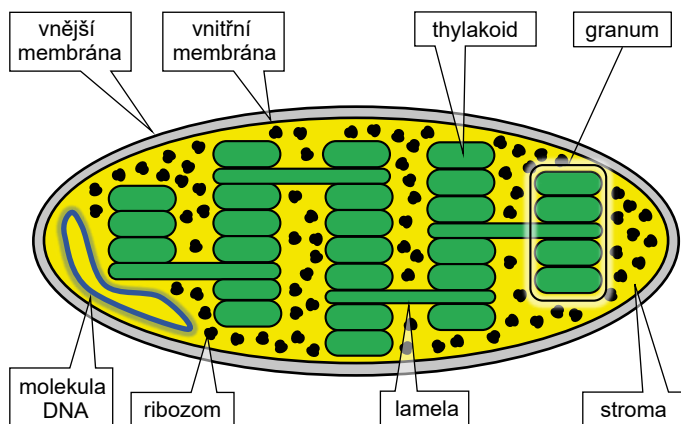
Bez štěpení ATP si nelze představit např. svalový stah, pohyb bičků, dělení buňky, syntézu nukleových kyselin a proteinů, buněčnou komunikaci, transport molekul mezi buňkami a nespočet dalších dějů. Proto je mitochondrie, kde za normálních podmínek vzniká většina ATP, často označována jako **energetické centrum buňky**.

Kromě ATP se v buňce vyskytují ještě jiné makroergní molekuly (např. fosfoenolpyruvát, kreatinfosfát, koenzym A a další). ATP je však makroergní sloučeninou primárního významu, proto bývá někdy označován jako „**univerzální energetické platidlo**“. Téměř všechny ostatní makroergní molekuly vznikají za jeho účasti, sám je pak výlučným energetickým zdrojem pro řadu energeticky náročných pochodů, zejména syntetických, ale také rozkladných (katabolických) reakcí.

5.4.6.2 Chloroplasty a fotosyntéza

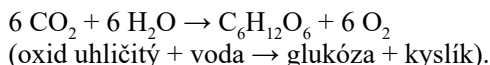
Nejznámější a nejvýznamnější formou plastidů jsou **chloroplasty**. Jejich struktura (obr. 5.10) se v mnohém podobá mitochondriím. Jsou obaleny dvěma membránami, mají vlastní molekulu DNA (chloroplastovou DNA – **cpDNA**) a vlastní ribozomy, které jsou stejně jako v případě mitochondrií velmi podobné ribozomům prokaryot. Proto se předpokládá, že plastidy vznikly během evoluce podobnou cestou jako mitochondrie, tj. **endosymbiózou**. Buňkou, která v tomto případě vstoupila do původní buňky eukaryotické, byla nejspíše sinice schopná fotosyntézy (viz oddíly 51.1 a 58.5).

V jedné rostlinné buňce se normálně vyskytují desítky až stovky chloroplastů. Známe však četné výjimky. Výrazné snížení početnosti chloroplastů vedoucí až k tzv. chloróze (projevující se nápadným zežloutnutím listů) bývá většinou vyvoláno nedostatkem některých stopových prvků, zejména železa nebo hořčíku, který je nezbytný pro tvorbu listového barviva – chlorofylu (viz dále). V jednom chloroplastu nacházíme zpravidla 10 až 50 kopií cpDNA. Ačkoli se v učebnicích většinou traduje, že molekula cpDNA je kruhová (stejně jako mtDNA), známe u mnoha rostlin také lineární, či dokonce větvené formy.



Obr. 5.10 Stavba chloroplastu

V nitru chloroplastů probíhá významný proces zvaný **fotosyntéza**. Podstatou fotosyntézy neboli fotosyntetické asimilace je tvorba sacharidů a kyslíku z molekul vody a oxidu uhličitého. Během tohoto děje probíhá fixace energie slunečního záření, která se mění na energii chemickou (přesněji na energii chemických vazeb). Velmi zjednodušeně lze proces fotosyntézy vyjádřit souhrnnou chemickou rovnicí:



Zcela správný zápis celé rovnice by měl ovšem znít:



Důvodem pro tento komplikovanější a zdánlivě nelogický zápis (na obou stranách rovnice je uvedena voda) je skutečnost, že veškerý kyslík vzniká z molekul vody (oněch „12 H₂O“), která do reakce vstupuje. Naopak voda („6 H₂O“) uvedená mezi produkty fotosyntézy vzniká z kyslíku obsaženém v oxidu uhličitém.²³

K zachycení slunečního záření, přesněji fotonů, slouží fotosyntetická barviva, která v komplexu se specifickými proteiny tvoří tzv. **světlosběrné antény**. K těmto barvivům patří u rostlin zejména **chlorofyl a** a **chlorofyl b**. Jsou obsaženy uvnitř chloroplastů v drobných membránových útvech, tzv. **thylakoidech**, jejichž nahromaděním vznikají tzv. grana (jednotné číslo *granum*). Zelená barva chlorofylů je příčinou zeleného zbarvení chloroplastů i celé nadzemní části rostlinného těla, zejména listů.

*Při procházkách podzimní přírodou nás často upoutá nápadné žluté, oranžové či červené zbarvení listů mnohých dřevin, stejně jako jejich sytě červeně zbarvené plody (např. šípku či hlohu). Kam však zmizel chlorofyl a s ním i chloroplasty? Příčinou popsaneho zbarvení bývají plastidy zvané **chromoplasty**, které zpravidla vznikají z chloroplastů, v nichž již neprobíhá tvorba chlorofylů. Zůstávají zde však barviva zvaná **karoteny** a **xantofyly**, která dodávají listům a plodům charakteristické žluté, oranžové či červené zbarvení (obr. 5.11). V případě plodů představuje přítomnost těchto barviv nezanedbatelnou výhodu, neboť si jejich červené barvy snadno povšimnou ptáci, kteří je pak zkonzumují a mohou dále šířit jejich semena.*

Koncem devadesátých let 20. století byly u plastidů objeveny další struktury označované jako **stromuly**.²⁴ Ve větší míře je nacházíme u nezelených plastidů. Jde o trubičkovité výběžky, které vyčnívají z plastidů do cytoplazmy a dynamicky mění svou velikost. Předpokládá se, že stromuly výrazně zvětšují povrch plastidů, čímž usnadňují výměnu látek mezi nimi a cytoplazmou. Kromě toho zřejmě propojují jednotlivé plastidy a zajišťují vzájemnou výměnu některých bílkovin, zejména enzymů.²⁵ Objevení stromul vedlo k zásadní změně představy o tvaru plastidů, které byly původně považovány za hladké, bochníčkovité útvary.

²³ Zájemce o bližší popis fotosyntézy odkazují na podrobnější výklad v učebnicích biochemie či fyziologie rostlin.

²⁴ Někteří autoři používají latinský plurál *stromuli*.

²⁵ Bližší informace o chloroplastech a dalších plastidech najde zájemce např. v souborném článku: HUDÁK J. Chloroplasty – zelené organely. Živa 2010; 3: 107–109.



Obr. 5.11 Barva opadaného listí způsobená úbytkem chlorofylu

Přítomnost chloroplastů umožňuje buňkám specifický způsob výživy. Organismy schopné vytvářet složitější molekuly organických látek z jednoduchých anorganických molekul označujeme obecně jako **autotrofní**. Organismy, které tuto přeměnu provádějí cestou fotosyntézy, jsou **fotoautotrofní**. Odlišujeme je tak od organismů **heterotrofních** (přesněji chemoheterotrofních), které získávají energii pouze štěpením organických látek. K heterotrofním organismům řadíme živočichy, houby a ta protista, která nejsou schopna fotosyntézy (např. trypanozomy, toxoplazmy, trepky, měňavky nebo hlenky).

5.4.7 Cytoskelet a pohyb na buněčné úrovni

Každá buňka je vybavena zvláštní proteinovou kostrou – **cytoskeletem**. Jde o soubor proteinových vláken, který má především **opěrnou a pohybovou funkci** (míněn je nejen pohyb buňky samotné, ale také pohyb struktur uvnitř buňky). Cytoskelet tedy podmiňuje nejen aktuální tvar buňky, ale také rozmístění jednotlivých organel v jejím nitru a transport organel i jednotlivých molekul uvnitř buňky.

Až do poloviny 20. století převažoval názor, že cytoplazma je v podstatě čirým koloidním roztokem, v němž se jen velmi sporadicky vyskytují některé organely. Teprve zavedení nových technik ve druhé polovině 20. století přispělo k objevení mnoha nových buněčných struktur, mezi jinými vláken cytoskeletu, která jsou, jak se ukázalo, v buňce velmi početná. K jejich nalezení přispěla nejen elektronová, ale také fluorescenční mikroskopie (viz kapitola 6). Ukázalo se totiž, že proteiny v nitru buňky (včetně těch, které tvoří cytoskelet) lze úspěšně zviditelnit pomocí specifických protilátek značených

*fluoreskujícími molekulami. Každá taková protilátka se váže na specifický protein a místo výskytu proteinu v buňce se pod fluorescenčním mikroskopem projeví výraznou fluorescencí (viz oddíl 6.4). Proto se tato technika nazývá **imunofluorescence**.*

Známe tři základní typy cytoskeletových útvarů:

1. **Mikrofilamenta**, která vznikají vzájemným spojením (polymerací) velkého počtu molekul proteinu **aktinu**. Vyskytují se ve všech buňkách v poměrně velkém počtu. U některých buněk jsou základní strukturou umožňující jejich pohyb. Specifické uspořádání mají ve svalových vláknech, kde hrají klíčovou roli při svalovém stahu (svalové kontrakci).

Ve **svalovém vlákně příčně pruhovaného svalstva** (viz oddíl 4.3) jsou aktinová mikrofilamenta spojena s filamenty tvořenými proteinem **myosinem** (přesněji myosinem II). Aktinová a myosinová filamenta ve svalu se souborně označují jako **myofilamenta**. Střídání aktinových a myosinových myofilament je příčinou charakteristického pruhování, které je dobře pozorovatelné pod mikroskopem (odtud název „příčně pruhované svalstvo“). Myosin je schopen štěpit adenosintrifosfát (ATP) na adenosindifosfát (ADP) a fosfát. Tím získá energii, aby mohl fungovat jako tzv. **molekulární motor**. Samotný svalový stah je vyvolán uvolněním vápenatých iontů (Ca^{2+}) z hladkého endoplazmatického retikula, které se u svalového vlákna nazývá **sarkoplazmatické retikulum**. Následkem jejich působení se aktin naváže na myosin, který současně získá schopnost štěpit ATP. energii uvolněnou štěpením ATP využije myosin k tomu, aby se posunul po aktinovém filamentu. Tímto posunem se aktinové filamenty vtahují mezi myosinové, čímž se uskutečňuje samotný svalový stah. Při zpětném natažení (uvolnění) svalu se vápenaté ionty vracejí zpátky do nitra sarkoplazmatického retikula a vazby mezi aktinem a myosinem se přerušují.²⁶

2. **Intermediární filamenta** (též „střední filamenta“) mají význam zejména jako opora jednotlivých buněčných struktur a zvyšují mechanickou odolnost buňky. Zvláštní typ těchto vláken nacházíme také v buněčném jádře, v němž vytvářejí tzv. jadernou laminu (viz kapitola 32). Na rozdíl od mikrofilament a mikrotubulů (viz níže) jsou intermediární filamenta tvořena dlouhými vláknitými proteinovými molekulami, nikoli velkým počtem jednotlivých proteinových molekul. Známe větší počet proteinů, které mohou intermediární filamenta vytvářet a jsou víceméně specifické pro určitý typ buněk, resp. příslušnou tkáň.

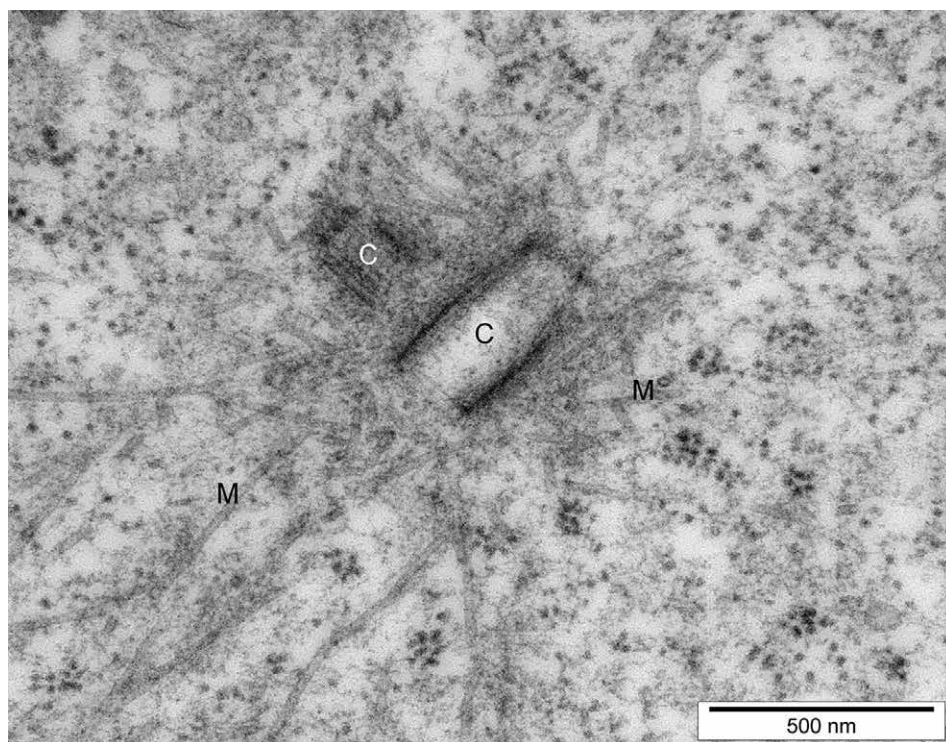
*Tak např. intermediární filamenta tvořená cytokeratinem se nacházejí v buňkách výstelkové (epitelové) tkáně, zatímco desminová intermediární filamenta lze prokázat ve svalových vláknech, resp. svalových buňkách, vimentinová filamenta najdeme v buňkách pojiv a tzv. neurofilamenta (tvořená α -internexinem a nestinem) jsou specifická pro buňky nervové neboli neurony. V současnosti je možné určit jednotlivé typy těchto intermediárních filament pomocí imunofluorescence s využitím specifických protilátek (viz výše). Podaří-li se nám identifikovat typ těchto filament, můžeme snadno zjistit typ buňky, ve které se nacházejí. To pomáhá zejména při **diagnostice některých nádorových onemocnění**, kdy mají nádorové buňky natolik změněnou strukturu, že nelze běžnou prohlídkou pod optickým mikroskopem zjistit,*

²⁶ Uvedený popis je maximálně zjednodušený a slouží pouze k základní orientaci. Ve skutečnosti je svalový stah daleko složitější proces a účastní se ho mnoho jiných proteinů. Podrobnější informace najdou zájemci např. v učebnicích biologie člověka.

ze které tkáň pocházejí. Tak můžeme určením typu buněk tvořících nádor nejen přesněji diagnostikovat onkologické onemocnění, ale také následně stanovit jeho prognózu a možnosti účinné léčby.

3. **Mikrotubuly** se vyskytují ve většině eukaryotických buněk. Vznikají polymerací molekul proteinu **tubulinu**. V buňce začíná polymerace tubulinu v místech označovaných jako **organizační centra mikrotubulů**, která jsou u živočišných (a tedy i u lidských) buněk shodná s oblastí **centrozomu** (obr. 5.12), což je okrsek cytoplazmy, který obsahuje dvojici organel zvaných **centrioly**. Také každý centriol je tvořen mikrotubuly (obsahuje devět do kruhu uspořádaných trojic mikrotubulů). V nedělicí se buňce najdeme centrozom zpravidla poblíž jádra. Od centrozomu vyrůstají stovky jednotlivých mikrotubulů, které se rozbíhají do všech stran a dosahují až k cytoplazmatické membráně.

Stojí za připomenutí, že objevitelem centrozomu byl český zoolog, cytolog a embryolog FRANTIŠEK VEJDOVSKÝ (1849–1939) (obr. 5.13), který o něm referoval již v roce 1886, avšak použil pro něj tehdy název „periplast“. Dnešní pojmenování „centrozom“ je o rok mladší a jeho autorem je významný německý biolog THEODOR BOVERI (1862–1915). Další název této struktury, který se neujal, navrhl belgický embryolog a cytolog EDOUARD VAN BENEDEN (1846–1910) a do češtiny by se dal nejspíše přeložit jako



Obr. 5.12 Centrozom v cytoplazmě buňky z buněčné kultury nádorových lidských neuroblastů. V centrozomu se nachází pár centriolů (C), od nichž se paprscitě šíří tvořící se mikrotubuly (M) (transmisní elektronová mikroskopie, zvětšení 80 000×)

„přitažlivá koule“, resp. „koule, která přitahuje“ (ve francouzském originálu doslova „sphère attractive“). Všichni tři jmenovaní badatelé jsou známi také tím, že svými studiemi buněčných struktur a buněčného dělení na přelomu 19. a 20. století významně podpořili chromozomovou teorii dědičnosti (viz kapitola 32.2).

Je zajímavé, že **centrozomy v některých buňkách zcela chybí**, a přesto zde dochází k normální organizaci mikrotubulů. K buňkám, které centrozom neobsahují, patří buňky většiny rostlin a hub. Za zmínku však stojí, že ho nenacházíme ani v buňkách některých živočichů, např. známé mušky octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*) anebo hlístka háďátka obecného (*Caenorhabditis elegans*). Také buněčné dělení zvané meióza (viz oddíly 37.3 a 37.4.2), které dává vznik lidskému vajíčku, probíhá bez přítomnosti centriolů.

Mikrotubuly přispívají k udržení specializovaného tvaru buněk, především však hrají významnou úlohu při **nitrobuňčném transportu** buněčných organel.

Tento transport zprostředkují zvláštní bílkovinné komplexy, které mají charakter molekulárních motorů (viz výše). Zde je označujeme jako **mikrotubulární motory**. Tyto komplexy umožňují pohyb buněčných organel podél mikrotubulů. Proto má každý mikrotubulární motor dvě základní části – jednou je spojen s příslušnou organelou, druhou se dotýká určitého mikrotubulu, podél něhož tuto organelu posouvá.

Aktivita mikrotubulárního motoru spočívá v tom, že v části připojené k mikrotubulu dochází ke štěpení adenosintrifosfátu (ATP), čímž motor získává energii k tomu, aby posunul organelu podél vlákna (jde o proces podobný svalovému stahu). Typickými mikrotubulárními motory jsou **kinesin** a **dynein**, které se liší tím, že každý přesouvá organely v odlišném směru a také jinou rychlostí.

Mikrotubuly mají také klíčový význam při **dělení buněčných jader** (mitóze a meióze). V tomto případě vytvářejí aparát zvaný **dělicí vřeténko**, jenž umožňuje přesné rozdělení a rozchod chromozomů do dceřiných buněk (viz oddíl 33.2).

Tubulinová vlákna jsou rovněž základními funkčními strukturami **bičků a řasinek** eukaryotických buněk. Bičík (*flagellum*) u eukaryot je vláknitý výběžek, ohraničený membránou, který obsahuje specificky uspořádaný systém mikrotubulů.

Na průřezu bičkem pozorujeme v okrajové (periferní) části devět dvojic (dubletů) mikrotubulů, které jsou kruhově uspořádány a obklopují dvojici mikrotubulů umístěnou uprostřed. Dvojice periferních mikrotubulů jsou vzájemně propojeny dyneinem (viz výše), který štěpí adenosintrifosfát (ATP), čímž získává energii pro pohyb bičku. Při



Obr. 5.13 FRANTIŠEK VEJDOVSKÝ, český zoolog a cytolog, objevitel centrozomu (autor: Václav Mára – Světozor, ročník 1885, svazek 1, digitalizováno Českou akademií věd. Volné dílo, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=11691560>)

pohybu bičíku se pak uplatňuje vzájemný pohyb dvojic mikrotubulů, které se posouvají proti sobě podobně jako při svalovém stahu.

Bičíky jsou strukturou umožňující **pohyb buňky**, zpravidla její přesun z místa na místo. Setkáváme se s nimi u různých zástupců eukaryot a u rozmanitých typů buněk. Nacházíme je např. u některých protistů, kteří se podle toho souborně označují jako **bičíkovci** (*Mastigophora*). Z nich jmenujme dobře známé krásnoočko (*Euglena*), váleče (*Volvox*) (viz oddíl 4.3), ale také mnohé parazitické zástupce jako např. trypanozomu (*Trypanosoma*) (viz oddíl 57.5.6 a obr. 57.4), lamblii (*Giardia*) a bičenku (*Trichomonas*). Bičík nacházíme také u samčích pohlavních buněk (spermatozoidů) některých rostlin (např. mechorostů a kapradňorostů) a živočichů. Také v lidském organismu se bičíky vyskytují u mužských pohlavních buněk – spermií.

Řasinky (cilie nebo též brvy) mají stejnou strukturu jako bičíky, oproti bičíkům jsou však výrazně kratší. Vyskytují se zpravidla ve větším počtu na povrchu některých buněk. U jednobuněčných organismů mohou řasinky sloužit k přesunu buněk ve vodném prostředí, ale také k pohánění tekutin podél povrchu buňky, což umožňuje získání potravy. Dobře to lze pozorovat u některých protistů, zejména u **nálevníků** (*Ciliophora*).

Řasinky však nacházíme i u některých buněk v tělech mnohobuněčných organismů, včetně člověka. V lidském těle je výskyt řasinek typický pro buňky určitých typů krycí a výstelkové tkáně (epitelu). Tyto buňky tvoří např. výstelku vnitřních partií **respiračního traktu**. Pohyb jejich velmi početných řasinek²⁷ zajišťuje přesun hlenu, odumřelých buněk i drobných vdechnutých prachových částic vzhůru směrem k hrtanu, kde mohou být polknuty nebo odstraněny z těla (vyplivnutím, vykašláním apod.). Také na vnitřním povrchu stěn **vejcovodu** se vyskytují buňky s řasinkami, které svým pohybem vytvářejí proud umožňující transport vajíčka po jeho uvolnění z folikulu (viz oddíl 37.4.2).

5.4.8 Inkluze a vakuoly

Inkluze v živočišných buňkách jsou zvláštní vyhraněné oblasti cytoplazmy, které mohou, ale nemusejí být ohraničeny membránou. Mají různé funkce. Slouží k uložení produktů metabolismu, zásobních látek, enzymů nebo pigmentů.

Známe několik typů inkluzí, které klasifikujeme podle toho, které látky obsahují:

1. **Lipidové inkluze** mají podobu lipidových kapének (krůpějí). Akumulují se zejména v tukových buňkách (adipocytech).
2. **Sacharidové inkluze** obsahují zejména **glykogen** (živočišný škrob). Ve velkém množství je nacházíme zejména v buňkách jater (např. lidské jaterní buňky obsahují v sušině 18–20 % glykogenu). Ve značné míře jsou glykogenové inkluze zastoupeny také ve svalstvu, v malém počtu je však nacházíme i ve většině ostatních živočišných buněk. U rostlin obsahují sacharidové inkluze především škrob.
3. **Pigmentové inkluze** obsahují pigmenty různého původu. Některé pigmenty mohou pocházet ze zevního prostředí (např. částice prachu nebo kovů), jiné jsou endogenní (vzniklé přímo v buňce, resp. organismu). Příkladem endogenního pigmentu je

²⁷ Na 1 cm² tkáně najdeme až 1 miliardu řasinek.

melanin. Melaninové inkluze nacházíme např. v některých buňkách kůže nebo oční sítnice.

4. **Minerální inkluze** se vyskytují převážně v rostlinných buňkách. Tvoří je krystaly anorganických látek jako např. šfavelanu vápenatého, uhličitanu vápenatého nebo dokonce některých křemičitanů. Podle tvaru rozdělujeme tyto krystaly na styloidy (hranolovité krystaly), rafidy (jehlicovité krystaly) a drúzy (zpravidla hvězdčovitě uspořádané skupiny krystalů).
5. **Sekreční granula** neboli sekreční váčky jsou specifickým typem inkluzí. Oddělují se z Golgiho aparátu (viz oddíl 5.4.2). Protože jsou v nich přítomny bílkoviny, označují se také jako **proteinové inkluze**. Obsahují zpravidla enzymy nebo enzymové prekurzory (které jsou aktivovány teprve v mimobuněčném prostředí). Proteiny v sekrečních granulech jsou určeny na export. Znamená to, že jsou pomocí těchto váčků transportovány k cytoplazmatické membráně a odtud uvolňovány mimo buňku.

V **rostlinných buňkách** nacházíme velké, inkluzím podobné útvary zvané **vakuoly**. Velikost některých vakuol je značná, výjimkou nejsou ani případy, kdy tyto struktury vyplňují převážnou část objemu buňky. Každá rostlinná vakuola je ohraničena membránou zvanou tonoplast. V nitru vakuoly nacházíme zpravidla buněčnou šťávu, což je vodný roztok obsahující různé látky. Podle druhu rostliny a typu buňky zde mohou být přítomny anorganické ionty, sacharidy, organické kyseliny (včetně aminokyselin), trísloviny anebo rostlinná barviva (zejména antokyany). Mohou se zde ukládat také cizorodé látky (xenobiotika), jako jsou např. toxické kovy.

*Antokyany přítomné ve vakuolách podmiňují barvu některých květů, plodů či jiných částí rostlinného těla. Vlivem jejich přítomnosti jsou např. květy pomněnek (*Myosotis sylvatica*) modré (obr. 5.14), plody ptačího zobu (*Ligustrum vulgare*) nebo borůvek (*Vaccinium*) tmavě modré až modrofialové (obr. 5.15) a listy červeného zelí (*Brassica oleracea capitata*, var. *rubra*) fialově červené. Konkrétní barva antokyanů je ovlivněna hodnotou pH roztoku, v němž jsou rozpuštěny. Lze je proto použít jako acidobazický indikátor. V potravinářském průmyslu se antokyany používají jako lidskému zdraví neškodné potravinové barvivo E163.*

Specifické typy vakuol mají také někteří protisté, u nichž nacházíme např. **pulzující vakuoly** určené k vylučování přebytečné vody (jsou typické zejména u nálevníků). Také fagozomy u protist a živočichů jsou někdy označovány jako „potravní vakuoly“ (viz oddíl 5.4.3). Otázka



Obr. 5.14 Pomněnka lesní (*Myosotis sylvatica*) – Filipova Hut' na Šumavě (okr. Klatovy)



Obr. 5.15 Ptačí zob obecný (*Ligustrum vulgare*) – Statenice (okr. Praha-západ)

přítomnosti jiných typů vakuol u živočichů je poněkud sporná. Existují však autoři, kteří používají označení „vakuoly“ i pro některé inkluze v živočišných buňkách. Tak např. lipidové inkluze označují jako „tukové vakuoly“.

5.5 Buněčná stěna

Pravá buněčná stěna u živočišných buněk chybí (do jisté míry je nahrazena mezi-buněčnou hmotou neboli extracelulární matrix (viz kapitola 7). U organismů, jejichž buňky jsou kryty buněčnou stěnou (zejména rostlin a většiny hub), jde o strukturní a mechanickou oporu buňky. Udržuje tvar buňky, usměrňuje buněčné dělení a představuje také významnou ochranu před vnějším prostředím.

Buněčná stěna u rostlin je primárně tvořena polysacharidy **celulózou** a **hemicelulózou**, dále pektiny a bílkovinami. V průběhu života rostliny do ní mohou

vstupovat další látky. Tak např. při **dřevnatění** se v buněčné stěně ukládá **lignin** (vysokomolekulární fenylypropanový polymer), poměrně častá je však také **cerifikace** buněčných stěn (impregnace vosky) anebo **inkrustace** buněčných stěn kyselinou křemičitou.

Buněčná stěna hub je u většiny druhů tvořena převážně dusíkatým polysacharidem **chitinem** (polymerem N-acetylglukosaminu) a **beta-1,3-glukanem** (polymerem glukózy příbuzným celulóze). Může však obsahovat i jiné polysacharidy a také **glykoproteiny** (tj. bílkoviny obsahující cukernou složku).

Některé organismy řazené nyní mezi houby však buněčnou stěnu nemají. Patří k nim zejména nedávno objevená skupina organismů označovaných souborně jako Cryptomycota anebo také Rozellida. Podle některých názorů se však v tomto případě nejedná o houby, ale o jinou, dosud nepopsanou říši eukaryot.

6 Mikroskop – brána do buněčného světa

*I tady jsou krajiny snící,
měsíční, opuštěné.
I tady jsou zástupy polem pracující.
A buňky, bojovníci,
pro všechno na světě
životy kladou.²⁸*

MIROSLAV HOLUB (1923–1998),
český imunolog, básník a spisovatel

6.1 Zvětšovací přístroje a jejich využití

Zdravé lidské oko je schopné rozlišit ze vzdálenosti 25 cm dva samostatné body, které jsou od sebe vzdálené 0,1–0,2 mm. Až třicetinásobné zvětšení poskytuje **lupa**. Jde o nejjednodušší optické zařízení tvořené zpravidla jednou spojnou čočkou, u lup s větším zvětšením je ovšem nutné pro korekci optických vad kombinovat více čoček dohromady. Zvětšení většiny běžně používaných lup se pohybuje mezi 2–10krát. Lupou lze pozorovat menší předměty nebo jejich detaily, které nelze lidským okem s jistotou rozlišit. V biologii se často používá pro pozorování a určování drobných živočichů (např. hmyzu, pavoukovic a dalších členovců) nebo detailů stavby rostlin (např. květů či jiných rostlinných orgánů). V medicíně má lupa význam zejména jako korekční pomůcka pro slabozraké (např. při čtení). Se zavedením digitálních měřících přístrojů do laboratorní praxe se značně omezilo využití lup při přesném odečítání hodnot na stupnicích teploměrů a jiných zařízení.

Pro pozorování menších objektů, resp. jejich detailů (včetně tkání, buněk a některých buněčných struktur) je vhodný **složený optický mikroskop**. Nejjednodušší takový mikroskop lze sestavit již kombinací dvou spojných čoček, většina přístrojů však pracuje se složitějšími optickými soustavami. Běžný optický světelný mikroskop známe většinou z výuky na základní škole, takže každý čtenář těchto stránek přinejmenším tuší, jak mikroskopy fungují a proč bychom se bez nich nemohli v biologii obejít. Obecně jsou mikroskopy (též drobnohledy) zvětšovací přístroje, které umožňují podrobněji prozkoumat objekty a struktury, jejichž rozměry jsou pod hranicí rozlišení lidského oka. S pomocí optického mikroskopu jsme schopni rozlišit dva body, které jsou od sebe vzdáleny 0,2–0,25 μm . Běžným takovým mikroskopem lze dosáhnout maximálního zvětšení 2500krát (viz níže). Při vysokých zvětšeních 1500–2500krát

²⁸ Úryvek z básně „V mikroskopu“; HOLUB M, JANEČEK O. Sagitální řez. Praha: Odeon 1988; 13.

lze pozorovat např. některé detaily stavby tkání i jednotlivých eukaryotických buněk, dále fáze buněčného dělení, jednotlivé chromozomy a také buňky bakterií.

Nejvyšší rozlišení poskytuje **elektronový mikroskop**, jímž lze již velmi podrobně pozorovat eukaryotické buněčné struktury (včetně tak drobných útvarů, jakými jsou např. ribozomy), detaily vnitřní stavby bakteriálních buněk, a dokonce i částice virů nebo některé makromolekulární struktury. Moderním elektronovým mikroskopem jsme schopni rozlišit body ve vzdálenosti 0,1 nm a dosáhnout zvětšení 10 000–100 000krát. Záleží samozřejmě na typu použitého přístroje. Nejmodernější typy elektronových mikroskopů zvětšují až 600 000krát.

Výše popsané rozdělení zvětšovacích přístrojů je pouze informativní a slouží k uvedení do problematiky. V následujících subkapitolách se blíže seznámíme s jednotlivými typy mikroskopů, s jejich historií a s konkrétními možnostmi využití.

6.2 Od lupy k elektronovému mikroskopu (dějiny mikroskopie)

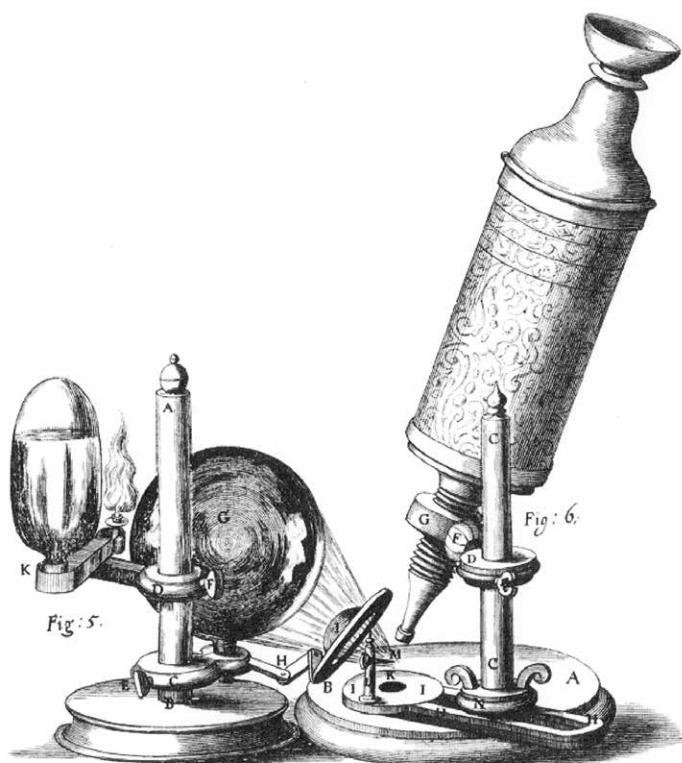
*Historie zvětšovacích přístrojů sahá až do doby, kdy podstatnou část Evropy ovládalo římské impérium. Traduje se, že sám císař NERO využíval ke korekci svých zrakových obtíží zabroušený smaragd, s jehož pomocí pozoroval své okolí. Těžko lze však rozhodnout, zda můžeme tuto pomůcku považovat za předchůdce lupy anebo spíše za primitivní brýle. Jisté je, že další vývoj obou těchto pomůcek se ubíral společnou cestou až do 13. století, kdy byla veřejnost poprvé seznámena s jednoduchými brýlemi, které spočívaly na nose, takže umožnily svému majiteli používat obě ruce. Vývoj lupy se pak ubíral jiným směrem a později vyústil v **konstrukci prvních mikroskopů**.*

Přesné datum vzniku prvního mikroskopu je v historii nedohledatelné, a tak se nelze divit tomu, že je vynález tohoto přístroje připisován různým badatelům. Podle některých názorů byli prvními tvůrci mikroskopu výrobci brýlí. V této souvislosti se spekuluje o HANSI JANSSENOVI a jeho synovi ZACHARIASOVI (1585 – před rokem 1632), kteří pocházeli z holandského Middelburgu. Většinou se uvádí, že mikroskop sestrojil v devadesátých letech 16. století druhý jmenovaný. Protože však ZACHARIAS JANSSEN byl v této době velmi mladý, je pravděpodobné, že jeho otec měl na tento objev nemalý vliv. Původní verze Janssenových mikroskopů se nedochovaly, muzeum v Middelburgu má ve svých sbírkách již pokročilejší typ zhotovený roku 1695. Tento zvětšovací přístroj sestává ze tří trubek, z nichž dvě jsou tažné trubky, které lze zasunout do třetí, jež funguje jako vnější plášť. Mikroskop je ruční a při pozorování vzorku jej lze zaostřit zasunutím nebo vysunutím tažného tubusu. Je však schopen zvětšit obrazy pouze na desetinásobek jejich původní velikosti. Podle některých názorů mohl nezávisle na Janssenových první mikroskop zkonstruovat jejich konkurent HANS LIPPERHEY (těž LIPPER-SHEY; 1570–1619), jenž rovněž působil v Middelburgu a je spojován také s vynálezem dalekohledu. Podle jiných názorů však nemusel být prvním konstruktérem mikroskopu nutně výrobce brýlí, ale mohlo se jednat o některého z význačných badatelů přelomu 16. a 17. století. V této souvislosti je často zmiňován známý italský učenec GALILEO GALILEI (1564–1642), který prováděl drobnohledná pozorování již kolem roku 1610.

První podrobné informace o konstrukci mikroskopu byly publikovány v díle „Micrographia or some Physiological Descriptions of Minute Bodies“ vydaném roku 1665 v Londýně. Autorem tohoto spisu byl anglický badatel ROBERT HOOKE (1635–1703), který na základě svých mikroskopických pozorování korku zavedl do biologické

terminologie pojem „cellula“ („buňka“). O tomto objevu blíže pojednává oddíl 4.1. HOOKE používal ke svým pozorováním složený mikroskop (obr. 6.1), jehož prototyp sestavil před rokem 1620 Holanďan CORNELIS JACOBSZON DREBBEL (1572–1633), který se snad inspiroval mikroskopy z dílny Hanssenových (podle některých mínění jim dokonce jejich koncept mikroskopu ukradl). Tento mikroskop sestával ze dvou systémů čoček, které byly broušeny podobně jako čočky do brýlí.

Nevýhodou **složených mikroskopů** používaných v 17. století bylo náročné nastavování jednotlivých čoček do soustředné polohy a také skutečnost, že pozorování bylo rušeno barevnými efekty, které vznikaly na základě nestejně lomivosti paprsků. Proto až do konce 18. století používala většina badatelů **jednoduchý mikroskop**, což byla v podstatě lupa s vysokým zvětšením. První jednoduché mikroskopy využívané k přírodovědným pozorováním sestavil Holanďan ANTONIE PHILIPS VAN LEEUWENHOEK (1632–1723) (viz obr. 4.3), který je někdy nesprávně uváděn jako objevitel mikroskopu. Vyučil se u obchodníka se sukny v Amsterdamu, neměl však žádné další vzdělání. Zprávy o svých pozorováních psal pouze holandsky. Přesto je jeho vklad do historie přírodních věd nesmazatelný a není divu, že byl od roku 1680 členem londýnské učené společnosti Royal Society. Jako samouk se od výrobce brýlí naučil brousit čočky a později je značně zdokonalil. Uvádí se, že v průběhu své badatelské práce, kterou



Obr. 6.1 Hookův složený mikroskop (autor: Robert Hooke – w:en:Image:Hooke-microscope.png, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1529111>)

začal až ve svých 39 letech, zhotovil na 550 čoček, z nichž některé zvětšovaly i 275krát. Podle názorů badatelů však některé zvláště kvalitní Leeuwenhoekovy čočky mohly dosáhnout dokonce pětisetnásobného zvětšení. S využitím těchto čoček vyrobil kolem 200 jednoduchých mikroskopů (obr. 6.2), z nichž některé věnoval Royal Society. Způsob výroby svých čoček o nebyvale vysokém zvětšení si však LEEUWENHOEK ponechal pro sebe. Možná právě proto nebyly jeho mikroskopy až do 19. století překonány. Teprve dnes se zdá, že bylo Leeuwenhoekovo výrobní tajemství odhaleno. Čočky s vysokým zvětšením byly totiž velmi malé kuličky, které zřejmě vůbec nevyráběl broušením, jak tvrdil, patrně proto, aby zmátl případné konkurenty. Vše nasvědčuje tomu, že je zhotovoval vytavováním z tyčinek sodnovápenatého skla. Umístěním tenké skleněné tyčinky do horkého plamene lze roztažením její nahřáté části vytvořit dvě dlouhá a velmi tenká skleněná vlákna. Opětovným vložením konce jednoho vlákna do plamene pak vznikne velmi malá kapička, která po ochlazení funguje jako vysoce kvalitní skleněná čočka. Tento předpoklad potvrdila podrobná analýza Leeuwenhoekových čoček provedená teprve v roce 2021.

Třebaže již HOOKE preferoval složený mikroskop a práci s jednoduchým mikroskopem kritizoval jako obtížnou, namáhavou a unavující pro oči, teprve v 19. století



Obr. 6.2 Replika Leeuwenhoekova jednoduchého mikroskopu (By Jeroen Rouwkema, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=3657142>)

došlo k výraznému rozšíření složených mikroskopů do laboratoří. V té době se také začaly mikroskopy vyrábět sériově, avšak jejich pořízení bylo zpočátku poměrně nákladné. Náš významný badatel JAN EVANGELISTA PURKYNĚ (1787–1869) (viz obr. 4.5) byl známý tím, že se mu do jeho laboratoře na vratslavské univerzitě podařilo v roce 1832 pořídit za 200 pruských tolarů na svou dobu velmi kvalitní **Plösslův mikroskop**. Tento přístroj byl pojmenován podle svého konstruktéra, vídeňského optika SIMONA PLÖSSLA (1794–1868). Dosahoval zvětšení 24–960krát, takže nebyl o mnoho horší než dnešní běžně užívané světelné mikroskopy. Díky tomuto přístroji a použití řady tehdy moderních technik zpracování preparátů dospěl PURKYNĚ ke svým nejvýznamnějším objevům na poli cytologie a histologie (viz oddíly 4.1 a 5.1).

Samotný PURKYNĚ však používal také jednoduchý mikroskop, a to zejména v počátcích své vědecké dráhy, v omezenější míře i později. Svědčí o tom skutečnost, že byl v jeho pozůstalosti nalezen tzv. kružítkový mikroskop, což byla propracovanější verze jednoduchého mikroskopu. Za zmínku stojí i další průkopnická činnost J. E. PURKYNĚ na poli mikroskopie. Když se v roce 1850 vrátil do Prahy, dosáhl toho, že se tu v dílně mechanika a optika FERDINANDA DURSTA začaly podle Purkyňových návrhů vyrábět poměrně kvalitní mikroskopy nejen pro využití ve výzkumu, ale také ve výuce. Až do té doby se mikroskopy do českých zemí musely dovážet z Vídně, Berlína nebo Paříže.²⁹

V průběhu následujících desetiletí 19. století došlo k dalšímu zdokonalení složených mikroskopů směřujícímu především k odstranění optických vad, ke zvýšení rozlišitelnosti i k usnadnění pozorování. Tak byly postupně zdokonalovány čočky v objektivěch a okulárech, výrazného zkvalitnění však doznala i zaostřovací mechanika. Objev a přesný popis chromozomů, buněčného dělení a vzniku pohlavních buněk, stejně jako další výzkumy na poli cytologie a histologie by byly bez tohoto pokroku v mikroskopické technice nemyslitelné. Byla to právě mikroskopická pozorování, která vedla na konci 19. století ke zformulování **chromozomové teorie dědičnosti**, která se spolu s Mendelovými zákony stala základem nově vzniklé vědy – genetiky (viz oddíly 46.2 a 32.2).

Další významný posun v mikroskopických technikách učinili němečtí badatelé MAX KNOLL (1897–1969) a ERNST AUGUST FRIEDRICH RUSKA (1906–1988), kteří v roce 1931 sestrojili **první transmisní elektronový mikroskop**, s jehož pomocí získali 14krát zvětšený obraz platinové mřížky. Komerčně byly tyto přístroje vyráběny od roku 1939. Do tehdejšího Československa se však první dva elektronové mikroskopy dostaly až v roce 1947 v rámci poválečné pomoci ze strany Spojených států amerických. Jeden z těchto mikroskopů se dostal do brněnské laboratoře českého biofyzika FERDINANDA HERČÍKA (1905–1966), který s jeho pomocí prováděl výzkum bakteriofágů, tj. virů, jež napadají bakterie (viz oddíl 59.8). Již o 4 roky později zkonstruoval (rovněž v Brně) tým profesora ALEŠE BLÁHY (1906–1986) první český přístroj. Významně se na jeho vývoji podíleli tehdejší studenti ARMIN DELONG (1925–2017), LADISLAV ZOBAČ (1926–2018) a VLADIMÍR DRAHOŠ (1925–1978). V roce 1954 prezentovali brněnští odborníci nový, velmi úspěšný typ „stolního“ elektronového mikroskopu Tesla BS 242, s nímž získali zlatou medaili na světové výstavě EXPO 1958 v Bruselu a který se

²⁹ Blíže o mikroskopické technice používané v Purkyňových laboratořích a o Purkyňových průkopnických aktivitách na poli mikroskopie viz např. CHVÁTAL A. Jan Evangelista Purkyně a jeho přístroje pro mikroskopický výzkum. Československá fyziologie 2016; 65(2): 56–68. Dostupné na: https://www.researchgate.net/publication/313231465_Jan_Evangelista_Purkyne_and_his_instruments_for_microscopic_research_in_Czech

udržel ve výrobě dalších 20 let. V sedmdesátých a osmdesátých letech 20. století sice Československo kvůli zpoždění ve vývoji elektroniky a výpočetní techniky začalo za světovými výrobci elektronových mikroskopů poněkud zaostávat, ale i tak se po USA a Japonsku stalo třetí zemí, kde se začaly vyrábět skenovací elektronové mikroskopy (typ BS 300 vyvinuli v roce 1976 opět v Brně – v podniku Tesla). Elektronové mikroskopy se v Brně vyrábějí i dnes.³⁰

V roce 1986 získal ERNST RUSKA Nobelovu cenu za fyziku za objev elektronového mikroskopu. V té době tento typ mikroskopu zaujímal výsadní postavení v lékařském a biologickém výzkumu. Současně však byly ve druhé polovině 20. století zkonstruovány další typy mikroskopů s vysokou rozlišitelností. Příkladem je **konfokální mikroskop**, jehož princip patentoval americký odborník na počítačovou techniku a umělou inteligenci MARVIN LEE MINSKY (1927–2016) již v roce 1957, avšak tento vynález začal být v širší míře používán až o 25 let později (o konfokálním mikroskopu viz oddíl 6.5).

V posledních čtyřech desetiletích byly možnosti mikroskopie výrazně rozšířeny v návaznosti na **rozvoj počítačové techniky**. Mikroskopy s kamerami napojenými na počítače, patří dnes k běžnému vybavení výzkumných a diagnostických pracovišť a jsou často využívány i ve výuce. Počítače umožňují nejen snímání a archivaci obrazů z mikroskopického zorného pole, ale také jejich další zpracování, vyhodnocení, srovnání s jinými obrazy apod. V současnosti známe mnoho různých způsobů **počítačové analýzy obrazu**. V některých případech dokonce počítače mikroskop samy ovládají a samostatně pořizují snímky pozorovaných objektů. To se používá např. při rutinní analýze lidských chromozomů. Ani těmito pokroky však neřekla historie mikroskopických technik své poslední slovo. Výčet moderních modifikací různých typů mikroskopů a výklad jiných technik by výrazně převýšil rozsah této publikace. Stejně tak lze předpokládat, že se v blízké budoucnosti setkáme s dalšími objevy na tomto poli.

6.3 Optické mikroskopy

Běžný optický mikroskop (obr. 6.3a) označovaný též jako mikroskop světelný slouží k pozorování objektů v procházejícím světle. Nejčastěji využívá **viditelné světlo o vlnové délce 400–700 nm**. Klasickým optickým mikroskopem je možné pozorovat objekty větší než 0,2 μm . V medicíně jej proto používáme k vyšetřování tkání, spermatu, nádorů, krevních elementů, buněčných jader, chromozomů a některých jiných buněčných struktur, močového sedimentu, stěrů z děložního čípku a také např. k určování patogenních plísňů, kvasinek a dalších parazitů (protistů, helmintů, roztočů atd.). Optickým mikroskopem můžeme při maximálním zvětšení pozorovat i bakterie, ale nerozlišíme detaily jejich buněčné stavby (viz oddíl 58.8).

Mikroskop má dvě základní složky: optickou a mechanickou. Optickou soustavu tvoří zdroj světla, kondenzor, objektiv a okulár. Jako **zdroj světla** slouží dnes většinou halogenová výbojka nebo různé typy žárovek. Starší mikroskopy (dodnes občas využívané k výuce na školách nebo při různých amatérských pracích) jsou opatřeny zrcátkem, které do optického systému přivádí světlo z okolí (např. z lampy nebo

³⁰ Blíže viz např. ŽÁKOVÁ M. Taje mikrokosmu pomáhají vědcům odhalit i přístroje z Brna. Dostupné na: <https://dem.brno.cz/wp-content/uploads/2021/03/Historie-elektro-nov%C3%BDch-mikroskop%C5%AF.pdf>

i ze slunce). Novější mikroskopy mají až na výjimky zdroj světla zpravidla přímo zabudovaný v podstavci a speciální regulátor umožňuje nastavení potřebné světelné intenzity.

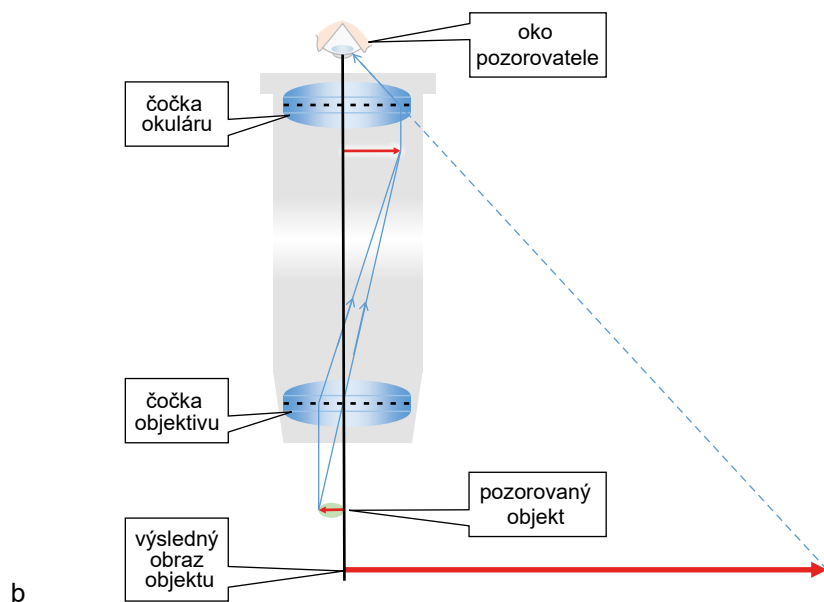
Kondenzor je jednoduchá soustava čoček, která směřuje tok světelných paprsků ze zdroje světla na pozorovaný objekt. Kondenzor je zpravidla spojen s clonou, s níž je možné ovládat intenzitu světla. Někdy se před kondenzor vkládají speciálně upravené barevné či polarizační filtry. V popsaném uspořádání, kdy je zdroj světla umístěn v podstavci mikroskopu a světlo prochází zdola přes kondenzor do preparátu, je možné pozorovat průhledné objekty, které světlo neabsorbují. Tak můžeme pozorovat např. tkáň na histologických řezech, krevní nátěry, jednotlivé buňky či některé buněčné struktury, které jsou však samy o sobě většinou průhledné a nebarevné (výjimkou jsou např. zelené chloroplasty nebo oranžové chromoplasty rostlinných buněk).

Chceme-li pozorované objekty vizualizovat, je zapotřebí preparát obarvit speciálními barvivy, většinou specifickými pro určité buněčné struktury. Pro lidské i jiné živočišné buňky a tkáň se dosud často používá kombinace dvou barviv: **hematoxylinu** a **eozinu**. V tomto případě barví většinou hematoxylin buněčná jádra a eozin cytoplazmu. Existuje však mnoho jiných technik, které využívají odlišné postupy i typy barviv v závislosti na charakteru studovaných objektů a na účelu mikroskopického pozorování (viz kapitola 8 a oddíl 42.3.2).

Světlo, které projde pozorovaným preparátem na mikroskopickém sklíčku, vstupuje do **objektivu**, což je soustava čoček, která vytváří zvětšený, skutečný a převrácený obraz pozorovaného objektu. Nedílnou součástí moderních objektivů jsou čočky umožňující korekci barevných a jiných vad. Běžně jsou používány objektivy, které zvětšují 5–60krát. K pozorování velmi drobných objektů (např. bakterií, chromozomů anebo jiných buněčných struktur) se však neobejdeme bez **speciálních objektivů se stonásobným zvětšením**. Abychom však v tomto případě docílili kvalitního zobrazení pozorovaných struktur, je třeba použít tzv. **imerzi**. Znamená to, že na horní stranu preparátu (do místa, kde se pozorovaný objekt nachází) aplikujeme kapku tzv. imerzního oleje, do níž potom ponoříme objektiv a zaostříme. Imerzní kapalina má srovnatelný index lomu jako její okolí a snižuje rozptyl světelných paprsků procházejících objektem. Tím vstoupí do objektivu daleko více paprsků, než kdybychom pozorovali preparát „nasucho“, tj. bez oleje. Použitím imerzního oleje také výrazně omezíme rušivé odrazy světla na krycím sklíčku i na povrchu objektivu, takže se značně zvýší i kontrast zobrazení. Proto se 100krát zvětšující objektivy označují jako **objektivy imerzní**.

Jako imerzní olej se dříve používal olej cedrový, zpravidla získávaný ze dřeva himálajského cedru. V současnosti slouží v laboratořích ke stejnému účelu synteticky připravené oleje, které nevykazují fluorescenci ani jiné rušivé efekty. Kromě toho existují speciální objektivy, u nichž se jako imerzní kapalina používá voda nebo glycerin. Po skončení pozorování je třeba imerzní kapalinu dokonale odstranit, aby nedošlo k jejímu zaschnutí, což by mohlo poškodit čočku objektivu. Pro odstraňování zbytků imerzního oleje se používá xylen, lékárensky čistý benzín anebo éter, který je ze všech jmenovaných tekutin k optice nejšetrnější.

Poslední důležitou součástí optického systému mikroskopu je **okulár**, což je soustava čoček, která vytváří zvětšený, převrácený a zdánlivý obraz (**obr. 6.3b**). Předmětem okuláru ovšem není samotný pozorovaný objekt, ale pouze jeho zvětšený, skutečný a převrácený obraz vytvořený objektivem (viz výše). Zvětšení okuláru se pohybuje



Obr. 6.3 Optický mikroskop: a – běžný typ světelného optického mikroskopu (osvětlení umístěno v dolní části stativu), b – zjednodušené schéma funkce světelného optického mikroskopu

v rozmezí 10–20krát, výjimečně i 25krát. Při použití okuláru s větším zvětšením nedosáhneme detailnějšího rozlišení, můžeme jím obraz pozorovaného objektu pouze zvětšit. Proto se také zvětšení okuláru někdy označuje jako „prázdné zvětšení“.

Celkové zvětšení optického mikroskopu (M) lze snadno spočítat jako součin zvětšení objektivu (m_1) a zvětšení okuláru (M_2):

$$M = m_1 \times M_2$$

Pokud tedy použijeme např. 20krát zvětšující objektiv a 15krát zvětšující okulár, získáme celkové zvětšení:

$$M = 20 \times 15 = 300\text{krát}$$

Stejným jednoduchým výpočtem lze zjistit maximální možné zvětšení světelného optického mikroskopu: Při použití 100krát zvětšujícího objektivu a 25krát zvětšujícího okuláru dosáhneme zvětšení 2500krát.

Manipulaci s optickou soustavou mikroskopu umožňuje jeho mechanická část, kterou tvoří **stativ**, jehož součástí je podstavec (často se zabudovaným zdrojem světla) a tubus obsahující objektiv a okulár. Většina mikroskopů používá revolverový systém umožňující snadnou a rychlou výměnu jednotlivých objektivů. V laboratořích a na mnoha školách se zpravidla používají mikroskopy opatřené binokulární hlavicí, která nese (jak název napovídá) dva okuláry, takže je možné objekt pozorovat oběma očima. V některých případech jsou mikroskopy vybaveny trinokulární hlavicí, která kromě pozorování dvěma okuláry umožňuje také instalaci záznamového zařízení (fotoaparátu nebo kamery).

Při pozorování je preparát umístěn na **mikroskopickém stolku**, který je většinou opatřen speciálními svorkami určenými pro upevnění podložního sklíčka. Zvláštní šrouby umožňují křížový posuv preparátu (tj. zleva–doprava, dopředu–dozadu a naopak). Některé specializované mikroskopy (např. polarizační) jsou opatřeny stolem s možností kruhového pohybu.

K zaostření obrazu slouží **zaostřovací šrouby**, které jsou součástí stativu. Umožňují posun tubusu nebo stolku s preparátem ve vertikálním směru (tj. nahoru a dolů). Většina klasických optických mikroskopů disponuje dvěma zaostřovacími šrouby: **makrošroubem** pro hrubý posuv a **mikrošroubem** pro finální jemné zaostření.³¹

*V předchozích odstavcích jsme popsali **klasický optický mikroskop**, jenž umožňuje pozorování objektů v procházejícím světle. S mikroskopem v tomto provedení se setkáváme při školní výuce a v mnoha laboratořích určených k výzkumu i k diagnostice. Existují však různé modifikace tohoto mikroskopu, které slouží ke speciálním účelům. Příkladem je tzv. **invertovaný** (též **inverzní**) **optický mikroskop**, jenž funguje na stejném principu jako klasický optický mikroskop, avšak zdroj světla je umístěn nahoře nad pozorovaným objektem. Naopak objektivy jsou umístěny pod stolem, takže jimi pozorujeme spodní stranu pozorovaného objektu. V biologii je tento typ mikroskopu*

³¹ Zaostřovací šrouby jsou někdy ne zcela správně označovány jako „makrometrický a mikrometrický šroub“.

velmi vhodný zejména pro práci s **buněčnými kulturami**, kdy pozorujeme živé buňky přímo v kultivačních nádobkách (viz kapitola 36).

Specializovaný typ optického mikroskopu označovaný jako **přímý optický mikroskop** umožňuje pozorování objektů v odraženém světle. To je důležité zejména při studiu neprůsvitných objektů. Může se jednat obecně o objekty větších rozměrů, často s výraznou trojrozměrnou strukturou, popř. jakékoli jiné struktury, jimiž světlo neprochází (např. silnější tkáňové řezy, části orgánů vyňaté při operaci, silně chitinizovaná těla hmyzu a jiných členovců apod.). V tomto případě je zdroj světla umístěn nad preparátem. Objektivy a okulár jsou uspořádány stejně jako u klasického optického mikroskopu, jen s tím rozdílem, že pozorujeme světlo odražené od preparátu a ne světlo, které jím prochází.

V současné době se k pozorování neprůhledných objektů nejčastěji používá tzv. **stereomikroskop** (obr. 6.4), který je v podstatě kombinací dvou přímých mikroskopů, z nichž jeden přivádí obraz do pravého a druhý do levého oka. Tento typ mikroskopu byl původně vybaven dvěma objektivy a binokulární hlavicí (tj. dvěma okuláry). Dnešní stereomikroskopy většinou využívají pouze jeden objektiv s velkým poloměrem, binokulární hlavice však zůstává. Při pozorování oběma očima tak získáme velmi plastický trojrozměrný obraz studovaného objektu. Jako zdroj osvětlení se u stereomikroskopu nejčastěji používají tzv. **LED diody** (light emitting diodes), které produkují studené světlo. Jeho výhoda spočívá v tom, že nedochází k nežádoucímu zahřátí pozorovaného objektu, což by mohlo způsobit jeho znehodnocení (zejména u tkání a jiných biologických struktur, které je třeba uchovat pro další kultivaci nebo jiné zpracování). LED diody bývají někdy zabudovány přímo v těle mikroskopu, jindy jsou instalovány v ohebných



Obr. 6.4 Stereomikroskop s LED diodami v ohebných kabelech (tzv. husích krcích)

kabelech, tzv. husích krcích, které je možné libovolně nastavit, a zvolit tak optimální osvětlení pozorovaného objektu.

Kromě laboratorních aplikací (viz výše) se stereomikroskopy v medicíně hojně používají také při operacích. Tzv. **operační mikroskopy** jsou v podstatě upravené stereomikroskopy umístěné v pohyblivých, nastavitelných ramenech. S jejich pomocí je možné velmi přesně zacílit chirurgické řezy i další zásahy, takže riziko poškození ostatních orgánů či tkání je minimální. Tento typ mikroskopů se hojně používá zejména v neurochirurgii, ale také např. ve stomatologii, plastické medicíně, oftalmologii a mnoha dalších lékařských oborech. V poslední době se začaly operační mikroskopy využívat i na některých veterinárních klinikách. Nevýhodou stereomikroskopu je (ve srovnání s klasickým optickým mikroskopem) jeho menší zvětšení. Většina běžně dodávaných stereomikroskopů dosahuje maximálně stonásobného zvětšení. Proto se stereomikroskopy někdy nesprávně označují jako „stereolupy“ nebo „binokulární lupy“.

Tímto však výčet všech typů optických mikroskopů nekončí. Do této skupiny patří také fluorescenční a konfokální mikroskop, které jsou popsány níže.

6.4 Základy fluorescenční mikroskopie

Některé látky po ozáření světlem určité vlnové délky vyzařují čili emitují světlo s odlišnou vlnovou délkou. Pokud např. ozáříme příslušnou sloučeninu ultrafialovým světlem, dojde k emisi světla ve viditelné oblasti. Tento jev se nazývá **fluorescence** a v současnosti má velmi široké využití. Nezastupitelným pomocníkem v mnoha biologických i medicínských laboratořích je **fluorescenční mikroskop** (obr. 6.5). Jde o zvláštní typ optického mikroskopu, který svým základním provedením připomíná klasický světelný mikroskop. Je však založen na odlišném principu, a proto má také jiný zdroj světla – většinou rtuťovou výbojku. Tento zdroj vyzařuje paprsky, které procházejí preparátem anebo na něj dopadají, a tak vyvolávají v pozorovaném objektu emisi světla ve viditelné oblasti. Zatímco pozadí v zorném poli mikroskopu je tmavé, struktury, které pozorujeme, jsou světlé, protože fluoreskují (bližší popis principu fluorescence viz oddíl 6.4.1). Tím se značně zvyšuje i kontrast, proto fluorescenční mikroskopie poskytuje ve srovnání s běžnou mikroskopií ve světlem poli **vyšší rozlišení**.

Abychom však mohli biologické struktury takto pozorovat, musíme je zpravidla obarvit speciálními **fluorescenčními barvivy**. V současnosti máme k dispozici mnoho různých barviv, která se specificky vážou na DNA, a proto je můžeme využít zejména v genetice při **vizualizaci chromozomů anebo buněčných jader**. Stejně tak můžeme zviditelnit některé jiné buněčné struktury nebo určité typy buněk pomocí **fluorescenčně značených protilátek**. Jde o protilátky, které se k těmto strukturám specificky vážou a na něž je zároveň chemicky navázána molekula schopná fluorescence. Detekční postupy založené na tomto principu souborně označujeme jako **imunofluorescenční metody**. Podobně se fluorescenčně značené protilátky využívají i při mnoha mikrobiologických a parazitologických vyšetřeních.

Fluorescence se však nevyužívá pouze v mikroskopii. S fluorescenčně značenými molekulami DNA, popř. fluorescenčně značenými nukleotidy se často setkáváme v moderní **molekulárněgenetické diagnostice**, např. u tzv. čipových technik nebo při



Obr. 6.5 Fluorescenční mikroskop vybavený kamerou na snímání mikroskopického obrazu a spojený s počítačem

sekvenování (viz oddíly 14.6.2, 26.2 a 45.7). Fluorescenčně značené protilátky nebo samotná fluorescenční barviva umožňují při tzv. **průtokové cytometrii** vyšetřit velké množství buněk, popř. je dále rozřadit a oddělit ze vzorku určité typy buněk, které potřebujeme k další práci. To je důležité např. při práci s krví nebo kostní dření a při diagnostice a léčbě krevních onemocnění (např. leukemií). V cytologii a biochemii se často využívají tzv. **fluorescenční indikátory**, tj. látky, které mění svoji fluorescence v závislosti na přítomnosti určitých látek, změnách pH apod. To však není ani zdaleka vše. Úplný výčet příkladů využití fluorescence v biologii a medicíně by zaplnil několik dalších stran této knihy.

6.4.1 Luminiscence a fluorescence

*Fluorescence je jedním z typů **luminiscence**, což je obecně jev, kdy určitá látka za jistých podmínek emituje světlo. Toho můžeme dosáhnout různými cestami – zpravidla chemickou reakcí nebo různými fyzikálními vlivy. Podle toho, jakým způsobem luminiscenci vyvoláme, rozlišujeme základní typy luminiscence:*

1. **Chemiluminiscence**, kdy se světlo uvolňuje při chemické reakci. Klasickým příkladem je světélkování „svatojánských broučků“, přesněji světlušek (*Lampyrus noctiluca*)