

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY  
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Biologická olympiáda 2024–2025, 59. ročník,  
přípravný text pro kategorie A, B

# Bylo nebylo...

## Paměť a informace v živých systémech a v biologii



Kateřina Bezányiová, Ivan Čepička, Jan Černý, Daniel Čičovský,  
Albert František Damaška, Benedikt Janda, Kristina Kverková, Vít Latzel,  
Karolína Pauknerová, Radka Reifová, Marie Smyčková,  
Petr Soukal, Matěj Vostrčil, Ondřej Zemek,

Praha 2024



Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy  
Ústřední komise Biologické olympiády

*Poděkování za odborné komentáře:*

Mgr. Petr Kohout, Ph.D.

RNDr. Olga Rothová, Ph.D.

prof. RNDr. David Storch, Ph.D.

*Poděkování za pedagogické připomínky:*

RNDr. Jana Dobroruková

RNDr. Milan Dundr, CSc.

RNDr. PhDr. Ivo Králíček, Ph.D.

Mgr. Petr Šíma

*Poděkování za spolupráci:*

Bc. Jaromíra Zálišová

Biologická olympiáda 2024–2025, 59. ročník,  
přípravný text pro kategorie A, B

# **Bylo nebylo...**

## **Paměť a informace v živých systémech a v biologii**

Kateřina Bezányiová, Ivan Čepička, Jan Černý, Daniel Čičovský,  
Albert František Damaška, Benedikt Janda, Kristina Kverková, Vít Latzel,  
Karolína Pauknerová, Radka Reifová, Marie Smyčková,  
Petr Soukal, Matěj Vostrčil, Ondřej Zemek,

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY  
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2024

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

***[www.biologicka-olympiada.cz](http://www.biologicka-olympiada.cz)***

---

## OBSAH

---

<b>CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A &amp; B</b>	2
<b>ÚVOD</b>	6
<b>1 JAK SE ORGANISMY UČÍ INFORMACE.</b>	8
1.1 Paměť a učení u živočichů ( <i>Kateřina Bezányiová</i> ).....	8
<b>2 NEUROBIOLOGIE PAMĚTI U ORGANISMŮ</b>	28
2.1 Paměť u živočichů ( <i>Kristina Kverková</i> ) .....	28
2.2 Paměť a zpracování informací u rostlin ( <i>Vít Latzel</i> ) .....	59
2.3 Paměť hub ( <i>Daniel Čičovský</i> ) .....	62
<b>3 GENETIKA A INFORMACE V ŽIVÝCH SYSTÉMECH</b>	65
3.1 Molekulární genetiky ( <i>Jan Černý</i> ) .....	65
3.2 Alternativní genetické kódy ( <i>Ivan Čepička</i> ) .....	91
3.3 Genetiky organismů ( <i>Benedikt Janda, Kateřina Bezányiová</i> ) .....	98
3.4 Epigenetická paměť ( <i>Radka Reifová</i> ) .....	134
3.5 Znaky v evoluci organismů a studium fylogeneze ( <i>Albert F. Damaška</i> ) ...	143
<b>4 PAMĚŤ PLANETY ZEMĚ A KRAJINY</b>	166
4.1 Datování událostí v historii Země ( <i>Ondřej Zemek</i> ).....	166
4.2 Raná historie Země ( <i>Ondřej Zemek</i> ) .....	169
4.3 Fosilie a studium zaniklých ekosystémů ( <i>Albert F. Damaška</i> ) .....	169
4.4 Studium krajiny v nedávné minulosti ( <i>Daniel Čičovský,</i> <i>Marie Smyčková, Matěj Vostrčil</i> ) .....	179
<b>5 UCHOVÁVÁNÍ INFORMACÍ V LIDSKÉ CIVILIZACI A VE VĚDĚ</b>	184
5.1 Uchovávání informací v lidské společnosti pohledem společenských a humanitních věd ( <i>Karolína Pauknerová</i> ) .....	184
5.2 Uchovávání informací ve vědě ( <i>Albert F. Damaška</i> ) .....	188
5.3 Taxonomie organismů a přírodovědné sbírky ( <i>Albert F. Damaška</i> ) .....	192
5.4 Biologie a právo: forenzní entomologie ( <i>Petr Soukal</i> ) .....	197
<b>DOPORUČENÁ LITERATURA</b>	201
<b>ZDROJE OBRÁZKŮ</b>	204

## CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A & B?

„Biologická olympiáda je předmětová soutěž z přírodopisu a biologie,“ hlásí oficiální definice této soutěže. Co od ní však čekat? Z čeho budou úkoly – a co v nich naopak nenajdete? Přinášíme zde souhrn toho nejdůležitějšího, co byste jako soutěžící měli vědět, pokud přicházíte do BiO AB poprvé. Čtete pozorně tuto příbalovou informaci.

### 1) Jak funguje BiO AB a kam lze postoupit?

V kategorii **BiO B** soutěží studenti 1. a 2. ročníků čtyřletého (a odpovídajících ročníků víceletého) středoškolského studia, v kategorii **BiO A** studenti 3. a 4. ročníků čtyřletého (a odpovídajících) ročníků. Mladší studenti si mohou zvolit, že budou soutěžit ve vyšší kategorii (např. přeskočit z kategorie C do B, případně do A), současně s tím se ale musí vzdát soutěže ve své původní kategorii. Biologická olympiáda se v kategoriích A a B skládá ze školního a krajského kola, v kategorii A pak následuje i ústřední kolo (celostátní), ze kterého je možné postoupit na Mezinárodní biologickou olympiádu (IBO). Do krajského kola postupuje zpravidla jeden, v případě velkých bodových zisků i více nejlepších řešitelů školních kol z každé školy. Do ústředního kola v kategorii A postupují vždy dva nejlepší řešitelé krajského kola, další soutěžící pak postupují podle svých bodových zisků ve srovnání se soutěžícími v ostatních krajích. Limit čtyř studentů na kraj pro postup do ústředního kola byl počínaje loňským ročníkem BiO zrušen. Vítěz ústředního kola automaticky postupuje na IBO, zbývající tři členové české výpravy a jeden náhradník jsou vybráni na přípravném soustředění k mezinárodní BiO. Toto přípravné soustředění (někdy označované jako „nalejvárna“) se koná po ústředním kole a postupuje do něho 12 nejlepších soutěžících z ústředního kola. V kategoriích A i B je také možné z krajského kola postoupit na Letní odborné soustředění v Běstvině. Tam postupují v kategorii B vždy dva nejlepší soutěžící krajského kola a v kategorii A všichni účastníci ústředního kola (do vyčerpání kapacity), kteří daný rok nematurují, jakož i členové výpravy na IBO s náhradníkem. Podle toho, jak velkého bodového zisku řešitel v daném kole dosáhl, je mu k diplomu uděleno též označení „řešitel“ nebo „úspěšný řešitel“. **Úspěšným řešitelem** se stává každý student, který v daném kole BiO získá alespoň 60 % z celkového počtu bodů. Ostatní studenti získávají titul **řešitel**. Toto označení může hrát roli například u přijímacích zkoušek na některé vysoké školy – pokud VŠ umožňuje třeba prominutí přijímací zkoušky za „úspěšné řešení krajského kola BiO A“, pak je třeba pro splnění podmínky dosáhnout v krajském kole právě titulu „úspěšný řešitel“.

### 2) Z čeho se skládá vlastní soutěž?

Školní kolo BiO AB se vždy skládá celkem ze tří částí: z testu všeobecných biologických znalostí (dále jen „test“), úloh (obvykle jedné praktické a jedné teoretické) a poznávačky přírodnin. Krajské kolo následně sestává z testu, tří úloh, poznávačky, a navíc ještě tzv. speciální poznávačky, ve které mají soutěžící za úkol zodpovědět deset otázek týkajících se předložených objektů, které mohou odkazovat na jakoukoli

oblast biologie nebo geologie. V ústředním kole vás čeká test, poznávačka, speciální poznávačka, tři praktické úlohy, a navíc ještě terénní úloha – soubor úkolů vztažených k okolní přírodě, které soutěžící řeší na soutěžní stezce v terénu.

### 3) O čem jsou úkoly v BiO?

Každý rok má Biologická olympiáda dané téma, které většinou volíme tak, aby pokrývalo široké spektrum biologických fenoménů. Proto zpravidla není tématem BiO nějaká konkrétní skupina organismů (třeba obratlovci) nebo jeden konkrétní obor (třeba imunologie). Cílem BiO je především rozvíjet středoškolské učivo biologie o další zajímavá témata, a představit biologii jako obor. To je také důvod, proč se Biologická olympiáda zpravidla **nezabývá lékařstvím** a medicínská témata jsou v ní vždy představována v kontextu biologickém, nikoli klinickém. Stejným způsobem BiO přistupuje také k dalším aplikovaným oborům (např. **zemědělství**). BiO také neslouží jako příprava k přijímacím zkouškám na vysoké školy, přestože zejména u přijímacích zkoušek na přírodovědné obory může účast v BiO napomoci a řešitelé vyšších kol mohou být na mnoho škol přijati bez přijímaček. **Úlohy** ve všech kolech BiO se týkají tématu daného ročníku a zpravidla vycházejí z **přípravného textu (této brožury)**. To však neznamená, že k jejich kompletnímu splnění je třeba naučit se brožuru nazpaměť. Tematicky z ní sice vycházejí, avšak je u nich třeba zapojit též vlastní myšlení, praktické schopnosti a další znalosti na úrovni středoškolského učiva biologie. Naopak **test všeobecných biologických znalostí** obsahuje otázky ze všech oblastí biologie a z přípravného textu **nevychází**.

### 4) Jak jsou úkoly v BiO hodnoceny?

#### **Test všeobecných biologických znalostí.**

Test sestává z uzavřených otázek s výběrem z pěti možností. Ve školních kolech je v testu správná vždy pouze jedna možnost. Výběrem chybné možnosti či výběrem více možností nezíská soutěžící za otázku žádný bod. V krajských kolech a v ústředním kole může být u každé otázky v testu správně jedna, anebo dvě možnosti. Výběrem jakékoli chybné možnosti soutěžící nezíská žádný bod. Výběrem pouze jedné ze dvou správných možností získá soutěžící 0,5 bodu.

Příklad hodnocení testu krajského/ústředního kola:

1. Vyberte organismus/organismy patřící mezi savce.
  - a) čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*)
  - b) prase divoké (*Sus scrofa*)
  - c) rejsek vodní (*Neomys fodiens*)
  - d) okoun říční (*Perca fluviatilis*)
  - e) výr velký (*Bubo bubo*)

Výběr možností: B,C = 1 bod; C = 0,5 bodu; B = 0,5 bodu; A,B = 0 bodů, A = 0 bodů.

## **Poznávka.**

Poznávka organismů se skládá z položek, vybraných ze Seznamu přírodnin pro poznávku BiO AB (dostupný online na webu BiO, dále jen Seznam). V krajských kolech je navíc možná odchylka od Seznamu v rozsahu 10 % poznávky, v ústředním kole pak v poznávce můžete najít až 20 % organismů mimo Seznam. Někdy budete mít za úkol uvést jen rodové jméno, případně jméno čeledi, řádu nebo kmene organismu. To je u daného objektu vždy viditelně uvedeno. Do soutěžního archu můžete uvést české nebo vědecké jméno organismu. Uznávány jsou platné varianty jmen, tedy platné vědecké jméno a platná česká jména. Pokud má organismus více používaných českých jmen, než je uvedeno v Seznamu, uznává komise zpravidla varianty uvedené v taxonomické databázi BioLib. Pokud uvedete správně rodové, ale chybně druhové jméno, nebo uvedete jen jméno rodové, získáte 0,5 bodu. Přesný způsob hodnocení poznávky a příklad užití najdete v předmluvě Seznamu. Poznávka představuje část biologické olympiády, kde studenti velmi často chybují právě tím, že nedovedou strategicky využít mechanismu jejího hodnocení (pokud si nejste jisti druhovým jménem, dává smysl nějaké uvést, v případě chyby totiž získáte stejně bodů, jako v případě neuvedení žádné možnosti). Zároveň je poznávka jedinou částí BiO, kde se vyplatí naučit se něco nazpaměť – naprostou většinu bodů z poznávky si může student zajistit tak, že se naučí perfektně poznávat všechny organismy v Seznamu. Zároveň tím student získá i všeobecný rozhled mezi základními druhy a skupinami organismů ve středoevropské krajině. Studium Seznamu proto velmi doporučujeme jak pro úspěch v BiO, tak i pro získání všeobecné znalosti české fauny a flóry.

## **Úlohy, terénní úloha a speciální poznávka.**

Ostatní části olympiády se skládají z kombinace praktických úkolů, otevřených i uzavřených úloh, jejichž bodové hodnocení je vždy uvedeno v soutěžním archu (v případě speciální poznávky je to vždy maximální zisk 1 bodu za otázku, otevřenou i uzavřenou). Hodnocení těchto úkolů záleží na příslušné komisi. Na konci každé soutěže obvykle probíhá autorské řešení, kdy se všichni studenti dozvědí správné odpovědi. Na konci soutěžního dne je zároveň obvykle možná i diskuse studentů s komisí.

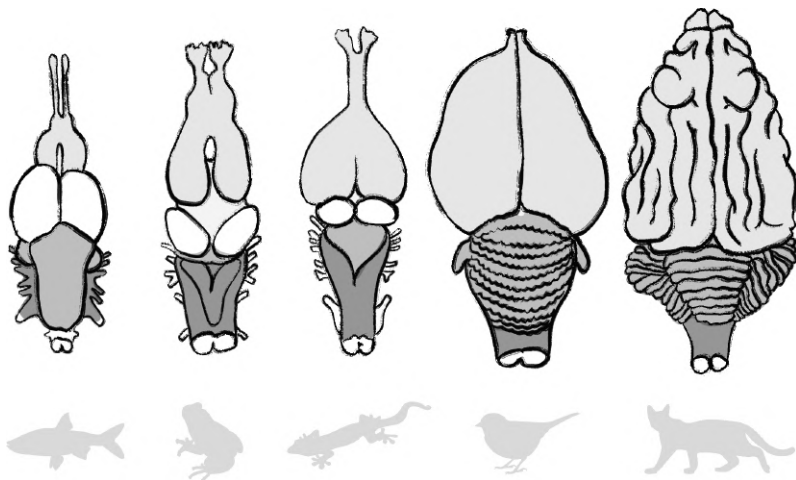
## **5) Distribuce brožur.**

Brožury jsou každý rok distribuovány do všech krajů a následně do jednotlivých škol. Přebytky brožur jsou pak skladovány na Sekretariátu Biologické olympiády, Přírodovědecké fakulty, Univerzity Karlovy. Pokud se k vám nebo k někomu z vašich známých vytisknutá brožura nedostala a měli byste o ni zájem, můžete si ji buď stáhnout na webových stránkách Biologické olympiády ([www.biologicka-olympiada.cz](http://www.biologicka-olympiada.cz)).

Případně napište email na [tereza.matejkova@natur.cuni.cz](mailto:tereza.matejkova@natur.cuni.cz) s vaší adresou a počtem požadovaných kusů a brožura vám bude zaslána poštou na dobírku.

## 6) Registrační portál.

V letošním roce 2024/2025 dojde ke spuštění tzv. Registračního portálu Biologické olympiády, do kterého se budou hlásit všichni účastníci, učitelé i organizátoři BiO. Registrační portál bude sloužit k distribuci zadání, zapisování výsledků a výběru účastníků do vyšších kol. Letošní rok bude zkušební, a tak ještě **nebude povinné** se do systému registrovat. Tato povinnost vznikne až od školního roku 2025/2026. I tak ale **silně doporučujeme**, abyste se do registračního portálu zaregistrovali v prosinci 2024 nebo později. Odkaz na portál a více informací o něm bude v druhé polovině listopadu zveřejněno na stránkách Biologické olympiády ([www.biologicka-olympiada.cz](http://www.biologicka-olympiada.cz)).



---

## ÚVOD

---

Vážení řešitelé.

Dostává se vám do rukou další přípravný text, připravený pro letošní ročník Biologické olympiády v kategoriích A a B. Tentokrát společně nahlédneme do tajuplných zákoutí paměti, a podíváme se i na to nejcennější, co paměť střeží a uchovává – informace. V dnešní pohnuté době, kdy se informace stávají nebezpečným prostředkem, schopným rozvrátit celé společnosti a státy, je situace ve veřejném prostoru oslím můstkem k otázce, jak vlastně informace vznikají a jak se uchovávají v živých systémech, které zkoumá biologie. Naši cestu paměti začneme tam, kde se uchovávají vzpomínky: v nervové soustavě. Podíváme se, co všechno si pamatují organismy, a to nejen živočichové, ale i rostliny či houby. Poté, co probádáme etologii paměti u organismů, nahlédneme na podstatu samotného hardwaru, který umožňuje vzpomínky uchovávat – strukturu nervové soustavy a mozku živočichů. Informace ve smyslu vzpomínek však nejsou jediným typem informací, který se v živých systémech uplatňuje. Nejsou ani tím nejdůležitějším. Z fyziologie a anatomie nervové soustavy se proto přesuneme na úroveň buněk, a podíváme se na nejvýznamnější informace, které se v živých systémech uchovávají a předávají – genetické informace. Kapitola o molekulární genetice pak bude následovat kapitola o genetice klasické, kde se podíváme, jak se vlastně genetické informace předávají mezi jedinci a generacemi, a jaké mohou mít na organismech projevy. V souvislosti s tím se podíváme i na některé zvláštnosti, o kterých se běžně v učebnicích nemluví, jako jsou alternativní genetické kódy či epigenetická dědičnost. Že jste ve škole genetiku ještě neměli? Žádný strach. Texty o genetice jsme se snažili napsat pro co nejširší okruh čtenářů. Pokud jste tedy zrovna nastoupili do prvního ročníku, přinesou vám texty o genetice základní vhled do tématu; najdou se v nich ale i podrobné informace, které napomohou při přípravě na nejvyšší kola BiO.

Znaky, ať už molekulární či morfologické, můžeme také při výzkumu organismů využít k tomu, abychom zjistili jejich vzájemné příbuzenské vazby, a také, jak se v průběhu evoluce vyvíjely. Proto bude po genetické části následovat kapitola o evoluční biologii a metodách fylogenetické analýzy. Tím však naše cesta světem paměti v živých systémech nekončí. Informace o minulosti a vzpomínky můžeme najít také v ekosystémech a v krajině kolem nás. V další kapitole proto nahlédneme právě do krajiny a podíváme se, jaké informace o minulosti – zkameněliny, horniny, anebo třeba chemické molekuly – můžeme kolem nás najít. Na závěr se pak projednou vydáme i do světa lidské civilizace. Člověk je také součástí přírody a lidská kultura, civilizace i jejich produkty také představují součást biodiverzity a výtvořů evoluce. Podíváme se proto, jak se uchovávají a uchovávaly informace v lidských společnostech, a jak schopnosti lidské civilizace akumulovat a vyhodnocovat informace postupně vedly ke vzniku vědy. Ta s informacemi nakládá velmi specifickým způsobem – shromažďuje

je a sdílí prostřednictvím odborných publikací, databází i přírodovědných sbírek. Na samý závěr brožury se proto podíváme, jak věda s informacemi pracuje a jak nakládat s vědeckými daty či přírodovědným materiálem, aby byl využitelný pro budoucí výzkumy. Zde naše cesta za paměť a informacemi, plná informací, které se vám snad aspoň částečně vryjí do paměti, skončí.

Jako každoročně, i letos je třeba zdůraznit, že brožura není určena k tomu, abyste se ji naučili nazpaměť. Místo toho slouží jako učební text, kterým vás zveme k zajímavým (a často opomíjeným) tématům učiva biologie. Z přípravného textu budou vycházet praktické a teoretické úlohy, nebudou však vyžadovány přesné encyklopedické znalosti brožury, ale spíše pochopení jevů, o kterých se zde píše. Při četbě narážte na některé části, které jsou psány šedým textem. Ty představují rozšiřující látku, ze které nebudou vycházet úlohy v kategorii B ani ve školních kolech kategorie A. Úlohy v krajském a ústředním kole kat. A z nich už vycházet mohou. Další informace o průběhu BiO a o tom, jaká je její struktura, naleznete v předchozím textu.

Nechť se vám tedy informace o informacích a o paměti vryjí do paměti!

Zajímavé čtení a hodně štěstí při soutěži přeji autoři.



---

# 1. JAK SE ORGANISMY UČÍ INFORMACE.

---

## 1.1 Paměť a učení u živočichů

Kam jsem dal zásoby potravy? Kde mám hnízdo s mláďaty? Patří tohle kvákání té chutné žábě, kterou jsem slyšel před čtyřmi lety? Má cenu věřit kolegyni antilopě, která v minulosti vydávala varovné signály celému stádu, ač žádné nebezpečí nehrozilo? Řada situací, se kterými se živočichové setkávají, nejde vyřešit na základě vrozeného „naprogramování“. Okolní prostředí se neustále mění, a vyžaduje tedy velmi pružné a zároveň přesně mířené reakce. Změnami prostředí nemyslíme jen to, že se v lese občas ulomí kus skály, těžká dřevařská technika rozjezdí dříve pevnou cestu v bahnitou břčku nebo rozvodněná řeka podemele břeh. Podíl na proměnlivosti prostředí mají i jiné organismy. Ty jednak mohou ovlivňovat ostatní nepřímo skrz činnosti měnící ráz okolní krajiny (např. termiti, bobři, sloni či již zmínění dřevaři), a jednak se vzájemně ovlivňují i přímo. Fakt, že se různými způsoby učíme reagovat na příslušníky vlastního nebo cizího druhu, není třeba dlouze představovat. Z pohledu našeho druhu jde o každodenní samozřejmost.

Možná si vzpomenete na zážitky ze školky či školy, kde stačí málo k tomu, aby se mezi dětmi utvořilo nezlomné kamarádství či naopak nekamarádství. Pokud vám spolužačka Anička pořád bere hračky a nechce vám je vrátit, pak je nejsnazším řešením Aničce hračky nepůjčovat nebo se jí pro jistotu vyhýbat. Pochopitelně existují i lepší řešení, ale všechna jsou podmíněna tím, že se naučíte, že tahle konkrétní Anička bere hračky, a dále s touto informací nějak naložíte a upravíte podle ní své budoucí chování. To by pochopitelně nebylo možné bez **paměti** – jinak byste se každý den nanovo divili, že vám Anička bere hračky. Na stejném principu fungují v přírodě situace, kde může jít i o život. Například latinskoameričtí letouni upíří obecní (*Desmodus rotundus*) si dobře pamatují, který kolega jim v minulosti opětoval olizování srsti a křidel. Dotyčnému pak často pomohou vyvržením nasáté krve, pokud měl ten nebožák zrovna smůlu a momentálně doslova umírá hladu. Nakrmený upír by si měl tuto pomoc pamatovat a v budoucnu ji oplatit, pokud se situace obrátí. Naopak vyvrhovat krev sobeckému upírovi, který vám nikdy nevrátil ani péči o srst, zřejmě nebude výhodné a dlouhodobě byste na tom nejspíše trtili.

Ať už si do paměti ukládáme poznatek o tom, komu věřit, kde máme vyhrabanou noru nebo jaké potravě se vyhnout, vždy to znamená, že příslušnou informaci musíme nějak přijmout a zpracovat, následně ji někde uchovat a po kratší či delší době ji z paměti vyvolat, když si to situace žádá. Tomu, jak tyto procesy fungují u živočichů na úrovni nervové soustavy a jak to souvisí s různými typy paměti, se budeme věnovat v dalších kapitolách. Zde se zaměříme zejména na chování živočichů, konkrétně na různé formy **učení**. Učení a paměť jsou pochopitelně úzce spjaté – aby se živočich něco naučil, musí si to zapamatovat. Rovněž je dobré myslet na to, že tím zapamatovaným nemusí být jen nějaká znalost (třeba poloha hnízda nebo pořadí dy-

nastíí egyptských faraonů), ale i různé motorické úkony; pokud používáte rozložení klávesnice QWERTY, a najednou máte psát na klávesnici s rozložením QWERTZ, tak asi tušíte, že chvíli trvá, než se váš mozek přeúčí.

Z řádků výše by se mohlo zdát, že schopnost učit se a uchovávat v paměti co nejvíce informací je za všech okolností nejlepším řešením. Opak je pravdou. Nalezeme zde poměrně výrazné evoluční **trade-off**<sup>1</sup>. Provoz nervové soustavy, která tohle všechno zvládne, stojí nemalé množství energie. Energii stojí i vytváření vzpomínek na buněčné a molekulární úrovni – např. u některých myších neuronů provádí tvorbu vzpomínek přechodné zlomy jaderné DNA a energeticky náročný lokální zánět a opravy. Dalším obecným problémem paměti je, že velké množství uložených vzpomínek může zpomalovat rozhodování či vybavování nových vzpomínek.

Paměť tedy není samozřejmostí a existují situace, kdy může být výhodnější se spolehnout na „paměť“ evoluční, tedy na **vrozené chování**. To se může hodit ve stabilnějším prostředí (všechny dvanáctníky lidského střeava vypadají  $\pm$  stejně, zatímco všechny stepi rozhodně ne) a také ve chvílích, kdy by učení bylo vyloženě nevýhodné. Není zrovna žádoucí, aby se mláďata letounů nebo primátů učila, jak se udržet na matčině srsti, nebo aby se hmyz učil, jak se správně svléknout z kukly a napnout křídla, když na to má jen jeden pokus.

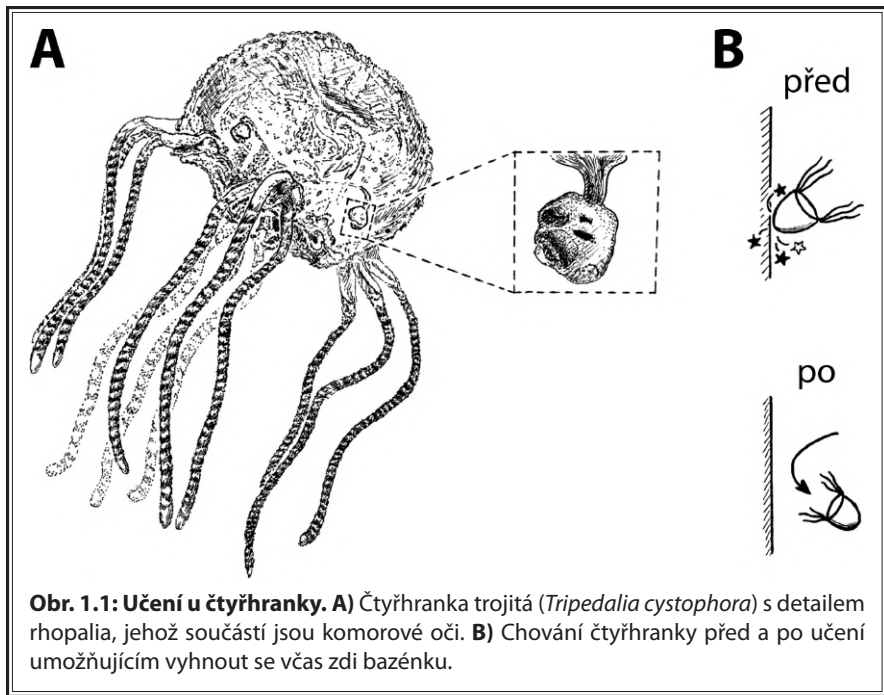
V této kapitole se v krátkosti zaměříme jak na vrozené chování, tak na různé naučené chování napříč živočišnou říší. Z celkového počtu živočišných druhů je z hlediska chování dobře prozkoumán pouhý zlomek. Přesto víme, že rozsah či projevy určitého chování se často mohou lišit i mezi blízkce příbuznými druhy. U evolučně vzdálenějších organismů je také nutné na míru upravovat konkrétní testy – zatímco holubům se často různé pokyny předávají v podobě rozsvícených tlačítek, delfini lépe reagují na různé zvukové signály. Podobné rozdíly pak ztěžují mezidruhová srovnání. Z těchto důvodů je těžké odvodit z pozorování jednotlivých druhů nějaké obecně platné principy. Kapitola je proto z velké části kaleidoskopem jednotlivých příkladů. Než si posvítíme na jednotlivé typy vrozeného a naučeného chování, představíme si základy studia chování, a to konkrétně na modelovém příkladu bezobratlých, které řada lidí z hlediska učení podceňuje.

### 1.1.1 Studium chování

Jde to i bez mozku. I to můžeme říct o chování, jak ukázal nedávný experiment<sup>2</sup> s žahavcem čtyřhrankou trojitou (*Tripedalia cystophora*). Čtyřhranka obývá mangrovny, kde loví drobné korýše zdržující se v pruzích světla pronikajícího do vody skrz koruny mangrovníků. Navíc se čtyřhranka proplétá mezi chůdovitými kořeny stromů, o které si snadno může poranit jemný povrch těla. V orientaci jí pomáhají rhopa-

<sup>1</sup>Česky se významu blíží „něco za něco“. Můžete mít dobrou paměť, ale musíte počítat s tím, že tento stav s sebou nese i řadu nevýhod, např. vyšší energetickou náročnost. Stejný pojem se objevuje také v ekonomii, i zde ve významu nutnosti vybrat si jednu z možností v neprospěch jiné.

<sup>2</sup>A nejen tento experiment. Od 60. let 20. století je známo, že šváb bez hlavy se také dokáže učit. Další příklady učení „bez mozku“ si ukážeme později v kapitole.



**Obr. 1.1: Učení u čtyřhranky. A)** Čtyřhranka trojitá (*Tripedalia cystophora*) s detailem rhopalia, jehož součástí jsou komorové oči. **B)** Chování čtyřhranky před a po učení umožňujícím vyhnout se včas zdi bazénku.

lia, smyslové přívěšky na okraji zvonu. Jejich součástí jsou komorové oči s čočkami a také nahuštěná síť zhruba tisíce nervových buněk (**obr. 1.1A**). Komorové oči rhopalií poskytují permanentně rozostřený obraz – tím snižují náročnost vyhodnocení zachyceného obrazu jednoduchým nervovým systémem a zároveň poskytují dostatečné množství informací o tom, kde je světlo a kde se blíží kořen, kterému je třeba se vyhnout. Kde je ale slíbené učení bez mozku?

Průhlednost vody v lagunách s mangrovíky se může snadno měnit rozvířením bahnitého dna nebo nárůstem řas. Kořeny, které byly dobře vidět, mohou najednou téměř splývat se zakalenou vodou. Čtyřhrance tedy nestačí mít nějakým způsobem zafixováno, že když vidí kořen kontrastující s okolím, je na čase změnit směr pohybu. V kalné vodě by na takový manévr bylo již příliš pozdě.

Jak tento problém čtyřhranka řeší, se podařilo zjistit pomocí pokusného bazénku se zdmi pomalovanými různě kontrastními světlými a tmavými pruhy. Při nižším kontrastu nejprve čtyřhranka narážela do stěn, po několika málo minutách a nárazech však začala provádět úhybný manévr včas. Naopak v bazénku s jednolitě šedými stěnami se nijak nelepšila a dále do stěn narážela. Výsledky je tedy možné vysvětlit tak, že čtyřhranka je schopná asociativního učení. Tedy že si jeden podnět (pozorovaný kontrast) spojí s dalším podnětem (náraz do zdi), a na základě této zkušenosti upraví své další chování (**obr. 1.1B**).

Když se s nějakým chováním poprvé setkáme – ideálně ve volné přírodě a bez našeho zásahu – můžeme jej pak dál testovat, například v experimentálním bazénku jako u čtyřhranky. To, co chceme studovat, obvykle spadá do jedné (či více) ze čtyř kategorií, tzv. **čtyř otázek**<sup>3</sup> vymezených nizozemským etologem Nikolaasem (Niko) Tinbergenem:

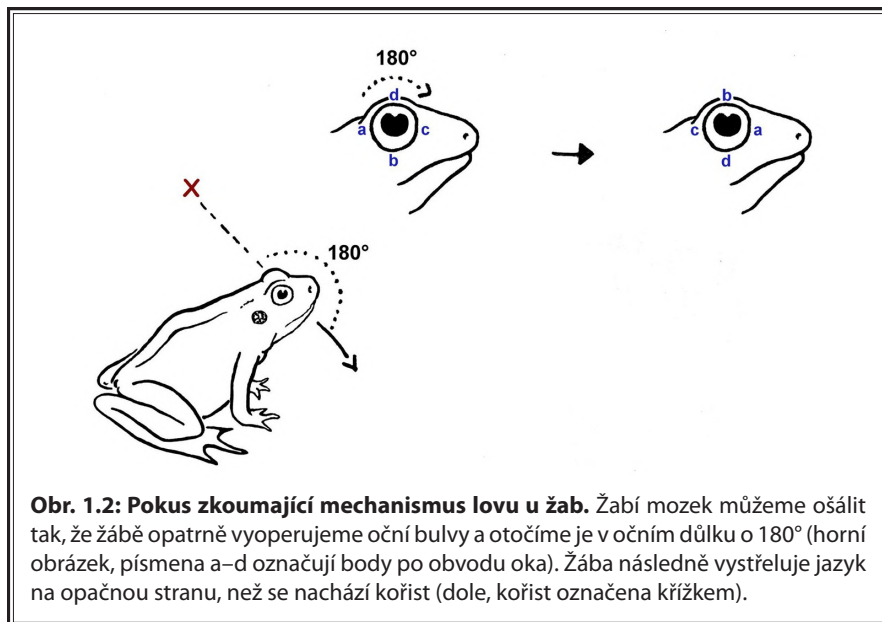
1. Můžeme se ptát, jakou **funkci** chování plní. V případě čtyřhranek bychom tedy mohli řešit, jestli jde opravdu o prevenci poranění a zda může plnit i další funkce. Podobně se můžeme obecně ptát, jak pomáhá určité chování zvířeti v nalezení a výběru partnera, ve zpracování potravy, v termoregulaci či třeba v uniknutí predátorovi. Občas se můžeme dostat i do situace, kdy známe chování daného organismu a až zpětně dohledáváme, k čemu jeho schopnost může být v přírodě. Například u některých savců a ptáků se prokázalo, že dokážou z porovnávání dvojic odvodit hierarchii určitých podnětů: žlutá krabíčka spíše bude obsahovat potravu než modrá krabíčka, v té bude potravu spíše než v červené, a tak dále. Toto zjištění bylo poměrně šokující, protože lidským dětem trvá značně dlouho, než se naučí řešit podobné úlohy. K čemu je taková schopnost opicím kotulům, potkanům či holubům? Třeba k tomu, aby si zvíře snáze sestavilo žebříček různých typů potravy či hierarchického postavení členů skupiny.
2. Také nás může zajímat, jaká je **evoluce** a **fylogeneze** daného chování, jestli je typické jen pro konkrétní skupiny organismů. V případě čtyřhranek se můžeme ptát, jestli tuto schopnost mají také další druhy obývající mangrovy a kolikrát se v evoluci čtyřhranek objevila, případně zda se podobná schopnost vyskytuje u čtyřhranek z jiných prostředí. Mezidruhové srovnání také umožňuje zjistit, jak se dané chování vyvíjelo – často jsme svědky toho, že je určité chování starší než struktury s ním úzce spjaté. Například víme, že námluvy vrubozobých ptáků zahrnující ukazování ornamentálních letek vycházejí z prvků chování souvisejících původně s péčí o peří.
3. Zabývat se můžeme také příčinou či mechanismem určitého chování, tedy vnějšími i vnitřními faktory, které k němu vedou. Sem spadají mj. experimenty zaměřené na hormonální řízení a funkci různých částí nervové soustavy. Zde bychom tedy zkoumali, jak je zařízené, že se zvon čtyřhranky pravidelně stahuje a jakým způsobem se dosáhne toho, že zpozorování překážky upraví frekvenci stahů a výsledný směr pohybu. Pod tuto otázku spadají i otázky zpracování obrazu v rhopalích a trade-off mezi ostrotí obrazu a množstvím neuronů nutných k jeho zpracování. Kromě různých možností trasování signálů či počítačových simulací se mechanismy studují i přímým zásahem do jejich fungování (**obr. 1.2**).
4. Zajímavý je i pohled na to, co se s chováním děje v průběhu **ontogeneze**, vývoje konkrétního jedince. V případě čtyřhranek by se šlo ptát, jak se v průběhu jejich života mění schopnost se učit, tj. třeba zda se starší a zkušenější čtyřhranky učí rychleji než čtyřhranky mladší. V rámci ontogeneze obecně se můžeme také ptát,

<sup>3</sup>Na konkrétním číslování Tinbergenových otázek nezáleží.

jestli se na zdokonalování určitého chování podílí učení, nebo jestli dochází ke zrání určitého chování jen s postupujícím věkem organismu. Například budeme-li chovat ptáčata v podmínkách bez možnosti procvičit si let nebo malé pulce udržovat oslabené anestetiky, a přesto pak budou létat/plavat srovnatelně se stejně starými kontrolními ptáky a pulci, jsme svědky zrání. V ontogenezi se může měnit i význam chování, například mláděcí žebrační o potravu se u dospělých zvířat může přetvořit v součást námluv.

Při studiu chování je důležité být na pozoru také z hlediska interpretací chování, kdy je lepší se držet při zemi a pro pozorované jevy hledat nejjednodušší možné vysvětlení – měli bychom se vyhnout polidšťování zvířat. Tedy: pokud moje morče vyskakuje na svůj domeček a píská, jen když se u blízkého stolu učím dějepis, ale na chemii nebo zeměpis nereaguje, není rozumné takové chování interpretovat jako projev zájmu o historii. Možná jde jen o pouhou náhodu, nebo reaguje na něco jiného, co se v tu chvíli v místnosti děje.

Dobrým příkladem složitosti studia chování a inteligence zvířat budiž Chytrý Hans – kůň, který byl údajně schopen řešit složité matematické operace nebo slovně odpovídat na otázky. Odpovědi sděloval klepáním kopyta na zem, čímž udával buď číslo, nebo pozici písmene ve speciální tabulce. Šlo by namítnout, že jde o laciný cirkusový trik. Schopnosti Chytrého Hanse testovala i odborná komise, která žádný podvod neodhalila. Kůň odpovídal správně i pokud mu otázky pokládali jiní lidé než jeho trenér, který v tu chvíli ani nebyl přítomný. Bylo zde však jedno důležité ale: Od-



**Obr. 1.2: Pokus zkoumající mechanismus lovu u žab.** Žabí mozek můžeme ošálit tak, že žábě opatrně vyoperujeme oční bulvy a otočíme je v očním důlku o 180° (horní obrázek, písmena a–d označují body po obvodu oka). Žába následně vystřeluje jazyk na opačnou stranu, než se nachází kořist (dole, kořist označena křížkem).

povídal správně pouze tehdy, když tazatel znal správnou odpověď a když na něj kůň viděl. Tajemství Hansovy geniality totiž nespočívalo v hlubokém pochopení matematiky, ale ve schopnosti sledovat bezděčnou řeč těla tazatele. Jakmile počet Hansových klepnutí kopytem dosáhl správného počtu, bylo to na tazateli znát, a kůň v tu chvíli přestal „počítat“ a byl po zásluze odměněn. Sám experimentátor tedy může způsobit, že se zvíře sice učí, jen ne to, co bylo původně zamýšleno.

Kromě podobných problémů v průběhu experimentu, které mohou vyústit ve zkresení výsledků, je nutné brát v potaz smyslové vybavení daného organismu a predispozice dané jeho stylem života. Například svislé pruhy na zdi bazény pro čtyřhranky dobře odrážejí svislé chůdovité kořeny, se kterými se setkají v přírodě. Podobně včely skvěle rozlišují barvy ve spojení s potravou, ale v souvislosti s útekem z experimentální krabíčky se barvami neřídí. Navíc je vždy nutné se na daný problém dívat očima daného zvířete, slyšet jeho ušima, cítit jeho mechanoreceptory nebo s pomocí techniky zjišťovat, jak asi vypadají informace z jeho elektroreceptorů.

Tomu, jak organismy získávají informace pomocí smyslů a jak se liší např. barevná spektra, která vidí, se zde v detailu věnovat nebudeme. Zájemce o hlubší vzhled odkazujeme na příslušné kapitoly v **brožurkách 48. a 51. ročníku BiO**. Důležité však je, že z nepřeberného množství dostupných informací si živočich vybírá jen některé. Prvotní „filtrace“ spočívá v tom, jestli danou informaci vůbec může zachytit – daný smysl mu chybí, nebo je vyslaný signál pod jeho rozlišovací schopnost. Kromě toho jde přijatý signál dál filtrovat. Například u rosníček plíce napojené Eustachovou trubicí na střední ucho nejspíše pomáhají odfiltrovat nežádoucí šum. Přesný mechanismus této filtrace není znám, ale měl by selektivně tlumit zvuky mimo frekvence, na kterých kvákají samečci daného druhu. Za povšimnutí stojí fakt, že do těchto nechtěných frekvencí, při kterých rezonují plíce nejvíce, spadají hlasy samců jiných druhů, které se vyskytují na stejných lokalitách a páří se ve stejném čase. Další filtrace (nejen u žab) pak nastává při následném zpracování signálu v nervové soustavě.

V různém kontextu navíc mohou živočichové hledět na různé podněty – při hledání potravy např. na barvu, při výběru partnera na pohyb či hlas a ostatní podněty ignorovat. Mladé nezkušené slepice či samice krocana jsou tak schopné zahrávat cokoliv, co vydává hlasy mláďat. Mohou to být samotná mláďata, ale také pouhý přehrávač, nebo dokonce přehrávač ukrytý ve vycpaném tchoři. Hmyz řídicí se polarizovaným světlem odraženým od vodní hladiny se občas nechá ošálit podobným odrazem od asfaltu či karoserií aut, na které následně klade vajíčka. Učebnicovou ukázkou využití jen určitých podnětů je pak práce již zmíněného Niko Tinbergena. Ten studoval mj. květolibu včelího (*Phlanthus triangulum*), blanokřídleho, který si v písčitých půdách vyhrabává hnízda, jež zásobuje ulovenými včelami. Než se vydá na lov, vchod do hnízda zahrabe, pak hnízdo několikrát obkrouží a prohlédne si jeho okolí, než odletí pryč. Tinbergen různým květolibům, než vyletěli na lov, obestavil hnízda zhruba dvaceti borovými šiškami. Když samička květoliby odletěla, přesunul kruh šišek dál od původního hnízda. Samička při návratu zamířila do středu kruhu, nikoliv ke sku-

tečnému vchodu do hnízda. Výsledek se nezměnil ani při použití starých šišek bez pachu, nebo s umístěním destiček napuštěných pachem borovic do blízkosti skutečného hnízda. Samičky, které měly okolo hnízda při odletu kruh šišek, navíc dávaly při návratu přednost kruhu z oblázků dál od hnízda na úkor trojúhelníku z šišek, který obklopoval pravé hnízdo. Samička květoliba se tedy při návratu do hnízda orientuje zrakem a zaměřuje se na významné body v okolí a jejich uspořádání (**obr. 1.3**).

Byla by však chyba z uvedených příkladů odvozovat, že se živočichové vždy řídí jen jednoduchými signály a dají se snadno zmást. Například známé ryby čistíci, pyskouni rozpůlení (*Labroides dimidiatus*), se poznají v zrcadle – pokud jim na hrdlo umístíme drobnou značku, po pohledu do zrcadla se ji pokusí očistit otíráním o různé předměty. Tím ale jejich zajímavost nekončí. Pyskouni, kteří se viděli v zrcadle, se pravděpodobně naučí rozpoznat vlastní „tvář“. Ryby, které neměly možnost vidět se v zrcadle, útočily na fotografie sebe i cizích pyskounů. Pyskouni, kteří se v zrcadle viděli, přestali útočit na vlastní fotografie i na fotomontáže své hlavy přidělané na cizí rybu. Agrese proti fotografiím cizích ryb a cizích tváří přidělaných na vlastní tělo přetrvala.

### 1.1.2 Vrozené chování

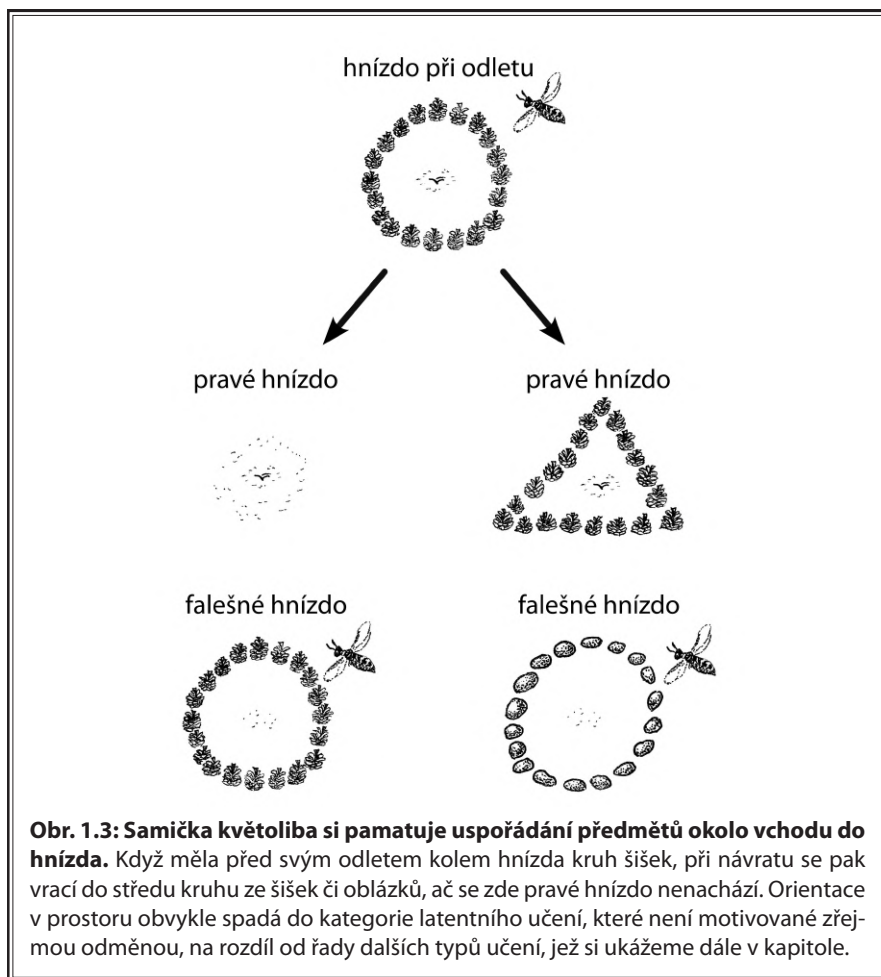
Jak již bylo řečeno výše, chování živočichů je možné rozdělit na vrozené, které je pevně dané, a naučené, získané zkušeností. Jde však o dělení z části umělé, oba typy učení jdou často ruku v ruce – učením lze obohatit vrozené chování. Rozdíl se dále stírají také kvůli vlivu epigenetiky (viz sekce 3.4). Následující krátký výčet různých typů vrozeného chování zdaleka není vyčerpávající.

Nejjednodušší formou vrozeného chování jsou **reflexy**, jednoduché a neměnné stereotypní reakce (obvykle spojené s pohyby), které jsou vázané na konkrétní podnět. Sem spadá například klepnutí do šlachy pod česku, které vede k vykopnutí nohy (patelární reflex) a které má za úkol ochranu svalu proti poškození nadměrným natažením. Celou reakci ovládá pouze několik málo neuronů, které způsobí stažení příslušného svalu a zároveň relaxaci svalu, který pracuje proti tomuto svalu. Podobné reflexy zajišťují udržení těla živočichů v rozumné poloze. Kromě toho sem spadají i reflexy zajišťující základní ochranu organismu a jeho fungování (kýčání, stahování a roztahování zornic, slinění, polykání...). Patří sem také jednoduché reakce mláďat, které zajistí, že se mj. pevně udrží na srsti matky.

Dříve se předpokládalo, že libovolné složitější chování je pouhým řetězcem reflexů, tato myšlenka však neplatí. I u jednodušších vrozených vzorců chování může vést stejný podnět ke spuštění různého chování v závislosti na aktuálním vyladění (motivaci) zvířete. Pokud by se tyto vzorce skládaly jen z reflexů, měl by stejný podnět vyvolat vždy stejnou odpověď. Takovými jednoduchými vrozenými vzorci jsou např. **modální pohyby** (*modal action patterns*, MAPs<sup>4</sup>). Ty sestávají z víceméně přesně daného „programu“ svalové aktivity (tedy série určitých pohybů), jak si povšimli již

---

<sup>4</sup>Též *fixed action patterns*, FAPs. Používání konkrétních pojmů se může mezi autory lišit.



**Obr. 1.3: Samička květoliba si pamatuje uspořádání předmětů okolo vchodu do hnízda.** Když měla před svým odletem kolem hnízda kruh šišek, při návratu se pak vrací do středu kruhu ze šišek či oblázků, ač se zde pravé hnízdno nenachází. Orientace v prostoru obvykle spadá do kategorie latentního učení, které není motivované zřejmou odměnou, na rozdíl od řady dalších typů učení, jež si ukážeme dále v kapitole.

Niko Tinbergen spolu s dalším významným etologem Konradem Lorenzem při studiu hnízdících hus. Husy si kutálejí vypadlá vejce zpět do hnízda tak, že napnou krk a zobákem pak pomalu tlačí vejce zpět k sobě a pod tělo. V pohybu pokračují i v případě, že jim vypadlé vejce po cestě sebereme. Stejně se údajně vede samičkám některých pavouků, které dál vykonávají pohyby pro snování kokonu, ač jim teplem při filmování chování zaschly snovací bradavky. Podobným odtržením od reality je chování psů, kteří se před ulehnutím několikrát otočí dokolečka. V případě měkkého pelachu je takový pohyb zbytečný. Při chystání místa na spaní ve vysoké trávě však dává funkční smysl.

Že máme tu čest s modálními pohyby – a ne jiným typem chování – můžeme poznat mj. podle toho, že se v ontogenezi objevují najednou v celé své složitosti, a při-

padně dříve, než se plně rozvinou s nimi související struktury (např. letky na křídlech). V případě některých modálních vzorců chování pak mohou pomoci i tzv. izolací pokusy – např. nás může zajímat, jestli si veverka od malička krmená pouze kašovitou stravou na první pokus poradí s louskáním ořechů či zda pták odchovaný v izolaci zvládne zpěv či specifické volání typické pro svůj druh.

**1.A OPAKOVÁNÍ, MATKA PAPOUŠKŮ?** »Úlohy ve všech kolech BiO se týkají tématu daného ročníku a zpravidla vycházejí z této brožury. To však neznamená, že k jejich kompletnímu splnění je třeba naučit se brožuru nazpaměť. (...) Ještě jednou proto zdůrazňujeme, že cílem není se brožuru „nabiflovat“ – důležitější je se zaměřit na obecné principy.« Učení pochopitelně není jen předmětem etologie a přidružených oborů zaměřených na chování. V hledáčku jej mají i kognitivní psychologové, které mj. zajímá, jak (se) efektivně učit. Tento učební text, jak jste se dočetli v jeho úvodu (nebo v parafrázovaném úvodu tohoto rámečku), se nemáte učit nazpaměť, ač by na to vaše paměť měla kapacitu. Jak se tedy učit (nejen) na BiO?

Je dobré se vyvarovat horečnatého opakovaného čtení textu nebo prohlížení obrázků poznávačky ve stejném pořadí. Takové učení snadno a rychle nese výsledky – po několika opakováních budete mít pocit, že už to všechno znáte. Problém je, že v takovém případě nevzrůstá vaše znalost tématu, ale jen povrchní znalost konkrétního textu nebo pořadí obrázků. V případě poznávačky je proto lepší učit se z obrázků (nebo jiného, ideálně živého, materiálu), které si můžete různě namíchat. Zároveň je dobré obrázky jednotlivých druhů vzájemně prokládat, než se nejprve podívat desetkrát na stejný druh strnada a pak se přesunout k deseti obrázkům dalšího druhu. Takové učení bude náročnější, ale také efektivnější. Navíc se budete tímto způsobem učit na to, co vás skutečně potká: náhodně namíchané organismy v poznávačce. Mimochodem, při nevhodném nácviku může jít i o život, jak dokazují případy policistů z Minneapolis, kteří byli zvyklí opakovaně trénovat vytržení pistole protivníkovi. Následně ji vrátili trenérovi a vytržení okamžitě zkoušeli znovu. Při jednom ostrém zásahu pak policista útočníkovi vytrhl zbraň a automaticky mu ji hned vrátil, jak měl nacvičeno.

Paradox učení tedy je, že na základě svých pocitů, jak je něco (ne)náročné, často nedokážeme odhadnout, co přinese nejlepší výsledky. Z empirických studií vyplývá, že náročnější až „neohrabané“ učení zanechává hlubší stopu. Samozřejmě, není rozumné se učit z textu psaného haitskou kreolštinou, pokud tento jazyk neovládáte, ale už jen použití huře čitelného fontu nebo v\_nechávání písm\_n může pomoci. Dalším způsobem je, že si na chvíli (klidně několik dní) dáte od daného tématu pauzu a část toho, co jste se naučili, zapomenete. Při opakovaném procházení dané látky budete nejspíše tápat po

...

•••

vzpomínkách, což opět příznivě zvýší náročnost a posílí následné zapamatování. Podobně funguje i studium více témat, která vzájemně prokládáte. Kromě prostého opakovaného čtení je pak dobré dál zkoušet své znalosti – když si na něco nemůžu vzpomenout, je lepší si chvíli lámat hlavu, než si rovnou přečíst řešení. (Učení bez chyb má význam pouze u některých osob s porušeným fungováním paměti.) Požadovanému pochopení principů může pomoci, např. když zkusíte dané téma někomu převyprávět, zamyslet se nad tím, jak to zapadá do toho, co již víte (a čím více toho víte, tím snáze se vám budou znalosti propojovat), nebo si třeba dohledat, kde konkrétně se nachází ta část mozku, o které se v textu píše. Některé učebnice mají proto kapitoly proložené opakovacími otázkami, které upozorňují na to hlavní a zároveň umožňují odhalit slabá místa, která se hodí zlepšit.

Zároveň je dobré myslet i na to, že když vám něco nejde teď, tak to neznamená, že se to nemůžete nikdy naučit. Pokud jste na odborném soustředění odešli z přednášky s pocitem, že genetiku nikdy nepochopíte, ale přesto se pak ponoříte do jejího studia, může se vám stát, že po deseti letech budete o genetice psát do olympiádní brožury. Nervová soustava je v tomto ohledu plastická, a míra učení či tréninku může vaše schopnosti dále posilovat. Tyto změny mohou být i vidět: učení, alespoň v určitých fázích života, zřejmě může ovlivňovat množství bílé hmoty v mozku. Potkani, kteří si v mládí mohli více hrát, mají více myelinizované některé části mozku (blíže viz sekce 2.1). Podobně pianisté mají více myelinizované ty části, které souvisí s jejich profesí, např. vlákna zapojená v koordinovaném pohybu prstů. Silnější se tento efekt navíc zdá u hudebníků, kteří denně cvičí více hodin.

### 1.1.3 Učení u živočichů

Reflexy, modální pohyby i další typy vrozeného chování (nejen) z předchozí podkapitoly se mohou kombinovat a společně se podílet na konkrétním okruhu chování. Navíc je mohou obohacovat i různé formy učení. Například ryby stříkouni sráží potravu (typicky hmyz) z vegetace a předmětů poblíž vody pomocí vodního proudu vystříknutého z tlamy. Pohyby svalů spjaté s tímto úkonem by měly být vrozené. Zároveň se však stříkouni mohou naučit lovit i letící hmyz. V případě druhů žijících ve skupinách, jako je stříkoun lapavý (*Toxotes jaculatrix*), se tento složitý kousek stříkouni zvládnou naučit dokonce pozorováním jiné ryby, aniž by jej museli trénovat. Jde tedy o další ze situací, kdy je výhodné se učit. Nakonec, sami právě v rukou držíte učební text, který vám může poskytnout určitou výhodu v porovnání s těmi, kteří se učit nebudou (viz **rámček 1.A**). Na následujících stranách se podíváme na různé typy učení, seřazené od těch (zhruba) jednodušších po složitější.

Již zmíněný Konrad Lorenz proslul pokusy s **imprintingem (vtištěním)**, a to zejména u hus. Malá housata mají tendenci následovat první pohyblivý objekt, který

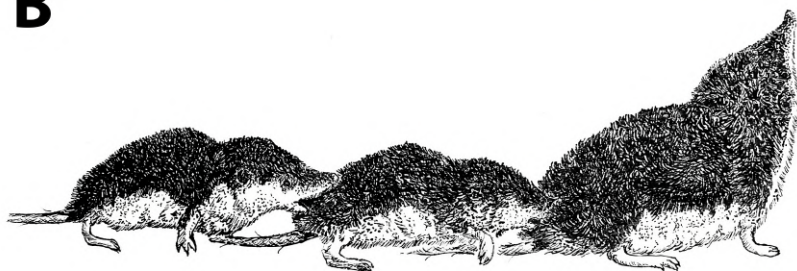
vidí po vylíhnutí. Objektem je obvykle matka, ale vtisknout si mohou i člověka (**obr. 1.4A**) nebo třeba pohybující se míč. Kromě hus a některých dalších ptáků je imprinting na rodiče, kterého budu následovat, znám i u savců, např. některých hlodavců, kopytníků, lachtanů nebo bělozubek (**obr. 1.4B**). K imprintingu obvykle dochází v krátkém časovém okně, senzitivní periodě, a u sledovací reakce záhy po vtištění následuje přesun naučeného do dlouhodobé paměti. Takto získaná preference dle původní definice imprintingu nepotřebuje další posilování, nicméně některé podněty nebo jejich kombinace mohou jak u savců, tak u ptáků vyvolat silnější imprinting. Vtištěná preference by zároveň měla být neměnná (nebo velmi obtížně měnitelná) po skončení senzitivní periody. To může občas vést k poměrně kuriózním případům – sám Lorenz byl svědkem toho, jak si samec páva, odchovaný v pavilonu s želvami obrovskými, vtiskl jako sexuální partnery právě želvy. Před želvami pak po zbytek života tokal, zatímco pávice z hlediska námluv naprosto ignoroval. Konkrétní délka senzitivní periody se liší v závislosti na druhu a na tom, co je konkrétně vtiskáváno. Senzitivní perioda také může být více než jedna, například u některých ptáků se vyskytují v souvislosti s učením zpěvu či vtisknutím vzhledu sexuálního partnera dvě senzitivní periody. První z nich vytváří „obecný obraz“ vtiskávaného, v rámci druhé pak může docházet ke konsolidaci, dalším úpravám vzpomínek, zejména ke zpřesnění obecného obrazu na základě zkušeností (např. na základě vzhledu dostupných partnerů). Poté dochází k uložení do dlouhodobé paměti.

Jako imprinting (či imprintingu podobný proces) se někdy označují i další děje v přírodě. Setkáme se s ním např. u potravních preferencí některých housenek nebo u výběru hostitele samičkami lumků a dalších parazitoidů (blíže v **brožurě 58. ročníku BiO**). Pokud jsou takoví parazitoidi masově odchováni pro biologický boj s určitými škůdci, je třeba ohlídat, zda se imprintují na konkrétní potravu či ne. Některí parazitoidi s širším hostitelským spektrem musí mít k dispozici larvy dřevokazných brouků z konkrétní dřeviny, na kterou pak mají být vysazeni, jiní se bez problémů odchovávají na náhradní, průmyslově snáze dostupné stravě. O imprintingu na určité místo se mluví také u migrujících živočichů, např. lososovitých ryb. Zde je však situace složitější (**rámček 1.B**).

Dalším typem učení je **habituace** (*habituation*). Ta spočívá v navyknutí na často opakované podněty, které se ukáží jako nedůležité. V podstatě jde tedy o učení se tomu, že na některé podněty nemá cenu reagovat. Nejde však o projev únavy, kdy by zvíře už nemělo sílu reagovat – pokud se nám podaří „reset“ pomocí jiného podnětu, odpověď na původní podnět se obnoví. Habituaaci si můžete vyzkoušet třeba na larvách vážek, které při dráždění vystřelují dolní pysk přeměněný v masku. Při opakovaném dráždění bude náročnější a náročnější tuto reakci vyvolat, až larva přestane reagovat zcela. Kuriózním příkladem habituace je pak experiment s lejsky (*Ficedula*) vystavenými atrapě sovy. Ptáci se na ni nejprve pokoušeli útočit, po přivyknutí na tento podnět ale neútočili ani na vycpanou, ani na živou sovu.



**B**



**Obr. 1.4: Příklady imprintingu u obratlovců. A)** Imprinting hus na Konrada Lorenze (vlevo) spojený se sledovací reakcí. **B)** Karavana mláďat bělozubky, jež se drží poblíž kořene ocasu a následují matku.

Habituační je velmi rozšířeným typem učení, najdeme ji např. u nezmarů či sasaneček (přivkyknutí na dráždění proudem vody) a dokonce mimo živočichy u protist (provoků) – např. buňky různých nálevníků se přestávají stahovat při opakovaném mechanickém dráždění. Dokonce při přetnutí buněk – které buňky přežijí – každá výsledná polovina habituaci dál vykazuje. Habituační je známá i u dalších protist, např. hlenek, které se mohou dočasně naučit vyhýbat určité chemikálii, které byly opakovaně vystaveny. Také zde habituace zůstává při rozdělení hlenky na několik menších, a dokonce se může přenášet mezi hlenkami, když necháme splynout habituovanou hlenku s nehabituovanou. Učení je tedy možné nejen bez mozku, ale dokonce bez jakékoliv nervové soustavy.

Protipólem habituace je do jisté míry **senzitace** (*sensitization*, též *senzitizace*), při které dochází k posílení reakce na opakovaný podnět. Často jde ruku v ruce s habituací. Např. sova či dravý pták (včetně vycpanin a atrap) vyvolá u ptáků mobbing, tj. reakci, kdy na predátora ptáci nápadně hlasitě reagují a naletují na něj. Intenzita reakce stoupá (senzitace), po určité době, kdy atrapa nereaguje, pak začíná intenzita mobbingu klesat, až dojde k habituaci. Nedá se dobře zobecnit, který podnět vyvolá senzitaci (potenciálně následovanou habituací) a který habituaci. Např. u sasaneček se kromě reakcí na proud vody studovala i reakce na dotek se sousední sasankou – v závislosti na kontextu a konkrétním druhu na sebe sasanky buď přestaly reagovat, nebo je taková blízkost vybičovala k tomu, aby se žahaly naplno. Na to, že se organismy mohou naučit nereagovat, nebo naopak silněji reagovat na opakované podněty, je nutné myslet také při plánování etologických pokusů; habituace/senzitace na nějakou součást pokusu může zkreslit výsledky.

**1.B PAMĚŤ A NAVIGACE.** Výzvou pro paměť živočichů je orientace v prostoru. Ať už jde o toulání po domovském okrsku či mnoho tisíc kilometrů dlouhé migrace, řada živočichů se dokáže následně vrátit tam, kam potřebuje. V extrémních případech, např. u motýlů monarchů, se vrací až potomstvo bez rodičů. K orientaci v prostoru mohou sloužit různé výrazné body v krajině, magnetické pole Země nebo chemismus typický pro určité místo. Orientaci umožňuje i tzv. sluneční kompas či orientace podle Měsíce a hvězd. Někteří živočichové také vnímají, jakou dráhu urazili; dělnice včely medonosné (*Apis mellifera*) odhadují uraženou vzdálenost podle toho, jak rychle okolo nich ubíhá krajina (resp. pozorovaný obraz) za letu. Dělnice, které se naučily hledat potravu v tunelu v určité vzdálenosti, ji nedokázaly najít při použití speciálního vzorování na stěnách tunelu, které mělo vyvolat dojem, že uletěly delší vzdálenost. Vyčerpávající přehled toho, jak se zvířata orientují v prostoru, je výrazně nad rámec této brožury. Zde se proto podíváme na vybrané příklady orientace u lososovitých ryb a poté u holubů.

Migrující lososovité ryby (*Salmonidae*) se dokáží s poměrně vysokou přesností vrátit do řek a potoků, kde se vylíhly. Dříve se předpokládalo, že mladé ryby si vtisknou typický pach rodného místa (daný půdou, rostlinami nebo i uměle přidanými chemikáliemi). Podle něj se následně řídí při svém návratu z moře. Čich se pro orientaci lososovitých opravdu ukazuje jako klíčový – ryby s ucpanými nozdrami či poškozeným čichem se orientují hůře. Zřejmě je však láká něco jiného než v mládí vtisknutý pach, a to konkrétně látky uvolňované ostatními rybami. Navíc se zdá, že zde hraje roli i dědičnost, kdy ryby preferují pach příbuzných – ryby z uměle oplozených vajíček a odchované v jiných řekách výrazně preferují řeku, odkud pocházeli jejich rodiče. Tedy řeku, jejichž vodě tyto ryby nikdy nebyly vystaveny a nemohlo zde dojít k imprintingu.

•••

•••

U holubů se poměrně často zkoumá orientace podle slunečního kompasu a magnetického pole Země. V jejich orientaci však hraje roli i čich. Informace z těchto zdrojů ptáci dokážou kombinovat, a zejména starší a zkušenější holubi mohou kompenzovat experimentální vyřazení jednoho z těchto navigačních systémů. Hypotézu, že se holubi orientují čichem – smyslem, který je u ptáků neprávem považován za nedůležitý – podporují srovnání holubů převážených na místo startu letu za různých podmínek. Holubi převáženi v otevřených klecích s přístupem venkovního vzduchu domů trefili, zatímco holubi převezení na stejné místo v uzavřeném klimatizovaném prostoru bez kontaktu s okolím ne. Špatně se vedlo i holubům se zacpanými nozdrami. Předpoklad, že holubi trefí do svého holubníku na základě „pachové mapy“, jde otestovat i přímo. Holubi byli ve své domovské voliére vystaveni určité chemikálii vanoucí ze severu. Když pak byli odvezeni daleko od své voliery a tato chemikálie jim byla nanesena na nozdry, všichni po vypuštění zamířili na jih. Tedy ve směru, jakým by nejspíše klesal pach této chemikálie a jakým by dle informace získané z pachu měl ležet i jejich holubník.

Čtyřhranka z úvodu kapitoly nám demonstrovala **asociativní učení** založené na tom, že živočich rozpozná vztah (asociaci) mezi událostí A a událostí B.<sup>5</sup> Fyziolog I. P. Pavlov si při studiu trávicí soustavy všiml, že jeho pokusní psi začnou slinit při pohledu na člověka v bílém laboratorním plášti, ačkoliv jim laborant žádnou potravu nenesl. Stačilo, že takto oblečení lidé psy běžně krmili. Zde tedy začíná příběh jednoho podtypu asociativního učení, a to **klasického podmiňování (classical nebo Pavlovian conditioning)**. Učení se zde „napojuje“ na již existující spojení podnět – reakce. Tento původní podnět a reakci označujeme jako nepodmíněné. Nepodmíněným podnětem je třeba potrava vložená psovi do tlamy, nepodmíněnou reakcí je pak slinění.<sup>6</sup> Při podmiňování se do celé situace vloží další, v té chvíli neutrální podnět (bílý plášť, rozsvícení světla, nějaký zvuk, blíže také **rámeček 1.C**). Z opakovaného neutrálního podnětu se pak stane podnět podmíněný, po kterém následuje podmíněná reakce. Pes tedy nyní bude slinit nejen, když dostane potravu, ale také když se objeví podnět, který je podmiňováním spojen s tím, že se potrava (nepodmíněný podnět) blíží. Obecně však nejde tvrdit, že by reakce na nepodmíněný a podmíněný podnět byla vždy stejná. Například mořského zadožábřého plže zeje (*Aplysia*) je možné naučit, aby utáhl svůj plášť okolo žaber. Nepodmíněně takto reaguje na nepříjemný podnět v zadní části těla, podmíněně jde reakce spojit s lehkým dotykem kdekoli na plášti. Nepodmíněná reakce však bývá silnější a trvá delší dobu. Navíc zahrnuje obranné vypouštění inkoustu.

<sup>5</sup>Zdaleka nemusí tento vztah pochopit. Stačí pouze, že rozpozná, že po A obvykle následuje B.

<sup>6</sup>Pavlov reakcím říkal (ne)podmíněné reflexy. Odpovědí na podnět může a nemusí být reflex, proto je lepší mluvit obecněji o reakcích.

Podmíněná reakce tedy může být spojena jak s pozitivním, tak negativním zážitkem. Je také dobré zmínit, že podnětem může být dokonce i čas. Když Pavlovův pes dostával potravu pravidelně každých několik málo minut, začal více slinit, když se mělo blížit další krmení. Podmiňování také vyžaduje občasné posilování, jinak podmíněné podněty časem vyhasnou.

Druhým podtypem asociativního učení je **operantní podmiňování (operant nebo instrumental conditioning)**, též učení pokusem a omylem či učení úspěchem. Hlavní rozdíl oproti klasickému podmiňování je, že živočich je odměněn či potrestán nikoliv ve spojení s vnějším podnětem, ale za nějaký čin nebo operaci, kterou provede. K operantnímu podmiňování se často používají tzv. Skinnerovy boxy, skříňky či místnosti, ve kterých musí zvíře provést určitou operaci – stisknout páčku či klovnout do tlačítka – a následně je za tento úkon odměněno. Jednotlivé úkony je také možné řetězit za sebe, takže můžeme začít s odměňováním holubů za klovnutí do míčku a pokračovat přes odměňování pouze těch klovnutí, která způsobí jeho odkutálení. Po několika krocích skončíme s holuby, kteří proti sobě mohou hrát ping-pong. Operantní podmiňování není omezené jen na Skinnerovy boxy. Lze využít libovolných vhodných prostředí včetně prostředí přirozeného. Nakonec, spadá sem i trénink asistenčních zvířat, filmových triků či různých úkonů, které umožňují ošetřovatelům v zoo snazší prohlídku jejich svěřenců. V poslední době se objevují i pokusy s cíleným operantním podmiňováním zaměřeným na úklid měst. Například jeden švédský projekt se v současné době snaží naučit vrány sbírat cigaretové nedopalky a další odpad, za jehož vhození do speciálního automatu dostanou potravu.<sup>7</sup> Zároveň při operantním podmiňování nejde jen o klovnání do míčků nebo lachtání mávání ploutví, ale i prostý pohyb celého zvířete. Nedávno se např. povedlo vycvičit zlatou ryбку (karase zlatého, *Carassius auratus*) k řízení pojízdného akvária. Kamera nad akváriem sledovala pohyb ryby a následně jej převáděla do pohybu celého vozítka. Odměnu ryba dostala pouze, pokud dojela s akváriem do cíle: k barevné desce na stěně.

Klasické a operantní podmiňování se mohou kombinovat – např. jde naučit pulce, že se vyhnou šoku, když uplavou pryč od rozsvíceného světla. Často je také obtížné rozhodnout, jestli je chování sledované v přírodě výsledkem klasického nebo operantního podmiňování. Tak či tak, přínos asociativního učení pro volně žijící živočichy je nasnadě. Nepříjemný zážitek z žihadla mě může naučit, do jaké potraviny se nevyplatí kousat. Když mi vypadne ze zobáku škeble na tvrdou skálu a rozbije se, stojí mě získání potraviny méně práce než pracné prolamování se dovnitř. Podobně když se mohu na základě nějakého signálu připravit na souboj se sokem, mám větší šanci zví-

---

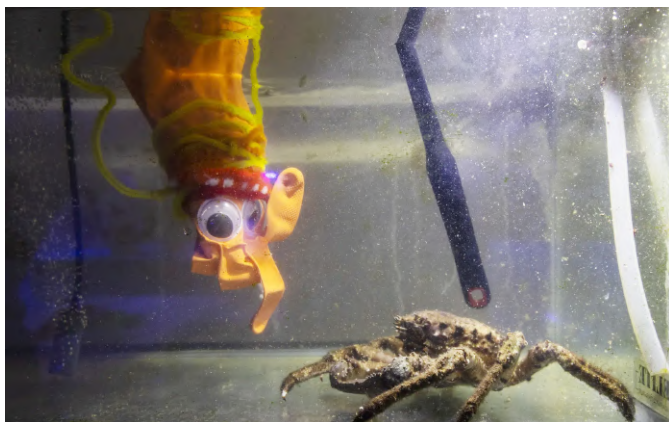
<sup>7</sup>Za 2. světové války se také v rámci amerického projektu Pigeon experimentovalo s „kamikaze“ holubí posazenými do střel. Holubi byli operantním podmiňováním naučeni opakovaně klovnout do obrazovky, kam se promítal obraz toho, co leželo před špičkou střely. Klovnání holuba trénovaného na určitý cíl (např. válečnou loď či určitou křižovatku ve městě) se pak převádělo do řízení směru střely a zpřesňovalo její zacílení. Na využití holuby naváděných střel za války nedošlo kvůli ukončení financování projektu, mechanismus se však uplatnil např. při vyhledávání lidí topících se v moři. Zde byli holubi přípevněni k záchranářskému vrtulníku, nikoliv k bombě.

**1.C POUŽÍVAL I. P. PAVLOV ZVONEK?** V časopisu *Time* z roku 1928 nalezneme popis dokumentárního filmu přibližujícího pokusy v Pavlovově laboratoři, kde pes reagoval sliněním na zazvonění zvonku. Problém je, že v popisovaném filmu se zvonek objeví, avšak ne jako podmíněný podnět. V ruce držžený zvonek ve filmu slouží jen jako zdroj náhlého zvuku a s ním spojené nepodmíněné obranné odpovědi psa. Mezi podněty, které Pavlov běžně používal ve spojení se sliněním, se objevuje např. metronom, ladička, rozsvícení světla nebo mírný elektrický šok. V některých pracích je zmíněn i zvonek, není však jisté, o jaký zvonek jde. Někde je zmiňován elektrický zvonek ve smyslu bzučáku, jinde „jednoduchý“ zvonek. V Pavlovově oficiálním životopisu se pak na schématu pokusů objevuje klasický zvonek spolu s metronomem a žárovkou. Zdá se tedy, že běžná představa slinění psů v reakci na zvonek je založena na pravdě, nejspíše se však tento podnět stal i kvůli chybě v časopisu *Time* výrazně populárnější, než by odpovídalo jeho využití při experimentech.

těžit – např. ve vzájemných soubojích častěji vítězili samečci ryb čichavců (*Trichogaster trichopterus*), kteří se podmiňováním naučili, že po rozsvícení červeného světla v akváriu následuje vpuštění dalšího samce. Na vliv asociativního učení (resp. jeho absenci) je nutné myslet také při různých záchranných programech, kde se zvířata odchovávají v laboratorním prostředí, které je mj. ochuzené o predátory (**obr. 1.5**).

Speciální pozornost v rámci podmiňování zasluhuje učení se chuťové averzi. Je snadné si představit vznik averze na něco, co okamžitě chutná odporně, ale co potrava, po které se vám udělá špatně až po několika hodinách? I přes prodlevu se chuťová averze může vytvořit, a to již při prvním vystavení podnětu. Potkani, kteří dostali neškodnou slazenou vodu a zároveň byli vystaveni gama záření, které u nich vyvolalo nevolnost, následně vykazovali silnou averzi vůči slazené vodě. Jiné pokusy, kde byla chuť spojena nikoliv s nevolností, ale s nepřírozeným důsledkem (elektrický šok), k podmínění chuťové averze nevedly. Ukazuje se tedy, že tvrzení behavioristů (např. B. F. Skinnera, tvůrce výše zmíněných Skinnerových boxů), že pomocí podmiňování je možné živočichy (včetně lidí) naučit cokoli, má tedy jisté trhliny. Některé podněty se s reakcí spojují hůře než jiné.

Při asociativním učení stačí rozpoznání vztahu příčina – důsledek, a jde tedy o učení, které, obrazně řečeno, zvládne i cvičená opice. Naopak **učení vhledem (insight)** předpokládá, že živočich pochopí předložený problém a následně provede, co je třeba, např. si vyrobí vhodný nástroj (**rámeček 1.D**). Používání nástrojů není známé u havranů polních (*Corvus frugilegus*) ve volné přírodě. Čtveřice v zajetí odchovaných havranů však ukázala, že jsou schopni jednoduché nástroje použít k dosažení odměny. Ptáci si v sérii pokusů mj. dokázali vyrobit háček z rovného drátu, kterým pak z nádoby lovili malý kyblík s potravou, pomocí jednoho nástroje (nevhodného pro dosažení potravy) si dokázali opatřit vhodný nástroj nebo pomocí házení kamínků



**Obr. 1.5: Otravní maňasci nahrazují predátory laboratorně odchovaným krabům, kteří mají být vypuštěni do volné přírody.**

do nádoby s vodou dokázali zvednout hladinu natolik, aby mohli dosáhnout na plovoucí potravu. Různé úlohy, se kterými se v této konkrétní podobě dříve nesetkali, často vyřešili i na první pokus. Zároveň se zdá, že své zkušenosti dokázali přenášet mezi různými podobnými úlohami – na desku, která šla původně uvolnit tak, že na ni havran upustil kámen, v dalších pokusech tlačili tyčkou drženou v zobáku.

Učebnicovým příkladem vhledu jsou také šimpanzi, kteří si dokázali zasunutím menších tyčí do sebe vyrobit delší tyč nebo postavit několik krabic na sebe, aby dosáhli na banán, který byl mimo jejich dosah. Problém těchto experimentů však je, že není jasné, kolik předchozích zkušeností šimpanzi s jednotlivými předměty měli. Wolfgang Köhler, který tyto šimpanze před téměř sto lety studoval, přiznává, že např. když dal šimpanzům na hraní duté bambusové tyče, zastrčil do širší tyče prst, aby demonstroval, že se dovnitř dá něco vložit. Některé pozdější experimenty podporují myšlenku, že skutečně šlo o vhled, nicméně i tyto pokusy využívaly šimpanze, u kterých není jisté, co všechno již předem znali. Ne vždy je tak možné rozhodnout, jestli skutečně jde o vhled, nebo jen o asociativní učení – experimentálně se podařilo podmiňováním naučit holuba dostrkat krabici ke stěně a vyskočit na ni, aby mohl klovnout do obrázku banánu. Kromě asociativního učení či vhledu se mohou zvířata učit podobným složitým úkonům i okoukáním chování ostatních. Vrány v Japonsku jsou schopné rozbít ořechy tak, že je vhodí nebo položí před pomalu jedoucí auta či auta stojící na semaforech. Velmi výjimečně zastaví auto tak, že před něj vkročí a položí mu ořech před kola. Některé vrány toto chování nepříliš úspěšně napodobují a využívají místa, kde je jen malá pravděpodobnost, že ořech skončí pod koly aut.

**Učení pozorováním** a následné **napodobování** obecně (neúspěšné vrány nechme stranou) hraje v přírodě důležitou roli. Odpozorovat a přizpůsobit pro sebe lze poměrně složité úkony, jak jsme viděli u stříkounů ze začátku této podkapitoly.

Pochopitelně je však možné převzít i výrazně snazší věci – potkani se sami jen velmi pomalu učí pokusem a omylem, že mohou jíst měkkýše. Velmi rychle však mohou to samé odporovat od zkušených potkanů, kteří měkkýše požírají. Předpokládáný přenos potravních preferencí či způsobů zacházení s potravou z rodičů na potomky nebo mezi zvířaty z jedné skupiny je v přírodě znám z řady příkladů. U velké části z nich však zůstává otázkou, jestli jde skutečně o učení pozorováním. Některé rozdílů chování mohou mít genetický základ, ten je však možné snadno prozkoumat prohozením mláďat mezi rodiči/skupinami s různými strategiemi. Jsou zde však i další problémy. Vydra mořská (*Enhydra lutris*) se živí mj. měkkýši. Severské populace otevírají jejich schránky zuby. Jižní populace rozbíjejí schránky o skály při pobřeží nebo o kámen položený na své hrudi, zatímco plavou naznak. Zůstává otázkou, jestli se vydry učí konkrétní metodu otevírání pozorováním, nebo jestli pouze využívají metody, které jsou nevhodnější pro danou lokalitu a zde se vyskytující potravu (různé velcí měkkýši atd.).

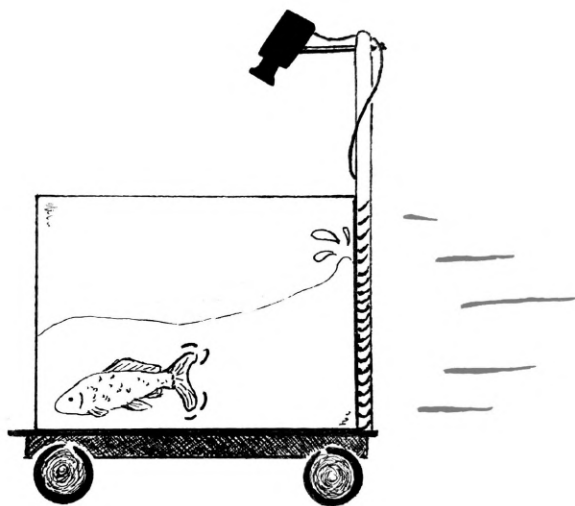
V některých případech máme napodobování a s ním spjatý vznik tradic zdokumentované v přímém přenosu. Slavní jsou makakové červenolící (*Macaca fuscata*) z japonského ostrova Košima. Ti v roce 1950 začali dostávat batáty vysypané na pláž, a tak se makakové z lesů vydali do otevřeného prostoru, kde šli snáze pozorovat. Roku 1953 přišla samička Imo s rychlejším způsobem čištění batátů od písku. Místo aby je drhla rukama, chodila je mýt do blízkého potoka. Postupně se od ní učili další členové její skupiny. Po čase začali makakové mýt batáty i další potravu přímo v moři. V důsledku toho se někteří dokonce naučili plavat a lovit další potravu z moře. Vzhledem k tomu, že v době, kdy provedla Imo svůj objev, byla mladá a v hierarchii skupiny nízko postavená, šířil se její objev jen pomalu, hlavně v rámci rodiny (matky a sourozenci) a mezi kamarádícími mláďaty navzájem. Většina dospělých samců mytí brambor ignorovala i dekádu po objevení této inovace.

Různé novinky je možné odporovat i mezidruhově. Rackové výrazně častěji volí z několika různých možností potravu, která vypadá podobně jako ta, kterou viděli u lidí. Některé ptáci (např. špačkové, papoušci, lyrochvostí) dokáží napodobovat i zvuky vydávané jinými druhy. Papoušci se navíc dokáží naučit rozeznat a pojmenovat mj. barvu nebo materiál některých předmětů. Trénování podobných schopností se dá provést tak, že papouška necháme soutěžit s člověkem o pozornost experimentátora a potažmo tedy odměnu za identifikaci jednotlivých předmětů. Imitace je známá i u dalších živočichů mimo ptáky, např. u kytovců. Např. jeden delfín, který viděl potápěče čistit podvodní průzor do akvária, pak s pomocí sebraných předmětů začal oškrabávat sklo průzoru. Přitom vydával zvuky a vypouštěl bubliny podobně jako potápěčova výstroj.

Na závěr přehledu o učení živočichů zasluhuje krátkou zmínku otázka, jestli jsou živočichové mimo člověka schopni učit jiné živočichy, tedy třeba svým mláďatům cíleně předávat informace – a to ideálně tak, že při této činnosti nedělají nic „pro sebe“ (tj. nespádají sem případy, kdy by zvíře učilo mláďata konzumovat potravu tak, že ji

bude prostě žrát před mláďaty). Zároveň by při takovém učení mělo docházet k tomu, že se mláďata s přičiněním učitele učí něčemu rychleji, než by to zvládla na vlastní pěst. Příkladů chování spadajících do této kategorie je tak známo relativně málo. S poměrně přesvědčivým příkladem se můžeme setkat u kura domácího; slepice svolává kuřata pomocí speciálního hlasu, když najde vhodnou potravu. Do ní následně klove, bere ji do zobáku a nechává vypadnout zpět před kuřata. Sama ji nekonzumuje. Kuřata její chování vybudí k tomu, aby do této potravy začala také klovat. V nepřítomnosti kuřat slepice toto chování neprovozuje. Podobně se můžeme setkat s učením u surikat, kde dospělí jedinci předkládají mláďatům zabité štíry a později živé „zabezpečené“ štíry zbavené jedového ostnu.

**1.D POUŽÍVÁNÍ NÁSTROJŮ.** Poměrně dlouho se myslelo, že schopností vytvářet a používat nástroje disponuje pouze člověk. Tuto schopnost však má řada obratlovců a bezobratlých. Používání nástrojů může být vrozené i naučené. V druhém případě se po náhodném objevení může předávat tradicí. Nástroji často bývají drobné kameny, větvičky, trny kaktusů, stébla trávy a podobné běžně dostupné předměty. Ty slouží k různým drobným úkonům, jako je drbání, uhlazování písku v okolí hnízda či získávání potravy. K poslednímu jmenovanému úkonu je možné využít jak kameny (např. supi mrchožraví pomocí nich rozbíjejí pštroší vejce), tak různé větvičky a další podlouhlé nástroje pro štourání v termištích či dutinách stromů. Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) tímto způsobem chytají larvy brouků ze dřeva – na větvičky je však nenabodávají. Místo toho je vydráždí, aby se do větvičky zakously, a následně je vytáhnou. Některá zvířata, např. šimpanzi, galapážská pěnkavka bledá (*Camarhynchus pallidus*) či právě vrány novokaledonské umí nalezené nástroje zkracovat dle potřeby nebo z nich ulamovat postranní větvičky. V případě vran je známé i sestavování nástrojů z několika částí. Nástrojem mohou být i různé návnady. Některé volavky, např. volavka zelenavá (*Butorides virescens*), používají kusy pečiva k přilákání ryb. Podobně sýčci králičí (*Athene cunicularia*) rozhazují savčí exkrementy okolo svých nor, aby přilákali koprofágní brouky. Někteří australští ptáci naopak přenášením hořících větví rozšiřují požáry, aby kořist vyplašili. Pouštní mravenci *Dorymyrmex* (dříve *Conomyrma*) *bicolor* dokonce používají nástroje k zaměstnání konkurenčních druhů – skupina dělnic hází kamínky a další drobné předměty do vstupů jejich hnízd, čímž konkurentům zabrání vyrazit za sběrem potravy a dalších zdrojů. Nástrojem se mohou stát i jiné organismy. Dělnice mravenců krejčíků rodu *Oecophylla* snovají hnízda z listů, které spojují pomocí hedvábných vláken. Jako zdroj hedvábí přitom používají vlastní larvy držené v kusadlech. Někteří krabi se zase mohou ohánět klepety se sasankami či nahožábrymi plži, pravděpodobně v sebeobraně.



---

## 2. NEUROBIOLOGIE PAMĚTI U ORGANISMŮ

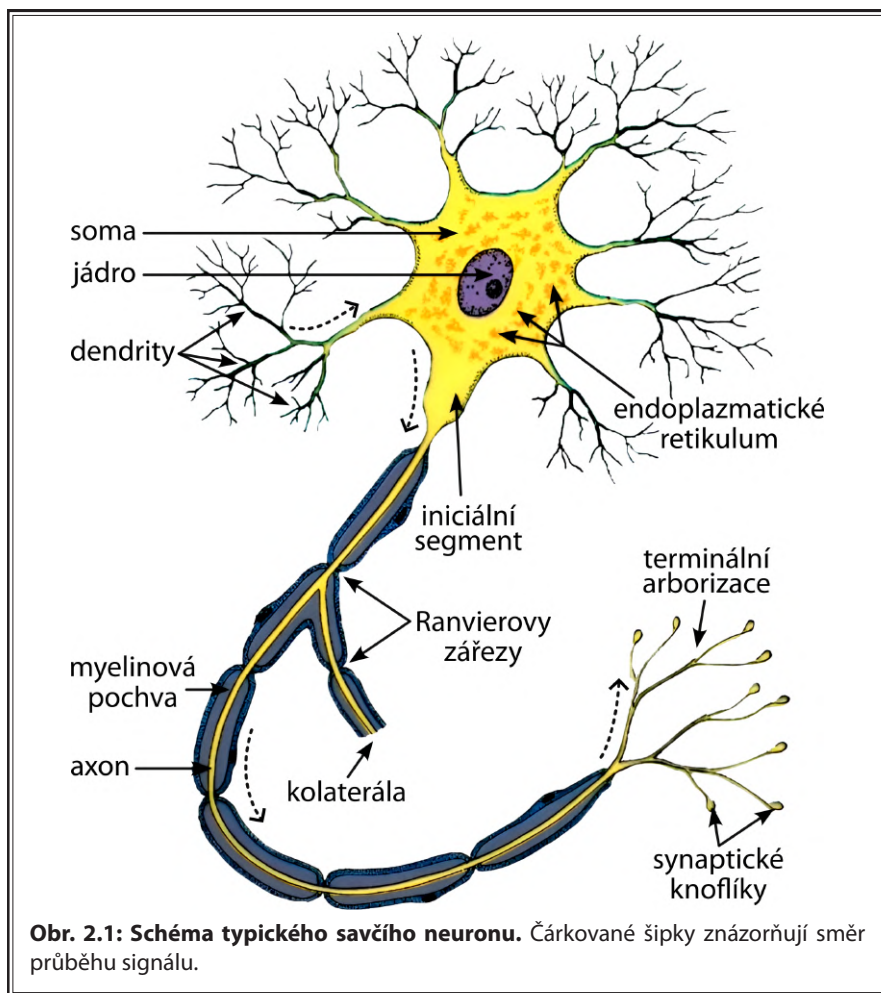
---

### 2.1 Paměť u živočichů

Abychom si mohli udělat představu o neurobiologii učení a paměti, potřebujeme si nejdřív v základních rysech objasnit fungování nervového systému. Kdybychom přirovnali mozek k počítači, zjistíme, že je nesrovnatelně pomalejší než dnešní mikročipy. Má ale obrovskou výhodu, kterou je masivně paralelní zpracování informací. Ani dnešní počítače využívající větší počet jader se v tomto ohledu zdaleka neblíží možnostem nervové soustavy. Další odlišností je to, že v počítači je uložení informace oddělené od jejího zpracování, data se tedy ukládají na disk, a pak se zpracovávají v procesoru. Mозek žádné takové specializované „úložiště“ nemá, informace si ukládá vlastně tím, že s nimi pracuje. Podobně jako počítač ale využívá zařízení pro vstup (smyslové orgány) a výstup (svaly, různé žlázy). Zásadní rozdíl však spočívá v tom, že mozek dokáže flexibilně měnit svoji architekturu a přizpůsobit se tak dřívějším zkušenostem a nárokům, které na něj prostředí klade. Právě to je neurální podstatou učení – v reakci na podněty, s nimiž se během života setkáváme, probíhají v nervové tkáni změny, které mohou různou dobu přetrvávat v podobě paměti.

#### *Stavba nervového systému*

Nervový systém se skládá z navzájem propojených buněk, které mezi sebou přenášejí vzruchy formou chemických (či elektrických) signálů. U složitějších nervových systémů rozlišujeme část **centrální** („mozek“, u obratlovců sem řadíme i míchu) a **periferní** („nervy“). Základní výpočetní jednotku představuje nervová buňka – **neuron**. Společně s nimi nervový systém tvoří i další důležité buňky s podpůrnými funkcemi. Říkáme jim **glie** (z řeckého *glia* – lepidlo). To je ovšem název trochu nešťastný, který naznačuje, že snad jen drží neurony pohromadě. Ve skutečnosti o ně aktivně pečují a zastávají celou řadu nezastupitelných rolí. Neurony mohou vést smyslové vjemy (těm říkáme **senzorické** a **senzitivní**), aktivovat svaly (těm říkáme **motorické**), nebo propojovat ostatní neurony mezi sebou (**interneurony**). Rozlišujeme obrovské množství typů, které se liší velikostí, tvarem, lokalizací a celou řadou dalších vlastností. Jen u člověka jsou popsány stovky až tisíce typů neuronů, podle toho, jakou definicí se řídíme (podobně jako v případě druhů nejsou vědci vždy zajedno v tom, co se dá považovat za samostatný typ). Obecně je ale pro neurony typická následující stavba (viz **obr. 2.1**): Tělo neuronu (neboli **soma**) obsahuje především jádro, kde sídlí genetická informace a kde se rozhoduje, jaké konkrétní proteiny vyrábět a v jakém množství, a endoplazmatické retikulum, kde se proteiny přímo syntetizují. Většinu povrchu neuronu tvoří typické rozvětvené výběžky, kterými komunikuje s ostatními buňkami. Jsou to jednak **dendrity**, kterých bývá větší množství, jsou kratší a bohatě větvené a přinášejí informace z okolí, a jednak **axon**, který bývá jeden, je delší a tenký a přenáší signál na další neurony, případně na další buňky vykonávající příkazy (svaly nebo žlázy). Na konci se obvykle rozvětňuje do takzvané **ter-**

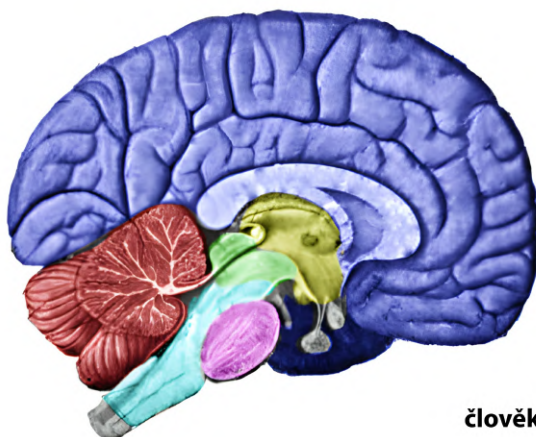


**minální arborizace**, ale dokáže i po cestě vysílat výběžky, které nazýváme kolaterály. Některé neurony komunikují jen se svými sousedy a vystačí si tak s krátkými axony. Axony tzv. projekčních neuronů naopak mezi sebou propojují vzdálené oblasti. V extrémních případech, například u takového plejtváka obrovského, se axony neuronů periferního systému můžou táhnout až desítky metrů. Táhnou se společně ve svazcích a tvoří struktury, které označujeme jako **nervy** (ty tedy neobsahují přímo těla neuronů!). U čelistnatých obratlovců (Gnathostomata) bývají dlouhé axony **myelinizované**, obalené izolační vrstvou pro efektivnější vedení signálu. Myelinizaci zajišťují specializované gliové buňky, které se kolem axonu obtáčejí. Myelinová pochva se skládá převážně z lipidů v kombinaci s proteiny. Na řezu jsou pak bohatě myelinizované části mozku zbarvené více do bíla – odtud pochází označení **bílá hmota**.

- |   |  |
|---|--|
| <span style="color: blue;">■</span> telencephalon<br>koncový mozek  | <span style="color: red;">■</span> cerebellum<br>mozeček         |
| <span style="color: yellow;">■</span> diencephalon<br>mezimozek     | <span style="color: magenta;">■</span> pons<br>most              |
| <span style="color: green;">■</span> mesencephalon<br>střední mozek | <span style="color: cyan;">■</span> medulla<br>prodloužená mícha |



**žralok**



**člověk**

**Obr. 2.2: Základní části mozku obratlovců.** Stejně části jsou vyznačeny u mozku žraloka a člověka.

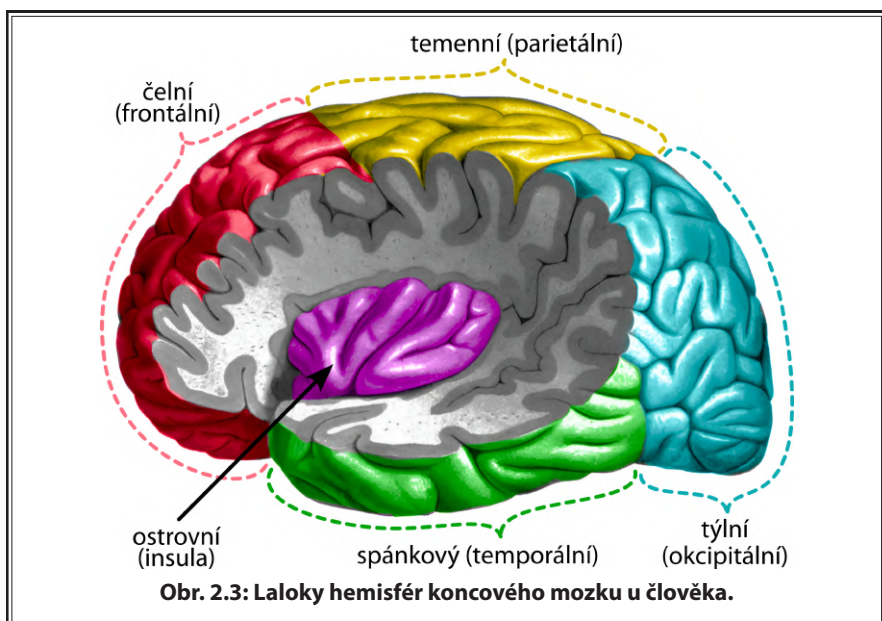
Oblastem, kde se soustředí těla neuronů, pak říkáme **šedá hmota**. Často v ní můžeme odlišit seskupení těl neuronů, která se nazývají **jádra** (v mozku) nebo **ganglia** (v periferním nervovém systému).

Abychom se v následujícím textu lépe orientovali, představíme si základní části obratlovčího mozku, na který se zaměříme na úkor bezobratlých. V nejhrubším členění můžeme mozek rozdělit na **prodlouženou míchu** (medulla oblongata), **mozeček** (cerebellum), **střední mozek** (mesencephalon), **mezimozek** (diencephalon) a **koncový mozek** (telencephalon). (Na prodlouženou míchu u savců navazuje ještě Varolův most, neboli pons, který ji propojuje s ostatními částmi mozku.) (**obr. 2.2**)

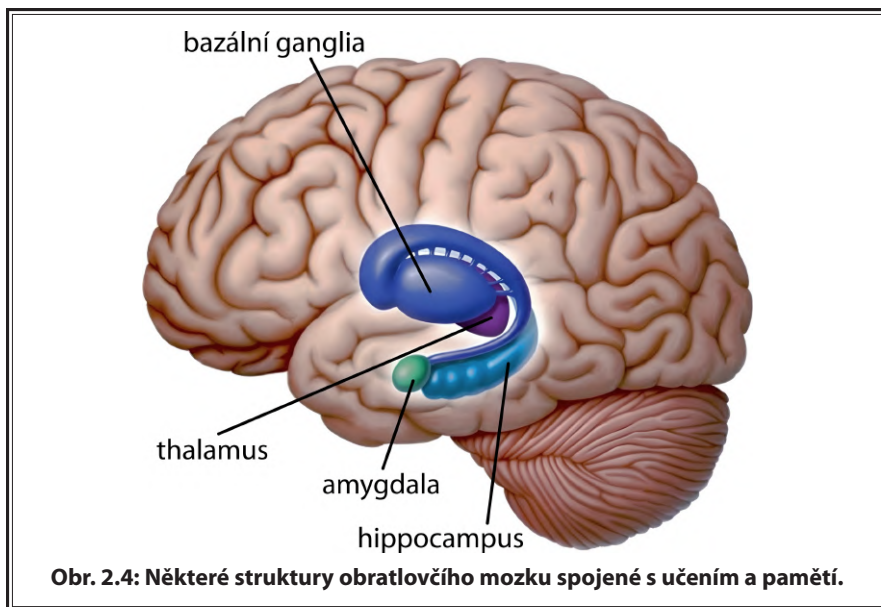
Struktury, které se významně podílejí na učení a paměti, se povětšinou nacházejí v koncovém mozku, nefungují ale izolovaně a vstupy do nich přicházejí i odjinud. Při některých typech učení (a zřejmě dalších kognitivních procesech) se uplatňuje i mozeček. Většina neuronů v koncovém mozku savců tvoří takzvanou **mozko-**

**vou kůru** (kortex). Jedná se o tenkou slupku, která je uspořádaná do horizontálních vrstev a vertikálních sloupců, a dochází v ní ke zpracování smyslových vjemů i informací z mnoha dalších oblastí a k jejich integraci. Většinu kůry tvoří u savců šestimrstevný **neokortex**, který je jejich evoluční novinkou. Tato kůra se nachází na povrchu dvou mozkových polokoulí (**hemisféra**) a u savců s velkými mozky (tedy i u člověka) bývá zvrásněná do závitů (**gyrů**) – tím se totiž výrazně ušetří prostor, asi jako když zmuchláme papír do kuličky, a zvyšuje se tak povrch relativně k objemu mozku. Kdybychom si zachovali stejný povrch mozkové kůry bez gyrifikace, museli bychom mít hlavu alespoň třikrát větší, což by rozhodně nebylo praktické. Navíc se díky tomuto zvrásnění zkrátí některé spoje, což přispívá k rychlejšímu zpracování informací. Podle gyrů rozlišujeme na povrchu hemisféry lidského mozku jednotlivé laloky – **čelní, spánkový, temenní a týlní**. Další lalok mozkové kůry, kterému říkáme **insula**, je pak zanořený dovnitř hemisféry (**obr. 2.3**).

Pod kůrou se nachází bílá hmota, tedy myelinizované axony zajišťující „dálkové“ spoje (část jich tvoří takzvané **corpus callosum**, neboli kalózní těleso, propojující obě hemisféry), a také další podkorové struktury. Protože na podrobný popis neuroanatomie tu není prostor, uvedeme si jen konkrétní části koncového mozku, na které dál ve spojení s učením a pamětí narazíme. Nejpřednější část čelního laloku tvoří **prefrontální kůra**, která je mimořádně rozvinutá u člověka a považuje se mimo jiné za určité centrum vědomého rozhodování. V čelním laloku najdeme i **motorickou kůru**, která vydává povely k pohybu. Uvnitř spánkového laloku se nachází **hipokampus** (nebo přesněji hipokampální formace), který za své jméno vděčí podobě s mořským koní-



**Obr. 2.3: Laloky hemisféry koncového mozku u člověka.**



**Obr. 2.4: Některé struktury obratlovčího mozku spojené s učením a pamětí.**

kem, a **amygdala**, která zase tvarem připomíná mandli. Hluboko v bílé hmotě (na bázi hemisfér) jsou zanořená jádra označovaná trochu matoucími názvy **bazální ganglia**. Pojmenování jednotlivých jader je poněkud složité, nám bude stačit vědět, že dvě z nich (*nucleus caudatus* a *putamen*) dohromady tvoří strukturu nazývanou **striatum** (česky žíhané jádro podle „žíhaného“ vzhledu).

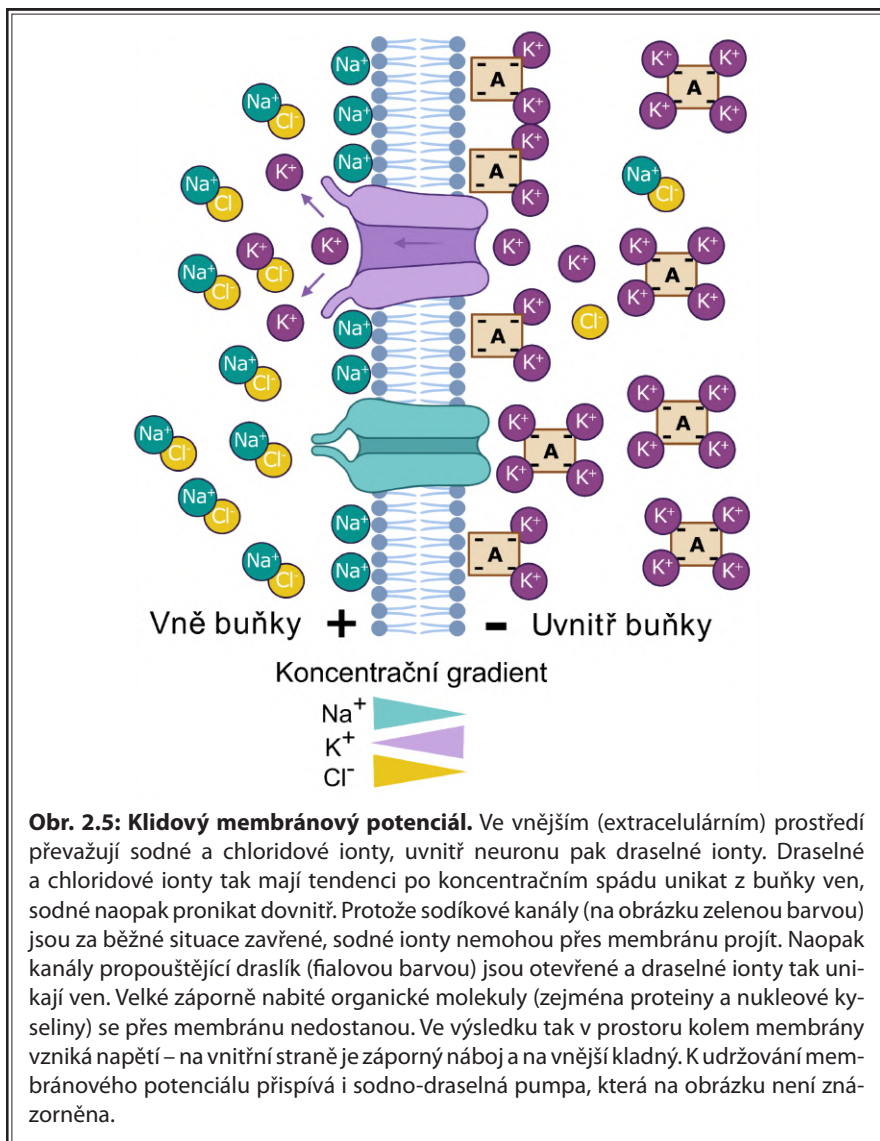
Vstupní bránu do mozkové kůry pak představuje **thalamus** ležící v mezimozku, přes který do korových oblastí přichází většina smyslových informací vyjma čichových a navíc zprostředkovává spojení s řadou dalších částí mozku.

Nervové systémy bezobratlých sice musíme z velké části pominout, sluší se ale zmínit, že i u nich se v několika skupinách vyvinuly komplexní mozky, které mají svá „centra učení“. U hmyzu jsou to houbovitá tělesa, u hlavonožců vertikální laloky a u plicnatých plžů procerebrální laloky. Počtem neuronů pochopitelně zaostávají, svou architekturou ale v principu připomínají obdobná centra u obratlovců.

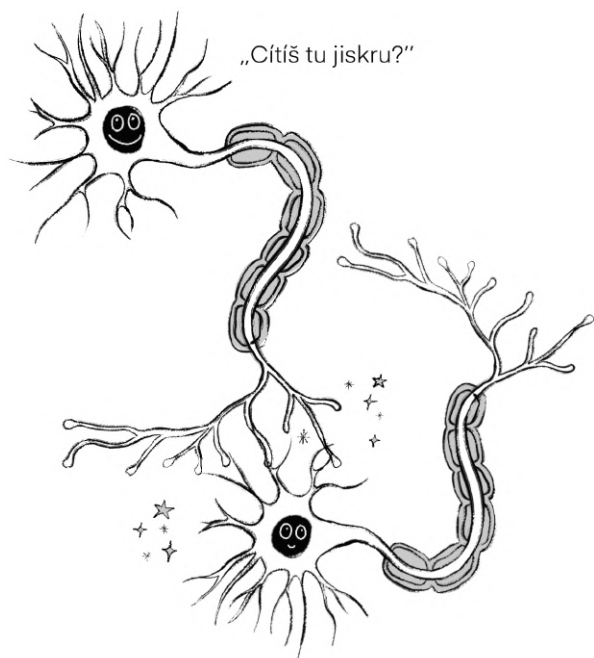
#### *Signalizace v nervovém systému*

Přenos nervového signálu po axonech neuronů funguje na principu elektrického vedení, proto můžeme svaly stimulovat elektrickým proudem nebo třeba měřit mozkovou aktivitu pomocí EEG (elektroencefalografie). Pokud chceme porozumět tomu, jak se elektrické signály v nervové soustavě šíří, musíme si nejdřív vysvětlit, jak vůbec takový signál vzniká na úrovni jednoho neuronu. Neurony mají v klidu záporný **membránový potenciál**, tedy vlastně napětí (kolem -70 až -80 mV). Vnitřek buňky je oproti vnějšímu (extracelulárnímu) prostředí záporně nabitý. To platí pro všechny buněčné typy, jen ty nevzrušivé mívají napětí nižší. Z hlediska fungování nervové sig-

nalizace je důležité vědět, že tento potenciál vzniká odlišnou koncentrací iontů uvnitř a vně buňky – uvnitř převažují draselné kationty ( $K^+$ ), vně zase sodné kationty ( $Na^+$ ) a chloridové anionty ( $Cl^-$ ) – a že buněčná membrána představuje překážku, kterou ionty nedokážou samy překonat. Mohou tedy do buňky nebo z buňky putovat jen prostřednictvím kanálů, které jsou v membráně zapuštěné, případně aktivních pump, které je za spotřeby energie transportují proti koncentračnímu spádu (**obr. 2.5**).



Pasivní pohyb iontů se řídí elektrochemickým gradientem. Zjednodušeně řečeno se ionty se stejným nábojem odpuzují (to je ta *elektro-* část) a zároveň se ionty obecně pohybují po koncentračním spádu, tedy z oblasti, kde je jich víc, do oblasti, kde je koncentrace nižší (chemická část gradientu). V případě draselných iontů tak působí proti sobě dvě síly: jelikož je koncentrace  $K^+$  uvnitř neuronu vyšší, má tendenci unikat z něj ven, zároveň je ale vnitřek buňky oproti vnějšku záporně nabitý, což kladné ionty přitahuje. Výsledný pohyb se tedy řídí jednak koncentračním spádem, jednak elektrostatickými silami. Vyrovnáním těchto sil se ustanoví určitá dynamická rovnováha, které říkáme elektrochemický **rovnovážný potenciál**. Klidový membránový potenciál se víceméně blíží rovnovážnému potenciálu draslíku, protože kanály propouštějící draselné ionty jsou za běžného stavu otevřené (menší měrou k němu přispívají ale i ostatní ionty). K udržování klidového membránového potenciálu přispívají i sodnodraselné pumpy ( $Na^+/K^+$  ATPázy). Ty přenášejí vždy dva draselné ionty dovnitř a tři sodné ionty ven. Protože se tak děje proti koncentračnímu spádu, vykonávají práci, která vyžaduje energii. Za jejich provoz se proto platí univerzálním energetickým buňčným platidlem adenosintrifosfátem (ATP) a v energetickém rozpočtu neuronu to představuje významnou položku.



„Myslím, že to má potenciál...“

## *Akční potenciál*

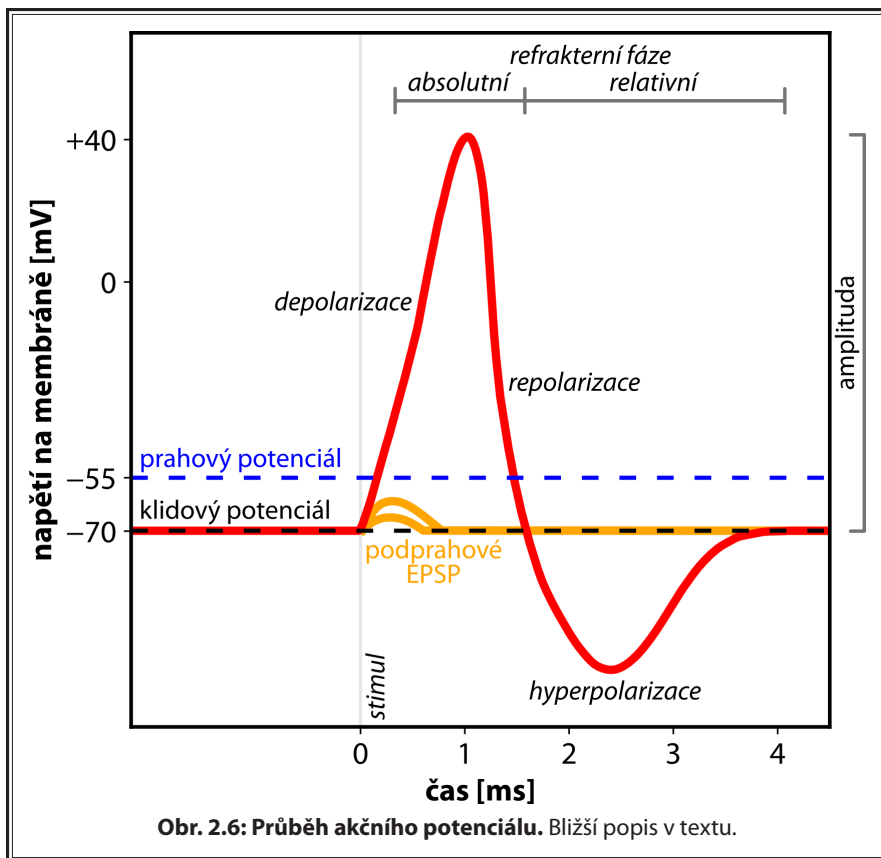
Neurony jsou vzrušivé, to znamená, že svůj membránový potenciál dokážou měnit úpravou propustnosti pro určité ionty. Přiblížení membránového potenciálu kladným hodnotám, tedy snížení záporného náboje uvnitř neuronu, říkáme **depolarizace**, opakem je pak **hyperpolarizace**. K takové změně náboje dochází, pokud se zprůchodní kanály, které jsou za běžného stavu zavřené a otevřou se jen na zvláštní příkaz. Tím může být buď navázání nějaké látky (**ligandu**), nebo samotná změna napětí, případně kombinace obojího. Existují i kanály aktivované mechanicky nebo změnou teploty, o těch se ale dál zmiňovat nebudeme. Po nějaké době se kanály navíc samy zavřou, asi jako časovaná závora. Některé kanály jsou vybíravé a vpustí dovnitř nebo ven jen ionty určitého typu, jinými projde víc různých iontů, ovšem vždy se stejným nábojem (propouští tedy záporně nabitě anionty, nebo kladně nabitě kationty). Ve skutečnosti nejsou nikdy všechny kanály daného typu v jednu chvíli otevřené nebo zavřené, ale aktivací signál výrazně zvyšuje pravděpodobnost jejich otevření. Ionty pak po elektrochemickém gradientu začnou proudit dovnitř nebo ven, takže se dočasně změní jejich koncentrace v cytoplazmě pod membránou a tím i napětí na membráně. Tento místní elektrotonický potenciál se pak po membráně šíří všemi směry, jeho velikost (amplituda) ale se vzdáleností od místa vzniku exponenciálně klesá. Všechno se rychle vrací zpátky do klidového stavu.

Situaci, kdy dojde ke krátkodobé změně polarity, tedy nárůstu membránového potenciálu na zhruba +40 mV, označujeme jako **akční potenciál**. Právě ten je základem kódu, kterým spolu neurony komunikují. Pro vznik akčního potenciálu jsou nezbytné napěťově řízené sodíkové kanály. Když nastane dostatečná depolarizace, která překročí určitou **prahovou hodnotu**, tyto kanály se otevřou a sodík se po elektrochemickém gradientu nahrne dovnitř neuronu. To způsobí krátkodobou změnu polarity, protože se uvnitř buňky nahromadí kladně nabitě ionty (napětí se blíží rovnovážnému potenciálu sodíku). Sodíkové kanály se po určité době zavřou, zároveň s nimi se ale otvírají i napěťově řízené draslíkové kanály, které mají oproti nim lehké zpoždění, zůstávají však otevřené po delší dobu. Sodíkové kanály krátkou chvílí (1–2 ms) po zavření zůstávají deaktivované a není tak možné vyvolat další akční potenciál. Tomu se říká absolutní **refrakterní fáze** (refrakterní znamená nereagující). Signál se proto šíří jako vlna na další úsek membrány axonu směrem od těla neuronu k axonálnímu zakončení, ale nevrací se zpátky<sup>8</sup>. I napěťově řízené draslíkové kanály se postupně zase zavírají, než k tomu však dojde, může membránový potenciál klesnout pod klidovou úroveň, dochází tedy k hyperpolarizaci. Citlivost neuronu je tím snižena a vyvolání dalšího akčního potenciálu v tuto chvíli vyžaduje mnohem silnější impulz. To označujeme jako relativní refrakterní fázi.

Pro šíření akčního potenciálu je důležité, že se na rozdíl od místního potenciálu, který postupně ztrácí na síle, se vzdáleností nijak nemění jeho amplituda. V každém

---

<sup>8</sup>Může se ovšem šířit i opačným směrem z těla neuronu do dendritů.



dalším úseku membrány totiž vzniká „v plné síle“ znovu, protože se otevírá nová sada napěťově řízených kanálů.

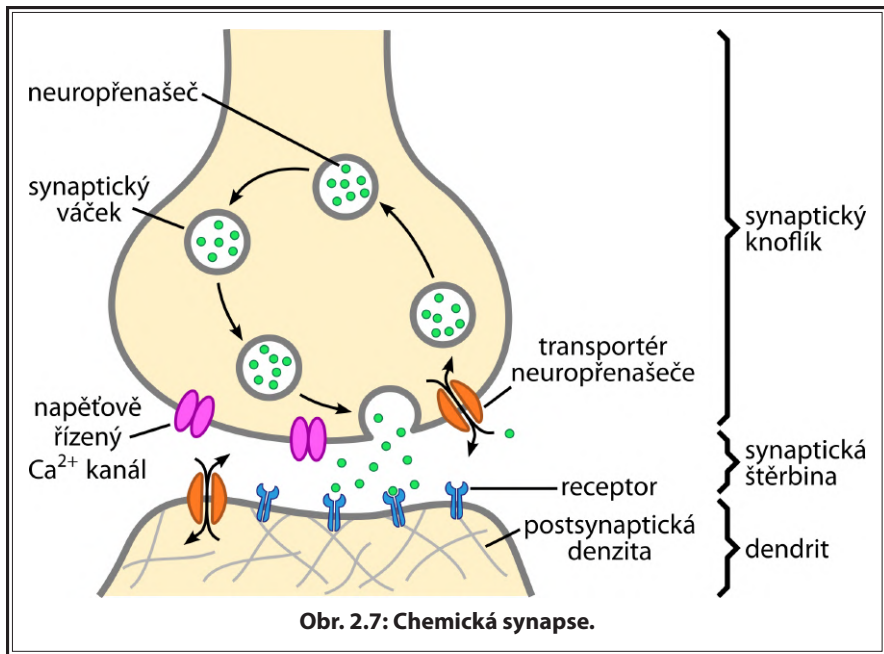
Akční potenciál je sice podstatně pomalejší než vedení v elektroinstalaci, ale stále dostatečně rychlý na to, abychom dokázali ve zlomku sekundy zareagovat. Rychlost je pro zpracování informace důležitá a závisí na několika parametrech. Jedním z nich je průměr axonu – s rostoucím průměrem klesá odpor, takže se zlepšuje vodivost. Někteří bezobratlí proto vsadili na strategii vyrábět si obří axony o průměru až 1 mm (savčí axony se pohybují v řádu mikrometrů). Není ale příliš energeticky výhodná, protože každá „kabeláž“ něco stojí a organismy se obecně jako řádný hospodář snaží ušetřit. Navíc by takové vedení zabíralo příliš mnoho prostoru, který je vždy omezený. Proto se v evoluci opakovaně (u čelistnatých obratlovců, kroužkovců a v několika skupinách koryšů) vyvinulo jiné řešení v podobě izolace. Tou je už zmíněná myelinová pochva. Ta jednak zvyšuje tloušťku izolace a odděluje tak od sebe náboj na obou stranách membrány, a jednak zabraňuje průniku iontů trvale otevřenými kanály. Funguje to podobně, jako kdybychom děravou hadici zalepili páskou. Zároveň

ale víme, že šíření akčního potenciálu se bez kanálů neobjede. Proto je myelinová pochva v pravidelných intervalech přerušena a na těchto místech (nazývají se **Ranvierovy zářezy**) se napětově řízené kanály koncentrují. Akční potenciál tak mezi nimi „přeskakuje“, proto se tomuto typu vedení říká **saltatorní** (skokové). Šíří se pak rychlostí až 120 m/s, tedy 5–10 krát rychleji než na nemyelinizovaných axonech, a zároveň nevyžaduje tolik energie. Důležitá je myelinizace dlouhých axonů, například u motorických neuronů inervujících končetiny. Bez ní by takové dlouhé vedení nefungovalo dostatečně rychle.

Víme už, jak se aktivují jednotlivé neurony. Na většině chování i na ukládání a vybavování paměti se však podílí velké množství neuronů zapojených do takzvaných okruhů. Neurony ale spolu nejsou nijak napevno fyzicky zesíťované, komunikují prostřednictvím zvláštních spojů – **synapsí** (z řeckého *synapsis* – spojení). Ty mohou spočívat v přímém přenosu elektrického signálu z jednoho neuronu na druhý, jako je běžné v nervových systémech bezobratlých. V mozcích obratlovců však v drtivé většině převládají synapse chemické.

Elektrické synapse propojují neurony přes takzvané **mezerové spoje** (*gap junctions*). Můžeme si je představit jako úzké tunely tvořené specializovanými proteiny. Těmito tunely pak můžou přímo protékat ionty bez zpoždění, navíc většinou fungují obousměrně a signál přenáší zcela spolehlivě. Na chemických synapsích se naproti tomu signál předává jednosměrně prostřednictvím látek, kterým říkáme **neuropřenašeče (neurotransmitery)**. Mají sice nevýhodu v tom, že přenos je podstatně pomalejší, pak už ale převažují jen výhody – umožňují totiž velice podrobnou regulaci. Mají schopnost měnit svůj počet, velikost a „sílu“, tedy míru, jakou se podílí na aktivaci neuronu. Těto schopnosti říkáme **synaptická plasticita** a právě díky ní můžeme chemické synapse považovat za základní „stavební kameny“ paměti. Proto se dál zaměříme právě na chemické synapse.

Synapsi tvoří dva neurony, jejichž membrány jsou k sobě těsně přiložené a zůstává mezi nimi synaptická štěrbiná o šířce cca 20 nm. Tu si nepředstavujme jako prázdný prostor; vyplňuje ji mezibuněčná hmota (extracelulární matrix, ECM) a obě části synapse drží u sebe specializované molekuly. Neuron může synapse napojovat i sám na sebe, těm se pak říká autapse a slouží k jeho regulaci. V klasickém případě, kdy synapse spojuje dva neurony, je presynaptický neuron ten, ze kterého přichází signál, a presynaptická membrána se tedy nachází na jeho axonu. Postsynaptický neuron signál přijímá a synapse se tak nachází obvykle na jeho dendritech nebo přímo na těle. Synapse je schematicky znázorněna na obrázku (**obr. 2.7**). Na axonu se v místě synapse nachází struktura, které říkáme presynaptický terminál, nebo také synaptický knoflík. Axon je tu zakončen vyboulením, ve kterém jsou připravené váčky naplněné neuropřenašečem. Na druhé straně synaptické štěrbiny je postsynaptická membrána napěchovaná receptory, na které se daný neuropřenašeč váže. Části membrány se zvýšenou koncentrací receptorů a dalších funkčních molekul říkáme postsynaptická denzita. Obsahuje proteiny, které receptory jinak víceméně volně proplou-



Obr. 2.7: Chemická synapse.

vající membránou zachytí a ukotví na místě synapse. V úseku postsynaptické membrány se také často vytvářejí útvary, které se nazývají **dendritické trny** a mají svou úlohu při tvorbě paměťové stopy.

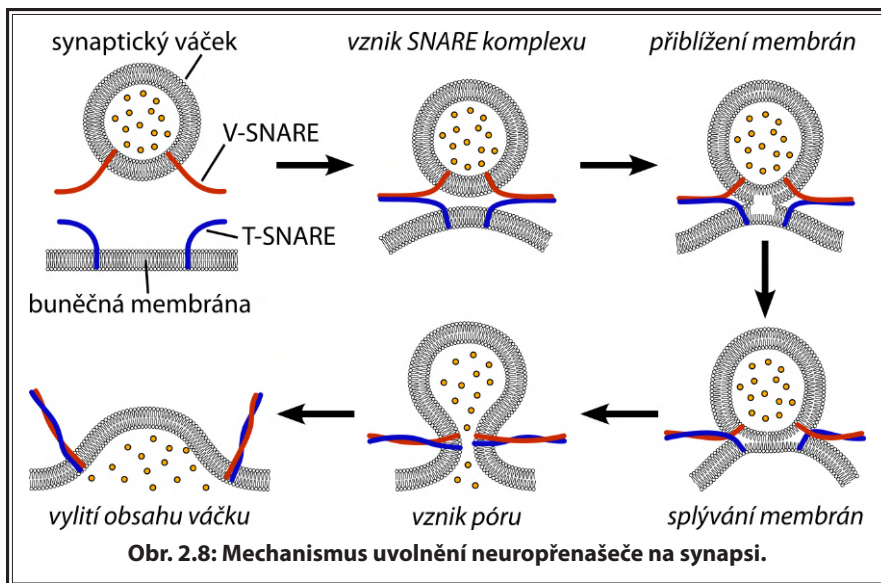
Když na synapsi dorazí akční potenciál, přijde ke slovu další typ napětově řízených kanálů, které selektivně propouštějí vápenaté ionty ( $\text{Ca}^{2+}$ ). Na presynaptickém terminálu se tyto kanály nacházejí ve vysoké míře. Při depolarizaci se kanály otevřou a do vnitřního prostředí se nahrnou  $\text{Ca}^{2+}$  ionty. Koncentrace vápenatých iontů je za běžné situace v buňce minimální, proto zastávají důležitou signalizační funkci.

V takzvané aktivní zóně je připravená mašinérie proteinů, která kotví váčky s neuropřenašečem u membrány a čeká na sepnutí. Když se celé soukolí aktivuje vápenatými ionty, váčky splynou s buněčnou membránou, takže se jejich obsah vyprázdní do synaptické štěrbině (takovému vylučování obsahu z buňky se obecně říká **exocytóza**). Synaptické váčky jsou uchycené k membráně pomocí proteinu synapsinu. Vápenaté ionty tuto vazbu uvolňují a váčky se tak mohou přesunout do aktivní zóny. Tam jsou v membráně připravené takzvané t-SNARE proteiny, které se do sebe zaklesnou s v-SNARE proteiny v membráně váčku. Za spotřeby ATP se pak začnou utahovat, až obě membrány splynou a obsah váčku se ocitne vně buňky. (obr. 2.8) Jelikož každý váček obsahuje zhruba stejný počet molekul neuropřenašeče, označujeme takový výlev jako **kvantový** (každý váček představuje jednu dávku – kvantum). Neuropřenašeč pak pasivní difúzí doputuje až na postsynaptickou membránu, kde se naváže na příslušné receptory. Nevydrží tam ale dlouho, po chvíli se uvolní a může se navázat

na jiný receptor. Neuropřenašeč ze synaptické štěrbině samovolně difunduje, děje se tak ale příliš pomalu a také při tom může zabloudit do okolních synapsí. Počet uvolněných kvant má navíc význam pro regulaci síly signálu. Je proto třeba zajistit uklidivou službu, aby se molekuly přenašeče v synaptickém prostoru nehromadily a neaktivovaly receptory stále dokola. Stejně jako u jiných odpadů se nabízí možnost přenašeč zlikvidovat, nebo recyklovat. V synaptické štěrbině buď působí enzymy, které přebytečné molekuly přenašeče rozkládají na neaktivní složky, nebo častěji na presynaptické membráně sedí transportní proteiny, které je aktivně vracejí zpátky odkud přišly (tomu se říká zpětné vychytávání a je to další energeticky náročný proces). S úklidem někdy neuronům pomáhají i gliové buňky **astrocyty** (zastávající ovšem i řadu dalších funkcí).

Aktivace receptorů na postsynaptickém neuronu pak způsobí otevření kanálů, které propouští do buňky ionty. Takové receptory označujeme jako **ionotropní**. Jedno uvolnění neuropřenašeče ale nedokáže přímo vyvolat akční potenciál. Na to nemá dostatečnou sílu a nebylo by to ani žádoucí. Kdyby každý vstup na neuronu vedl k jeho aktivaci, za chvíli by se celý nervový systém zahltil. Vzniká jen místní postsynaptický potenciál, který může být v závislosti na typu neuropřenašeče a receptoru jak exci-

**2.A VNITROBUNĚČNÁ SIGNALIZACE.** Uvnitř buněk je často zapotřebí rozhlásit nějakou zprávu a jednou z možností, jak to provést, je signalizace, která spoléhá na takzvané první a druhé posly. Prvním poslem je látka, která se zvenku naváže na receptor na buněčné membráně, v případě neuronů tedy jde o neuropřenašeč. Aktivovaný receptor pak umožní prudké zvýšení vnitrobuněčné koncentrace **druhého posla**. Mezi nejčastější druhé posly patří například vápenaté ionty ( $\text{Ca}^{2+}$ ), cAMP (cyklický adenosinmonofosfát) a  $\text{IP}_3$  (inositol trisfosfát). Jejich výhodou je, že nevyžadují zdlouhavou výrobu jako proteiny, jsou tedy obvykle k dispozici v dostatečném množství a rychle se šíří, takže je buňka vždy připravena reagovat. Když druhý posel převezme štafetu, spustí další sled dějů. Aktivuje následné prvky signalizační kaskády, tentokrát už proteinové povahy. Jsou to například enzymy **kinázy** a **fosfatázy**, které fungují jako buněčné přepínače. V běžném stavu jsou většinou neaktivní, často zablokované inhibiční doménou, která slouží jako „bezpečnostní pojistka“. Druhý posel svým navázáním tuto pojistku vyřadí a enzymy se tak mohou pustit do práce. Přidáním nebo odebráním fosfátové skupiny (**fosforylací** nebo **defosforylací**) pak mění aktivitu nejrůznějších dalších proteinů v buňce. Nezřídka jsou jejich cílem další kinázy, takže mohou vznikat dlouhé řetězce a sítě s dalekosáhlými účinky. Po nějaké době se enzymy vrací do neaktivního stavu, ať už samovolně, nebo cíleným vypnutím, případně dojde k jejich likvidaci. Tím se signalizace zastaví, probíhající změny ale mohou být mnohem dlouhodobějšího charakteru. Zájemce o detailnější rozbor signalizace odkazujeme na **brožuru 48. ročníku BiO**.



tační (**EPSP – excitační postsynaptický potenciál**), tak inhibiční (**IPSP – inhibiční postsynaptický potenciál**). Excitační potenciály šlapou na plyn, kdežto inhibiční na brzdu. Ne všechny postsynaptické změny potenciálu mají stejnou velikost (amplitudu), záleží na tom, jaké množství neuropřenašeče se uvolnilo a navázalo na receptory. Důležité je uvědomit si, že intenzitu signálu u EPSP určuje jeho velikost, ale u akčního potenciálu už tahle možnost nefunguje, platí tu pravidlo „všechno, nebo nic“.

Každý neuron tedy funguje jako výpočetní jednotka, která integruje analogové signály a převádí je na digitální (jedničky a nuly). To, jestli se neuron „zapne“, tedy dojde ke vzniku akčního potenciálu, závisí na součtu všech vstupů, které v danou chvíli dostává. Označujeme to termínem **časová a prostorová sumace**. Nejedná se ale o prostý součet aktivovaných synapsí, nýbrž součet vážený. Všechny synapse si totiž nejsou rovny, některé mají větší slovo a dokážou ostatní přehlasovat. Mohou mít dokonce takové právo veta – pokud se inhibiční synapse nachází v blízkosti axonálního zakončení, dokáže zastavit už běžící akční potenciál a vzniklý signál tak úplně vypnout. Z toho vyplývá, že jedním faktorem, který se na váze synapse podílí, je její umístění. Obecně platí, že čím blíže k iniciálnímu segmentu axonu se synapse nachází, tím větší vliv na aktivaci neuronu bude mít. Dále samozřejmě záleží na typu synapse; pokud je excitační, signál se přičítá, pokud je inhibiční, signál se odečítá. Důležitá je i frekvence, s jakou synapse „pálí“. Čím větší frekvence, tím víc postsynaptických potenciálů se v jednu chvíli sejde a tím hlasitěji na sebe neuron upozorňuje. A posledním důležitým faktorem je „síla“ synapse (množství aktivovaných receptorů), která není pevně daná, ale může se v čase měnit.

## *Synaptická plasticita*

Když jsme si v hrubých obrysech objasnili fungování komunikace mezi neurony, můžeme se podívat na to, jak se v takovém systému ukládají informace. Učení obvykle nevyžaduje **neurogenezi**, tedy přidávání nových neuronů jakožto výpočetních jednotek (ostatně neurogeneze u savců je v dospělosti výrazně omezená), ale spočívá ve změnách jejich propojení. Klíčové je, že tato spojení mohou nově vznikat i zanikat a také se posilovat nebo zeslabovat. Tomu říkáme **synaptická plasticita**.

Nejjednodušším typem učení, tedy modifikace reakce na základě předchozí zkušenosti, je krátkodobá změna citlivosti na podněty, které následují. Ta se může projevit oběma směry, buď zvýšením reakce (**senzitivace**), nebo jejím snížením (**habituační**). Příkladem senzitivace může být třeba situace, kdy nás něco vyleká, a pak na každé šustnutí, které bychom jinak ignorovali, reagujeme přehnaně. K habituaci zase dochází například při dlouhodobém působení smyslových vjemů. Po chvíli přestaneme vnímat monotónní hučení projektoru v učebně nebo třeba vůni svého parfému.

### *Mechanismus senzitivace*

K fungování senzitivace si uvedeme příklad u zástupce bezobratlých, zeje kalifornského (*Aplysia californica*). Tento vcelku nenápadný zadožábřý plž se zapsal do učebnic neurobiologie, protože posloužil k objasnění určitých základních mechanismů učení na úrovni neuronů. K takovému výzkumu se skvěle hodí, protože má relativně málo neuronů, za to hodně velkých, některé jsou dokonce viditelné pouhým okem. To samozřejmě usnadňuje experimentální manipulaci. Navíc má na rozdíl od obratlovců pevně nadráťované okruhy, takže se u různých jedinců dají spolehlivě najít konkrétní identifikované neurony, které jsou mezi sebou stejně zapojené. Konkrétně k výzkumu senzitivace posloužil obranný reflex, při kterém zej po dotyku na sifon na chvíli zatáhne žábry. Reflex funguje jednoduše: senzorické neurony v sifonu přímo aktivují motorické neurony, které dávají svalům pokyn k zatažení žaber. Pokud ale nebohého plže předem potrápíme třeba elektrickým šokem do zadní části těla, bude i na následný jemný dotyk na sifon reagovat velice silně. Jak je to možné, když každý podnět působí na jiné části těla? Senzorické neurony jsou propojené interneurony, které tuto modulaci reakce zprostředkují. Elektrický šok v nich způsobí výlev neuropeptidu **serotoninu**, který se váže na receptory na senzorických neuronech. Tyto receptory jsou **metabotropního** typu. My jsme se zatím setkali s receptory ionotropními, které otvírají iontové kanály. Metabotropní receptory namísto toho spouštějí uvnitř buňky signální kaskádu, která spoléhá na druhé posly. Nevedou tedy přímo ke změně napětí na membráně, ale spouštějí v buňce různé předpřipravené programy a působí mnohem dlouhodoběji. Druhým poslem, který se v tomto případě v senzorických neuronech zeje uplatňuje, je **cAMP** (cyklický adenosinmonofosfát), který **aktivuje proteinkinázu A** (PKA). Ta potom fosforyluje napěťově řízené draslíkové kanály, které se v důsledku toho méně ochotně otvírají. Vzpomeňte si, že tyto draslíkové kanály přispívají k ukončení akčního potenciálu. Akční potenciál se tedy ve vý-

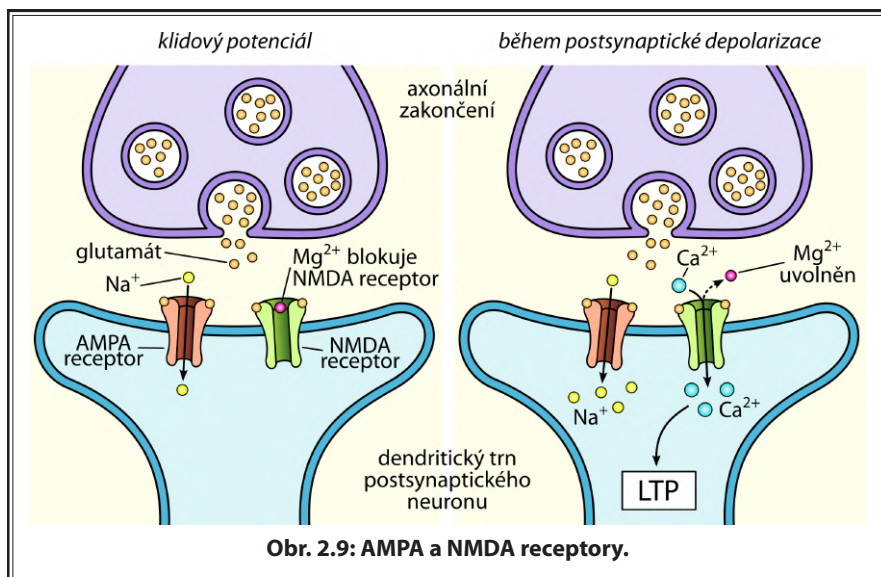
sledku prodlouží. Takto modifikovaná synapse pak uvolní větší množství neuropřenašeče, a předá tak motorickým neuronům silnější zprávu. Mechanismus je tedy **heterosynaptický** – posílí se jiná synapse než ta, kterou senzitivizující podnět aktivoval. Častěji se ovšem uplatňuje **homosynaptická** plasticita, kdy změny probíhají přímo na aktivní synapsi. Příkladem takového děje je dlouhodobá potenciace, kterou si teď popíšeme.

### *Dlouhodobá potenciace*

U obratlovců je v oblasti synaptické plasticity nejlépe prozkoumaný fenomén **dlouhodobé potenciace (LTP – long-term potentiation)**. Popsaný byl původně na synapsích v hipokampu hlodavců, ale uplatňuje se v mnoha částech mozku. Potenciace znamená posílení a „dlouhodobá“ je označení relativní, má totiž několik fází, jejichž trvání se pohybuje od několika milisekund po potenciálně desítky let. Probíhá na už zmíněných dendritických trnech, což jsou do určité míry ohraničené úseky, které tak mohou fungovat jako více či méně samostatné jednotky s vlastní regulací. Vyskytují se třeba na neuronech v hipokampu nebo mozkové kůře, které jako neuropřenašeč využívají aminokyselinu **glutamát** (říkáme jim glutamátergni). Glutamát je jedním z nejčastějších excitačních neuropřenašečů v mozku obratlovců. Existuje několik typů receptorů, na které se váže, pro nás budou důležité především receptory typu **AMPA** a **NMDA**. Jak je u receptorů celkem obvyklé, pojmenované jsou podle svých agonistů, tedy látek, které je dokážou aktivovat místo glutamátu<sup>9</sup>. Oba typy jsou ionotropní – AMPA receptory vpouštějí do neuronu sodné ionty a jejich aktivace tedy vyvolává excitační postsynaptický potenciál. K aktivaci NMDA receptoru ale nestačí pouhé navázání glutamátu, jeho kanál je totiž v klidovém stavu „zašpuntovaný“ hořčnatým iontem. Hořčík se uvolní, teprve když dojde k depolarizaci neuronu. Znamená to, že aby se kanál NMDA receptoru otevřel, musí se v jednu chvíli sejít výlev neuropřenašeče na dané synapsi s dostatečně silnou depolarizací (buď vyvolanou postsynaptickým potenciálem nebo akčním potenciálem, který se dokáže z těla neuronu zpětně šířit do dendritického stromu). Funguje tedy jako detektor, který rozpozná současnou aktivitu na presynaptickém a postsynaptickém neuronu. Tento proces shrnuje **Hebbovo pravidlo**, které říká, že když se dva neurony společně aktivují, posílí se jejich spojení (anglicky se používá chytlavé spojení „*neurons that fire together, wire together*“). Toto pravidlo se mimochodem s úspěchem využívá i v umělých neuronových sítích, které jsou základem dnes populárních modelů umělé inteligence.

Pro zahájení **časné fáze LTP** je důležité, že NMDA receptory kromě sodíku propouštějí i vápník, který má důležitou signalizační funkci. Už jsme si popsali jeho roli při výlevu neuropřenašeče, významně se uplatňuje ale i na druhé straně synapse, kde jako první hlásí, že se má spojení posílit. Spolupracuje s proteinkinázou CaMKII ( $\text{Ca}^{2+}$ /kalmodulin-dependentní kináza II), která pak spouští celou řadu dalších kaskád. Konečným výsledkem celého děje je pak zvýšení počtu AMPA receptorů na

<sup>9</sup>AMPA =  $\alpha$ -amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazolpropionová kyselina; NMDA = N-methyl-D-asparagová kyselina



Obr. 2.9: AMPA a NMDA receptory.

postsynaptické membráně i jejich citlivosti na glutamát, a tím i zesílení odpovědi na signály na dané synapsi. Čím více receptorů se aktivuje, tím silnější postsynaptický potenciál vznikne. Navíc existují i mechanismy, které působí zpátky na presynaptický neuron. Uplatňuje se tu oxid dusnatý (NO), jehož produkci v postsynaptickém neuronu nashodí zvýšení hladiny vápníku. Jelikož se jedná o malou molekulu plynu, dokáže samovolně difundovat přes buněčnou membránu, a dostává se tak zpátky do presynaptického zakončení. Tam aktivuje další signalizační kaskády, jejichž konečným výsledkem je zvýšení citlivosti napětově řízených vápníkových kanálů i modulační systém exocytózy. Znamená to, že při příštím akčním potenciálu se na synapsi vylíje větší množství neuropřenašeče. Oxid dusnatý se šíří i do sousedních synapsí, může tedy působit heterosynapticky, podobně jako serotonin při senzitivaci u zeje. V důsledku všech těchto změn se tedy oba neurony asociují. Tato počáteční fáze probíhá rychle, během minuty. Stejně snadno ale i zanikne. Do dalších fází LTP se synapse probojuje, jen pokud na ni přichází dostatečně silný signál.

Po zhruba 15 minutách dochází ke **stabilizaci**, která zahrnuje změny dendritických trnů. Podílí se na tom cytoskelet, konkrétně přestavba **aktinových vláken**. Synapse se tedy doslova mechanicky posílí a dendritický trn se zvětšuje a mění. Trny nabývají houbovitého tvaru s tenkou stopkou a širokým „kloboukem“ a zůstávají stabilní. Tím se liší od štíhlých dendritických trnů, které neustále vznikají jakýmsi pučením, když se ale úspěšně nespárují s presynaptickým neuronem, zase zanikají. Můžeme o nich uvažovat jako trnech, které jsou plastické a slouží k učení, zatímco houbovitě trny plasticitu ztrácejí a slouží k uložení paměti. Říká se, že starého psa novým kouskům nenaučíš, a v mozku starších zvířat skutečně výrazně převažují právě stabilizo-

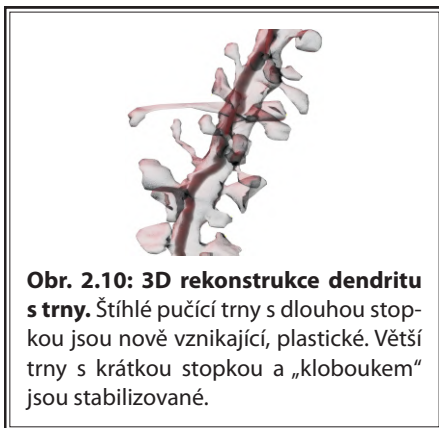
vané trny. Neznamená to ovšem, že bychom ve stáří o schopnost učení se zcela přišli, jen se tato kapacita postupně snižuje, což zase vyvažují už nabyté zkušenosti.

Výše popsané změny probíhající ve fázi stabilizace jsou přesto stále dočasné a snadno vratné. Zatím si neuron vystačil s materiály, které byly k dispozici. Aby se ale změny udržely opravdu dlouhodobě, vyžaduje to výrobu nových proteinů. K tomu dochází ve fázi **konsolidace**. Ta už spoléhá na mnohem větší množství vápníku, než do buňky pronikne z okolního prostředí. Aktivuje se proto zásobárna vápenatých iontů uvnitř buňky v hladkém endoplazmatickém retikulu. V dendritických trnech už jsou připravené molekuly mRNA, které fungují jako šablony na výrobu potřebných proteinů, a proteinkinázy předají také další signál do jádra buňky, kde se aktivuje transkripce příslušných genů a spustí se tak celý výrobní program vedoucí ke konsolidaci.

Jak se ale nové proteiny dostanou z těla neuronu na konkrétní synapsi, kterou je třeba posílit? Dostatečně aktivní synapse získávají jakousi speciální značku a díky tomu si dokážou vychytávat nově syntetizované proteiny důležité pro jejich posílení. Značka ale postupně „vybledne“ a pokud aktivita, která byla původním spouštěčem, nepřetrvává, k dalšímu posilování synapse už nedojde.

V pozdní fázi konsolidace LTP dochází nejen k výrobě, ale také k „sešrotování“ proteinů. V těle neuronu se totiž vyskytují takzvané represory, které brání výrobě nových buněčných komponent pro přestavbu synapse. Těch je zapotřebí se zbavit, a tak jsou označeny k likvidaci speciální značkou (ubikvitinem) a skončí v proteazomech, což jsou proteinové komplexy, které recyklují nepotřebné nebo poškozené proteiny tím, že je rozloží zpět na aminokyseliny.

Fáze konsolidace je dokončená po několika hodinách. Ani pak ale není paměťová stopa v bezpečí. Všechny molekulární součásti, které se podílejí na vzniku a konsolidaci LTP, totiž mají podstatně kratší životnost než by bylo zapotřebí, aby paměť vydržela opravdu dlouhodobě. Receptory jsou z membrány průběžně odstraňovány a molekulární aparát postupně chátrá. Synapse se tak po nějaké době samovolně vrací do výchozího stavu. Dá se tomu ale zabránit – stačí mít mechanismus, který se dokáže sám obnovovat. Jedním takovým klíčovým (ale zřejmě ne jediným) mechanismem je **proteinkináza M-zeta (PKM $\zeta$ )**. Funguje stejně jako ostatní kinázy, se kterými už jsme se setkali, ovšem s tím rozdílem, že ve výchozím stavu je zapnutá. Jakmile se tedy jednou objeví na scéně, dokáže průběžně fosforylovat, a tím aktivovat nejrůznější proteiny, které se podílejí na udržování vysoké koncentrace AMPA receptorů na



**Obr. 2.10: 3D rekonstrukce dendritu s trny.** Štíhlé pučící trny s dlouhou stopkou jsou nově vznikající, plastické. Větší trny s krátkou stopkou a „kloboukem“ jsou stabilizované.

postsynaptické membráně. Mimo jiné přispívá i k vlastní výrobě, takže vlastně vytváří pozitivní zpětnou vazbu a k udržování LTP si vystačí sama. Je to tedy mimořádně mocný nástroj, který je nutné mít pod kontrolou. Synapse si ji proto „drží na vodítku“, aby se nezatoulala do okolních dendritických trnů. Počátečním spouštěčem její syntézy v dendritickém trnu jsou jiné kinázy (zejména už zmiňovaná PKA).

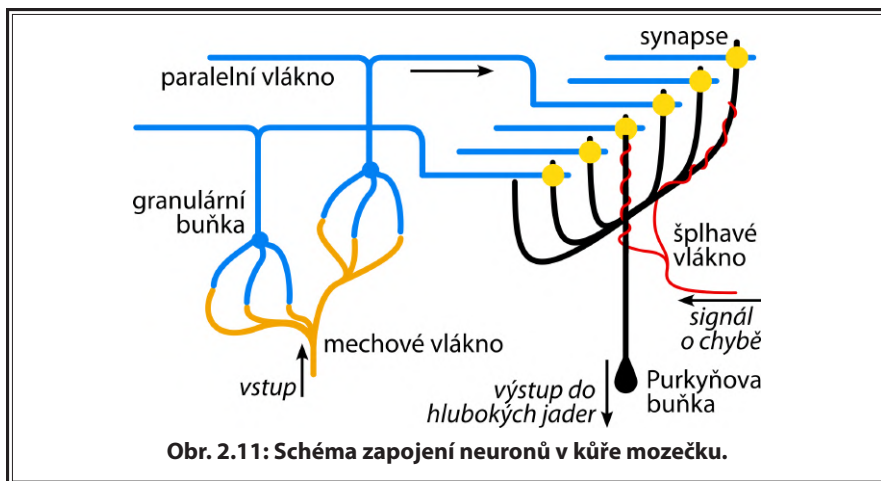
Silná synaptická stimulace také zvyšuje koncentraci **BDNF** (*brain-derived neurotrophic factor* – mozkový neurotrofní faktor), který má v mozku několik významných rolí, například podporuje správnou funkci a přežívání neuronů i tvorbu nových. Pro nás je důležité, že se účastní i celé řady procesů nezbytných pro posílení synapsí. Mimo jiné se podílí na otevření dalších kanálů propouštějících vápenaté ionty a také spouští přestavbu dendritických trnů. Hladina BDNF stoupá i při tělesné aktivitě, takže pro lepší fungování paměti se vyplatí občas zvednout a jít si zacvícit. Ne nadarmo se říká „ve zdravém těle zdravý duch“.

Pro úplnost ještě dodejme, že na udržování synaptických změn se podílejí i epigenetické změny, tedy dlouhodobé změny v expresi genů, které závisí na úpravách struktury samotné DNA. Více se o jejich fungování dozvíte v příslušné kapitole.

### *Dlouhodobá deprese*

Je celkem logické, že pokud mozek dokáže spojení mezi neurony posílit, měl by je umět i oslabit. Opakem dlouhodobé potenciace je tedy **dlouhodobá deprese** (LTD – **long-term depression**). Nemá ovšem nic společného s depresí jako duševním onemocněním, deprese tu znamená potlačení (synaptické odpovědi). Nejlépe prozkoumaný je tento jev v mozečku. Hlavními neurony v kůře mozečku, které předávají výsledek proběhlých výpočtů do jeho hlubokých jader, odkud putuje do dalších částí mozku, jsou obří **Purkyňovy buňky**. Ty dostávají vstupy od miniaturních **granulárních buněk**, které jsou nejpočetnějším typem neuronů v savčím mozku. Každá Purkyňova buňka vytváří slabé synapse s velkým množstvím axonů granulárních buněk, kterým se říká **paralelní vlákna**, a také silné synapse s jedním **šplhavým vláknem**, které se táhne od neuronů z prodloužené míchy (**obr. 2.11**). Dlouhodobá deprese se spouští, když se na Purkyňově buňce opakovaně sejde v jednu chvíli signál ze šplhavého a paralelního vlákna. Spojení s paralelním vláknem se pak oslabí. Mozeček tak dokáže detekovat drobné chyby a zprostředkovat jemnou regulaci pohybu. Mechanismus podobně jako v případě LTP závisí na zvýšení vnitrobuněčné koncentrace vápníku, která při současné aktivaci obou synapsí překročí určitou kritickou míru. V důsledku toho se aktivuje proteinkináza C, která zahájí odstranění AMPA receptorů z postsynaptické membrány a tím oslabení budoucích potenciálů.

Popsali jsme si tedy dobře prozkoumané mechanismy synaptické plasticity, které jsou základem učení a paměti. Je ale třeba podotknout, že o mozku toho stále hodně nevíme a fungování paměti je předmětem aktivního výzkumu, takže se naše představy neustále vyvíjejí. Ukázalo se například, že myši, které jsou geneticky upravené tak, že zcela postrádají proteinkinázu M-zeta, se přesto bez problémů učí a ukládají informace do dlouhodobé paměti. Poukazuje to na existenci dalších mechanismů,



**Obr. 2.11: Schéma zapojení neuronů v kůře mozečku.**

kteří tuto klíčovou kinázu dokážou zastoupit, jen je zatím neznáme. Principy LTP, jak jsme si je předestřeli, byly navíc odhaleny převážně při umělé stimulaci na řezech hipokampem a situace v reálném mozku je zcela jistě mnohem složitější.

### *Paměťová stopa*

Objasnili jsme si některé molekulární mechanismy synaptické plasticity, které se podílejí na vytváření paměti. Ta však obvykle nespočívá v posílení jedné synapse. Pro uložení určitého konceptu, autobiografické vzpomínky nebo motorického vzorce je zapotřebí propojení většího množství neuronů, které se společně aktivují a jejichž vzájemná spojení se posílí. Takové sadě neuronů říkáme paměťová stopa, neboli **en-gram**. Engram by měl splňovat tyto podmínky: 1) jedná se o soubor neuronů, které jsou aktivní během počátečního učení (ukládání do paměti); 2) následkem učení v nich dochází k trvalým fyzickým změnám, které posílí jejich propojení; 3) stejné neurony se znovu aktivují při vybavení si naučeného a zároveň jejich aktivace k takovému vybavení postačuje.

Výhodou takového uspořádání je, že umožňuje tzv. **pattern completion** (kompletaci vzorce). K rozpoznání uloženého konceptu nebo vybavení si vzpomínky tedy stačí, když se aktivuje určitá část neuronů tvořících engram. Díky vzájemným propojením se aktivita rozšíří i na zbylé neurony a nám tedy stačí vidět třeba jen část obličeje nám známého člověka, abychom ho dokázali poznat. S tím se samozřejmě pojí i riziko záměny, někdy se vzorec může aktivovat chybně a my pak nadšeně zdravíme někoho cizího.

Navíc je dobré mít nějakou rezervu – pokud se stane, že o konkrétní neuron přijdeme, nic zásadního se neděje. V extrémních případech se dokonce při léčbě těžké epilepsie v dětství přistupuje k odstranění celé hemisféry, přesto si takové děti po operaci vzpomínky a naučené dovednosti ve velké míře uchovávají. Tomu se obecně říká **redundance** a je to jev v biologii všudypřítomný.

Důležité procesy málokdy vsází všechno na jednu kartu, ze stejného důvodu jako se u kritické infrastruktury používají záložní generátory. Opět ale platí, že nic není zadarmo. V evoluci se proto vždy ustanoví určitá rovnováha mezi robustností systému a náklady na jeho provoz. Větší paměťová kapacita se vyplatí organismům, pro které má flexibilní chování spojené s nutností učení zásadní význam. Většinou to jde ruku v ruce s dlouhověkostí, protože živočichové, které žijí dostatečně dlouho, se obvykle setkávají s měnícím se prostředím, kterému je třeba se přizpůsobit, a zároveň opakovaně řeší podobné situace.

Na teoretickém zjednodušeném příkladu si ještě ukážeme, jak může docházet k učení a vzniku engramů na základě LTP. Dejme tomu, že se seznámíme s novým člověkem, třeba spolužákem, a potřebujeme si zapamatovat jeho jméno. Můžeme si představit hypotetický neuron, který ukládá koncept dané osoby. Má na sobě glutamátěrgní synapsi jak s neuronem A, který vypálí akční potenciál, když ji vidíme, tak s neuronem B, který pálí, když slyšíme její jméno. Zatímco neuron A dokáže „neuron spolužáka“ aktivovat, protože už ho bezpečně poznáme, neuron B nevyvolá žádnou odpověď. Když ale spolužáka uvidíme a zároveň znovu uslyšíme jeho jméno, dojde k posílení dané asociace. Jak? Stačí si vzpomenout na mechanismus vzniku LTP. Neuron spolužáka je už aktivovaný neuronem A, takže NMDA receptory na synapsi s neuronem B nejsou v tu chvíli blokovány hořčíkem. Když na ní tedy dojde k výlevu glutamátu, otevřou se na postsynaptické membráně vápníkové kanály a spustí celou kaskádu dějů, které už jsme si popsali. Opakováním takové stimulace se synapse posílí natolik, že k aktivaci neuronu spolužáka bude stačit už samotné jméno.

Změna síly stávajících synapsí není jediným faktorem, který se na vzniku paměťových stop podílí. Mohou vznikat i synapse zcela nové (a samozřejmě zanikat). Pokud například chováme laboratorní potkany v prostředí, kde mají k dispozici hračky nebo sociální interakce, o čtvrtinu se jim zvýší počet synapsí v oblasti týlního laloku oproti potkanům chovaným izolovaně v holé kleci. Přestože začlenění nových neuronů není hlavním mechanismem ukládání paměti, zdá se, že především v hipokampu se na něm nezanedbatelně podílí. Například ptáci, kteří si na zimu schovávají potravu do zásoby, mají oproti jiným druhům, které takové chování nevykazují, relativně větší hipokampus i vyšší míru neurogeneze a přežívání nových hipokampálních neuronů. Navíc jim nové neurony přibývají hlavně na podzim a v zimě, kdy si potřebují zapamatovat velké množství skrýší. Je ale třeba si uvědomit, že ačkoli nové neurony mohou posloužit při tvorbě nových paměťových stop, mohou zároveň narušit ty stávající. Stejně jako v případě dendritických trnů se musí ustanovit určitá rovnováha mezi uchováváním už naučeného a novým učením.

### *Paměťové systémy a jejich lokalizace*

Informace, které se v mozku dlouhodobě ukládají, jsou různého typu, od faktografických údajů po mentální mapu okolí, emoční prožitky nebo motorické dovednosti. Rozlišujeme proto i různé typy paměti, které se do určité míry dají přiřadit konkrétním mozkovým strukturám. Podíváme se tedy ještě na to, které části centrálního ner-

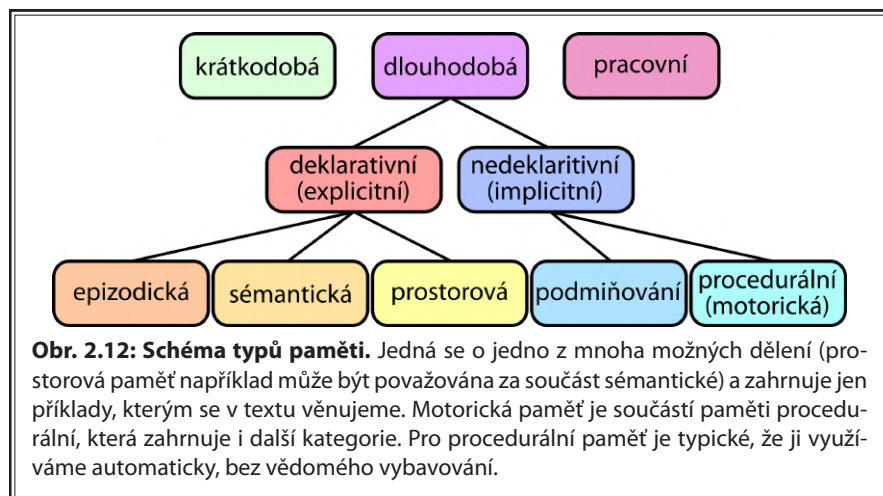
**2.B BABIČČIN NEURON.** Náš příklad se spolužákem je samozřejmě smyšlený, ale nabízí se otázka, jestli skutečně takové neurony reprezentující konkrétní osobu v mozku existují. O tom se stále vedou spory a záleží vlastně na úhlu pohledu. Málokdo asi zastává názor, že jeden koncept odpovídá přesně jednomu neuronu. Taková představa si vysloužila trochu posměšné označení „babiččin neuron“. Otázkou spíš je, jestli se určitý neuron podílí na kódování většího množství konceptů, nebo jestli reaguje výhradně na jeden, a také kolik neuronů je k reprezentaci konceptu zapotřebí. Data pořízená od pacientů, kteří měli v rámci léčby epilepsie ve spánkovém laloku implantované elektrody, skutečně naznačují, že takové ultraspecializované neurony existují. Konkrétní neuron se aktivoval třeba při pohledu na různé fotografie Jennifer Aniston a také při přečtení jejího jména, ale 80 jiných stimulů včetně jiných hereček ho nechávalo chladným. Dá se to ovšem považovat za důkaz toho, že mozek má pro každý koncept vyhrazenou jednu konkrétní nervovou buňku? Samozřejmě nemůžeme vyloučit, že by stejný neuron reagoval například na obrázek bagru, který zrovna v sadě podnětů nefiguroval. Stejně tak mohly na Jennifer Aniston odpovídat další neurony, jejichž aktivitu přístroj zrovna nenahrával. Ostatně sami autoři studie zjištění vykládají tak, že jednotlivé sledované neurony sice aktivuje vícero podnětů (i takové totiž našli a byla jich většina), ale k reprezentaci jednoho konceptu si mozek vystačí s menším počtem neuronů, než bychom si možná představovali. Označujeme to jako řídké kódování (*sparse coding*). Ukazuje se, že se zřejmě v mozku široce uplatňuje, nejspíš i proto, že šetří místem a energií.



vového systému se na vzniku a uchování paměti podílejí. Budeme se bavit o savčím mozku, protože je v tomto ohledu zdaleka nejlépe probádaný. Situace je zřejmě obdobná u ostatních obratlovců, kteří ovšem postrádají neokortex. To, že se různé druhy paměti mohou vytvářet a ukládat v různých částech mozku – mají tedy rozdílný **neurální substrát** – vyplynulo z pozorování postižení paměti u lidí, kteří z nějakého důvodu utrpěli lokalizované poškození mozku, a z experimentů na zvířatech, kdy mohou vědci cíleně konkrétní oblasti vyřadit z provozu.

Podle délky trvání se v psychologii tradičně paměť rozděluje na krátkodobou (senzorickou a pracovní) v řádu sekund, střednědobou v řádu minut až pár hodin a dlouhodobou, která může přetrvávat až desítky let. Pojem „krátkodobá paměť“ může být trochu matoucí. Někdy se totiž používá zaměnitelně s pojmem pracovní paměť a někdy označuje mezistupeň na cestě k dlouhodobé paměti. Senzorická paměť uchovává bezprostřední smyslové vjemy po dobu milisekund až pár sekund a umožňuje s nimi dál pracovat i poté, co odezní. Díky ní vnímáme své prostředí souvisle a slouží jako prvotní vstup pro další zpracování informací.

Základní dělení dlouhodobé paměti, které je ovšem specifické pro člověka, rozlišuje paměť **deklarativní** a **nedeklarativní**, neboli implicitní. Příkladem té první je schopnost vybavit si, co jsme dělali o prázdninách, nebo třeba poznatky z brožury k Biologické olympiádě. Zkrátka informace, které dokážeme někomu sdělit. Naproti tomu paměť nedeklarativní stojí jaksí mimo naše vědomí. Člověk, který umí psát na klávesnici všemi deseti prsty, nad touto činností nijak nepřemýšlí, dokonce většinou není schopný říct, jak jsou přesně znaky na klávesnici rozloženy a jakým prstem je píše, proces se děje „automaticky“. Podobné kategorie zřejmě existují i u zvířat, ta nám ale obvykle nedokážou svoje prožitky vyprávět. V dalším textu si podrobněji popíšeme konkrétní typy paměti a pro lepší přehlednost poslouží schéma (**obr. 2.12**)



**Obr. 2.12: Schéma typů paměti.** Jedná se o jedno z mnoha možných dělení (prostorová paměť například může být považována za součást sémantické) a zahrnuje jen příklady, kterým se v textu věnujeme. Motorická paměť je součástí paměti procedurální, která zahrnuje i další kategorie. Pro procedurální paměť je typické, že ji využijete automaticky, bez vědomého vybavování.

**2.C AMNÉZIE.** Ztráta paměti, neboli **amnézie** je značně nepříjemná, v případě výrazného a dlouhodobého postižení až tragická. Ovšem právě díky takovým případům můžeme získat dobrou představu o tom, kde jednotlivé paměťové systémy sídlí. Asi nejslavnějším pacientem, který utrpěl závažnou ztrátu paměti, je Henry Molaison (až do své smrti v roce 2008 známý pod iniciály H. M.). Od dětství trpěl těžkou epilepsií, která se zhoršovala a nezabírala na ni žádná léčba. V roce 1953 ve svých 27 letech proto podstoupil operaci, která měla dalším záchvatům zabránit. Při ní mu byly na obou stranách odstraněny velké části spánkového laloku. Operace se podařila a epilepsii skutečně dostala pod kontrolu, měla ovšem nečekaný vedlejší účinek – Henry od té doby trpěl těžkou amnézií. Zachoval si svou původní osobnost, inteligenci i smysl pro humor, ale nebyl schopný si vytvořit žádné nové vzpomínky. Nepamatoval si lékaře, se kterými denně přicházel do styku, dokonce během delší konverzace zapomněl, o čem se mluvilo na začátku, nebo nebyl schopný si vzpomínout, jestli už obědval. Jeho život se kompletně odehrával v přítomném okamžiku, s kontextem několika předchozích minut. Takové neschopnosti vytvářet nové vzpomínky se říká **anterográdní** amnézie. Události z období před operací a znalosti, které do té doby získal, si ale byl schopný do určité míry vybavit. Nepamatoval si nic z období zhruba dvou let předcházejících operaci a přišel o schopnost vybavit si i některé starší události, ovšem vzpomínky z dětství zůstaly nedotčené. Ztrátu už uložených vzpomínek označujeme jako amnézii **retrográdní**. Pro retrográdní amnézii je takové časové odstupňování typické. Nejvíce postižené bývají nejmladší vzpomínky. Henry v průběhu následujících desetiletí podstoupil nespočetné množství testů, které odhalily, že si přece jen určitou schopnost učení zachoval. Dokázal se třeba zdokonalit v obkreslování tvarů podle odrazu v zrcadle, aniž by si vědomě vybavoval, že už se někdy s takovou úlohou setkal. Stejně tak zvládl delší dobu udržet v paměti náhodné číslice, pokud si je mohl celou dobu opakovat. Z toho vyplynulo, že musí existovat vícero paměťových modulů, které se v mozku nacházejí na různých místech. A také, že se vzpomínky postupem času ukládají jinak, než kde vznikly, protože velká část těch už vytvořených zůstala zachována.

### *Pracovní paměť*

Specifickou komponentou paměťového systému, která stojí trochu stranou, je paměť pracovní. Ta by se dala přirovnat k počítačové paměti RAM. Neslouží totiž k trvalému uložení informací, ale k manipulaci s aktuálně „načtenými“ daty. Má značně omezenou kapacitu (uvádí se, že lidé v pracovní paměti udrží 7–9 položek) a trvání v řádu sekund. Nestojí navíc na synaptické plasticitě, která je základem všech ostatních typů paměti. Uplatňují se tu zřejmě mikroobvody složené z neuronů, které jsou propojené „do kruhu“, takže se neustále aktivují navzájem a podnět tak zůstává ve vědomí, dokud se na něj soustředíme. Pracovní paměť funguje jako řídicí centrum dů-

ležité pro schopnost řešení problémů a plánování akcí. Podle současně přijímaného modelu ji tvoří několik vzájemně propojených modulů, které se nacházejí v různých částech mozkové kůry. Úlohu koordinátora pak zastává prefrontální kůra. Efektivní využití pracovní paměti vyžaduje cílenou pozornost a optimální stav nabuzení. Naopak prudký stres dokáže prefrontální kůru „vypnout“. To pak může vést ke stavu, kdy v krizové situaci zamrzeme a nedokážeme logicky uvažovat nebo si vybavit informace, které jinak v dlouhodobé paměti máme uložené.

### *Epizodická paměť*

Jedním typem deklarativní paměti je paměť epizodická, která ukládá informace o tom, co jsme kdy a kde zažili. U zvířat se někdy používá opatrný termín *episodic-like memory*, tedy paměť podobná epizodické. Z behaviorálních pokusů vyplývá, že minimálně savci a ptáci si události typu co-kdy-kde pamatují, pravděpodobně je ale takový typ paměti daleko rozšířenější. Jediné, co u zvířat nemůžeme dokázat, je schopnost „vědomého“ vybavení těchto vzpomínek.

Za sídlo epizodické (a vůbec deklarativní) paměti se často označuje hipokampus. Platí to ovšem jen částečně. V hipokampu savců nebo jemu homologických strukturách ostatních obratlovců se paměťová stopa zcela jistě vytváří, není ale jasné, zda tam zůstává natrvalo, nebo se postupně „přesouvá“ do jiných oblastí koncového mozku. K této otázce se ještě později vrátíme. V každém případě samotný hipokampus k uložení vzpomínek nestačí, zásadní je obousměrné propojení s dalšími korovými oblastmi.

Kdybychom si systém epizodické paměti představili jako filmový štáb, který natáčí náš život, pak jednotlivé oblasti senzorické kůry zastávají specializované funkce, například kameramana nebo zvukaře. Své záznamy, které mají konkrétní smyslovou modalitu (jedná se tedy o vjemy jednoho smyslu), pak předávají dalším korovým oblastem, kterým říkáme **asociační**, a odtamtud putují do **parahipokampálních oblastí** (ležících v blízkosti hipokampu). Ty zastávají roli režiséra a střihače, který jednotlivé vstupy integruje a sestavuje z nich film. K hipokampu pak doputuje už zpracovaný materiál, a ten tedy nepotřebuje znát žádné technické podrobnosti. Informace se do něj dostávají v amodální podobě – to znamená, že není už zřejmé, jestli jsme například něco viděli, nebo slyšeli. Neukládá se tu tedy věrný dokument zachycující naše zážitky, ale spíš jejich umělecké zpracování.

Podle rozšířené představy (**indexová teorie**) tak hipokampus vytváří reprezentaci neuronální aktivity v neokortexu. Podobně jako rejstřík (index) v knize odkazuje paměťová stopa v hipokampu na obsah, který je uložený jinde, a vystačí si při tom s daleko menším počtem neuronů. Klíčový význam pro vybavení tedy mají zpětné projekce do neokortexu, které aktivují původní sadu neuronů, jejíž aktivitu hipokampus „indexoval“. Díky tomu si vzpomínku dokážeme znovu přehrát. Výhodou takového systému pro ukládání vzpomínek je, že dokáže oddělit podobné události (**pattern separation** – separace vzorců). Kortex totiž má tendenci zobecňovat, takže kdyby epizodická paměť spoléhala jen něj, většina podobných zážitků by nám sply-

vala. Nedokázali bychom od sebe odlišit třeba jednotlivé návštěvy oblíbené restaurace. K této schopnosti nejspíš přispívá i to, že v hipokampu nám na rozdíl od většiny ostatních oblastí mozku nové neurony ve větší míře vznikají i v dospělosti. Navíc jsou neurony ve specifických oblastech hipokampu navzájem hustě propojené (na rozdíl od neokortexu) a jejich synapse jsou připravené na rychlou modifikaci. Díky tomuto bohatému propojení stačí aktivovat jen část neuronů tvořících engram a postačí to ke kompletaci vzorce a vybavení vzpomínky.

### *Sémantická paměť*

Druhým typem deklarativní paměti je paměť sémantická. Sem spadají všechny naše vědomosti, například jaké je hlavní město Kyrgyzstánu. Možná si vzpomeneme, že je to Biškek, nemusíme ale vůbec vědět, kdy a kde jsme se to dozvěděli. Patří sem i lexikální paměť, tedy znalost významu slov. Na rozdíl od epizodické paměti se informace do sémantické paměti neukládají automaticky a neobsahují kontext. Jedná se o asociace vytvořené opakováním. O tom, jestli sémantická paměť vyžaduje hipokampus, nepanuje úplná shoda, určitě se ale na jejím zpracování podílejí související struktury ve střední části spánkového laloku. Na sémantickou paměť můžeme také nahlížet jako na „přezrálou“ paměť epizodickou, kdy v mozkové kůře došlo ke generalizaci a úplné ztrátě kontextu, takže se původní vzpomínky přetavily ve faktickou znalost. Ukládání nových informací do sémantické paměti usnadňuje začlenění do už existujících schémat. Tedy čím víc toho víme, tím snáz se učíme.

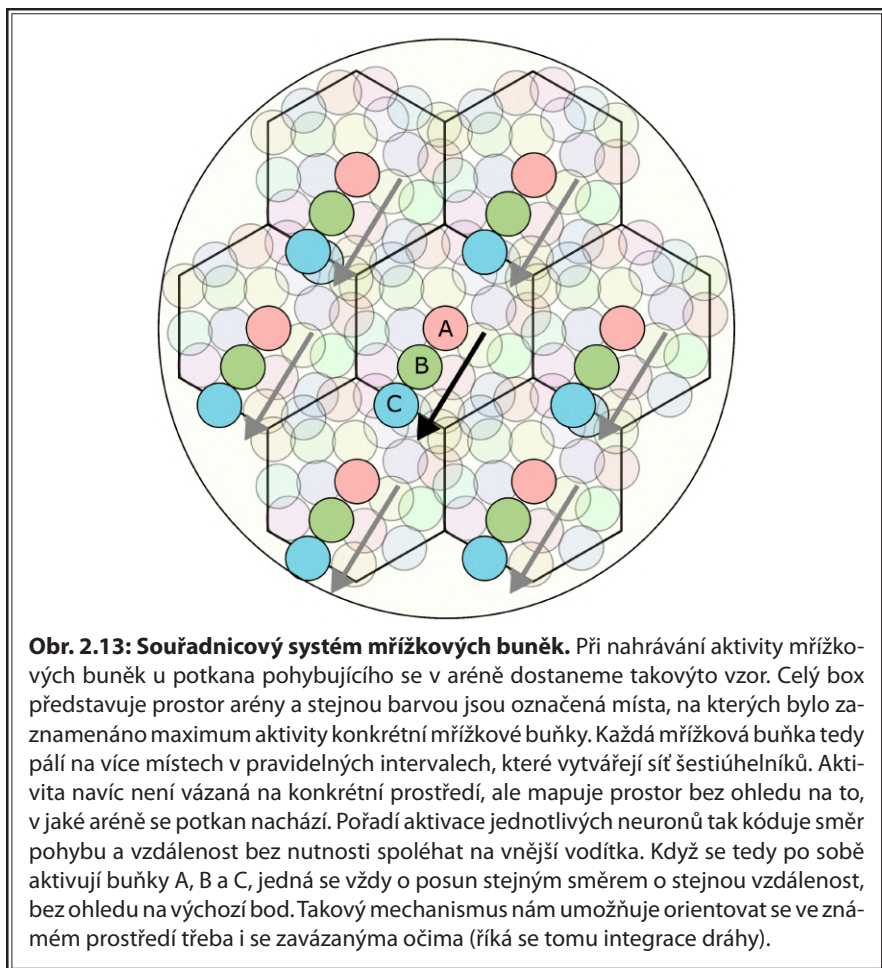
### *Prostorová paměť*

Informace o tom, že se někde nachází zdroj potravy nebo tam číhá nebezpečí, by nebyla moc užitečná, kdybychom se na dané místo už nedokázali dostat nebo se mu naopak vyhnout. V hipokampu a přilehlých strukturách proto sídlí také prostorová paměť a navigační systém mozku. Ukládá se tu jakási mentální mapa, podle které dokážeme dojít k cíli. Na tomto systému se podílí celá řada typů neuronů. Nejlépe prozkoumané jsou **buňky místa**, tedy neurony, které se aktivují, když se živočich nachází na konkrétním místě, buňky **směru hlavy**, které detekují, jakým směrem je hlava otočená, a **mřížkové buňky**, které vytvářejí souřadnicový systém v podobě hexagonálních polí, podobně jako ve hře Dračí doupě, a slouží ke sledování překonané vzdálenosti (**obr. 2.13**). Buňky místa v hipokampu můžeme tedy považovat za základ prostorové paměti, fungování prostorové orientace je však mnohem složitější a dalece přesahuje rozsah tohoto textu.

Zajímavé poznatky o tomto paměťovém systému přinesl další pacient s oboustranným poškozením hipokampu, který se 40 let živil jako taxikář v Londýně. Po svém onemocnění se nejen nedokázal naučit navigovat v novém prostředí, ale ztratil i schopnost orientovat se v londýnských postranních uličkách, které dřív znal jako vlastní boty. Pokud však k projetí trasy stačilo držet se hlavních komunikací, dostal se do cíle bez problému. Poukazuje to na fakt, že ani prostorová paměť nezávisí výhradně na hipokampu.

### Operantní podmiňování

Pro život je nezbytné umět se poučit ze svých chyb a úspěchů a v budoucnu tomu své chování přizpůsobit. Takřka všichni živočichové (alespoň ti, u kterých to bylo testováno) jsou proto schopní **operantního podmiňování**. Při něm se učí provést určitou akci v reakci na konkrétní podnět s cílem získat odměnu nebo se vyhnout něčemu nepříjemnému. Zdá se, že toto učení zahrnuje dva samostatné procesy – jednak uložení spojení mezi akcí a hodnotou jejího výsledku, které umožňuje cílené chování, a jednak spojení mezi podnětem nebo určitou situací a vhodnou reakcí, tedy vytvoření **návyku**. První proces se vlastně neliší od klasického podmiňování, jedná se o vytvoření asociace mezi dvěma událostmi. Na obou procesech se podílí striatum i prefrontální kůra; jejich vzájemnému propojení říkáme kortikostriální smyčka. Ke slovu



**Obr. 2.13: Souřadnicový systém mřížkových buněk.** Při nahrávání aktivity mřížkových buněk u potkana pohybujícího se v aréně dostaneme takovýto vzor. Celý box představuje prostor arény a stejnou barvou jsou označena místa, na kterých bylo zaznamenáno maximum aktivity konkrétní mřížkové buňky. Každá mřížková buňka tedy páli na více místech v pravidelných intervalech, které vytvářejí síť šestiúhelníků. Aktivita navíc není vázaná na konkrétní prostředí, ale mapuje prostor bez ohledu na to, v jaké aréně se potkan nachází. Pořadí aktivace jednotlivých neuronů tak kóduje směr pohybu a vzdálenost bez nutnosti spoléhat na vnější vodítka. Když se tedy po sobě aktivují buňky A, B a C, jedná se vždy o posun stejným směrem o stejnou vzdálenost, bez ohledu na výchozí bod. Takový mechanismus nám umožňuje orientovat se ve známém prostředí třeba i se zavázanými očima (říká se tomu integrace dráhy).

tu přichází také střední mozek, konkrétně oblast ventrálního tegmenta (VTA) a jádro zvané *substantia nigra* („černá hmota“). Tam totiž sídlí neurony, které jsou zdrojem neuroprénašeče **dopaminu**. Jejich axony obvykle kontaktují velký počet jiných neuronů (vytvářejí stovky tisíc synapsí), takže dokáží modulovat aktivitu ve větších oblastech mozku. K výlevu dopaminu dochází, když dostaneme nějakou odměnu, nebo když takovou odměnu očekáváme. Obzvláště silně se ale vyplaví, pokud odměna přijde nečekané nebo předčí naše očekávání. Pokud nás naopak odměna zklame, neurony svou aktivitu sníží. Dopaminergní neurony ze středního mozku vysílají signály právě do striata, kde pak dochází k asociaci podnětu s odměnou (v jádře zvaném *nucleus accumbens*) i k upevnění zvyku (v oblasti dorzálního striata). Zajímavé je, že dopamin může ve striatu působit excitačně i inhibičně. Neurony v takzvané **přímé dráze** mají D1 dopaminové receptory, jejichž aktivace vede k depolarizaci, zatímco neurony v **nepřímé dráze** mají D2 receptory, které po navázání dopaminu vyvolají hyperpolarizaci. Striatum tak vybírá akci, kterou máme spojenou s odměnou, a potlačuje ty ostatní. Operantní podmiňování se s úspěchem využívá při výcviku zvířat, ale ve velké míře stojí i za chováním lidí. Kdybychom zaznamenávali všechno, co během dne děláme, zjistili bychom, že značnou část představují zvyky, které provádíme bez většího přemýšlení. Dopaminergní systém má ovšem i svou stinnou stránku – zásadní měrou se podílí na vzniku závislostí. Narušení dopaminergních okruhů může také stát za rozvojem poruch pozornosti (ADHD). Lidé s touto poruchou mívají sníženou hladinu dopaminu nebo nižší citlivost k němu, takže potřebují intenzivnější stimulaci a bezprostřední odměnu, aby se dostali na „běžnou“ úroveň motivace.

### *Motorické učení*

Dalším příkladem učení, které nezávisí na hipokampu, je motorické učení. Opět na něm spolupracuje několik částí mozku: mozeček, bazální ganglia a motorická kůra. Mozeček funguje jako kalibrační jednotka, která rozpoznává a opravuje chyby, jak už jsme si uvedli v části o dlouhodobé depresi. Vypilují se v něm tedy správné pohybové vzorce a načasování, přičemž celý proces koordinuje motorická kůra, která nakonec vysílá signály k samotným svalům. Naučené motorické vzorce, které dostatečně často opakujeme, se uloží v bazálních gangliích, takže je pak dokážeme vykonávat automaticky, stačí spustit příslušný program.

### *Životní cyklus paměti*

Jak už jsme zmínili, pracovní paměť představuje zvláštní případ a stojí trochu stranou. Hranice mezi krátkodobou a dlouhodobou pamětí je z neurobiologického pohledu méně ostrá. Zatím jsme si jako mechanismus dlouhodobějšího udržení paměti popsali synaptickou konsolidaci na buněčné úrovni, kdy se stabilizují posílené spoje mezi neurony. Dalším krokem je konsolidace systémová. Obvykle tím máme na mysli „přesun“ paměťové stopy z hipokampu do mozkové kůry, ale dochází k ní i u jiných typů paměti, které na hipokampu nezávisí.

### *Systémová konsolidace*

Pokud se zaměříme na epizodickou paměť, proces systémové konsolidace může probíhat v řádu dní až měsíců, možná i let. Vzpomínky, které konsolidací projdou, už nespoléhají na hipokampus a poškození této oblasti se jich tedy nedotkne. Zřejmě se jedná o proces, který je určitým způsobem odstupňovaný, a neexistuje jednoznačný předěl. Odpovídá tomu i už zmíněná retrogradní amnézie u pacientů s poškozením hipokampu, kdy starší vzpomínky zůstávají nedotčené. Předpokládá se, že díky opakované aktivaci při vybavování vzpomínky si postupem času sada kortikálních neuronů indexovaná v hipokampu vytvoří vzájemná propojení. Hipokampus pak už není k jejímu vybavení zapotřebí a engram začne fungovat nezávisle v mozkové kůře. Proti této klasické představě stojí **teorie více stop** (*multiple trace theory*), která počítá s tím, že čím častěji si vzpomínku vybavujeme, tedy čím je starší nebo nějakým způsobem významnější, tím více různých reprezentací se v hipokampu uloží. V mozkové kůře pak zůstává jen stručný výtah, na kterém se všechny hipokampální verze „shodnou“. Asi jako kdyby si celá třída dělala poznámky z výkladu a pak z nich někdo sepsal verzi, která bude všem k dispozici. Podle této teorie tedy vzpomínka zůstává závislá na hipokampu, ale je menší pravděpodobnost, že se při jeho poškození „vymažou“ všechny v něm uložené stopy, proto jsou starší vzpomínky odolnější.

Teorie více stop úzce souvisí s konceptem **rekonsolidace**. Spočívá v tom, že při procesu vybavování se paměťová stopa destabilizuje a je náchylnější ke změnám. Může tedy dojít k její ztrátě nebo zkreslení, podobně jako se při čtení souboru na disku mohou poškodit soubory na počítači. Mozek nám ale žádnou chybu nezahlásí, vzpomínka nám připadá stále stejně věrná. Časem se tak můžeme dobrat k podstatně jiné verzi událostí, než jakou jsme si uložili původně. I to může být jedním z důvodů, proč si určitou událost každý zúčastněný pamatuje jinak, a přitom jsou všichni přesvědčení o tom, že jejich verze je ta správná. Dokonce je možné vytvořit si i zcela falešné vzpomínky. Někdy stačí, když nám někdo „vnukne“ nějakou představu. Mozek totiž špatně rozlišuje mezi tím, co se skutečně stalo, a co jsme si jen představili, obzvlášť když se jedná o události z dávné minulosti. Když v jednom pokusu dostali lidé za úkol doplnit popis toho, jak se dětství ztratili v obchodním centru, čtvrtina z nich si takovou vzpomínku vybavila, i když se to ve skutečnosti nikdy nestalo. I samotná volba slov může vzpomínky poměrně značně ovlivnit. V jiném pokusu měli lidé odpovídat na otázky po zhlédnutí záznamu autonehody. Když byl v jedné otázce použitý výraz, že auta do sebe vrazila, častěji uváděli, že na videu viděli rozbité sklo (které tam ovšem nebylo), než když byla otázka formulovaná tak, že auta do sebe ůkla. Z toho vyplývá, že výpovědi svědků nejsou zdaleka tak spolehlivé, jak by se mohlo zdát, a vyšetřovatelé mohou k jejich zkreslení ještě přispět sugestivními otázkami. Zdálo by se tedy, že taková proměnlivost vzpomínek je jen na škodu, ve skutečnosti ale může být adaptivní – při vybavení si vzpomínky dochází k její „aktualizaci“, tedy obohacení o současný kontext a nové podmínky.

## Výběr informací k uchování

Nebylo by vůbec výhodné ukládat si dlouhodobě do paměti úplně všechno, na co narazíme. Spousta asociací, se kterými se setkáváme, je náhodných nebo nedůležitých. Co tedy rozhoduje o tom, které informace se v mozku uloží dlouhodobě? V první řadě záleží na tom, co upoutalo naši pozornost. Lidé si typicky pamatují, co přesně dělali ve chvíli, kdy se dozvěděli o útoku na Světové obchodní centrum 11. září 2001; co se dělo den předtím, už si ale vzpomene málokdo. Z evolučního hlediska se vyplatí zapamatovat si situace, kdy hrozí nějaké nebezpečí, třeba setkání s predátorem, nebo kdy naopak přichází odměna, například v podobě oblíbené potravy. Mozek je zkrátka vybíravý a přednostně ukládá to, co vyhodnotí jako důležité. Ani ne tak proto, že by si hlídal „úložnou kapacitu“, ta je díky velkému množství neuronů a možností jejich propojení sice teoreticky omezená, ale minimálně v lidském mozku tak obrovská, že v praxi na její limit asi nenarazíme. Na základě odhadů z některých studií se uvádí, že lidský mozek dokáže uložit 2,5 petabytů (2,5 milionu gigabytů). Taková čísla je třeba brát hodně s rezervou, každopádně se nemusíme bát, že by nám v mozku na další informace nezbylo místo. Procesy, které se na ukládání a udržování paměti podílejí, ale něco stojí, a tak každá dlouhodobě skladovaná informace musí něco přinášet.

Už jsme si představili dopaminergní systém, který přispívá k uložení informací o tom, jak získat odměnu. Kromě vyhledávání příjemných zážitků se chceme také pokud možno vyhnout těm nepříjemným. Pro ukládání takto emocionálně zabarvených vzpomínek je důležitá amygdala. Amygdalu dokáže aktivovat například **adrenalin**, hormon, který se nám z nadledvin vyplavuje, když se dostaneme do stavu nabuzení, obvykle spojeného s pocitem strachu (proto se učení zprostředkovanému amygdalou říká také **strachové podmiňování**). Molekula adrenalinu ale nedokáže projít přes **hemoencefalickou bariéru** oddělující krevní řečiště a vnitřní prostředí mozku. Působí proto trochu oklikou přes receptory na **bloudivém nervu**. Bloudivý nerv (*nervus vagus*) je jedním z hlavových nervů, který si svůj název vysloužil tím, že se skutečně „toulá“ po těle – inervuje některé svaly hlavy a krku a orgány v hrudní i břišní dutině. A neurony, které ho tvoří, mají na sobě receptory pro adrenalin. Ten tedy nemusí působit přímo v mozku, zprávu o jeho vyloučení předá bloudivý nerv, který má své jádro v mozkovém kmeni, přes několik dalších center až do amygdaly. Signál k ní doputuje v podobě **noradrenalinu**. To je molekula podobná adrenalinu, kterou produkují některé neurony v mozkovém kmeni v jádru zvaném *locus coeruleus* („modré místo“). Řadí se mezi neuromodulátory, tedy podskupinu neurotransmiterů, které nepůsobí jen lokálně na jedné synapsi, ale difundují v mozku na větší vzdálenosti. Noradrenalin už pak zprostředkuje signalizační kaskádu vedoucí k posílení synapsí. Jiné „stresové“ hormony, glukokortikoidy, pronikají přímo do mozku a účinek noradrenalinu zvyšují. Jako vždy ale i tady platí všeho s mírou. Pokud stres působí dlouhodobě, může mít naopak na mozek celou řadu neblahých dopadů, včetně narušení paměti. Specifickým stavem je pak **posttraumatická stresová porucha (PTSD)**, kdy se určitá traumatická vzpomínka „zasekne“ ve fázi konsolidace, a postiženému tak připadá

stále živá, jako by k ní došlo před chvílí. Na jejím vzniku se pravděpodobně podílí patologická aktivace amygdaly a *locus coeruleus*, která přetrvává i během spánku.

Dalším faktorem určujícím, které informace se uloží dlouhodobě, je to, jak často se s nimi setkáváme. Skutečně tedy platí, že opakování je matka moudrosti. Vyjmenovaná slova nebo třeba koncovky chemického názvosloví asi u málokoho vyvolají emoční reakci, přesto je většinou dokážeme odrecitovat i po letech od základní školy, protože se nám díky tréninku vryly do paměti. Takové posilování může nastat nejen při opakování chování nebo vjemu, který původně k vytvoření paměťové stopy vedl, případně při vědomém vybavování (třeba přípravě na zkoušení), ale i v období, kdy se zdánlivě nic neděje. Ve chvílích, kdy se na nic konkrétního nesoustředíme nebo pak ve spánku, se nově uložené paměťové stopy spontánně aktivují. Ovšem asi jako bychom mnohonásobně zvýšili rychlost přehrávání videa a navíc mohou běžet i „pozpátku“. Každopádně taková aktivita vede k posílení vzájemných spojů.

### *Role spánku v paměti*

Spánek je stále do určité míry záhadný proces, ve kterém mozek rozhodně jen pasivně neodpočívá, ač by se to mohlo zdát. Naopak pilně trénuje a upevňuje si čerstvé paměťové stopy. Podle mozkové aktivity rozlišujeme několik fází spánku, které se liší jednak pohybem očí (**REM**, *rapid eye movement*, a **non-REM**), jednak podobou vln pozorovaných na EEG.

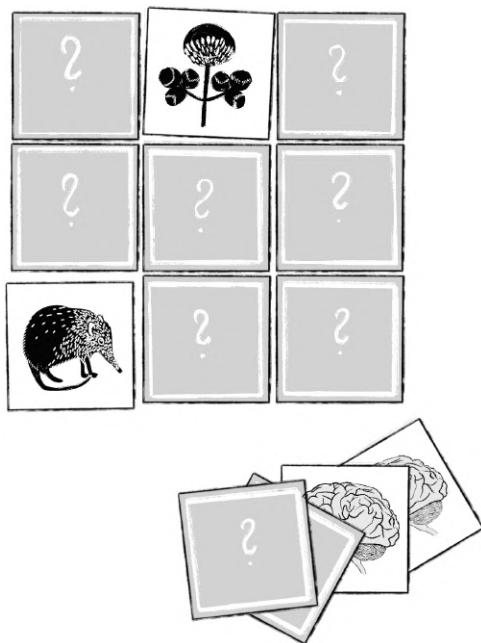
Během hlubokého non-REM spánku s pomalými vlnami se objevují vysoko-frekvenční oscilace (kmitání) v hipokampu (tzv. *sharp wave ripples*), které jsou důležité pro ukládání deklarativní paměti. Posilují se navíc engramy, které jsou nejvíc ohrožené tím, že se rozpadnou a dojde tedy k zapomínání. V úvodních fázích non-REM spánku se vyskytují krátké úseky vln o specifické frekvenci, kterým říkáme **spánková vřeténka**. Ta mají zřejmě význam i pro motorické učení. V REM spánku zase pravděpodobně dochází k výše zmíněné systémové konsolidaci a začlenění nově nabytých zkušeností do stávajících neuronových sítí. Proč tyto procesy probíhají právě ve spánku? Důvodem může být, že smyslové vnímání je v tu chvíli „offline“ a mozek má tedy klid na nerušený úklid, aniž by musel zpracovávat neustále přicházející nové podněty. Kromě konkrétních přínosů pro paměť je spánek důležitý pro dobrou kondici mozku obecně, protože při něm probíhá „mycí cyklus“, kdy se především během hlubokého spánku zvětšují mezibuněčné prostory a zvýšeným prouděním mozkomíšního moku se tak vyplachují odpadní látky, které se přes den nahromadily. Obětovat spánek třeba při učení na test se tedy rozhodně nevyplatí a už vůbec ne dlouhodobě.

### *Vybavování a zapomínání*

Zatím jsme se věnovali hlavně tomu, jak se paměť ukládá, dalším krokem je ale vybavování a také zapomínání. Zapomínání je něco, s čím většina z nás bojuje. Jedná se ale o přirozený proces a důležitou fází paměťového „cyklu“. Staré vzpomínky musejí občas uvolnit místo těm novým, abychom neměli v mozku příliš mnoho harampádí

a vyhnuli se nežádoucímu překrývání vzpomínek (**interferenci**), když potřebujeme rychle zareagovat. Zapomínání může být způsobené buď úplným vymizením paměťové stopy, nebo jen neschopností si ji vybavit. Některé zdánlivě ztracené epizodické vzpomínky se mohou znovu vynořit, když k nim najdeme ten správný klíč. Tím může být nějaký podnět se vzpomínkou spojený, který dokáže spustit aktivaci engramu. Často bývá čichový – není to náhoda, vstupní brána do hipokampu (entorhinální kortex) dostává také přímé vstupy z čichových laloků a s čichem pracuje i amygdala. Zmínili jsme, že sémantická paměť má k epizodické hodně blízko, a tak i vybavení nově naučených fakt usnadňuje vytvoření podobného kontextu jako v okamžiku učení. Jistě vás napadne nějaký způsob, jak toho při studiu kreativně využít.

K zapomínání dochází jak samovolně, už zmíněnou únavou materiálu, tak aktivně. Nové neurony v hipokampu mohou narušit už vytvořené paměťové stopy, pokud se do nich „vetrou“. Existují však i speciální dopaminergní neurony „zapomněnky“, které svou signalizací spouštějí kaskádu vedoucí v konečném důsledku k destabilizaci aktinového lešení v synapsích a vymazání paměti. Ty byly objeveny u octomilek, ale stejné signální proteiny fungují i v obratlovčím hipokampu. Na zapomínání se podílejí i gliové buňky (astrocyty a **mikroglie**), které aktivně odstraňují málo používané synapse.



## 2.2 Paměť a zpracování informací u rostlin

Co jsem to vlastně chtěl? Toto je otázka, kterou si mnozí z nás kladou denně, někteří i častěji. S pamětí je to po všech stránkách složité. Nejen paměť udržet, umět ji používat, ale i definovat. Začneme s tím, že není paměť jako paměť. Například některé kovové materiály, jako je nítlová slitina, mají svoji paměť. Ta se projevuje tím, že se drát z tohoto materiálu srolovaný do klubička po zahřátí sám narovná do svého původního tvaru. Tento jev se nazývá „tvarová paměť“. Nicméně toto není úplně paměť tak, jak si ji většina z nás představuje. Tu pro nás „správnou“ paměť asi můžeme nejjednodušeji definovat jako schopnost organismů ukládat, uchovávat a připomínat si informace založené na předchozích zkušenostech nebo vjemech. Tato schopnost je důležitá pro učení, adaptaci a přežití v různých prostředích. U živočichů je paměť spojena především s funkcí mozku a nervového systému (viz kap. 2). V předchozím textu jsme si ale ukázali (třeba na příkladu hlenek a nálevníků), že organismy k pamatování si nervovou soustavu nepotřebují. Rostliny žádný mozek ani neurony nemají, přesto si jsme jisti, že mají schopnost reagovat na změny v prostředí na základě předchozích zkušeností.

Než se ovšem dostaneme k samotnému fenoménu paměti rostlin, je praktické uvést pojem **fenotypová plasticita**, pomocí které se paměť rostlin často studuje. Rostliny, na rozdíl od většiny živočichů, musejí svoji životní pouť strávit zakořeněné na jednom místě. Fenotypová plasticita je proto obzvláště úspěšným nástrojem ve vypořádávání se s měnícími nástrahami. Zjednodušeně řečeno, rostlina dokáže být velice přizpůsobivá, často říkáme plastická, a měnit svůj růst v závislosti na okolních podmínkách a tím kompenzovat nemožnost přesunu na výhodnější stanoviště. Není proto zvláštností, že se geneticky identické rostliny mohou značně lišit ve svém tvaru i chování v závislosti na prostředí, ve kterém žijí. Tyto rozdíly mezi nejen geneticky identickými jedinci jsou výsledkem mnoha procesů, kdy hlavním prvkem je **regulace aktivity genů**. Tato regulace genů je zajištěna takzvanými **epigenetickými procesy**, z nichž asi nejlépe prozkoumaná je **methylace cytosinu**. V tomto případě enzym methyltransferáza naváže methylovou skupinu na cytosin v DNA. Pokud se cytosin nachází v části DNA, která (spolu)kóduje určitý znak, vede taková methylace ke změně aktivity genu, většinou ke snížení či úplnému vypnutí jeho exprese<sup>10</sup>. Když vezmeme v potaz, že většina znaků je děděna ve více genech, tzv. polygenní dědičnost, epigenetické procesy umožňují velmi detailní ladění znaků a tedy i fenotypů. Proto může existovat stovka geneticky totožných rostlin, stejně starých a pěstovaných v totožných podmínkách, ovšem každá může mít velmi odlišný fenotyp<sup>11</sup>. A to tak, že rozdíl například v produkci biomasy může být až 80 %. To vše jen pomocí epigenetické regulace genů, která se může navíc dědit přes mnoho generací. O tom ale až za chvíli.

<sup>10</sup>Nově se ukazuje, že tomu není vždy, někdy methylace cytosinu naopak vede ke zvýšené expresi genů. Proč tomu tak je? Nevíme.

<sup>11</sup>Latzel V, Zhang Y, Moritz KM, Fischer M, Bossdorf O. 2012. Epigenetic variation in plant responses to defence hormones. *Annals of botany* 110:1423-1428

Možnost aktivně měnit svůj růst v odpovědi na aktuální podmínky je na jednu stranu velice praktické, na druhou stranu to může být zrádné, zejména v situacích, kdy nejsou přírodní podmínky stálé. Pokud by rostlina reagovala pouze na aktuální situaci, mohla by na to záhy doplatit. Dobře to lze ilustrovat na fenoménu srážek. Ne vždy prší pravidelně v průběhu sezóny, ale srážky mohou být rozdělené na určitá období vegetační sezóny. Jsou tedy období většího přísunu vlhkosti, která jsou střídána různě dlouhým obdobím menšího či většího sucha. Rostlina může buďto reagovat na srážky okamžitě, nebo své reakce přizpůsobit dlouhodobějším zkušenostem. V prvním případě se může stát, že v období vyšších srážek rostlina vytvoří fenotyp uzpůsobený dostatku vláhy (například méně vyvinutý kořenový systém, větší, ale tenčí listy), ale to se jí může velice nevyplatit, až takové období pomine. Velké a tenké listy jí budou na obtíž pro svoji náročnost na přísun čerstvé vody kvůli velkému výparu při dýchání, mělké kořeny nedosáhnou do hlubších vrstev půdy a nejspíš se tak rostlina dostane do existenčních potíží. Naopak rostlina, která je „rozvážněnější a zkušenější“, protože si dokáže zapamatovat, že období vodního dostatku je obvykle vystřídáno suchem, svoji reakci na aktuální dostatek vody přizpůsobí dlouhodobější zkušenosti.

V nedávné studii<sup>12</sup> s opakovanými periodami sucha a vláhy, si rostliny jetele plazivého (*Trifolium repens*) tyto cykly zapamatovaly a i po následném zavedení dlouhodobého období dostatku vláhy, stále rostly obezřetně a vytvářely „suchý“ fenotyp v očekávání příchodu sucha. Tato paměť jim poskytla velkou výhodu, když se následně opět vytvořilo období silného sucha. Naopak rostliny, kterým byla tato paměť chemicky vymazána, reagovaly jen na aktuální podmínky zvýšené půdní vlhkosti, pak v období sucha trpěly či uhynuly. Toto je jedna z praktických ukázek, jak paměť pomáhá rostlinám přizpůsobit se lépe svému prostředí.

Paměť může poskytnout rostlinám i ještě důmyslnější schopnosti než jen sledování a pamatování si střídání příznivých a nepříznivých období. Rostliny si dokáží na základě zkušeností z předchozích interakcí s prostředím spojit více faktorů a na základě toho se rozhodovat, jak růst dále. I když v úvodu píšeme, že rostliny nejsou pohyblivé a musejí celý život čelit nástrahám okolí bez možnosti úniku, není to úplná pravda. Mnoho rostlin roste klonálně a kladením klonálních potomků (geneticky totožných odnoží) do svého okolí se takto dokáží pomalu plazit po povrchu. Jedním z takových příkladů jsou rostliny jahodníku obecného (*Fragaria vesca*). Jeden semenáček dokáže pomocí klonálních potomků za jednu sezónu pokrýt i přes metr čtvereční prostoru. Přitom vytváří síť rostlin, které jsou mezi sebou propojeny šlahouny (stolony). Živiny v půdě nejsou často distribuovány homogenně, ale nachází se v takzvaných „nutrient patches“, (česky bychom mohli říci „živinových shlucích“). Jahodník vytváří šlahouny schopné rozeznat kvalitu půdy, v živinami bohatším místě zakořenit a vytvořit dceřinou odnož. Jinými slovy, jahodník roste tak, že „očichává“ své okolí

---

<sup>12</sup>Rendina González AP, Chrtek J, Dobrev PI, Dumalasová V, Fehrer J, Mráz P, Latzel V. 2016. Stress - induced memory alters growth of clonal offspring of white clover (*Trifolium repens*). *American Journal of Botany* 103:1567-1574.

a klonální potomky přednostně umísťuje do živinami bohatších míst. V jedné studii<sup>13</sup> vytvořili rafinované podmínky, kdy rostliny jahodníku rostly v písku bez živin, do kterého rozmístili misky s půdou. Rostliny jahodníku si proto mohly vybrat, zda umístí své odnože do písku nebo do živinami daleko bohatší půdy. A skutečně, do misek s půdou rostliny umísťovaly své odnože přednostně. Jenomže rostliny jahodníku to měly ještě ztížené tím, že misky s půdou byly umístěny vždy buď v místech s plným denním světlem nebo naopak v silném zástínu. Takže část rostlin, aby získala živiny, musela své odnože umístit do stínu, což není pro rostliny zrovna intuitivní chování. Následně se testovalo, zda si jsou rostliny jahodníku schopny zapamatovat, zda se živiny nacházejí ve stínu nebo na světle. Po nějaké době růstu rostliny dosáhly míst, kde se nacházel už pouze písek. Ovšem opět byl buď osvětlen plným denním světlem, nebo byl silně zastíněn. Rostliny sice nemohly cítit živiny, neboť tam již nebyly, avšak zastíněná či plně osvětlená místa tam stále byla. Rostliny, které trénovaly, že živiny lze najít ve stínu, své šlahouny i nadále umísťovaly přednostně do stínu, na rozdíl od rostlin trénovaných na živiny nacházející se pouze na světle. Tento ne zcela běžný experiment poukázal na to, že rostliny jahodníku obecného si dokáží nejen zapamatovat určité podmínky prostředí, ale navíc spojit dva faktory; v tomto případě pozici živin v závislosti na světelných podmínkách, a jistým způsobem tak lépe porozumět prostředí, ve kterém se nachází.

S příkladem klonální rostliny jsme se přiblížili k poslednímu důležitému fenoménu paměti rostlin, a to **mezigenerační paměti**. V předešlém příkladu vlastně rodičovská rostlina vysílala své klonální potomky do nových míst. S klonálními potomky neustále komunikovala pomocí propojení díky stolonům, tedy šlahounů mezi jednotlivými rostlinami. Těmi mezi rodičem a potomkem proudí nejen živiny rozpuštěné ve vodě, ale i hormony a jiné „messengery“, kterými vzájemně komunikují. Existuje ještě jeden informační kanál, který umožňuje rostlinám předávat paměť mezi generacemi, a to nejen mezi klonálními, ale i mezi sexuálními, tedy směrem k potomkům vzniklým ze semen. Mezigenerační paměť mohou zajišťovat již v úvodu zmíněné epigenetické mechanismy. Rostlina reaguje na své prostředí a uzpůsobuje tak aktivitu svých genů pomocí jejich epigenetické regulace. V případě vysokých teplot se aktivují geny, které pomáhají lépe čelit horku, naopak geny zvyšující odolnost vůči chladu budou vypnuté. V situacích, kdy lze předvídat, jaké podmínky mohou existovat pro potomky, je výhodné potomky na tyto podmínky předpřipravit. Jelikož mnoho rostlin produkuje semena, která se nešíří významně daleko, je velmi pravděpodobné, že potomci takovéto rostliny zažijí velmi podobné podmínky, jako samotná matka. Například pokud rodičovská rostlina zažívá nedostatek živin v půdě, může tuto informaci předat svým potomkům. Ti při klíčení tuto informaci využijí a přednostně vytvářejí větší kořenový systém na úkor nadzemního růstu. To jim umožní později získat více omezených živin z půdy a tím výhodu oproti ostatním, kteří tuto informaci neměli

<sup>13</sup>Latzel V, Münzbergová Z. 2018. Anticipatory Behavior of the Clonal Plant *Fragaria vesca*. *Frontiers in Plant Science* 9:1847

a upřednostnili růst nad zemí na úkor kořenového systému. Tento rozdíl může rozhodnout o přežití či uhynutí daného potomka. Tak důležitou úlohu může hrát epigenetická mezigenerační paměť u rostlin.

Závěrem lze říci, že paměť u rostlin představuje fascinující oblast studia, která rozšiřuje naše chápání biologické adaptace a přežití. Skrze fenomén paměti jsou rostliny schopné reagovat na proměnlivé prostředí, což je klíčové pro jejich přizpůsobení a evoluci. Epigenetické mechanismy, jako je methylace cytosinu, hrají zásadní roli v regulaci genů, které umožňují rostlinám různorodě se vyvíjet a předávat informace mezi generacemi. Příklady jako adaptace jahodníku na měnící se podmínky prostředí ilustrují nejen schopnost rostlin „pamatovat“ si a reagovat na své okolí, ale také jejich sofistikovanou interakci s prostředím, které je daleko složitější, než jsme si dříve mysleli. Tato poznání nás vedou k hlubšímu uznání složitosti rostlinného života a k novým otázkám o limitech a možnostech rostlinných schopností.

### 2.3 Paměť hub

Stejně jako pro všechny organismy je i pro houby důležité vnímat informace o prostředí, ve kterém žijí. Řada hub se vyznačuje vláknitou strukturou těla, která jim umožňuje prorůstat drobné póry v půdě. Velikost mycelia (shluk houbových vláken) může být, v závislosti na druhu houby, od několika centimetrů u většiny druhů až po kilometry čtvereční například u václavky smrkové (*Armillaria ostoyae*). Půda je velmi heterogenní prostředí a podmínky v ní mohou být významně odlišné i na milimetrové škále. Pro optimalizaci růstu v takovém prostředí je výhodné umět efektivně sbírat, předávat a vyhodnocovat chemické (pH, dostupnost živin, atd.), fyzikální (světlo, otřesy, atd.) i biologické (predace, konkurence) signály z prostředí. Vzhledem k tomu, že mycelia velkých druhů hub vydrží na lokalitě i několik let, lze předpokládat, že budou tyto jedinci schopni informace také ukládat a vyvolávat.



Jestli doopravdy houby fungují takto komplexně, je stále předmětem studia. Závěry zatím nejsou vůbec jednoznačné. Důležité je nezapomínat, že houby fungují v řadě ohledů úplně jinak než lidé a nezabíhat k příliš antropomorfním představám.

Jak jste se mohli dočíst v kapitole o rostlinách, základní forma paměti, tj. paměť na úrovni (epi-)genetiky, je fenomén vlastní všem živým organismům i virům. Epigenetická paměť platí samozřejmě i pro houby. Prozkoumaný je například její vliv při vývoji rezistence proti antimykotikům u patogenní kvasinky *Candida albicans*. Dokáží si však houby pamatovat i takové detaily, jako je směr zdroje potravy? Výsledky jsou opět nejednoznačné. Na základě pozorování houby rodu kůrovka (*Phanerochaete*) bylo zjištěno, že houbová vlákna (hyfy) rostou více méně v náhodných směrech, dokud nenarazí na vhodný zdroj potravy, konkrétně kousek dřeva. Když je kousek dostatečně velký houba na něj může úplně přemigrovat. Když však dojde k ořezání hyf z inokula a to je potom přemístěno jinam, začne se houba chovat jinak. Hyfy z inokula už se nerozrůstají náhodně, ale ve směru, kde byly předtím připojené ke zdroji potravy (viz obrázek). Na první pohled to může skutečně vypadat, že si houba pamatuje, kde je potrava. Nesmíme ale přehlédnout fakt, že ve směru ke zdroji potravy bude nejspíš také více hyf, které by mohly obrazit.

Chemická komunikace a práce s informacemi hraje velmi důležitou roli v rámci mykorhizy. Houby se zde nachází v roli „operátorů“ sítě, do které je zapojená celá

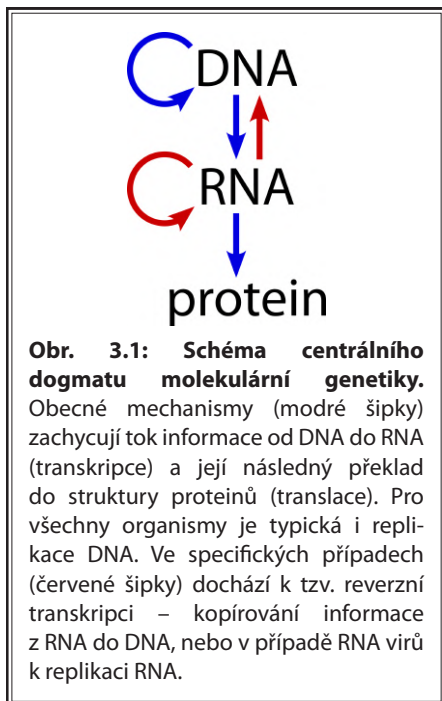
**2.D HOUBY A ELEKTRÍNA.** Skutečnost, že při zapojení elektrod do houbového vlákna lze měřit elektrické pulzy, jejichž frekvence se mění při vystavení různým podnětům, je známá již několik desítek let. V současné době probíhá výzkum elektrické aktivity hub a zúčastnění vědci (především prof. A. Adamatzky) tvrdí, že v elektrických signálech lze rozpoznat vzory, které by mohly znamenat existenci specifického houbového jazyka, který se skládá z určitých elektrických „slov“. Dokonce byla provedena i houbová anestezie pomocí chloroformu. Při vystavení mycelia parám této látky došlo k významnému poklesu elektrické aktivity a k jejímu opětovnému nárůstu při vyvanutí plynu. Proti tomu se ohradila jiná skupina vědců, která poukazuje na metodické nedostatky výše zmíněného výzkumu, především na měření potenciálu vně buněk nikoli uvnitř, a považují tvrzení o objevu houbového jazyka za předčasná a tvrdí, že elektrická aktivita je spíše dílem chemické reakce mezi elektrodami a poškozenou tkání. Jisté je, že všechny houby včetně jednobuněčných kvasinek mají na svém povrchu iontové kanály, které při podráždění umožní přesun iontů přes plazmatickou membránu. Tyto signály se potom dále propisují do fyziologických procesů houby. Ačkoli má většina lidí tuto schopnost spojenou především s neurony, jedná se o vlastnost, která klíčová pro regulaci fyziologických procesů celé řady buněk. Pro lepší pochopení skutečnosti si tedy budeme muset počkat na další výzkum.

řada rostlin. Aby byl svazek pro houby výhodný, musí umět vyhodnotit, která rostlina jí poskytuje dostatek organických látek, a s tou vztah posilovat, a se kterou se již partnerství nevyplatí a tu odstříhnout. Houby jsou také schopné mezi rostlinami předat signál o hrozcím nebezpečí. Někdy je fenomén propojenosti hub a rostlin v porostu přirovnáván k počítačové síti a nazván zkratkou WWW (*Wood Wide Web*). Netradiční způsob, jakým si houby mohou zajistit prosperitu, je distribuce chemikálií, které zpomalují růst jiných rostlin než je jejich hlavní mykorrhizní partner. Tento jev byl pozorován například u ořešáku (*Juglans*), kde docházelo díky arbuskulárně mykorrhizním houbám k efektivnější distribuci fytotoxického juglonu produkovaného ořešákem v půdě. Kvůli komplexitě mykorrhizy je však velmi problematické její studium, jakýkoli manipulativní zásah do prostředí za účelem výzkumu může totiž významně ovlivnit celé společenstvo a vést tak k nepřesným výsledkům. Při experimentech v laboratoři je zase téměř nemožné nasimulovat podmínky tak, jak panují ve volné přírodě.



### 3. GENETIKA A INFORMACE V ŽIVÝCH SYSTÉMECH

#### 3.1 Molekulární genetik



**Obr. 3.1: Schéma centrálního dogmatu molekulární genetiky.**

Obecné mechanismy (modré šipky) zachycují tok informace od DNA do RNA (transkripce) a její následný překlad do struktury proteinů (translace). Pro všechny organismy je typická i replikace DNA. Ve specifických případech (červené šipky) dochází k tzv. reverzní transkripci – kopírování informace z RNA do DNA, nebo v případě RNA virů k replikaci RNA.

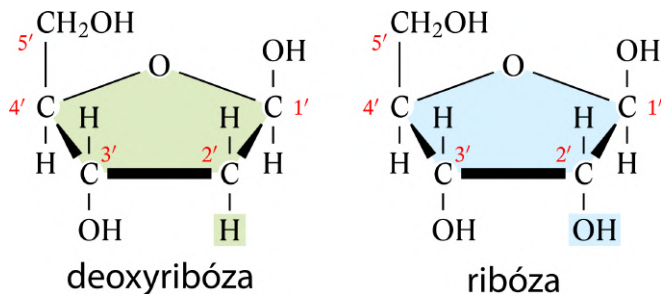
Život se od neživého světa liší vysokou uspořádaností, která, aby přetrvala, vyžaduje neustálý přísun energie (viz. brožura 56. ročníku BiO, kap.2.1). Ta je nezbytná mj. proto, aby se stavební prvky života (typicky komplexní makromolekuly – např. bílkoviny) neustále obnovovaly. Ty, které jsou nefunkční (špatně sbalené či rozštěpené) jsou odbourávány a jejich uvolněné místo pak zaplní nově nasyntetizované – se stejnou strukturou a funkcí. Pro udržování plně funkčního buněčného uspořádání, ale i celých organismů, je tedy potřeba i informace (návod, podle kterého je možné vytvořit novou kopii), konkrétně **genetická informace**. Ta je návodem pro vznik přesně definovaných makromolekul (bílkovin a RNA) s funkcí ve struktuře a fyziologii buňky. Genetická informace umožňuje to, že potomci jsou podobní svým rodičům, že po buněčném dělení vznikají plnohodnotně fungující

buňky i to, že díky chybám (které označujeme jako **mutace**) v její struktuře může probíhat evoluce. Pochopení toho, jak život pracuje s informací, je hlavním tématem molekulární genetiky. Dokonce je rovnice toku informace v živých systémech pojmenována jako **centrální dogma molekulární biologie**, kde termín dogma odkazuje na fakt, že se jedná o něco, o čem se v biologii příliš nepochybuje<sup>14</sup>.

#### *Nukleové kyseliny – DNA a RNA*

Paměťovým médiem pro uložení informace v buňkách a virech je nukleová kyselina. Historicky je název této molekuly odvozen od její přítomnosti v jádře (lat. *nucleus*) a toho, že je kyselé povahy. Za kyselost odpovídá zbytek kyseliny fosforečné (**fosfát**), který je součástí její struktury. Ten ve struktuře nukleové kyseliny propojuje dva cukry, **ribózu** nebo **deoxyribózu**. Přítomnost jednoho nebo druhého tzv. cukerného

<sup>14</sup>V křesťanství se tak označují články víry, které církve uznává jako zjevenou pravdu – tvrzení, jehož pravdivost je dosvědčena samotným Bohem. Popírání dogmatu se tak označuje za *herezi*, tedy tvrzení odporující Boží pravdě.

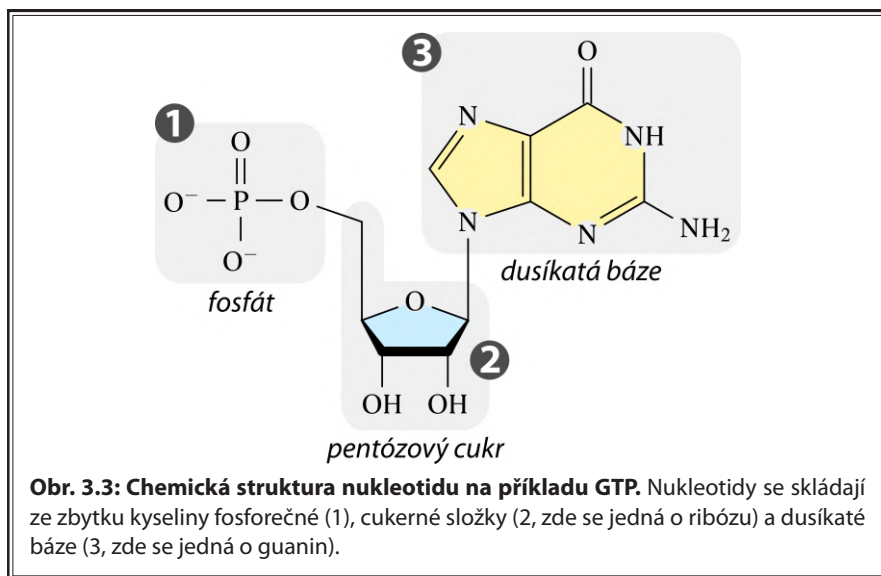


**Obr. 3.2: Chemická struktura základní cukerných strukturních molekul nukleových kyselin – ribózy a deoxyribózy.** V obou případech je barevně zvýrazněn pentózový kruh a základní strukturní odlišnost mezi oběma cukry – typ postranní skupiny na 2' uhlíku. U ribózy se jedná o hydroxylovou skupinu –OH, u deoxyribózy o –H.

zbytku tak určuje, zda se jedná o ribonukleovou kyselinu (ribóza – RNA) nebo deoxyribonukleovou kyselinu (deoxyribóza, DNA). Základem struktury obou typů nukleových kyselin je řetězec navzájem pospojovaných zbytků kyselin fosforečných s cukernými zbytky – často velice dlouhý. Např. celková délka vláken DNA haploidní (informace uložená v gametách) sady chromozomů člověka je asi 2 metry (tedy pokud sečteme délku vlákna DNA všech 23 chromozomů) a obsahující velké množství základního, neustále se opakujícího stavebního motivu cukr-fosfát (v DNA je cukrem deoxyribóza, fosfát je zbytek kyseliny fosforečné). V naší DNA (haploidní sadě) se jedná o 3 miliardy opakování. Cukr-fosfátové vlákno samo o sobě nese žádnou informaci. Ta je uložena v pořadí dusíkatých organických molekul – purinových (strukturně podobných heterocyklické sloučenině purinu, jedná se o adenin a guanin) a pyrimidinových (strukturně podobných heterocyklické sloučenině pyrimidinu, jedná se o thymin, cytosin a uracil) **bází**, které můžeme přeneseně označit jako písmena genetické informace. Oba typy bází se váží kovalentní vazbou na cukr ve struktuře DNA. Ve skutečnosti je tedy jednotkou struktury nukleových kyselin molekula složená z fosfátu + cukru (ribózy nebo deoxyribózy) + dusíkaté báze (purinové nebo pyrimidinové), kterou označujeme jako **nukleotid**. Nukleotid je možné definovat i jako nukleosidfosfát – tedy molekulu složenou z báze a cukru (nukleosid), na níž je navázaný fosfát. Jeden nukleosidfosfát již možná znáte jako tzv. „univerzální energetické platidlo“. Jedná se o ATP – adenosintrifosfát (nukleosid složený z ribózy a dusíkaté báze adeninu s navázanými třemi fosfáty).

#### „Písmena“ genetické informace

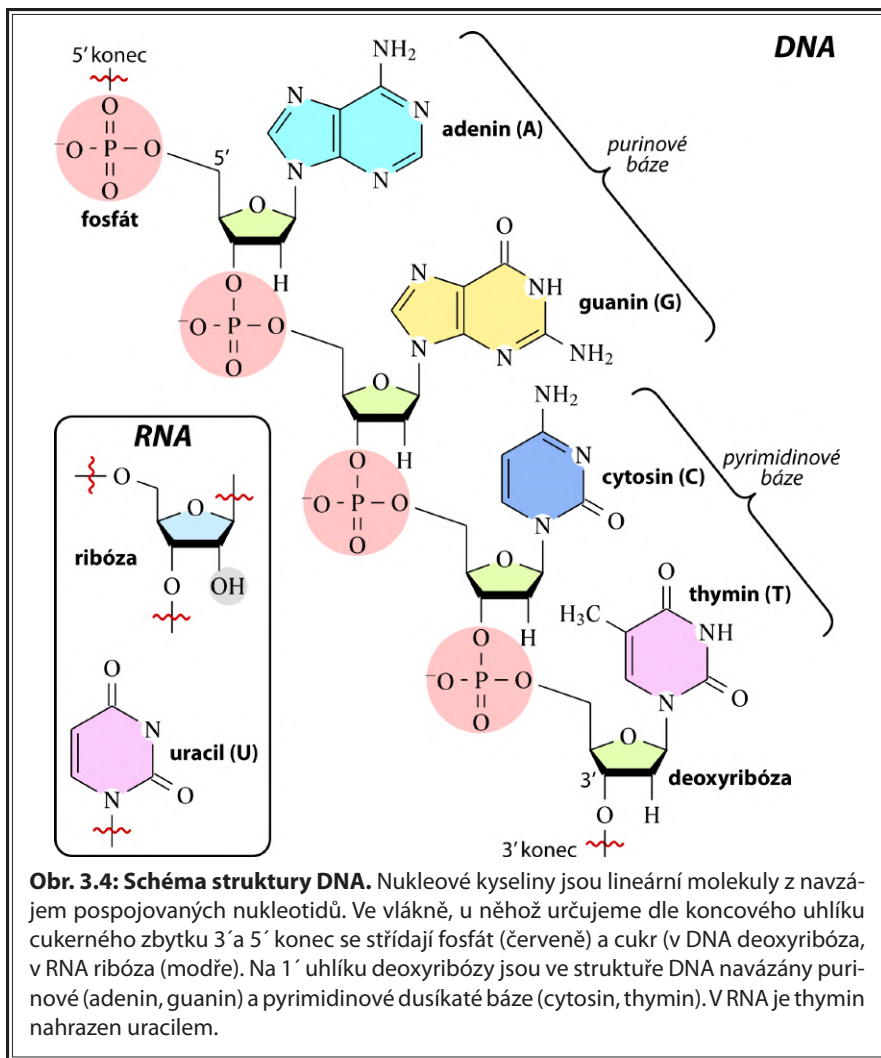
Genetická informace je zapsána v každé variantě nukleové kyseliny (DNA a RNA) pouhými 4 písmeny. Jedná se o 2 pyrimidinové báze (thymin/uracil a cytosin) a 2 purinové báze (adenin a guanin). DNA a RNA se liší nejen v cukru, který je součástí jejich lineární struktury (deoxyribóza vs. ribóza), ale také písmeny, která využívá pro uložení informace. V DNA se jedná o adenin (A), guanin (G), cytosin (C) a thymin (T).



V RNA je thymin nahrazen strukturně velice podobným uracilem (U). Pro fungování nukleových kyselin jako úložiště využitelné informace je podstatné, že výše zmíněná „písmena“ spolu proti sobě na dvou řetězcích nukleové kyseliny tvoří páry, které jsou spolu schopné vytvářet vodíkové můstky (pomyslně se spolu „zazipovat“). Těmito páry jsou A a T v DNA (A a U v RNA) spolu s C a G. Chemické „zipování“ mezi těmito molekulami je dáno jejich strukturou – přesným tvarem umožňujícím vznik dostatečně stabilních vodíkových můstků (dvou mezi A a T nebo U a tři mezi C a G). Bez toho by nemohlo docházet k přesné **replikaci** (zdvojení molekuly nukleové kyseliny), **transkripci** (přepisu informace z DNA do RNA), ani **translaci** (přeložení informace z RNA do struktury proteinů). K vzájemnému párování bazí tedy dochází v dvouřetězcové molekule DNA, při transkripci a replikaci (viz dále) mezi molekulou DNA a RNA nebo uvnitř jednoho řetězce RNA (pokud zde vznikají antiparalelní vlásenky – např. v rámci tRNA nebo rRNA), popř. mezi dvěma řetězci RNA u RNA virů (viz **obr. 3.6**).

### Struktura nukleových kyselin

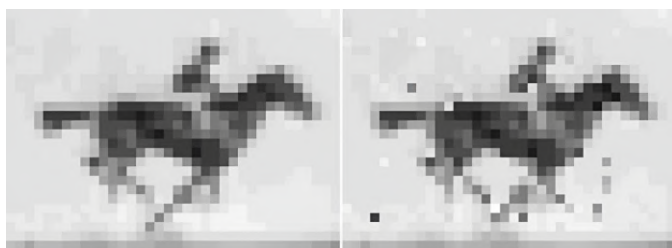
Jak již bylo zmíněno, obě nukleové kyseliny (DNA i RNA) jsou dlouhé lineární molekuly mnohokrát se opakujícími nukleosidfosfátovými modulů. Důležité je uvědomit si, že konce vláknů se liší. Na jednom konci je fosfát navázaný na hydroxylové (–OH) skupině 5. (označujeme jej 5' – neboli „pět s čarou“) uhlíku ribózy nebo deoxyribózy. Na druhém konci je typicky volná (na nic nenavázaná) hydroxylová skupina na 3. (označujeme jej 3' – neboli „tři s čarou“) uhlíku cukru (viz **obr. 3.2**). Podobně jako uhlíky (deoxy)ribózy označujeme také příslušné konce jako 5' a 3'.



**Obř. 3.4: Schéma struktury DNA.** Nukleové kyseliny jsou lineární molekuly z navzájem pospojovaných nukleotidů. Ve vlákne, u něhož určujeme dle koncového uhlíku cukerného zbytku 3' a 5' konec se střídají fosfát (červeně) a cukr (v DNA deoxyribóza, v RNA ribóza (modře)). Na 1' uhlíku deoxyribózy jsou ve struktuře DNA navázány purinové (adenin, guanin) a pyrimidinové dusíkaté báze (cytosin, thymin). V RNA je thymin nahrazen uracilem.

Většina ribonukleových kyselin (RNA) se vyskytuje jako jednovláknové molekuly. Oproti tomu DNA typicky vytváří antiparalelní (v opačném směru orientované) dvoušroubovice složené ze dvou vláken. V molekule DNA se tak na koncích setkávají vlákna končící jak 5' fosfátem, tak i 3' OH skupinou. I molekula RNA je schopna vytvářet antiparalelní struktury ve tvaru dvoušroubovice. K tomu může dojít v rámci jednoho vlákna, kde se často vyskytují navzájem párující antiparalelní struktury (např. v molekulách rRNA nebo tRNA), nebo obdobně jako u DNA s využitím dvou vláken. Příkladem mohou být dvouvláknové RNA viry – SARS-CoV2 nebo virus chřipky.

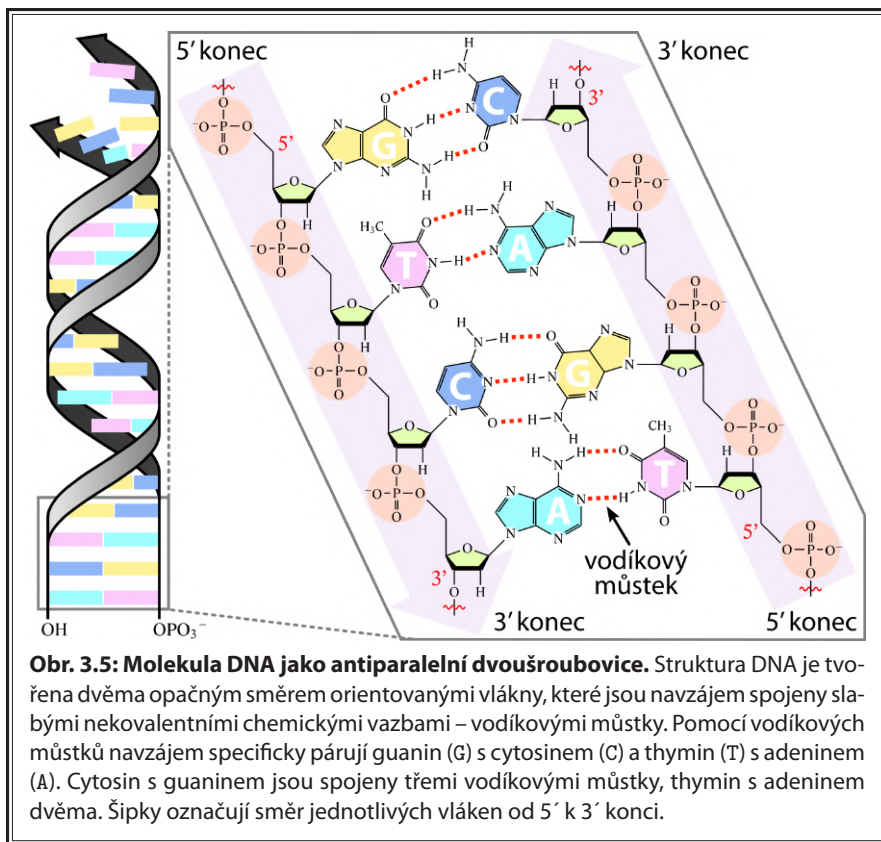
**3.A DNA JAKO ÚLOŽIŠTĚ DIGITÁLNÍCH DAT.** DNA je mimořádným médiem pro uchování informace. Hustota zápisu v DNA je více než  $1000\times$  větší než u nejkompaktnějšího pevného disku. Kromě toho čtyřpísmenný nukleotidový kód DNA nabízí vhodné kódovací prostředí, které lze využít podobně jako binární digitální kód používaný počítači a jiným elektronickým zařízením ke kódování libovolného písmene, číslice nebo jiného znaku. Poptávka po úložišti dat roste nevidaným tempem (právě teď na Zemi existuje přibližně 10 miliard gigabytů digitálních dat, každý den se toto množství zvětšuje o dalších 2,5 milionu gigabytů dat) a současné metody nejsou dostačující. Proto je zapotřebí nový, dlouhodobý nosič dat s vysokou kapacitou, hustotou a odolností vůči extrémním podmínkám. DNA je jedním z nejperspektivnějších nosičů dat příští generace, s hustotou úložiště  $10^{19}$  bitů dat na krychlový centimetr. Namnožení DNA pomocí PCR nebo replikace během buněčné replikace navíc umožňuje rychlé a levné kopírování obrovských datových objemů a pokud je uložena v optimálních podmínkách a odvodněná, DNA může vydržet miliony let! To, že výše zmíněné nespadá jen do oblasti science fiction, ukázaly experimenty v laboratoři vizionáře současné genetiky George Churche. V jeho laboratoři se podařilo do DNA zakódovat obrázek – prvním byla lidská dlaň. Dokonce se podařilo vložit informaci pro první filmový záznam v dějinách kinematografie – běh koně vytvořený Eadwardem Muybridgem v roce 1872. Obrazový záznam zakódovaný do pořadí bází v DNA byl vložen do genetické informace bakterie *Escherichia coli*, která byla následně kultivována po mnoho generací. Následně byla DNA osekvenována a obraz (i videosekvence) dekodován.



původní obrázek

rekonstrukce z bakterie





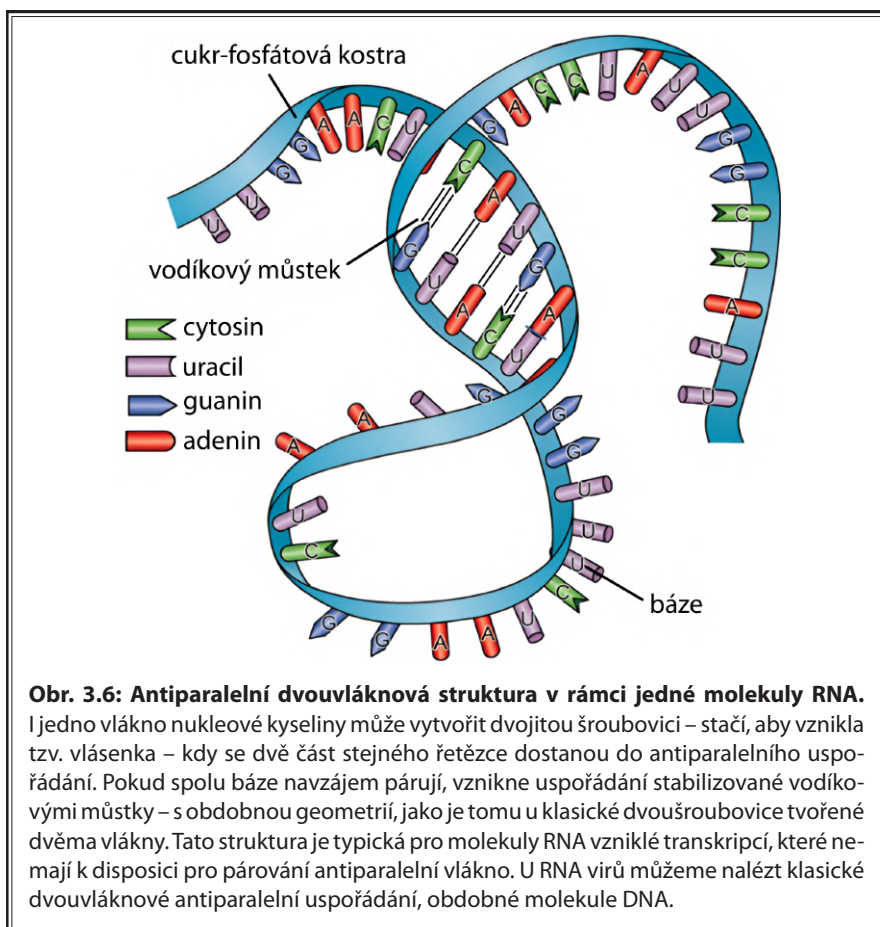
### Chromatin

Jak v prokaryotických, tak eukaryotických organismech je DNA chráněna a strukturována vazbou na specifické proteiny. U eukaryot a většiny zástupců *Archaea* se jedná o **histony**. U prokaryot se jedná např. o protein HC1/HC2 podobný jednomu z histonů – H1. Histony u eukaryot tvoří oktamery (osmipodjednotkovou proteinovou strukturu) obtočené dvěma závití DNA o délce asi 150 párů bází (u archaí je uspořádání jejich tzv. archeazomů méně pravidelné – váže se na ně 60-500 párů bází). Tato strukturální jednotka organizace chromatinu (chromozomů s navázanými proteiny) se označuje jako nukleozom. Histony jsou zásadité (bazické) povahy a částečně vyrovnávají záporný náboj nukleových kyselin. Modifikace histonů prostřednictvím tzv. posttranslačních modifikací jakými jsou fosforylace (navázání zbytku kyseliny fosforečné), ubikvitinylace (navázání malého proteinu ubikvitinu), acetylace (navázání zbytku kyseliny octové) nebo methylace (navázání methylové skupiny) může podstatným způsobem změnit uspořádání organizace chromatinu (komplexu DNA a asociovaných proteinů). V kompaktním stavu (typickém pro **heterochromatin**) je

omezena transkripční aktivita konkrétní oblasti DNA. Oproti tomu rozvolněná (typická pro **euchromatin**) struktura je naopak typicky více transkripčně aktivní. Více se o modifikacích histonů dozvíte v kapitole o epigenetice (sekce 3.4).

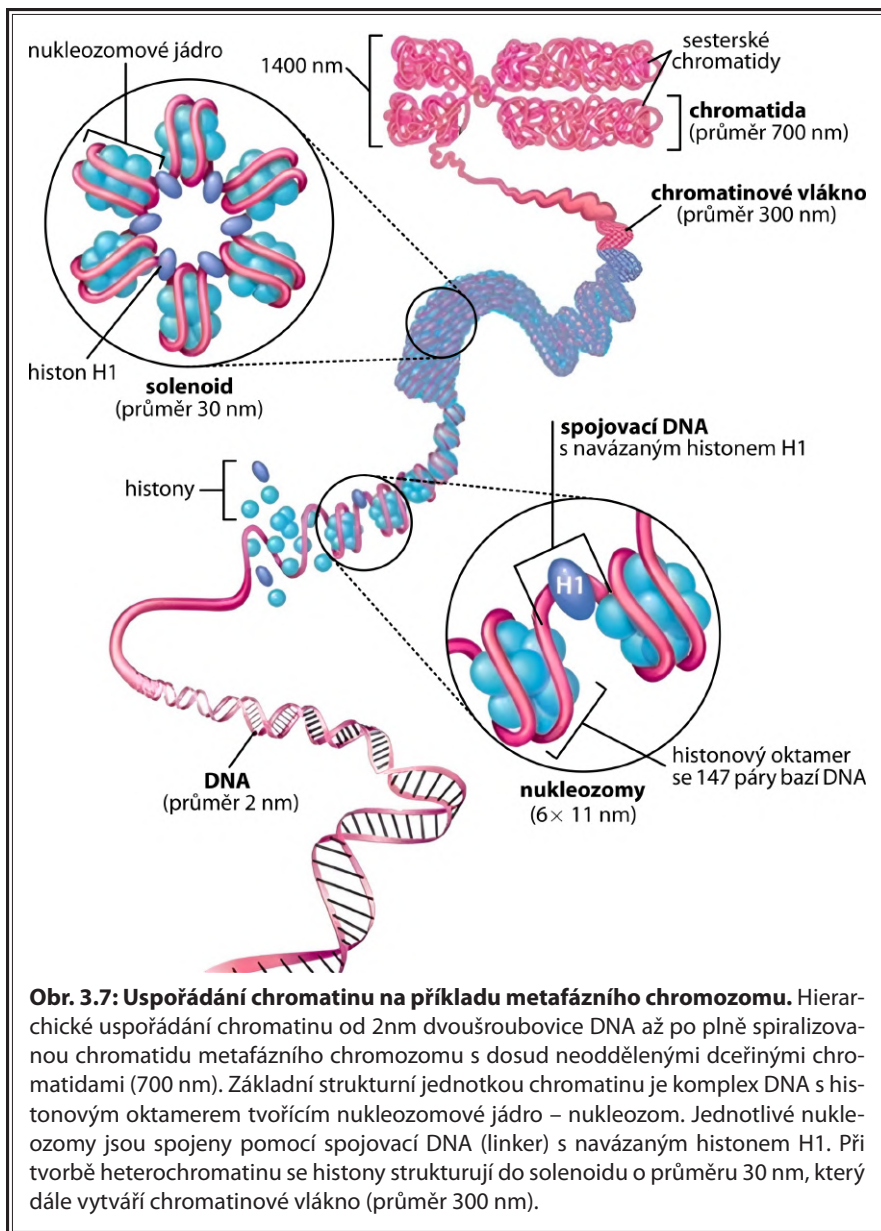
### Chromozomy

DNA v komplexu s proteiny tvoří **chromozomy**. Ty mohou být kruhové (typicky u prokaryot a v některých semiautonorních organelách – např. mitochondriích) nebo lineární. Např. lidská genetická informace (lidský genom) je v diploidním uspořádání tvořena 23 chromozomy pocházejícími od matky a 23 od otce. Konce chromozomů označujeme jako **telomery** s unikátní sekvencí (viz následující kapitola věnovaná replikaci DNA a zkracování konců telomer). Dále mají všechny lidské chromozomy i chromozomy řady jiných organismů **centromeru**, místo, kam se upínají



**Obr. 3.6: Antiparalelní dvouvláknová struktura v rámci jedné molekuly RNA.**

I jedno vlákno nukleové kyseliny může vytvořit dvojitou šroubovici – stačí, aby vznikla tzv. vlásenka – kdy se dvě část stejného řetězce dostanou do antiparalelního uspořádání. Pokud spolu báze navzájem párují, vznikne uspořádání stabilizované vodíkovými můstky – s obdobnou geometrií, jako je tomu u klasické dvoušroubovice tvořené dvěma vlákny. Tato struktura je typická pro molekuly RNA vzniklé transkripcí, které nemají k dispozici pro párování antiparalelní vlákno. U RNA virů můžeme nalézt klasické dvouvláknové antiparalelní uspořádání, obdobné molekule DNA.



**Obr. 3.7: Uspořádání chromatinu na příkladu metafázního chromozomu.** Hierarchické uspořádání chromatinu od 2nm dvouřoubovice DNA až po plně spiralizovanou chromatidu metafázního chromozomu s dosud neoddělenými dceřinými chromatidami (700 nm). Základní strukturální jednotkou chromatinu je komplex DNA s histonovým oktamerem tvořícím nukleozomové jádro – nukleozom. Jednotlivé nukleozomy jsou spojeny pomocí spojovací DNA (linker) s navázaným histonem H1. Při tvorbě heterochromatinu se histony strukturují do solenoidu o průměru 30 nm, který dále vytváří chromatinové vlákno (průměr 300 nm).

mikrotubuly dělicího vřeténka, které jsou nezbytné pro rozdělení chromozomů během mitózy. Tvar chromozomu, často znázorňován ve tvaru X, je pro typickou situaci zavádějící. Jedná se totiž o velice krátký okamžik v „životě“ chromozomu bě-

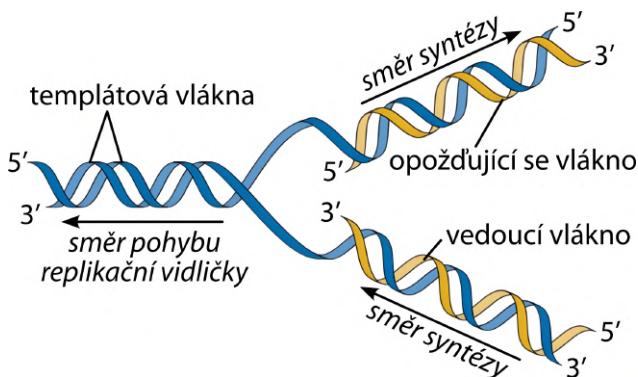
hem metafáze buněčného dělení, kdy je chromatin chromozomu vysoce spiralizován a obě chromatidy (dvě replikované molekuly DNA během S fáze buněčného cyklu) jsou spolu propojeny pomocí bílkovinného koheziového komplexu (ten funguje jako pomyslný provázek nedovolující chromatidám se předčasně navzájem oddělit). Po většinu času (během tzv. interfáze) je chromozom složen z jedné chromatidy, která obsahuje více nebo méně kompaktní úseky. Nejvyšší míra heterochromatinizace (kompaktnosti, sbalenosti chromatinu) je v oblasti telomer a centromery. Unikátní je v tomto ohledu jeden z chromozomů X u žen, který je heterochromatinizací inaktivován skoro celý (velká většina genů je zde neaktivní, nepřepisuje se) a tvoří tzv. Barrovo tělísko.

### *Replikace nukleových kyselin*

Před buněčným dělením se musí genetická informace uložená v jádře eukaryotních buněk zdvojit, aby obě dceřiné buňky získaly kompletní návod na své fungování. To stejné platí i pro genetickou informaci prokaryot uloženou v cytoplazmě nebo DNA semiautonomních organel. A samozřejmě i pro replikaci genetické informace virů. Replikace virové nukleové kyseliny nesouvisí s buněčným dělením, ale samotným množením viru. Zde, na rozdíl od replikace DNA u buněk, může být situace v závislosti na typu viru složitější. Replikovat se zde může DNA (dvouvláknová nebo jednovláknová), RNA (jednovláknová nebo dvouvláknová), či dokonce se v průběhu replikačního cyklu může syntéza RNA a DNA střídát.

Replikace buněčné DNA typicky probíhá v okamžiku, pokud jsou splněny všechny podmínky umožňující následné buněčné dělení (buňka je dostatečně velká, má dostatečně funkční metabolismus, nevykazuje známky poškození nebo intracelulární infekce). Předpokladem pro replikaci je antiparalelní struktura DNA složená ze dvou řetězců nesoucích kompletní genetickou informaci. Pokud oba řetězce od sebe oddělíme (DNA tzv. denaturujeme) a doplníme chybějící „text“ syntézou nového řetězce z jednotlivých stavebních bloků (nukleotidů), tak máme vyhráno – replikovali jsme informaci – jen musíme vše pospojovat do řetězce deoxyribózu a fosfátů. Ve skutečnosti je pro bezchybné (nebo téměř bezchybné) zdvojení genetické informace potřeba zajistit mnoho jednotlivých kroků, na nichž se podílí celá řada proteinových specialistů.

Nejdřív je třeba strukturu DNA rozvolnit a vytvořit tzv. replikační bublinu. Ta sestává z jednovláknových molekul vzniklých přerušením vodíkových můstků mezi bázemi původních protilehlých řetězců. Na tom se podílejí **topoizomerázy**, proteiny schopné uvolnit napětí ve vláknech nukleové kyseliny při její částečné denaturaci. Jednovláknové úseky rozvolněné DNA jsou následně stabilizovány bílkoviny specificky se vážícími na jednovláknovou DNA. V tomto okamžiku může být zahájena syntéza nové DNA. Komplikací na samotném začátku je fakt, že replikáza, která to dokáže – tzv. **DNA-dependentní DNA polymeráza** (syntetizuje podle molekuly DNA novou antiparalelní DNA), nedokáže začít syntetizovat od nuly, ale musí mít k dispozici již existující kousek replikované nukleové kyseliny končící vol-



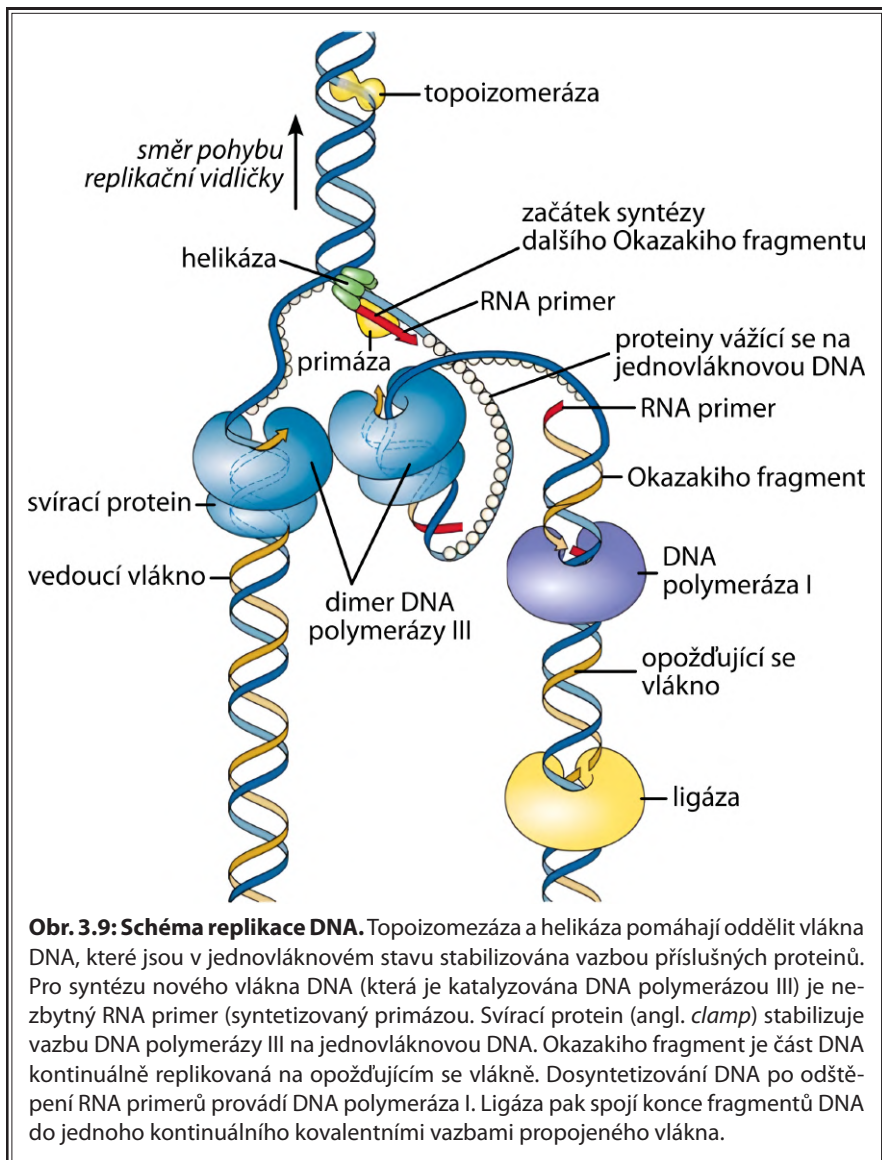
**Obr. 3.8: Schéma replikace DNA.** Antiparalelní vlákna DNA se musí od sebe oddělit, aby umožnily vznik tzv. replikační vidličky. Zde se obě původní (templátová, modře) vlákna zdvojují syntézou nových vláken DNA (žlutě). Směr syntézy obou nově vznikajících vláken probíhá na úrovni těchto molekul ve stejném směru – od 5' konce k 3' konci. Ve vztahu k templátové molekule syntéza nových vláken probíhá v protisměru. Jedno z nich, které je syntetizováno ve směru pohybu replikační vidličky se nazývá vedoucí, to syntetizované v protisměru označujeme jako opožďující.

nou -OH skupinou na 3' konci. Jak se z této zapeklité situace dostat? Pomocí DNA-dependentní RNA polymerázy (podle DNA syntetizuje RNA) – tzv. **primázy!** Ta dokáže syntetizovat primer (typicky dlouhý 10–12 nukleotidů), kousek RNA párující s řetězcem, na kterou již replikáza dokáže připojovat nukleotidy obsahující deoxyribózu, a tedy syntetizovat DNA.

Situace se dále komplikuje tím, že DNA je dvouvláknová (a antiparalelní) a replikační komplex se po ní pohybuje jen jedním směrem – 5' → 3' (DNA polymerázy přidávají nukleotidy pouze ke 3' konci). Je třeba si uvědomit, pohyb replikačního komplexu 5' → 3' znamená *de facto* pohyb v rámci nově vznikajícího vlákna. Pohyb po původním (mateřském) vlákně lze totiž chápat jako opačný (3' → 5').

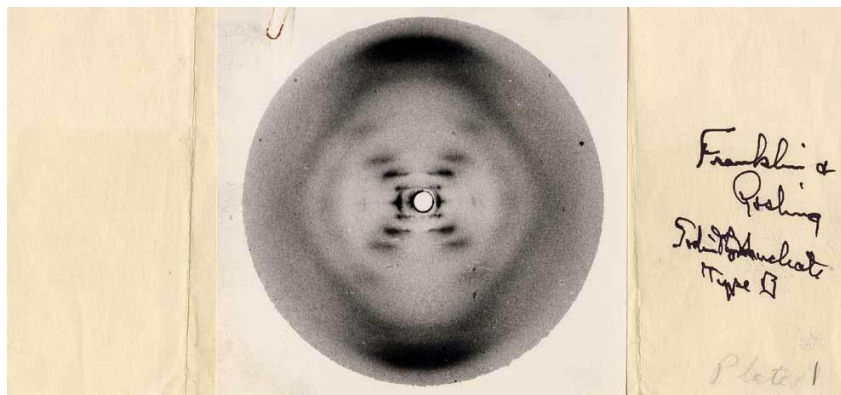
Pro jedno z vláken to není problém, pro druhé ale zásadní. Nejdřív se zaměříme na to „neproblematické“ vlákno a představíme si, že replikace probíhá od samotného 3' konce. Nově syntetizovaný primer složený z RNA bude mít opačnou orientaci (na konci chromozomu bude 5' konec s fosfátovou skupinou) a „nabídne“ replikáze volný 3' konec (s OH skupinou) k připojení dalších nukleotidů. Vzhledem k tomu, že směr připojování doplňovaného „textu“ je od 5' k 3' konci, replikáza může kontinuálně celé vlákno zreplikovat. Takto „bezproblémově“ replikované vlákno DNA označujeme jako **vedoucí (leading strand)** a směrem jeho replikace se pohybuje celý replikační komplex. Komplikovanější je situace u druhého vlákna. Zde replikace probíhá v protisměru a nedochází k ní kontinuálně, ale přerušovaně, po částech – vždy je potřeba pro znovuzahájení replikace nového úseku syntetizovat nový

primer. Toto vlákno se označuje jako **opoždující (lagging strand)** a je složeno z jednotlivých úseků, kterým říkáme **Okazakiho fragmenty**. Průměrná délka Okazakiho fragmentů je u prokaryot 1000–2000 nukleotidů, u eukaryot jsou 10× kratší.



**3.B SNÍMEK 51.** Fotografie 51, kterou získal Gosling pod vedením Franklinové, byla klíčová při objevu struktury DNA. Ukázala totiž, že atomy v její molekule jsou uspořádány do dvoušroubovice. Na fotografii 51 můžeme vidět černé vzory, které ukazují, jak se paprsek rentgenového záření ohýbá po setkání s krystalem DNA. Díky matematické metodě můžeme tento obraz převést na strukturu DNA – tedy na to, jak jsou atomy v krystalu uspořádány.

Celý příběh snímku 51 je zajímavý ne jenom z hlediska vědy, ale taky z hlediska publikování dat a uznávání účasti spoluautorů vědeckých objevů. Watson a Crick (objevitelé modelu struktury DNA, nositelé Nobelovy ceny za fyziologii nebo lékařství 1962, společně s Wilkinsem) získali bez vědomí autorky některá její nepublikovaná data včetně mimořádně kvalitní „fotografie 51“, (tu ukázal tajně Watsonovi Wilkins, spolupracovník Franklinové). Tento záznam molekulární difrakce byl pro Watsona zásadní inspirací pro určení struktury DNA – ze vzoru skvrn na snímku totiž jasně vyplývala dvoušroubovicová struktura. Pomocí fotografie Franklinové a jejich vlastních úvah vytvořili Watson a Crick svůj slavný model DNA. Příspěvek Franklinové však v té době nebyl zmíněn, po její smrti Crick prohlásil, že její účast na objevu byla podstatná a rozhodující. Na základě příběhu posléze vznikla hra americké autorky Anny Zieglerové (1979) s titulem „Snímek 51“, která je u nás k shlédnutí v Divadle v Celetné (Divadelní spolek Kašpar).

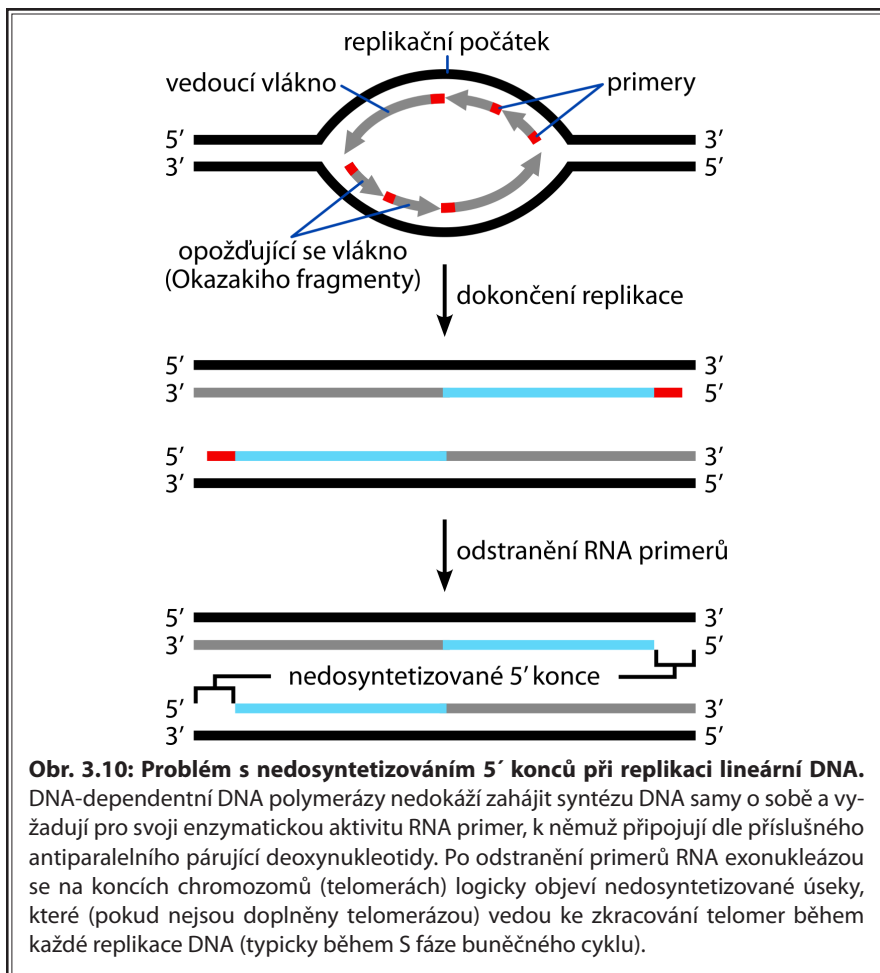


Jaký je stav replikované DNA poté, co dokončí svou práci primáza a replikáza? Vedoucí vlákno je složeno na 5' konci z RNA primeru, za kterým následuje nepřerušovaný řetězec DNA. U opoždějícího se vlákna je ale situace odlišná. Obsahuje totiž přerušované, kovalentní vazbou nespojené, úseky RNA primerů s napojenou DNA.

Plně funkční molekula DNA je složena pouze z nukleotidů obsahujících deoxyribózu. Následuje tedy logický krok – odbourat RNA primery z obou vláken pomocí enzymu RNA exonukleázy (enzymu schopného štěpit RNA od konců) a doplnit na jejich místo (s využitím již existujících 3'-OH skupin) DNA pomocí tzv. opravné DNA-

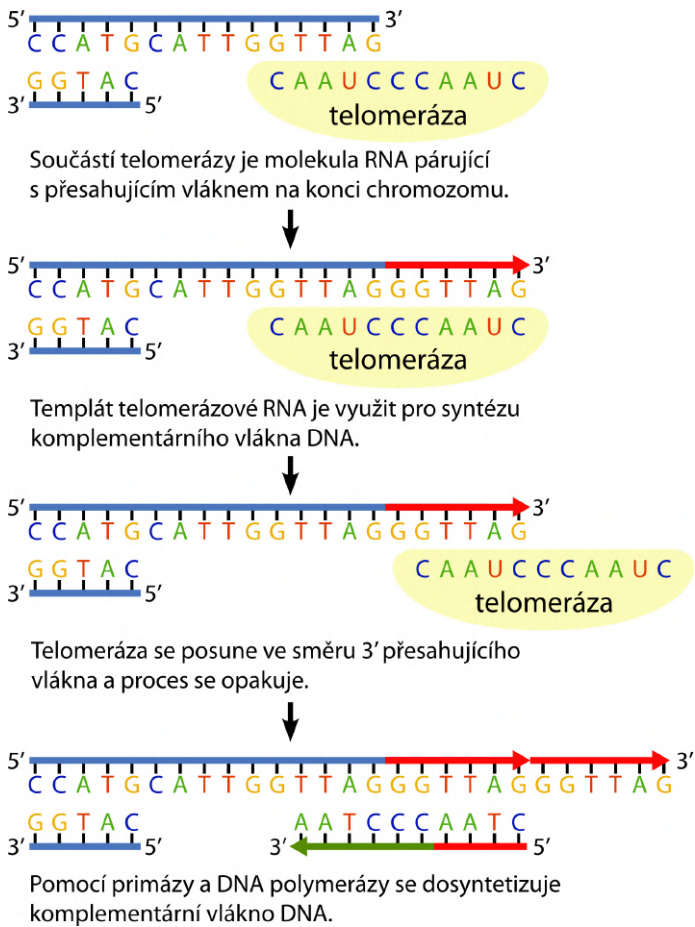
dependentní DNA polymerázy. Konečné slovo zde má enzym **DNA ligáza**, která dokáže propojit 5' koncové zbytky kyseliny fosforečné s 3' –OH skupinami, a tak zajistit vznik vlákna nepřerušené molekuly DNA.

Některým z vás jistě neunikla podstatná komplikace. Již bylo zmíněno, že v případech obou nově syntetizovaných vláken DNA je na jejich 5' koncích původně přítomen RNA primer. Po jeho odbourání vzniká na 5' konci nového vlákna (na samém konci chromozomu) nedosyntetizovaný úsek, který standardní replikační aparát nedokáže doplnit. Při každé replikaci lineárních chromozomů (u kruhových logicky tento problém nenastává) tedy dochází k postupnému zkracování jejich konců. konce chromozomů označujeme jako telomery, jak již bylo řečeno výše. Tento děj proto označujeme jako zkracování telomer. Během našeho života dochází k postup-



**Obr. 3.10: Problém s nedosyntetizováním 5' konců při replikaci lineární DNA.**

DNA-dependentní DNA polymerázy nedokáží zahájit syntézu DNA samy o sobě a vyžadují pro svoji enzymatickou aktivitu RNA primer, k němuž připojují dle příslušného antiparalelního párující deoxynukleotidy. Po odstranění primerů RNA exonukleázou se na koncích chromozomů (telomerách) logicky objeví nedosyntetizované úseky, které (pokud nejsou doplněny telomerázou) vedou ke zkracování telomer během každé replikace DNA (typicky během S fáze buněčného cyklu).



**Obr. 3.11: Mechanismus prodloužení telomer pomocí enzymu telomerázy.**

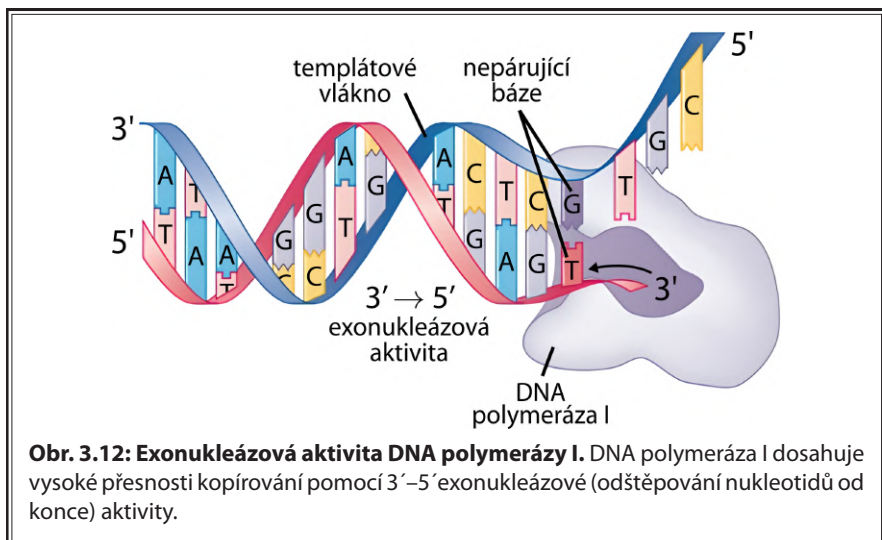
Telomeráza využívá jako templát RNA a syntetizuje DNA – jedná se tedy o reverzní transkriptázu. Poté, co je pomocí telomerázy dostatečně prodlouženo přesahující vlákno chromozomu, je standardním způsobem pomocí primázy a DNA polymerázy dosyntetizována chybějící část komplementárního vlákna.

nému zkracování telomer tak, jak se naše tělo vyvíjí a jak se obnovují jednotlivé buněčné populace. Limit počtu dělení, které ještě nezkrátí chromozomy pod únosnou mez (kdy ještě nezasáhne např. do sekvence genů kódujících proteiny), je pro lidské buňky 50–60. Toto číslo označujeme jako Hayflickův limit.

Kde a jak se nastaví délka telomer na plnohodnotný život mnohobuněčného organismu – s možností postupného zkracování během 50–60 buněčných dělení?

K prodlužování telomer dochází velice kontrolovaným způsobem v pohlavních buňkách (vajíčkách a spermiiích), během časného embryonálního vývoje a do určité míry i v kmenových buňkách. Odpověď na otázku jak k němu dochází je trochu komplikovanější. Využívá se zde enzym **telomeráza**, která svou enzymatickou aktivitou jde proti obvyklému směru toku genetické informace od DNA do RNA. Jedná se totiž o tzv. **reverzní transkriptázu**, která syntetizuje podle návodu RNA (tzv. templátu) molekulu DNA. Jedná se tedy o RNA-dependentní DNA polymerázu. Telomeráza si templátovou RNA nese jako součást svého komplexního supramolekulárního uspořádání (složeného z několika molekul) a páruje ji s delším vláknem DNA. S pomocí RNA pak dokáže toto vlákno prodlužovat. Tento děj se mnohokrát musí opakovat – a to díky tomu, že příslušný RNA templát reverzně přepisovaný do DNA je velice krátký (např. u nás se jedná o hexanukleotid TTAGGG, samotná RNA vázaná ve struktuře telomerázy je ale mnohem delší). Pro správné pochopení celého děje je třeba si uvědomit, že se, možná trochu kontraintuitivně, pomocí reverzní transkriptázy prodlužuje delší vlákno (s volným 3' koncem). Toto dostatečně dlouhé přesahující vlákno se pak v podstatě stává templátem pro syntézu nového „Okazakiho fragmentu“, jehož výsledkem je doplnění 5' konce nově syntetizovaného vlákna na téměř stejnou délku, jako má prodloužený 3' konec (důvodem toho, že obě vlákna nejsou stejně dlouhá je opět nezbytnost syntézy RNA primeru pro zahájení syntézy DNA polymerázou).

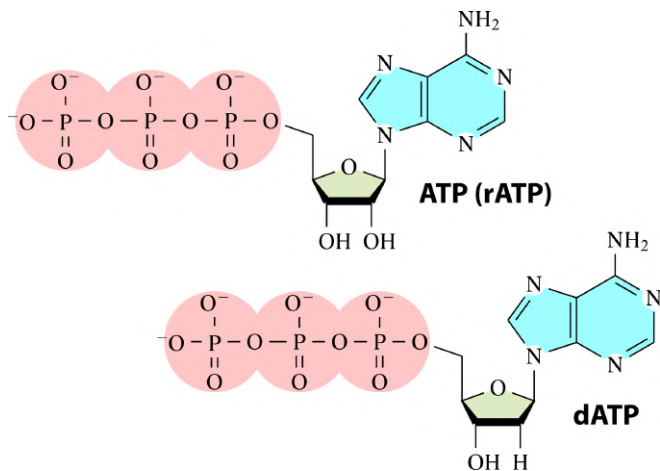
Ještě jedna enzymatická aktivita je zapotřebí zmínit, tentokrát zajišťující mimořádnou přesnost replikace (v našem případě s chybovostí cca 1 mutace na miliardu zabudovaných nukleotidů, tedy v jednotkách mutací na genom za jeden replikační cyklus!). Samotné párováníází pomocí vodíkových můstků replikázou a jejich ná-



sledné zabudování do řetězce DNA je však mnohem méně přesné! Pokud DNA polymeráza zabuduje nesprávný nukleotid, ve struktuře DNA se objeví strukturální nepravidelnost. Naštěstí pokud k tomu dojde, jedna ze součástí replikačního aparátu tuto skutečnost odhalí. Následně se replikace zastaví, a naopak se aktivuje odbourávání již nasyntetizované DNA. Enzymatická aktivita, která je za to zodpovědná, se označuje jako 3' → 5' DNA exonukleázová (exonukleázy odbourávají molekuly nukleových kyselin od konců, nikoliv zevnitř – to zajišťují endonukleázy). Tento děj, zodpovědný za dramatické omezení mutační rychlosti, se označuje jako proofreading (opravná) aktivita DNA polymerázy.

### Stavební bloky a energie pro replikaci

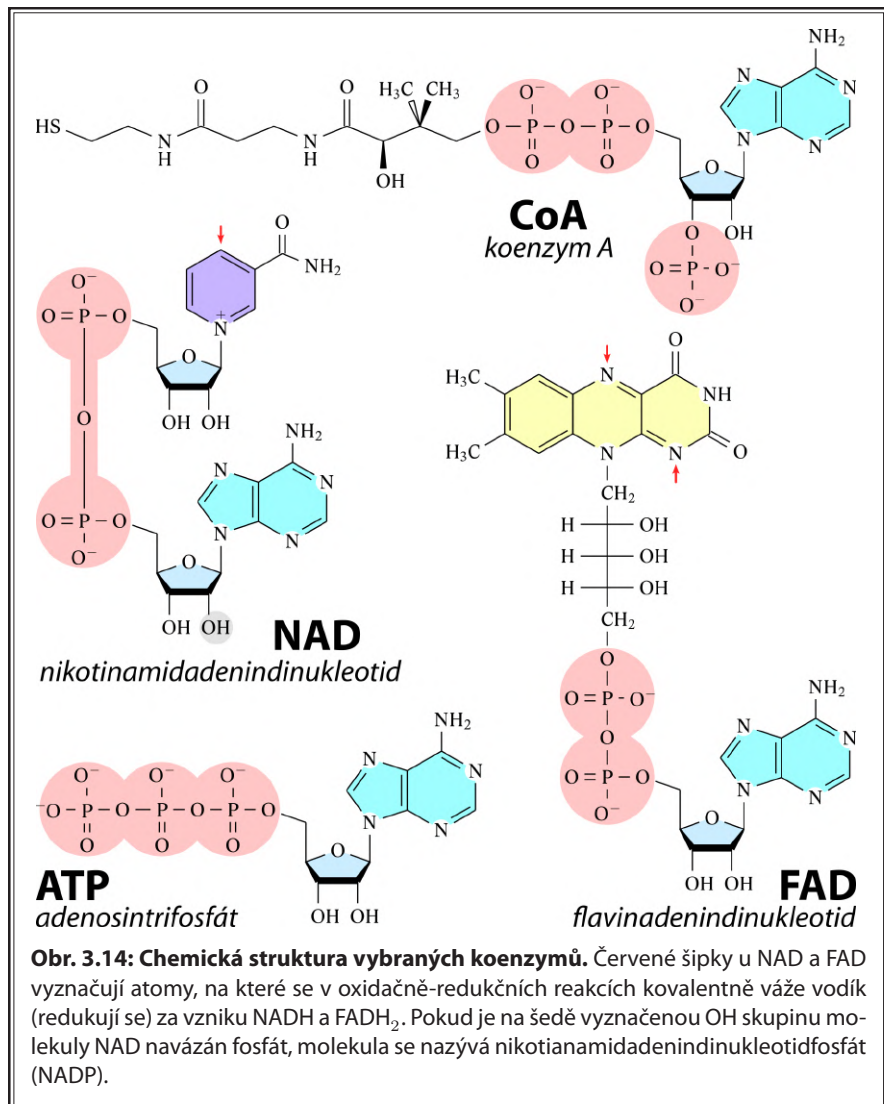
Již jsme zmínili, že v nukleových kyselinách se neustále opakuje cukr-fosfátový motiv s navázanou dusíkatou bází, nevysvětlili jsme ale ještě, kde se pro polymeraci řetězce nukleových kyselin vezme nezbytná chemická energie. Asi vás odpověď nepřekvapí. Jedná se totiž o univerzální zdroj energie pohánějící většinu skladných/anabolických reakcí – hydrolyzu makroergních vazeb ve struktuře nukleosidtrifosfátů. V předchozích kapitolách jste již narazili na tzv. „univerzální energetické platidlo“ ATP. V buňce ale existují všechny ostatní kombinace cukru a bází s připojenými třemi fosfáty. Jedná se o **dATP**, **dCTP**, **dGTP** a **dTTP** (s deoxyribózou jako zabudovaným cukrem) pro syntézu DNA a **rATP**, **rCTP**, **rGTP** a **rUTP** (obsahující ribózu) pro syntézu RNA. Ve skutečnosti se zkratky rATP, rCTP, rGTP a rUTP nepoužívají, vystačíme si s **ATP**, **CTP**, **GTP** a **UTP** (pouze třípísmenková zkratka nukleotidu tedy označuje vždy ribonukleotid). Již zmíněné ATP využívané jako klíčová molekula energetického metabolismu tedy obsahuje ribózu. Při polymeraci nukleotidových řetězců se z příslušného nukleosidtrifosfátu využije pro zabudování do řetězce nukleové kyseliny jen



**Obr. 3.13: Chemická struktura ATP a dATP.**

první fosfát navázaný na 5' uhlíku ribózy nebo deoxyribózy. Ostatní dva fosfáty se během polymerizační reakce odštěpí ve formě tzv. pyrofosfátu (jedná se o dva propojené zbytky kyseliny fosforečné) při tom se uvolní potřebná energie, který se následně hydrolyzuje na dva fosfáty (kdy se uvolní další energie).

Proč bylo během evoluce preferováno ATP jako molekula pro přenos energie místo dATP? Můžeme argumentovat, že redukovat ribóзовый kruh na deoxyribózu je dodatečný energetický výdaj. Dále, pokud vezmeme v úvahu převládající názor, že



**Obr. 3.14: Chemická struktura vybraných koenzymů.** Červené šipky u NAD a FAD vyznačují atomy, na které se v oxidačně-redukčních reakcích kovalentně váže vodík (redukovat se) za vzniku NADH a FADH<sub>2</sub>. Pokud je na šedě vyznačenou OH skupinu molekuly NAD navázán fosfát, molekula se nazývá nikotinamidadenindinukleotidfosfát (NADP).

genomy využívající jako informační molekuly RNA evolučně předcházely genomům s DNA, molekuly zapojené do energetického metabolismu obsahující ribózu – nejen ATP, ale také přenašeče elektronů a protonů: NAD, FAD a koenzym A – pravděpodobně vznikly v této době. Když došlo k využití chemicky méně reaktivního, a tedy stabilnějšího, média pro uchování genetické informace (DNA), nemělo pravděpodobně žádnou selekční výhodu přejít na dATP, protože enzymové systémy, které tuto molekulu využívaly, byly v té době již ustáleny a optimalizovány pro vazbu ATP.

### *Transkripce*

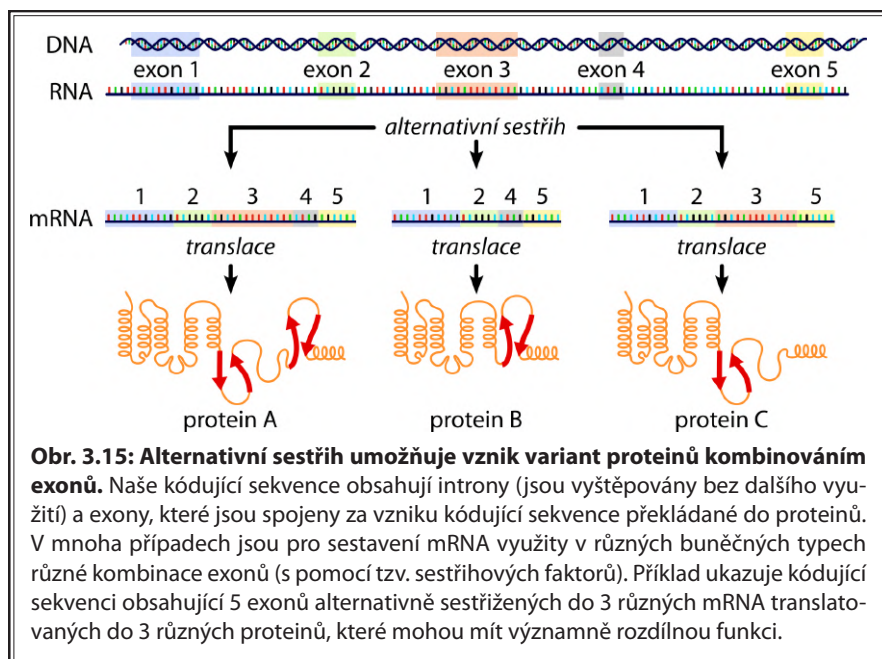
DNA u všech živých organismů slouží k dlouhodobému uchování genetické informace. Proto, aby mohla být tato genetická informace využita, musí být zkopírována do molekuly RNA. Tento děj označujeme jako **transkripce (přepis)**. Jednotky genetické informace, které se do RNA přepisují, označujeme jako geny. Jednou z definic genu je tedy, že se jedná o úsek DNA, který se přepisuje do funkční RNA. Jaké funkce RNA může v buňce plnit a jaké funkční typy RNA známe? Jednou z možností je, že RNA slouží jako informace pro přeložení (translaci) do proteinu. Takovou RNA označujeme jako **mRNA** (mediátorovou/*messenger* RNA), příslušných genů přepisovaných do mRNA je v naší genetické informaci více než 20 000. Dalším příkladem funkční RNA je **tRNA** (transferová RNA) sloužící pro překlad mRNA do proteinů. tRNA je unikátní tím, že jsou na její 3' konec opakovaně navazovány příslušné aminokyseliny. Genů pro různé tRNA je v genomech několik set (v lidském genomu se jedná o 610 kopií), přičemž jejich počet musí minimálně pokrýt potřeby genetického kódu (viz dále v podkapitole Translace). Strukturní ale i katalytickou funkci plní v buňce **rRNA** (ribosomální RNA), která spolu s navázanými proteiny (u eukaryot se jedná o cca 70 bílkovin, u prokaryot o cca 50) tvoří nukleoproteinovou částici **ribosom**. V eukaryotních buňkách tvoří ribosom celkem 4 různé rRNA, které jsou v genomech kódovány několika sty kopií příslušných genů. U prokaryot se jedná o 3 různé ribosomální RNA. Počet kopií příslušných genů se u jednotlivých druhů liší, u modelové bakterie *Escherichia coli* se jedná o 7 kopií pro každou ze 3 rRNA.

Existuje celá řada dalších typů RNA, které nejsou překládány do proteinů a mají v buňce strukturní, regulační nebo katalytickou funkci. Významnou skupinou jsou malé jaderné RNA (snRNA), které se uplatňují např. při sestřihu tzv. primárního transkriptu – bezprostředně vzniklé molekuly RNA transkripce, která má po úpravách (které označujeme jako posttranskripční) sloužit jako mRNA pro translaci. V eukaryotických buňkách jsou geny typicky složeny z úseků DNA označovaných jako introny a exony, přičemž pouze informace exonů je po scelení součástí mRNA. Pouze exony tedy nesou genetickou informaci, typicky pro nějakou funkční část budoucí bílkoviny – tzv. domény. To je mj. významné z evolučního hlediska, neboť to umožňuje vznik nových proteinů kombinováním již existujících funkčních jednotek oddělených introny. Z původního primárního transkriptu, který se označuje též jako hnRNA (heterogenní nukleární RNA) se tedy musí introny vystříhnout. To se děje buď autokatalyticky ribozymovou (katalyzovanou pomocí RNA) aktivitou samotné

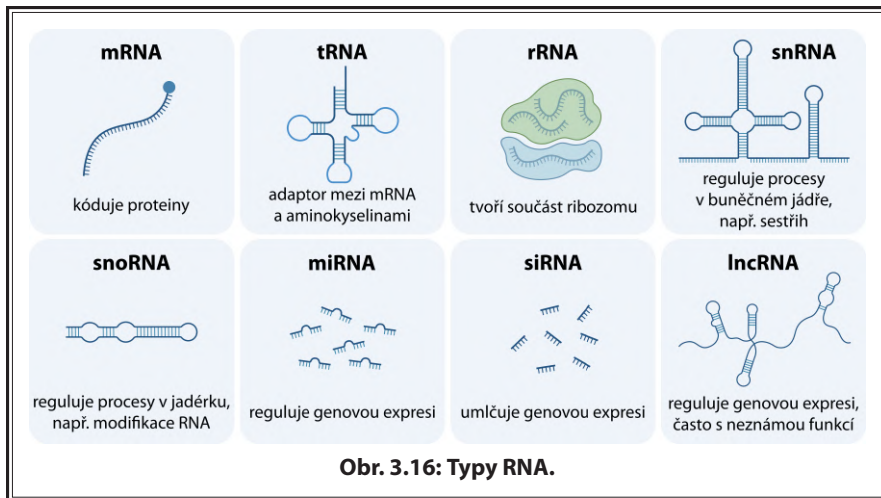
RNA nebo s pomocí ribonukleoproteinového komplexu spliceozomu. Ten je složen z malých jaderných (*small nuclear*) **snRNA** a proteinů – tzv. sestřihových/*splice* faktorů. Důležité je zmínit, že k sestřihu může docházet s využitím různých kombinací exonů pro vznik finální mRNA. Tento děj označujeme jako **alternativní sestřih** (*alternative splicing*).

Kromě sestřihu podléhá původní hnRNA dalším posttranskripčním úpravám. Jedná se zejména o modifikace konců. Na 5' konec se připojuje vazbou 5'-5' tzv. metylguanosinová čepička, na 3' konec se pak připojuje pomocí polyA transferázy několik desítek (ale i stovek) adenosinmonofosfátů. Obě tyto úpravy zvyšují odolnost mRNA pro působení RNA exonukleáz (enzymů štěpících RNA od konců), a jsou nezbytné pro transport mRNA z jádra do cytoplazmy, kde probíhá translace (viz dále).

Další skupina funkčních RNA se nachází v jádru, označuje se jako malé jádřkové (*small nucleolar*) RNA (**snoRNA**) a podílí se zde na tvorbě ribozomů. Příklady dalších funkčních typů RNA jsou shrnuty na následujícím obrázku. Jedná se např. o **miRNA** (mikroRNA), které se podílejí na regulaci genové exprese, **siRNA** (*small interfering* RNA) umlčující genovou expresi nebo tzv. **lncRNA** (*long non-coding* RNA), které velikostí připomínají mRNA, ale nejsou překládány do proteinů. Přestože bylo v lidském genomu nalezeno téměř 100 000 genů pro lncRNA, jejich funkce je jen málo objasněna. Některé z nich se podílejí na struktuře chromatinu, jiné mají regulační funkci.



**Obr. 3.15: Alternativní sestřih umožňuje vznik variant proteinů kombinováním exonů.** Naše kódující sekvence obsahují introny (jsou vyštěpovány bez dalšího využití) a exony, které jsou spojeny za vzniku kódující sekvence překládané do proteinů. V mnoha případech jsou pro sestavení mRNA využity v různých buněčných typech různé kombinace exonů (s pomocí tzv. sestřihových faktorů). Příklad ukazuje kódující sekvenci obsahující 5 exonů alternativně sestřihovaných do 3 různých mRNA translatovaných do 3 různých proteinů, které mohou mít významně rozdílnou funkci.



Je jasné, že transkripce jednotlivých genů musí být v buňce velice přísně regulována. Jak bylo řečeno výše, v našem genomu se nachází více než 20 000 protein-kódujících genů, ne všechny geny se ale transkribují ve všech buněčných typech a následně překládají do proteinů. Jen omezený počet bílkovin je přítomen ve všech buňkách. Tyto tzv. housekeeping proteiny kódované *housekeeping* geny zajišťují základní buněčné procesy (např. tzv. bazální metabolismus syntetizující stavební bloky pro syntézu biologických makromolekul). V našem těle se ale nachází několik tisíc různých buněčných typů s odlišným proteomem (sadou exprimovaných bílkovin), který je dán unikátní aktivací transkripce jednotlivých genů typickou pro konkrétní buněčný typ. Jedním ze způsobů regulace transkripce je stav chromatinu, v němž se příslušný gen nachází (viz podkapitola Chromatin). Dalším je přítomnost buněčně specifických transkripčních faktorů, které se váží na regulační sekvence DNA a navádějí klíčové enzymy pro transkripci, DNA-dependentní RNA polymerázy (transkriptázy) na konkrétní úseky chromozomů. Regulace transkripce je vysoce komplexní děj zahrnující celou řadu mechanismů, který zajišťuje stabilní expresi pro konkrétní buněčný typ nezbytné sady RNA (viz **obr. 3.17**).

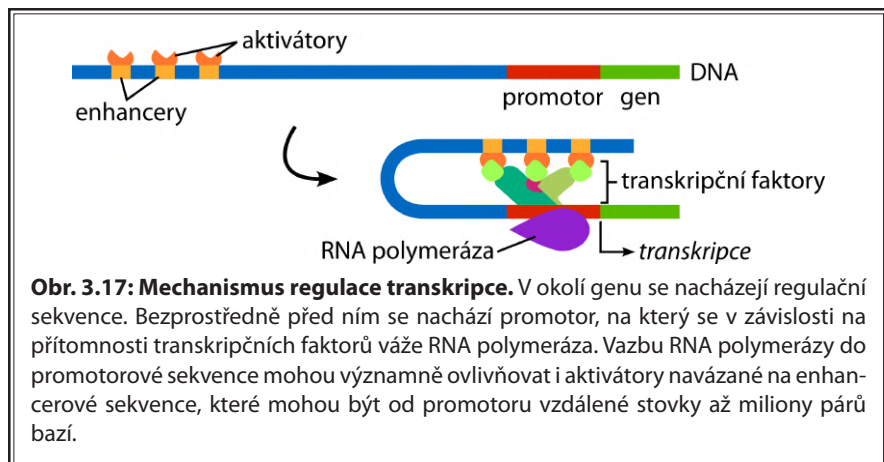
### *Translace*

Tok informace v živých systémech končí syntézou bílkovin, pro jejichž funkci je nezbytné, aby měly jasné definované složení. Stejně jako nukleové kyseliny i bílkoviny jsou lineárně uspořádané vláknité molekuly složené z neustále se opakujících motivů. Na rozdíl od nukleových kyselin, složených ze 4 různých nukleotidů, jsou bílkoviny složeny z navzájem propojených aminokyselin – a to prostřednictvím peptidové vazby. Základních aminokyselin v tzv. primární struktuře bílkovin je 20. Všechny mají jeden centrální uhlík, na kterém je  $-\text{COOH}$ ,  $-\text{NH}_2$ , vodík a  $-\text{R}$  (unikátní postranní řetězec). Ten může být alifatický (obsahující jen uhlík a vodík, v podstatě hyd-

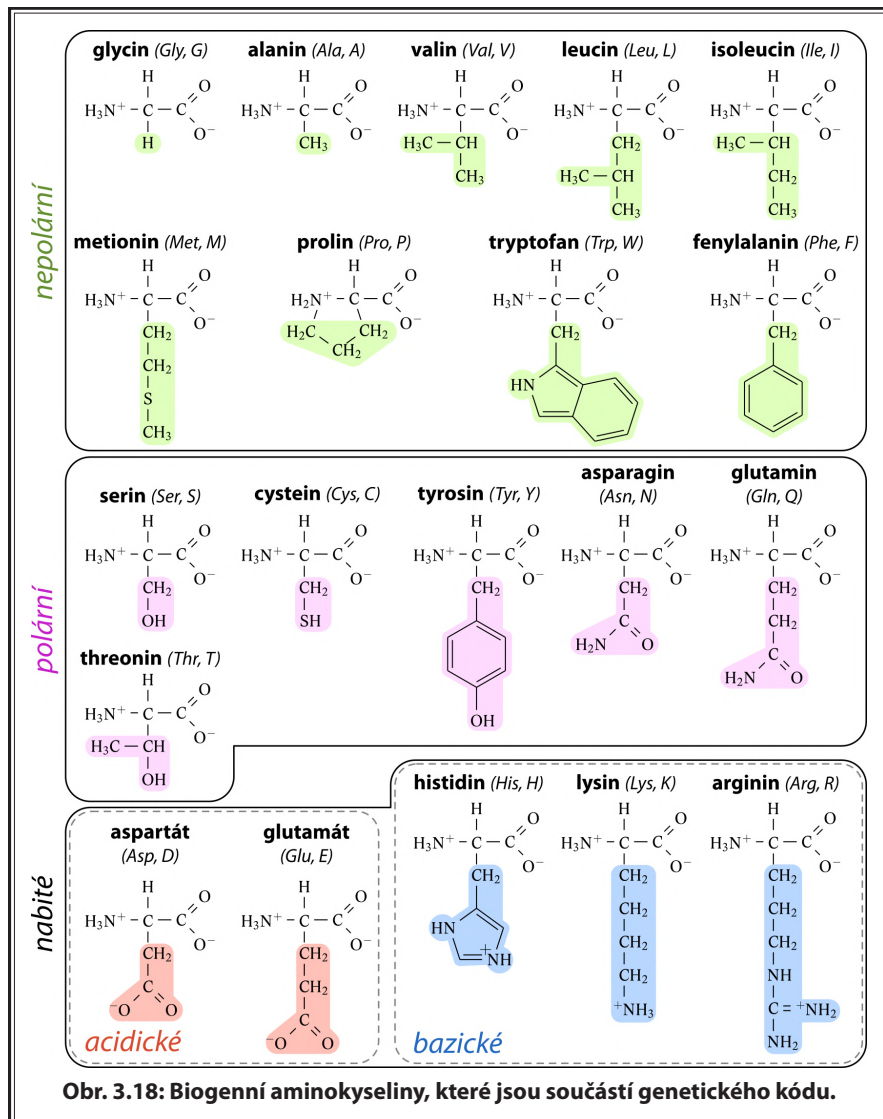
rofobní), polární, nabitý, obsahovat aromatický kruh nebo dusík, popř. síru jako součást postranního řetězce. Rozdílné chemické a fyzikální vlastnosti aminokyselin podmiňují vlastnosti příslušných bílkovin. Již bylo zmíněno, že návodem pro syntézu bílkovin jsou molekuly mRNA.

Jak ale dojde k překladu informace z „jazyka“ nukleových kyselin obsahujícího pouze 4 pomyslná písmena – nukleotidy s různými dusíkatými bázemi – do jazyka proteinů (20 aminokyselin)? Je zřejmé, že mezi oběma „jazyky“ musí existovat systém, jak přiřadit význam jednoho jazyka tomu druhému. Ten označujeme jako genetický kód. Pozor – nezaměňujte s termínem genetická informace! Tou označujeme pořadí bazí v sekvenci nukleových kyselin. Jednou z důležitých vlastností genetického kódu je to, že je třípísmenný – využívá pro kódování jednotlivých aminokyselin třípísmenná slova, trojice nukleotidů, tzv. **triplety**. Kolik takových slov genetický kód obsahuje? To si můžeme snadno spočítat – jedná se kombinaci 4 různých písmen s opakováním v třípísmenných slovech – tedy  $4^3 = 64$ . Ve skutečnosti se z nich pro kódování jednotlivých aminokyselin využívá 61, zbývající 3 ukončují translaci (označují se jako nesmyslné triplet, nebo také STOP kodony), jejich významem je pomyslná tečka za větou. Kodon je trojice bazí v sekvenci mRNA určující konkrétní aminokyselinu, antikodon pak označuje příslušnou sekvenci tří bazí v molekule tRNA. Každá věta musí mít i první velké písmeno. Tím je pomyslně triplet AUG kódující aminokyselinu methionin (u bakterií N-formylmethionin).

Z obrázku genetického kódu je zřejmé, že jednotlivých tripletů je více, než jednotlivých aminokyselin. Logicky jich tedy několik musí kódovat stejnou aminokyselinu. Tyto triplety označujeme jako synonymní. V počtu kodonů se jednotlivé aminokyseliny mezi sebou liší, pouze methionin a tryptofan jsou kódovány jen jedním tripletem. S ohledem na tuto významovou redundanci (existenci synonymních kodonů) označujeme genetický kód jako **degenerovaný**. Další důležitou vlastností překlada infor-



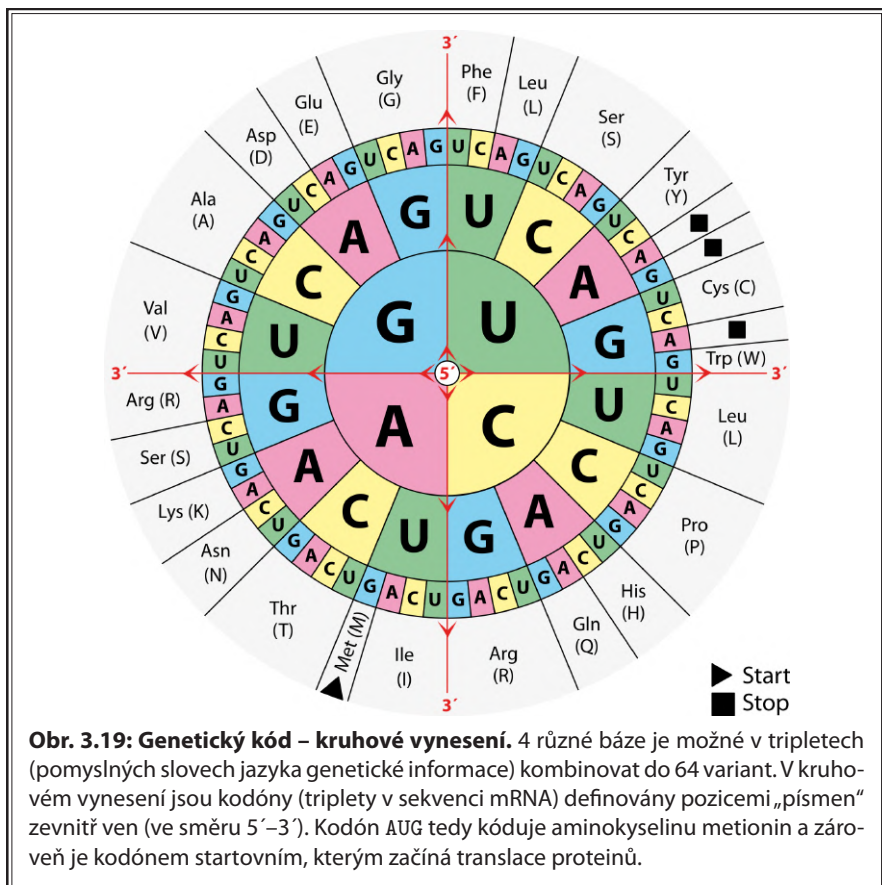
mace nukleových kyselin do proteinů je to, že se striktně překládají jednotlivé triplety tak, jak jdou za sebou, bez úkroku o jediné písmeno dozadu nebo dopředu. Využívá se tak jediný sled nukleotidů – tzv. čtecí rámec – jeden ze tří možných, posunutých vzájemně o jeden resp. dva nukleotidy. Genetický kód v tomto smyslu označujeme jako **nepřekrývaný**. Čtecí rámec je určen prvním tripletem na molekule mRNA překládaném do proteinů, kterým je AUG. Díky tomu je možné z pořadí bazí a jimi defino-



**Obr. 3.18: Biogenní aminokyseliny, které jsou součástí genetického kódu.**

vaných tripletů jasně určit pořadí aminokyselin v proteinu. Z výše zmíněného je ale jasné, že obráceně to nefunguje. Kvůli degenerovanosti genetickému kódu obsahujícímu synonymické triplety – z pořadí aminokyselin jednoznačně neurčíme sekvenci nukleotidů, které je kódovaly! Genetický kód má ještě jednu významnou vlastnost – a to, že je **univerzální**. Znamená to, že všechny známé organismy mají stejný genetický kód – několik málo výjimek je zmíněno v samostatné kapitole. Z univerzality genetického kódu můžeme usuzovat na z evolučního hlediska zásadní scénář – tedy na to, že vše živé na naší planetě má společného předka.

Jak ale konkrétně s využitím pravidel genetického kódu dochází k **translaci**, syntéze proteinů podle návodu mRNA? Tento pečlivě kontrolovaný děj vyžaduje řazení jednotlivých aminokyselin ve správném pořadí a jejich vzájemné spojování peptidovými vazbami. Aminokyseliny však nemají žádnou schopnost se specificky vázat na jednotlivé tripletly mRNA, které jsou navíc degenerované. Proto je nutné využít mo-



		druhá báze v kodonu				
		T	C	A	G	
T		TTT Phe	TCT Ser	TAT Tyr	TGT Cys	T
		TTC Phe	TCC Ser	TAC Tyr	TGC Cys	C
		TTA Leu	TCA Ser	TAA stop	TGA stop	A
		TTG Leu	TCG Ser	TAG stop	TGG Trp	G
C		CTT Leu	CCT Pro	CAT His	CGT Arg	T
		CTC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
		CTA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
		CTG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
A		ATT Ile	ACT Thr	AAT Asn	AGT Ser	T
		ATC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
		ATA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
		ATG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
G		GTT Val	GCT Ala	GAT Asp	GGT Gly	T
		GTC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
		GTA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
		GTG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

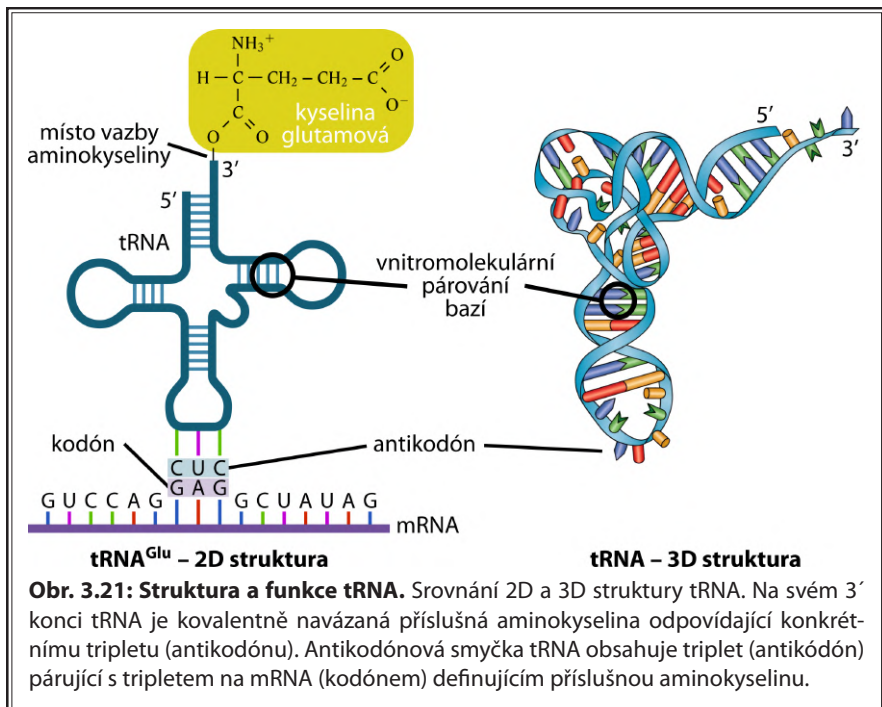
**Obr. 3.20: Genetický kód – tabulková verze.** Různé aminokyseliny jsou kódovány různým počtem tripletů. Leucin, serin nebo arginin jsou kódovány šesti, tryptofan jen jedním tripletem. Vzor tripletů kódujících jednotlivé aminokyseliny vykazuje významnou pravidelnost – typicky jsou stejné báze v prvních dvou pozicích a liší se „písmeno“ na třetí pozici kodónu (v dokonalém provedení u valinu, prolinu, threoninu, alaninu nebo glycinu).

lekulární adaptér – ideálně párující pomocí svého tripletu s tripletem na mRNA a zároveň nesoucího příslušnou aminokyselinu. Touto propojující molekulou je tRNA, která má všechny vlastnosti potřebné pro to, aby fungovala jako pomyslné slovníkové heslo s významem v obou jazycích. tRNA vytváří vlásenkovou strukturu připomínající jetelový list (ve skutečnosti se dva „jetelové lístky“ překlápějí přes sebe a výsledná molekula má tvar obráceného písmene L). Co je podstatné, na 3' konci tRNA je navázaná konkrétní aminokyselina a na nejbližší smyčce je trojice bází (označujeme ji jako **antikodon**), která antiparalelním způsobem páruje s tripletem kódujícím příslušnou aminokyselinu v rámci mRNA – **kodonem**.

Seřazení tRNA s jednotlivými aminokyselinami za sebou dle sekvence bází mRNA v kombinaci s oddělením aminokyselin a jejich kovalentním propojením do polypeptidového řetězce není snadný úkol. Aby vše fungovalo koordinovaným, v podstatě bezchybným způsobem, je potřebná přesná orientace jednotlivých molekul mezi sebou, včetně molekul katalyzujících chemické reakce nezbytné pro vznik nové bílkoviny. Optimálním molekulárním pomocníkem je zde nukleoproteinová částice ribozom. Z obrázku je zřejmé, že ribozom obsahuje tři vazebná místa pro tRNA.

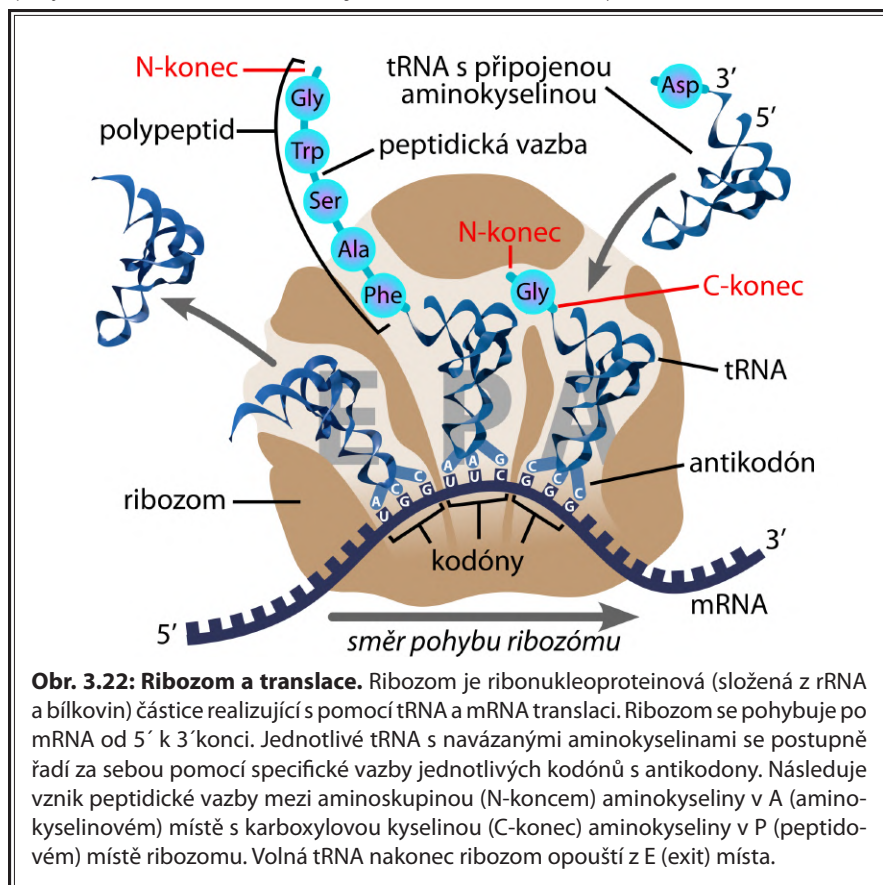
Pro pochopení celého děje je třeba si uvědomit, že se ribozom po mRNA pohybuje ve směru od 5' k 3' konci, přičemž se konkrétní tRNA, vázaná svým antikodómem k odpovídajícímu kodonu, přesouvá mezi jednotlivými vazebnými místy. Při tom dochází ke kovalentnímu propojení jednotlivých aminokyselin peptidovou vazbou a jejich oddělení od tRNA a přesunu vznikajícího polypeptidového řetězce na další tRNA. tRNA bez aminokyseliny se od ribozomu uvolní a je nahrazena další v pořadí. Translace tímto způsobem probíhá až do okamžiku, kdy se v pořadí tripletů objeví STOP kodon. Vůči němu neexistuje párující sekvence antikodónu žádné tRNA. Syn- téza bílkoviny se zastaví a po určité prodlevě se celý translační komplex rozpadne na čerstvě vzniklý polypeptid, ribozomální podjednotky a volnou mRNA.

Výše jsme zmínili, že během translace se původně na tRNA navázaná amino- kyselina začlení do vznikající bílkoviny a přeruší se její kovalentní vazba s tRNA. Jak se ale na „prázdnou“ tRNA naváže příslušná aminokyselina? K tomu slouží en- zymy označované jako **aminoacyl-tRNA syntetázy**, které můžeme označit jako sku- tečné překladače mezi jazykem nukleových kyselin a bílkovin. Těchto molekul je 20 různých (stejně jako různých aminokyselin zabudovávaných translací do struktury proteinů) a zprostředkovávají pomyslné „nabití“ tRNA příslušnou aminokyselinou. Aminoacyl-tRNA syntetáz je tedy menší počet, než všech různých tRNA, na které musí navázat příslušnou aminokyselinu. Různé synonymní tRNA (kódující stejnou



aminokyselinu) tedy musí nést ve své struktuře molekulární motivy, které dokáže konkrétní aminoacyl-tRNA syntetáza rozpoznat. Zajímavé je, že různých tRNA pro překlad informace mRNA není předpokládaných 61 (viz tabulka genetického kódu), ale typicky výrazně méně (u člověka se jedná o 41 různých, např. v mitochondrii stačí pro překlad mitochondriálně kódovaných mRNA pouze 22 tRNA). Všimněte si, jak jsou některé aminokyseliny seřazeny v řadě pod sebou v tabulce genetického kódu. Co to znamená? To, že tyto kodóny pro aminokyseliny mají identické první dvě báze – v té třetí se liší. Ukazuje to na fakt, že pro rozpoznání konkrétního kodónu na mRNA příslušným antikodónem tRNA jsou zásadní první dvě pozice.

Všechny čtyři takové kodóny jsou schopny „obsloužit“ ne čtyři, jak bychom očekávali, ale (typicky) jen dvě tRNA. To díky tomu, že 5' proximální (nejblíží k 5' konci tripletu) báze antikodónu, která se váže na 3. bázi kodónu, není tak prostorově omezená jako ostatní dvě báze tripletu, a může tak mít nejen konzervativní párování bází (tedy C-G a A-T/U označované jako Watson-Crickovské), ale též G-U. Kromě toho



**Obr. 3.22: Ribozom a translace.** Ribozom je ribonukleoproteinová (složená z rRNA a bílkovin) částice realizující s pomocí tRNA a mRNA translaci. Ribozom se pohybuje po mRNA od 5' k 3' konci. Jednotlivé tRNA s navázanými aminokyselinami se postupně řadí za sebou pomocí specifické vazby jednotlivých kodónů s antikodony. Následuje vznik peptidické vazby mezi aminokupinou (N-koncem) aminokyseliny v A (amino-kyselinovém) místě s karboxylovou kyselinou (C-konec) aminokyseliny v P (peptido-vém) místě ribozomu. Volná tRNA nakonec ribozom opouští z E (exit) místa.

báze hypoxanthin v 1. pozici antikodonu má schopnost vazby s U, C a A. Tento fenomén volnějšího párování označujeme jako **wobbling**.

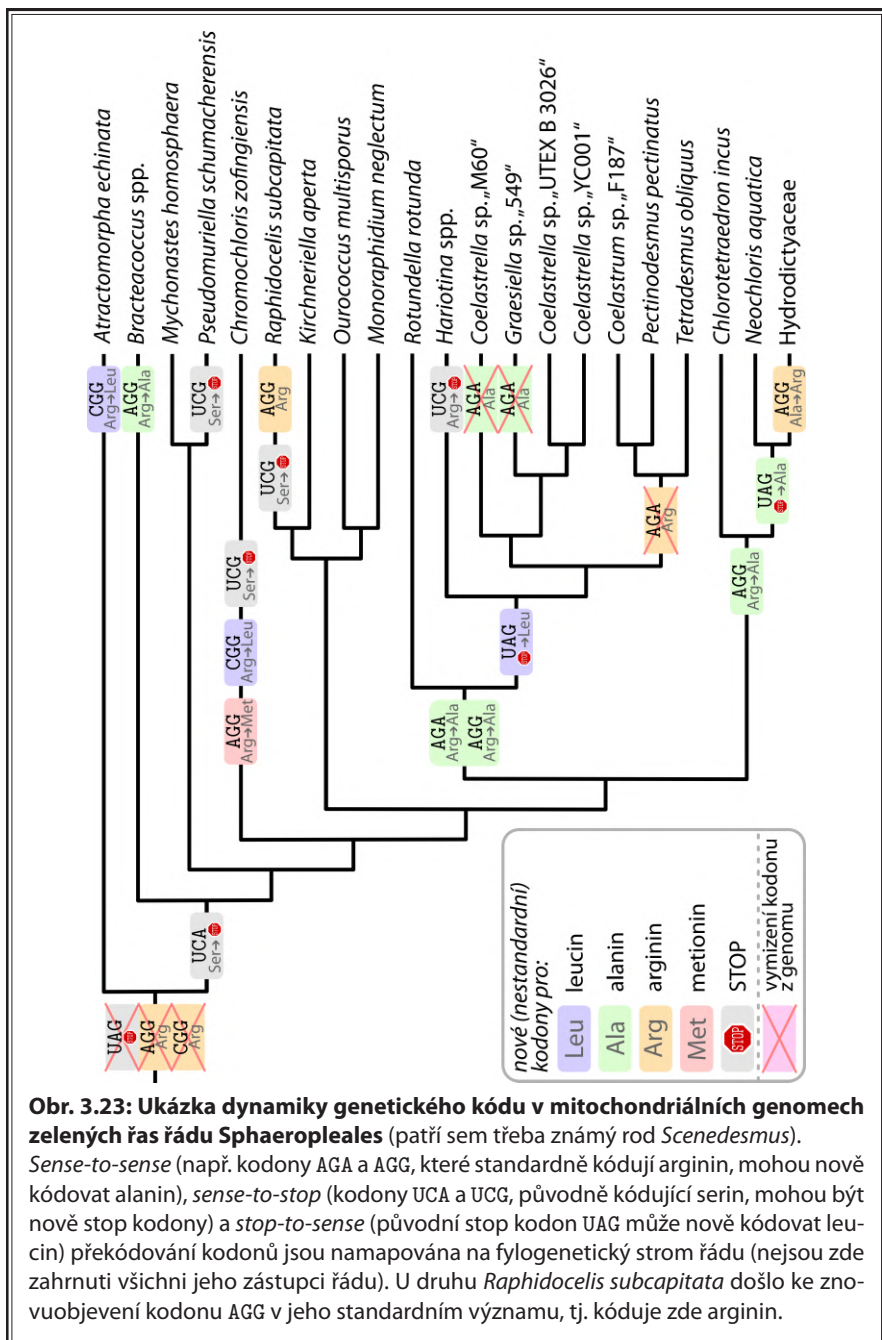
### 3.2 Alternativní genetické kódy

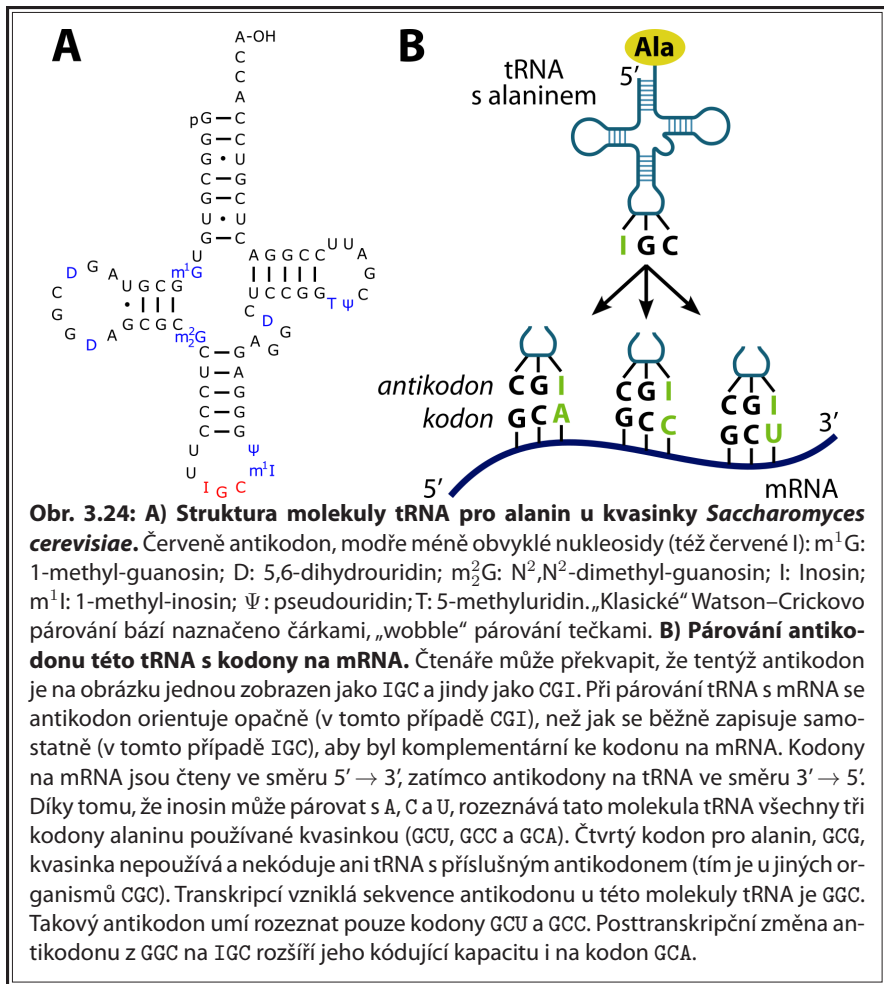
Rozluštění genetického kódu bylo bezesporu jedním z největších objevů v biologii a za objevy, které k němu přispěly, bylo právem uděleno několik Nobelových cen. I začínající biologové vědí, že genetický kód je univerzální, což se demonstruje tím, že bakterie *Escherichia coli* i člověk používají ke kódování genetické informace triplety bází, které navíc interpretují stejně. Tato učebnicová pravda má však tendenci bobtnat a zapomínat, že i genetický kód podléhá evoluci a není neměnný. Je pravda, že v přírodě výrazně převažuje jedna jeho varianta, která odpovídá „tabulce kodonů“, na kterou jsme zvyklí (**obr. 3.20**). Tato varianta se nazývá **standardní genetický kód**. Existují ale organismy, které pro translaci používají trochu jinou tabulku, tedy mají **alternativní genetický kód**. Alternativních genetických kódů je v současnosti známo přibližně 40 (podrobnou evidenci již dlouho nikdo nevede) a v přírodě jde o mnohem běžnější věc, než by člověk čekal. Stále jsou objevovány nové genetické kódy s tím, jak jsou sekvenovány genomy dalších a dalších organismů. Navíc některé varianty vznikly mnohokrát nezávisle na sobě. Alternativní genetické kódy jsou něco víc než nedůležitá výjimka a hříčka přírody. Naprostá většina mitochondrií, včetně těch našich, používá alternativní genetický kód (v malých genomech je mnohem jednodušší něco změnit než v těch velkých). Alternativní genetické kódy ale najdeme i v jaderných genomech eukaryot a v některých bakteriích a archeích.

Příkladem organismu s alternativním genetickým kódem je kvasinka **kandida** (*Candida albicans*), původce nechvalně známých mykóz. V jejím jaderném genomu kodony CUG kódují aminokyselinu serin. Standardně (např. v našem jaderném genomu) ale tento kodon kóduje leucin, což je aminokyselina se značně jinými vlastnostmi. Pokud by tedy kandida najednou použila standardní kód místo svého alternativního, měla by v proteinech na mnoha místech místo serinu leucin (ne na všech, protože pro serin používá ještě dalších šest standardních kodonů – UCU, UCC, UCA, UCG, AGU a AGG). To by zcela jistě vedlo k zásadním změnám tvaru proteinů a jejich nefunkčnosti. Situace je však složitější, jak už to v biologii chodí. Asi ve třech procentech případů se translační aparát kandidy „splete“ a místo serinu přiřadí kodónu CUG právě leucin, tj. použije standardní kód. Tato poměrně častá „chyba“ v translaci je pro kandidu výhodná, takže se vlastně o chybu nejedná. Als3 je jeden z povrchových proteinů kandidy a má řadu funkcí. Uplatňuje se při adhezi kandidy na buňky hostitele, pomáhá krást hostiteli železo a maskuje povrch kandidy před imunitou hostitele. Gen kódující protein Als3 obsahuje dva kodóny CUG, takže mohou vznikat čtyři varianty proteinu (nejčastější je serin ...serin, další varianty jsou serin ...leucin, leucin ...serin, leucin ...leucin). Bylo ukázáno, že to zvyšuje počet povrchů, na které může kandida přilnout. Navíc „chybové“ varianty kandidu lépe maskují před imunitním systémem než ta „správná“.

Alternativní jaderný genetický kód kandidy je příkladem *sense-to-sense* překódování, kdy je kodon, který původně kóduje nějakou aminokyselinu, překódován tak, že nově kóduje jinou aminokyselinu. Tento typ alternativního kódu je v jaderných genomech eukaryot ve skutečnosti velmi vzácný a mimo kandidu je znám ještě z některých dalších kvasinek, kdy CUG někdy kóduje leucin a jindy alanin. Nejznámější kvasinka, kvasinka pивní (*Saccharomyces cerevisiae*), však v jaderném genomu používá standardní genetický kód. Doménou *sense-to-sense* překódování jsou mitochondriální genomy, kdy u některých evolučních linií jde o běžnou věc (viz **obr. 3.23**). Překódovaný může být i iniciační kodon (např. místo AUG jím může být CUG). V jaderných i mitochondriálních genomech je nejběžnější formou **překódování stop-to-sense**, kdy stop kodon (UAG, UAA, UGA) začne nově kódotovat nějakou aminokyselinu. Takové překódované stop kodony se potom objevují uvnitř genu, místo na jeho konci. Např. v naší mitochondrii kodon UGA kóduje tryptofan. V jaderných genomech eukaryot může být překódován jakýkoli stop kodon, případně dva stop kodony. Jsou však známi již čtyři eukaryoti, u kterých byly překódovány všechny stop kodony. Je to třeba bičíkovec patříci do skupiny Kinetoplastea (tj. poměrně blízký příbuzný trypanosom a leishmanií), který byl na počest svého genetického kódu pojmenován *Blastocrithidia nonstop*. K nějakému překódování stop kodonů v jaderném genomu došlo u mnoha eukaryotických evolučních linií, ale přeborníci v něm jsou nálevníci. U nich již bylo objeveno asi deset různých alternativních *stop-to-sense* variant v jaderných genomech (přičemž některé u nich vznikly vícekrát), včetně překódování všech tří stop kodonů. Že je jaderný kód dynamický zrovna u nálevníků není náhoda, mají totiž podivuhodná jádra (čtenáře zde odkážeme na samostudium jaderného dualismu, tj. existenci makronukleu a mikronukleu, třeba u trepky). A konečně třetí skupinu alternativních genetických kódů představují *sense-to-stop* varianty, kdy kodon, původně kódující nějakou aminokyselinu, začne fungovat jako stop kodon. Tyto alternativní kódy najdeme v některých mitochondriích.

Že mohou stop kodony v některých organismech kódotovat aminokyselinu, již víme. Položme si otázku, zda tato aminokyselina musí nutně být jednou z těch dobře známých dvaceti, které figurují ve standardním genetickém kódu. Odpověď zní, že nikoli. Již při translaci se dostávají do proteinů ještě další dvě aminokyseliny. Je to **selenocystein** a **pyrrolysin**. Zatímco pyrrolysin je „obyčejná“ aminokyselina (samozřejmě má ovšem specifické chemické vlastnosti), selenocystein je zajímavý tím, že obsahuje atom selenu. Obě aminokyseliny jsou kódotovány stop kodony (selenocystein UGA, pyrrolyzin UAG) a v obou případech se nezávisle na sobě vyvinuly přidatné mechanismy, pomocí kterých translační aparát pozná, jestli konkrétní UGA nebo UAG kodon kóduje selenocystein nebo pyrrolysin (pak s kodonem interaguje specifická molekula tRNA nesoucí aminokyselinu), anebo zda kóduje konec translace. Schopnost inkorporovat selenocystein do proteinů má celá řada prokaryot i eukaryot, rozhodně ale ne všechny. U člověka je dnes známo přibližně 140 různých proteinů obsahujících selenocystein. Pyrrolysin je v proteinech mnohem vzácnější. Je známý především z některých metanogenních archeí, odkud byl „ukraden“ několika bakteriemi.





Z toho, že kodonové tabulky všech alternativních genetických kódů jsou vždy velmi podobné standardní tabulce, by se dalo usoudit, že změna genetického kódu není zase tak složitá věc. Translace však neprobíhá tak, že by aminokyseliny jaksi samy rozeznávaly kodony na mRNA a samovolně se podle toho spojovaly do proteinu. Ke správnému průběhu translace je potřeba mnohem víc hráčů, přičemž každý má svá vlastní pravidla a podléhá evoluci. Při vzniku alternativních genetických kódů se toho tedy může dít docela dost.

Centrální molekulou pro přenos informace mezi mRNA a proteiny je molekula **tRNA nabitá aminokyselinou**, která v prostoru ribosomu rozezná kodon na mRNA prostřednictvím svého antikodonu a poté předá aminokyselinu do tvořícího se proteinu. Funkční, tedy „hotová“ molekula tRNA není jen sled A, U, C a G nukleosidů

s nalepenou aminokyselinou. Její sekvence totiž obsahuje také hodně jiných „písmenek“, méně obvyklých bází (viz **obr. 3.24A**). Ty se do tRNA dostávají specifickými úpravami až po transkripci. Pokud je takto změněn i antikodon, změní se zásadně kódovací vlastnosti dané tRNA (viz **obr. 3.24B, rámeček 3.C**). Sekvence antikodonu se však může prostřednictvím mutace změnit již v genu kódujícím tRNA, tedy na úrovni DNA. V takovém případě začne tRNA rozeznávat jiný kodon, např. takový, který standardně „patří“ jiné aminokyselině. Pokud na sobě nese takováto změněná tRNA původní aminokyselinu, může vzniknout alternativní genetický kód. Můžeme si představit i v jistém smyslu opačný scénář. Již víme, že **aminoacyl-tRNA syntetázy** „lepší“ aminokyseliny na nenabitě molekuly tRNA. Tyto enzymy musí být velmi přesné – musí například „vědět“, že jedna aminokyselina smí být připojena na několik různých (ale konkrétních) tRNA. I přesnost aminoacyl-tRNA syntetáz má ovšem své meze a příležitostně nabijí tRNA špatnou aminokyselinou, která se pak ocitne v proteinu. To obvykle vede ke snížené funkci dané molekuly proteinu, ale v některých případech se to děje dokonce cíleně. Různé organismy včetně člověka při vystavení oxidačnímu stresu takto vkládají do proteinů více methionu, než kolik je ho kódováno v mRNA. Methionin totiž chrání ostatní aminokyselinové zbytky proti oxidaci. Důležitou vlastností aminoacyl-tRNA syntetáz je, že nerozeznávají „svou“ tRNA pro-

**3.C KINETOPLASTIDI.** O skupině Kinetoplastea již byla v této kapitole řeč (jsou to trypanosomy a spol.). Tito prvoci mají v buňce dva genomy, jaderný a mitochondriální, pro které však používají odlišné genetické kódy – standardní pro jaderný genom a alternativní pro mitochondriální genom. Tam překódovaný stop kodon UGA kóduje tryptofan, jak je to u mitochondriálních genomů normální (kromě toho mitochondriální genom zná i standardní kodon pro tryptofan, UGG, využívá jej však skoro desetkrát méně než UGA). Naše mitochondrie si kódují svou vlastní tryptofanovou tRNA (rozezná oba tryptofanové kodony), jinou tryptofanovou tRNA pak kóduje jaderný genom (ta logicky rozezná jediný standardní tryptofanový kodon). U kinetoplasteí jsou však veškeré molekuly tRNA kódovány pouze v jaderném genomu, takže vznikají v jádře a do mitochondrie musí být transportovány. A tady nastává problém. Pro tryptofan je totiž k dispozici pouze jediná tRNA, která tedy musí fungovat jak v cytoplasmatické, tak v mitochondriální translaci (má duální umístění v buňce). Má antikodon CCA a rozezná pouze standardní tryptofanový kodon UGG. Kámen úrazu je, že v mitochondrii nerozezná běžnější kodon UGA (kdyby to svedla, nastal by problém pro změnu pro cytoplasmatickou translaci, protože pro ni je UGA stop kodon a mít tRNA rozeznávající stop kodony prostě nechcete). Kinetoplastidi (a nejen oni) našli elegantní řešení. Antikodon CCA tryptofanové tRNA v mitochondrii modifikují tak, že změní první C na U. Výsledný antikodon UCA s přehledem rozezná oba tryptofanové kodony, UGA i UGG. Cytoplasmatická forma takto upravená není.

střednictvím sekvence antikodonu, ale pomocí tvaru jiných částí její molekuly. Pokud tedy v molekule tRNA dojde k určitým mutacím, může být nově rozeznána odlišnou aminoacyl-tRNA syntetázou, která ji nabije jinou aminokyselinou. Přitom však na sobě nese původní antikodon, který přísluší původní aminokyselině. Další možností je mutace v genu pro aminoacyl-tRNA syntetázu, která také může vést k tomu, že enzym začne rozeznávat „špatnou“ tRNA.

I přes občasné chyby v provedení je genetický kód obecně jednoznačný („co řeknu, to platí“). V některých případech však pozorujeme pozoruhodnou **nejednoznačnost genetického kódu**. Tě jsme si již všimli u kandidy (viz nejednoznačnost ve vkládání serinu a leucinu do proteinů). Ještě dále zašla kvasinka *Ascoidea asiatica*, která přiřazuje kodonu CUG serin nebo leucin náhodně v poměru 1:1 (tj. používá z poloviny standardní a z poloviny alternativní genetický kód). To si může dovolit jen v těch místech proteinů, u kterých není důležité, zda v nich bude polární (serin) nebo nepolární (leucin) aminokyselina. Těch moc není a kodon CUG je v genomu kvasinky *Ascoidea* vzácný. Systém vznikl tak, že gen pro původní, standardní leucinovou tRNA rozeznávající kodon CUG se v jejím předkovi zdvojnásobil. Jedna kopie si zachovala původní funkci, kdežto druhá zmutovala a výsledkem byla serinová (alternativní) tRNA, která ale stále rozeznává kodon CUG. Přítomnost více různých tRNA soutěžících o stejný kodon dává organismům velké možnosti. Umožňuje totiž přežití nadbytečných variant tRNA, které se v budoucnu mohou specializovat na nějaký jiný kodon a může dojít ke vzniku nového genetického kódu.

Při vzniku alternativních genetických kódů je podstatné, že genetický kód je degenerovaný (tj. že mnoho aminokyselin je kódováno více kodony) a že mnoho tRNA rozeznává více různých synonymních kodónů (viz předchozí kapitola a **obr. 3.24A**). Každý organismus má svůj vnitřní kód, který určuje využití synonymních (tj. stejnou aminokyselinu kódujících) kodónů. Některé jsou hojné, jiné vzácné. Tato nerovnoměrnost se nazývá **codon usage bias**. Se vzácnými kodony mohou organismy různě experimentovat (viz kvasinka *Ascoidea* výše). *Codon usage bias* může zajít tak daleko, že **nějaký kodon z genomu zcela vymizí**. V takovém případě zmizí i schopnost tRNA jej rozpoznat. Prostřednictvím mutací se tento kodon může v budoucnu někde v genomu znovu objevit. V takovém případě se musí najít nějaká tRNA, která ho začne rozeznávat, jinak se v místě tohoto kodonu na mRNA ukončí translace a nedokončený polypeptidový řetězec zůstane vězet v ribosomu. Nikde není psáno, že tRNA, která takovýto kodon nově rozezná, musí nést zrovna aminokyselinu, kterou kodon kódoval před svým vymizením. Pokud organismus takové vložení aminokyseliny do konkrétního proteinu přežije, nebo je to pro něj dokonce výhodné, může „experimentovat“ s umístěním znovuobjeveného kodonu i na další pozice napříč geny a alternativní genetický kód je na světě.

Nakonec jsme si nechali **stop kodony**. Těm nepřísluší žádná tRNA, jsou ale rozeznávány speciálními proteiny, zvanými release faktory (z anglického *release*, propustit, uvolnit). Ty po rozpoznání stop kodonu způsobí uvolnění polypeptidového ře-

těžce z ribosomu. Jak víme, různé organismy umí překódovat stop kodony a kódovat jimi aminokyseliny. To se může dít mechanismem popsaným výše. Některý stop kodon (nebo dva) přestane být používán a zmizí. Release faktory jej pak přestanou rozeznávat (samy zmutují) a když se takový kodon nově objeví uvnitř nějakého genu, může mu být přiřazena tRNA a aminokyselina. Z hlediska translačního aparátu se nic moc neděje, ještě pořád je tu zbývající stop kodon (nebo dva), který nese signál konce translace. Jsou ovšem známé případy, kdy byly překódované všechny tři stop kodony. I u nich však musí translace nějak končit a musely se vyvinout přídatné procesy, které umožňují rozeznat, zda daný kodon (např. UAA) má kódovat aminokyselinu (pak je mu přiřazena tRNA), anebo zda má být rozeznán jako stop kodon. Je to vlastně obdobný princip jako u kódování selenocysteinu a pyrrolysinu, i když konkrétní mechanismy jsou zde jiné.

Existence přirozených alternativních genetických kódů vytvořila cestu k tvorbě **umělého genetického kódu**. Průmyslové využití proteinů má obrovský potenciál, mimo jiné díky jejich obrovské strukturní a funkční variabilitě. Dnešní technologie mají mnoho možností, jak produkovat nové typy proteinů, které v přírodě nenalezeme. Díky detailní znalosti translačního aparátu je možné **uměle změnit genetický kód** některých organismů a donutit je, aby produkovaly nové proteiny. Byla například vyšlechtěna linie bakterie *Escherichia coli*, v jejíž genomu byly všechny kodony TGC a TCA (odpovídají kodonům UGC a UCA na mRNA, oba kódují serin) a stop kodon TAG (UAG na mRNA) nahrazeny synonymními kodony. Tyto kodony mohou být do *E. coli* znovu vneseny tak, aby kódovaly aminokyseliny, které si přejeme, včetně aminokyselin, které příroda dosud pro proteiny neobjevila, což je efektivní způsob výroby proteinů na míru. Biotechnologové by chtěli využít tolik nových aminokyselin, že se začali bát, že triplety, kterých je 64 kombinací, nebudou stačit. Proto experimentují i se samou podstatou genetického kódu a již vytvořili molekulu tRNA, která rozpozná kodon tvořený čtyřmi „písmenky“ místo tří. Různých **kvadrupletů** je totiž čtyřikrát více než různých tripletů.



### 3.3 Genetika organismů

V předchozí kapitole jste se dočetli o **genu** coby jednotce genetické informace, která se přepisuje do RNA. Gen však byl historicky definován různě, a dodnes je problém jej uspokojivě definovat, alespoň na molekulární úrovni. Z pohledu klasické genetiky je situace jednodušší. Gen můžeme chápat prostě jako základní jednotku dědičnosti, o jejíž konkrétní podstatu se nemusíme příliš starat. Genetiku pak nebudeme považovat za vědu o genech, ale za vědu zabývající se dědičností a proměnlivostí (variabilitou). Tedy obor, který nám umožňuje poznat, proč potomstvo vypadá podobně jako rodiče, a zároveň zkoumat důvody, proč se trochu liší od svých rodičů a dalších jedinců stejného druhu. Např. sovy pálené (*Tyto alba*) z jedné populace mohou vykazovat variabilní zbarvení od bílé až po tmavě hnědou a také různou míru tmavého tečkování (obr. 3.25).



**Obr. 3.25: Ukázka variability zbarvení a tečkování peří sovy pálené (*Tyto alba*).** Zatímco odstín zbarvení vykazuje autozomální dědičnost, tečkování je vázané na pohlavní chromozomy. Tyto typy dědičnosti budou v detailu popsány dále v kapitole.

Znaky organismu, které můžeme pozorovat, měřit nebo jinak hodnotit, označujeme jako **fenotyp**. Do fenotypu tedy spadá zbarvení a tečkování peří, ale také například délka ploutví, tělesná hmotnost, určité chování, průběh vývoje zárodku, míra srážlivosti krve nebo třeba rychlost enzymatických reakcí. Fenotyp může být dán geneticky, konkrétním genem nebo geny – to je i případ zbarvení a tečkování sov pálených. Jindy je genetický vliv na fenotyp zanedbatelný a roli hraje víceméně jen prostředí (množství a složení potravy, stres apod.). Někdy se dokonce můžeme setkat se situací, kdy vliv prostředí vyvolá stejný fenotyp jako určité genetické faktory. Příkladem budiž fokomelie, soubor vrozených vad zahrnující různé deformace těla – nápadné jsou zkrácené končetiny, ve kterých chybí zejména dlouhé kosti. Ruce a nohy pak nasedají přímo na kosterní pletenec. Fokomelie může být vyvolána mutací určitých genů, ale i chemickou látkou thalidomidem, který se ve velkém v 50. a 60. letech 20. století používal jako uklidňující léčivo a mj. měl tlumit ranní nevolnost u těhotných žen. Problém však je, že tato látka zároveň způsobuje poškození plodu, které vypadá velmi podobně jako geneticky daná fokomelie.

Velmi často je fenotyp ovlivněn jak prostředím, tak geneticky. Nápadný je případ zbarvení siamských koček nebo ruských (též himalájských) králíků. Jejich zbarvení má genetický základ, dále jej však ovlivňuje teplota. Po narození mají jednolitě bílou srst, při normální pokojové teplotě však srst na jejich čumáku, uších, nohou a ocasu



časem ztmavne. Když je budeme chovat při vyšší teplotě, mohou být zvířata čistě bílá. Naopak při nižších teplotách jejich srst po čase ztmavne i na předtím světlých částech těla. Dokonce když siamské kočce chované v chladu vytvoříme hřejivou vestu z obvazů, nebo když ruskému králíkovi vyholíme srst a do tohoto vyholeného místa přiděláme pytlík s ledem, vyroste na tomto místě světlejší, resp. tmavší srst (**obr. 3.26**). Kromě prostředí a genetických faktorů může fenotyp ovlivňovat i epigenetická dědičnost, které je věnována další sekce 3.4.

#### *Mezialelické interakce*

V případě, že je znak určován nebo ovlivňován genem (geny), pak je za konkrétní projev tohoto znaku zodpovědná konkrétní varianta daného genu, **alela**. Složení alel, tedy složení konkrétních forem genů, které jedinec nese, označujeme jako **genotyp**. Pojem genotyp je možné používat jak pro soubor všech alel jedince, tak i v kontextu jednoho genu či několika genů, které nás zrovna zajímají. Podobně můžeme používat pojem fenotyp pro soubor všech znaků, nebo jen pro vybrané znaky, jež sledujeme. A jak již víme, geny se mohou promítnout do fenotypu jedince. Různé kombinace alel jednoho genu (tedy různé genotypy) přitom mohou vytvořit různý fenotyp. Než se pustíme do formálního genetického popisu vztahu mezi alelami a fenotypem, přiblížíme si fenotypové rozdíly plynoucí z různých kombinací alel na příkladu ze školního prostředí.

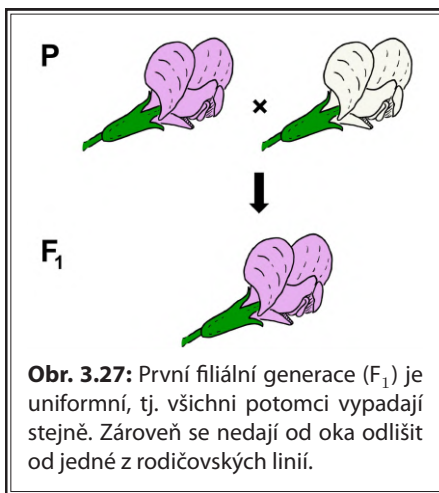
Představte si školu, která je natolik velká, že má dva školnické byty. V každém bydlí jeden školník. Zaměstnaní školníci se mohou lišit – někteří jsou pracovití, jiní ne. Pro školu se tedy nabízí tři možné kombinace dvojic školníků: 1 pracovitý–1 pracovitý, 1 pracovitý–1 nepracující, 1 nepracující–1 nepracující. Pokud se na škole sejdou dva pracovití školníci, na stavu školy se to projeví tak, že vše bude čisté a funkční. Zaměstnání dvou nepracujících školníků způsobí, že škola bude špinavá a nikdo nebude opravovat prasklé potrubí a vyměňovat rozbité okenní tabulky. Co se ale stane, pokud bude jeden školník pracovitý a druhý pracovat nebude? Nestane se nic. Pracovitý školník odvede všechnu práci sám, takže školu na první pohled nerozlišíme od školy, kde pracují oba školníci.

Pokud se ocitneme v roli pozorovatele, který nezná konkrétní zaměstnané školníky, můžeme stále ze stavu (fenotypu) školy odhadovat, jací školníci tam pravděpo-

dobně pracují. V podobné situaci byli i první výzkumníci dědičnosti. Viděli fenotyp, jeho genetickou podstatu si však museli teprve domyslet. Taková byla i situace augustiniánského mnicha Gregora (Johanna) Mendela<sup>15</sup>. Ač je Mendel právem označován za otce genetiky, nebyl prvním, kdo dědičnost studoval a povšiml si určitých zákonitostí; někdy se zdálo, že se znaky rodičů v potomcích smísí a fenotyp potomstva byl na půl cesty mezi rodiči. Jindy si Mendelovi předchůdci všimli, že nedochází k míchání a potomci se podobají jen jednomu z rodičů nebo prarodičů. Problém většiny pěstitelů a výzkumníků před Mendelem však byl, že při pokusech sledovali mnoho znaků zároveň, a to včetně znaků, které se obtížně hodnotí. Z takových pozorování pak nešlo vyvodit jednoduchá pravidla, která by popsala pozorované výsledky – z hlediska statistiky by taková pozorování vyžadovala sledování desetitisíců či více jedinců, aby měl výzkumník šanci se zorientovat. Navíc si Mendelovi předchůdci ani nevedli kvantitativní záznamy o výsledcích svých pokusů, takže statistické vyhodnocení zde prakticky nebylo možné. Když už dokázali vyslovit hypotézy o pravidlech dědičnosti, neměli pro ně praktické důkazy.

Zůstává otázkou, co konkrétně Mendela přimělo k provedení pokusů s hrachem (*Pisum*) publikovaných v práci *Pokusy s hybridy rostlin* (1866) – z dostupných zdrojů lze tušit, že se zajímal jak o zlepšování plodin<sup>16</sup>, tak o čistě vědecké otázky přenosu znaků a jejich změn napříč generacemi. Ať už byla jeho motivace jakákoliv, jeho práce dokázala propojit jednotlivá genetická pravidla do ucelené mozaiky a matematicky je podpořit. Co tedy Mendel dělal a na co přišel? Pořídil si desítky odrůd hrachu, které ještě dva roky pěstoval, aby si ověřil, že jde o **čisté linie**. Tedy linie, jejichž fenotyp (třeba

tvar semen nebo barva květů) zůstává po generace beze změny. Pro experimenty si vybral 7 znaků hrachu, které se dobře hodnotily. Stav těchto znaků pak sledoval při křížení různých rostlin mezi sebou, obvykle však nesledoval všech 7 znaků naráz. Začal křížením již zmíněných čistých linií. Tyto rostliny, se kterými křížení začalo, označujeme jako **parentální** (rodičovskou) **generaci, P**. Prvním výsledkem jeho pokusů bylo, že nezáleželo na tom, která rostlina P generace v křížení vystupuje jako



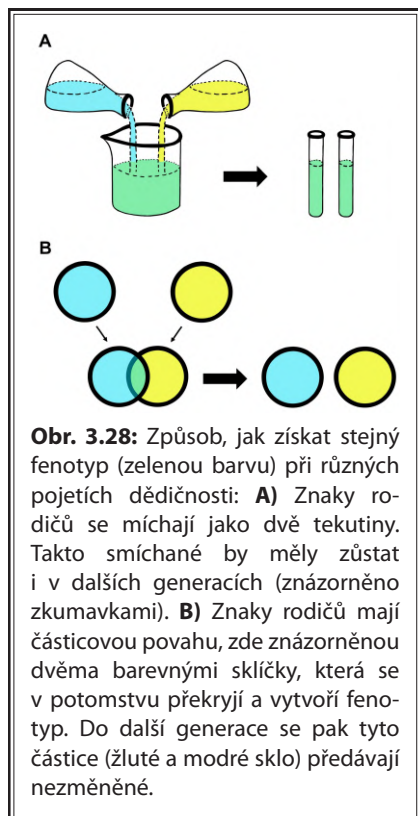
**Obr. 3.27:** První fliální generace (F<sub>1</sub>) je uniformní, tj. všichni potomci vypadají stejně. Zároveň se nedají od oka odlišit od jedné z rodičovských linií.

<sup>15</sup>Jméno Johann (Jan) je křestní, Gregor (Řehoř) řeholní. Neexistuje pevně dané pořadí zápisu těchto jmen.

<sup>16</sup>Byl pravděpodobně vyhlášeným pěstitelem, v lokálních brněnských novinách najdeme pochvalné komentáře o kvalitě jeho hrášku, fazolí či okurek i zmínky o tom, že se pokoušel zlepšit tamní plodiny a okrasné rostliny.

otec (zdroj pylu) a která jako matka (příjemce pylu). Výsledek křížení byl vždy stejný. Všichni potomci vzniklí křížením parentální generace, tedy příslušníci tzv. **první filiální (dceřiné) generace,  $F_1$** , vypadali ve sledovaném znaku stejně. Jejich fenotyp (např. fialová barva květů) se zároveň shodoval s jedním z rodičů (**obr. 3.27**).

Tato situace nespĺňovala v té době běžnou myšlenku některých Mendelových předchůdců, že by se znaky rodičů v potomcích mísily podobně, jako bychom smíchali dvě různě barevné tekutiny (**obr. 3.28A**) –  $F_1$  rostliny by v tu chvíli měly mít růžové květy někde mezi bílou a fialovou. Mendel tedy narazil na jeden z těch případů, kdy je potomstvo podobnější jednomu z rodičů.



Rostliny  $F_1$  generace nechal samoopylit. Tak vznikla **druhá filiální generace,  $F_2$** .<sup>17</sup> Zde se vedle rostlin s fialovými květy objevily i rostliny s bílými květy, a to v průměrném poměru cca 3 : 1 (**obr. 3.29**). Znak, který se projevil v  $F_1$  generaci, byl tedy přítomen u  $\frac{3}{4}$  potomků v  $F_2$  generaci. Mendel takové znaky nazýval **dominantní** a značil je velkými písmeny (např. *A*). Rodičovské znaky, patrné v *P* a poté až v  $F_2$  generaci (třeba bílá barva květů), označil jako **recesivní** a značil je malým písmenem (*a*). Zároveň vydedukoval, že tyto znaky, respektive to, co je podmiňuje, nikam nezmizí. Jsou v rostlinách stále přítomné, jen je v  $F_1$  generaci „přebije“ efekt dominantního znaku.  $F_1$  rostliny by tedy měly nést kombinaci dvou „částic“ podmiňujících znaky: dominantní *A* + recesivní *a* (*Aa*). Nezáleží na tom, co konkrétně je těmito částicemi. I tak lze z pozorovaných poměrů rostlin s různými znaky odhadnout pravidla, podle kterých se částice (dnešním jazykem jde o **alely**) předávají mezi generacemi a ovlivňují fenotyp (**obr. 3.28B**).

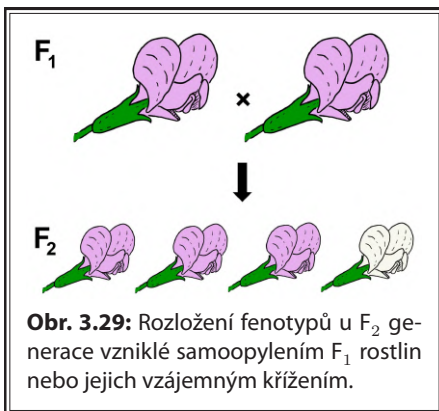
Když k našemu přímeru se školníky přidáme stejná označení jako u znaků výše (pracovítý školník: *A*, nepracující *a*), zjistíme, že fenotyp fungující školy budeme pozorovat jak při kombinaci školníků *AA*, tak *Aa*. Jiný fenotyp (škola ve špatném stavu) nastane pouze pokud se sejdou školníci *aa*. Stejnou logiku bychom mohli aplikovat

<sup>17</sup>Dnešní označení *P*,  $F_1$ ,  $F_2$  a dalších generací ( $F_3$ ,  $F_4$  ...) je mladší než Mendelova práce. Např.  $F_2$  generaci Mendel označoval jako první generaci hybridů.

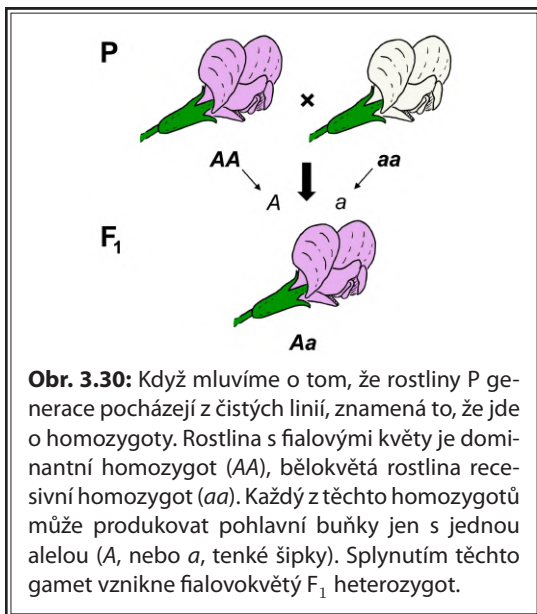
i na květy rostlin, u kterých můžeme předpokládat, že vždy nesou dvě alely podobně, jako škola zaměstnává dva školníky. Fialové květy dostaneme při kombinaci částic  $AA$  nebo  $Aa$ , bílé při kombinaci  $aa$ .

Dnes tedy již víme o alelách trochu více než jen to, že jde o nějaké částice – jsou to již zmíněné konkrétní formy genu, který v našem případě určuje třeba barvu květů. Připomínáme též, že konkrétní kombinace alel nazýváme genotyp. Genotypy se nám zde nabízejí tři možné:  $AA$ ,  $Aa$  a  $aa$ .<sup>18</sup> Jedinci, kteří nesou stejné alely, se označují **homozygoti** – pokud nesou dvě dominantní alely ( $AA$ ), mluvíme o **dominantních homozygotech**, pokud dvě recesivní ( $aa$ ), mluvíme o **recesivních homozygotech**. Naopak **heterozygoti** nesou kombinaci různých alel ( $Aa$ ). Zároveň víme, že pro vytvoření dominantního fenotypu (fialových květů) stačí jedna dominantní alela  $A$ . Fialové květy tedy najdeme jak u dominantního homozygota ( $AA$ ), tak heterozygota ( $Aa$ ).

Jak je to s genotypy fialovokvětých rostlin v jednotlivých generacích? Fialovokvětá rostlina v  $P$  generaci je dominantní homozygot, jinak by nemohla být příslušníkem čisté linie. Kdyby byla heterozygot, tak by se v ní skrytá alela objevila v některé z generací jejích potomků (**obr. 3.30**). Naopak  $F_1$  fialovokvětá rostlina musí být heterozygot, protože se v jejím potomstvu pravidelně objevují rostliny viditelně nesoucí alelu  $a$  (tj. bělokvětí recesivní homozygoti). Co ale fialovokvěté  $F_2$  rostliny? Připomínáme, že  $F_2$  potomstvo takzvané štěpí v poměru 3 : 1 (fialová : bílá),



**Obr. 3.29:** Rozložení fenotypů u  $F_2$  generace vzniklé samoopylením  $F_1$  rostlin nebo jejich vzájemným křížením.



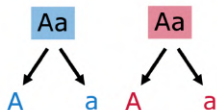
**Obr. 3.30:** Když mluvíme o tom, že rostliny  $P$  generace pocházejí z čistých linií, znamená to, že jde o homozygoty. Rostlina s fialovými květy je dominantní homozygot ( $AA$ ), bělokvětá rostlina recesivní homozygot ( $aa$ ). Každý z těchto homozygotů může produkovat pohlavní buňky jen s jednou alelou ( $A$ , nebo  $a$ , tenké šipky). Splnutím těchto gamet vznikne fialovokvětý  $F_1$  heterozygot.

<sup>18</sup>Genotyp  $Aa$  a  $aA$  je to samé, tradičně se dominantní alela zapisuje na prvním místě.

## Křížení:



## Tvorba gamet:



## Kombinační čtverec:



**Obr. 3.31:** Ukázka postupu vyplnění Punnettova čtverce na příkladu křížení dvou heterozygotů, jejichž křížení a tvořené gamety jsou uvedeny v horní části obrázku. Bližší popis v textu. Zápis kombinace  $aA$  v levém dolním rohu je zde použit pouze pro názornost. Podle konvencí se i tato kombinace zapisuje jako  $Aa$ .

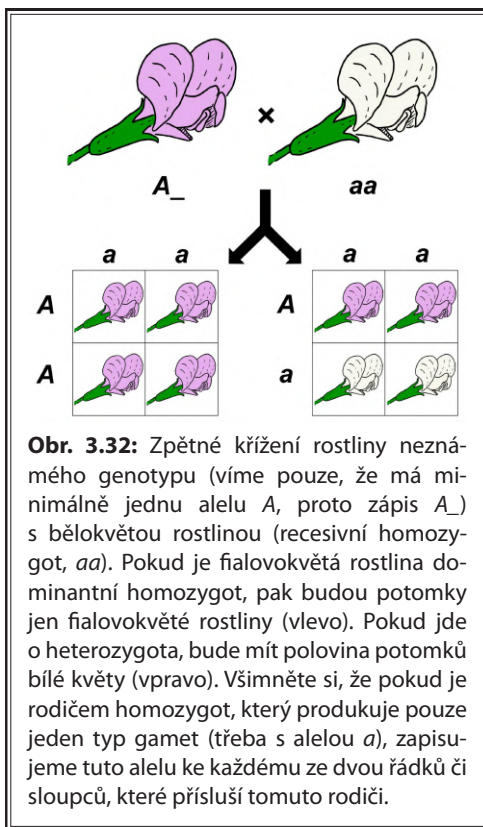
tj.  $\frac{3}{4}$   $F_2$  rostlin jsou fialovokvěté. Jednoduchý způsob, jak zjistit genotyp těchto rostlin, je nechat je dál rozmnožovat. Z takového pokusu následně vyplyne, že mezi fialovokvětými  $F_2$  rostlinami najdeme jak genotyp  $AA$ , tak genotyp  $Aa$ , a to v poměru 1 : 2. Nyní tedy již víme, že v poměru 3 : 1, který vidíme na fenotypu rostlin, je schovaný poměr genotypů:  $(1+2) : 1$ , resp. tedy 1 : 2 : 1 ( $AA : 2 Aa : aa$ ). Prvnímu poměru proto říkáme ideální **fenotypový štěpný poměr** (3 : 1), druhému **genotypový štěpný poměr** (1 : 2 : 1). Štěpný poměr 1 : 2 : 1 se následně ukázal velmi důležitý, protože Mendel díky němu dokázal odhalit poměr 1 : 1, v jakém se rozcházejí alely do pohlavních buněk (nejen) heterozygotů hrachu. A to v době, kdy byla známa existence pohlavních buněk, avšak nic o tom, jak probíhá meióza, tedy dělení zodpovědné za tvorbu těchto buněk a za rozdělení genetické informace do nich! Konkrétní odvození tohoto závěru není složité, je však nad rámec této brožurky. Zájemce o jeho bližší prozkoumání odkazujeme na elektronické přílohy, které naleznete na **!!! webových stránkách BiO !!!**. V elektronických přílohách také najdete návod, jak řešit různé typy genetických příkladů.

Pro naši potřebu stačí vědět, že polovina pohlavních buněk (gamet) vytvořených heterozygotem nese alelu  $A$ , a druhá polovina alelu  $a$ . (Tedy každá gameta nese jen jednu alelu daného genu.) Náhodným splynutím gamet mohou vzniknout 4 stejně pravděpodobné kombinace:  $A-A$ ,  $A-a$ ,  $a-A$ ,  $a-a$ . Když je zapíšeme jako geno-

typy (a sečteme dohromady heterozygoty  $Aa$  a  $aA$ ), dostaneme se k poměru 1 : 2 : 1 ( $AA : 2 Aa : aa$ ) pozorovanému v  $F_2$  generaci. To samé si můžeme vizuálně přiblížit pomocí Punnettova (kombinačního) čtverce (**obr. 3.31**). Jeho základem je prázdný čtverec rozdělený na čtvrtiny. Ke každému jeho sloupci přidělíme jeden typ gamety vytvořený rodičem. Gamety v případě heterozygota nesou buď alelu  $A$ , nebo alelu  $a$  (modře). Stejný postup zopakujeme i pro řádky, kam zapíšeme gamety vytvořené druhým rodičem, v našem případě také heterozygotem (červeně). V dalších krocích pak vyplníme řádky i sloupce alelami, které jsou právě v příslušných rádcích/sloupcích. V každé čtvrtině se pak zkombinují dvě alely. Každá čtvrtina čtverce tedy značí proces splývání gamet a vznik potomstva daného genotypu. Rozdělení čtverce nám zároveň udává poměr, v jakém potomstvo vzniká:  $\frac{1}{4} AA$ ,  $\frac{1}{2} Aa$  (tj.  $\frac{1}{4} aA + \frac{1}{4} Aa$ ) a  $\frac{1}{4} aa$ . Když tento zápis dál upravíme, dojdeme opět k našemu starému známému poměru  $AA : 2 Aa : aa$ .

Punnettův čtverec se dá využít k prozkoumání křížení libovolných genotypů. Ukažme si například **testovací** či **zpětné křížení** (*backcross*, B). Toto křížení se hodí ve chvíli, kdy chceme s jistotou určit genotyp jedince, který nedokážeme prostě „vykoukat“ z fenotypu – v případě barvy květů u hrachu jsou takovými potížisty fialovokvěté rostliny, které mohou být buď dominantními homozygoty, nebo heterozygoty. Jejich identita jde snadno odhalit právě testovacím křížením s recesivním homozygotem (bělokvětou rostlinou), **obr. 3.32**.

Ne všechny výsledky získané na hrachu se Mendelovi podařilo objevit u dalších rostlin. Některé pokusy s fazolemi (*Phaseolus*) mu vyšly stejně, jiné ne – mj. proto, že v některých pokusech křížil různé druhy a jejich potomstvo nebylo příliš životaschopné. Nevysvětlitelné výsledky dostával i z jestrábníků (*Hieracium*), u kterých, jak dnes víme, vznikají semena z neoplozených vajíček.



**Obr. 3.32:** Zpětné křížení rostliny neznámého genotypu (víme pouze, že má minimálně jednu alelu  $A$ , proto zápis  $A_$ ) s bělokvětou rostlinou (recesivní homozygot,  $aa$ ). Pokud je fialovokvětá rostlina dominantní homozygot, pak budou potomky jen fialovokvěté rostliny (vlevo). Pokud jde o heterozygota, bude mít polovina potomků bílé květy (vpravo). Všimněte si, že pokud je rodičem homozygot, který produkuje pouze jeden typ gamet (třeba s alelou  $a$ ), zapisujeme tuto alelu ke každému ze dvou řádků či sloupců, které přísluší tomuto rodiči.

Celkově bychom některé pro nás důležité poznatky vyplývající z Mendelovy práce mohli shrnout s pomocí dnešní terminologie takto<sup>19</sup>:

- pro každý znak existuje jeden gen, neměnný „faktor“, který se předává mezi generacemi
- gen má 2 různé alely: dominantní a recesivní
- potomek získává jednu alelu daného genu od každého ze svých rodičů, nese tedy 2 alely
- nezáleží na tom, která alela přišla od otce a která od matky – výsledky recipročných křížení jsou identické
- F<sub>1</sub> potomci z křížení čistých linií jsou všichni heterozygoti, mají tedy identický genotyp i fenotyp (tzv. uniformita F<sub>1</sub> generace)
- F<sub>2</sub> generace, potomci heterozygotů z F<sub>1</sub> generace, zahrnuje různé genotypy i fenotypy, a to konkrétně v ideálním genotypovém štěpném poměru 1 : 2 : 1 (AA : 2Aa : aa) a fenotypovém štěpném poměru 3 : 1

U některých z těchto bodů jste se možná sami zarazili. Představa neměnnosti genů jistě neplatí, když vezmeme v potaz občasné mutace. Pro hrách a řadu dalších eukaryotických organismů, které jsou diploidní (mají dvě sady chromozomů, viz sekce 3.1), sice opravdu platí, že nesou 2 kopie jednoho genu, a tedy 2 alely (stejně či různě), neplatí to však pro všechny organismy. V některých případech se totiž setkáváme s tím, že organismy nesou od každého genu jen jednu kopii, např. proto, že mají jen jednu sadu chromozomů (haploidní stav, z živočichů běžný třeba u samců blano-křídleho hmyzu). Počet nesených alel je možné zvýšit také zmnožením konkrétního genu<sup>20</sup> nebo počtu celých chromozomových sad – stav velmi běžný pro řadu rostlin, ale i mnoho obojživelníků nebo paprskoploutvých ryb. Podobně organismy, které se množí jinak než obvyklým pohlavním rozmnožováním – jako třeba výše jmenované jestřábníky – z Mendelových pravidel také vybočují.

Velmi naivní je i představa, že každý znak je kódován jedním genem. Geny obvykle ovlivňují více znaků (tomuto jevu říkáme **pleiotropie**) – např. gen zodpovědný za zbarvení květů hrachu ovlivňuje i zbarvení slupky semen.<sup>21</sup> A ač se v této kapitole zaměřujeme hlavně na znaky podmíněné jen jedním genem (monogenní znaky), jeden znak může být (a obvykle je) kódován více geny.<sup>22</sup>

<sup>19</sup>Nejde o tzv. Mendelovy zákony, které často najdete v učebnicích. Tyto zákony jsou mladší než Mendel a také shrnují a kombinují to hlavní z Mendelovy práce. Pro potřeby tohoto textu s nimi pracovat nebudeme.

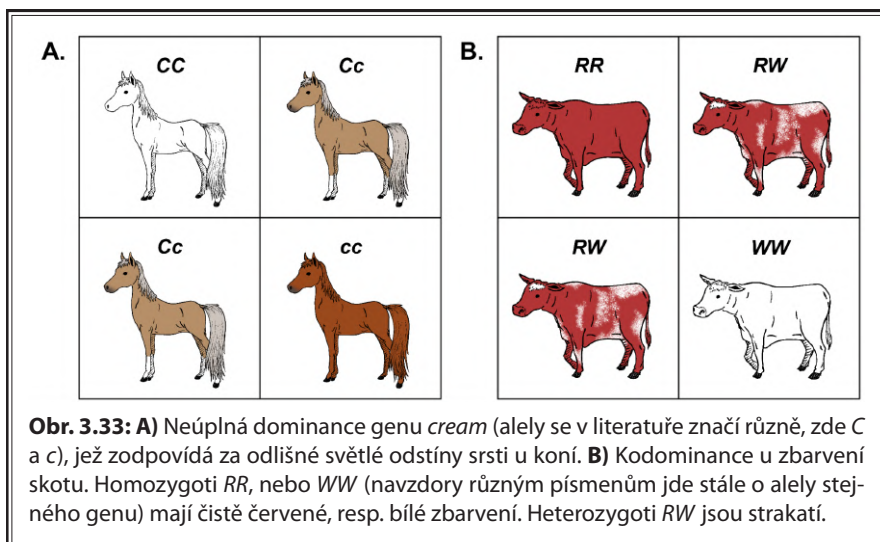
<sup>20</sup>Např. sloni mají ve svém genomu 20 kopií regulačního genu *TP53*, tedy 40 alel tohoto genu v běžné tělní buňce.

<sup>21</sup>Nikoliv zbarvení semen jako takových, tedy zbarvení děloh, které bude probráno dále v kapitole.

<sup>22</sup>V celé kapitole se zaměřujeme na **kvalitativní** dědičnost, kdy je účinek jednoho genu na fenotyp dobře patrný. Existují však geny, jejichž účinek je sám o sobě relativně zanedbatelný. Složený účinek mnoha takových genů se však může zřetelně projevit na fenotypu (např. na výšce postavy). Tuto dědičnost označujeme **kvantitativní**.

**3.D NÁZVY GENŮ A ALEL.** Mendel označoval geny (resp. znaky), které sledoval, prostými písmeny v abecedním pořadí (*A, B, C ...*). Oproti dnešním zvyklostem také zapisoval homozygoty jen jedním písmenem. Ideální štěpný poměr v jeho podání tedy vypadal  $A : 2Aa : a$ . Později se geny začaly nazývat např. podle vyvolávaného fenotypu (Často mutantního, řada genů proto nese odkazy na různé nemoci – např. gen *DMD* kóduje protein dystrofin, který normálně stabilizuje plazmatickou membránu svalových buněk. Při Duchennově muskulární dystrofii však dystrofin chybí, svalové buňky se trhají a svalstvo postupně odumírá.) a zároveň se pro jejich krátké označení začalo používat více než jedno písmeno. Konkrétní zápis (použití velkých/malých písmen, číslic, indexů...) pak záleží na kontextu a zvyklostech používaných pro daný obor a konkrétní organismus. Obecně je dobré si pamatovat, že názvy genů se píšou kurzívou, zatímco názvy jejich proteinových produktů ne. Další opravdu všeobecná pravidla neexistují. V různých učebnicích je často zvykem držet se abecedního stylu značení. Tento bývá často méně přehledný, při řešení příkladů se proto nebojte označit si geny tak, abyste se v křížení na první pohled vyznali. Nakonec, meze se názvům a zkratkám genů nekladou ani v odborné literatuře. Vedle normálních názvů, jako je třeba *COI* (cytochrom c oxidáza, podjednotka I,) nebo *white*, *vermillion*, *cinnabar* či *scarlet* (vše geny pro barvu očí octomilky: bílá, rumělková, jiná rumělková, šarlatová), pak najdeme třeba bakteriální gen *mcf* (*makes caterpillars floppy*), kódující toxin způsobující zplihlost housenek. Někdy zase názvy genů odrážejí, jak spolu tyto geny mohou reagovat (*kryptonite* a *superman* nebo gen *sevenless* a s ním související geny *bride of sevenless* a *son of sevenless*). Některé názvy také nemají žádnou spojitost s funkcí nebo fenotypem – např. *RING* (**Really Interesting New Gene**) nebo *yuri gagarin* (identifikován při 40. výročí Gagarinova vesmírného letu).

Cílem této brožury není do detailu rozebrat všechny výjimky z těchto pravidel, které by vydaly na bezpočet knih. Zaměříme se pouze na ochutnávku opravdu nápadných odchylek, které se v přírodě běžně vyskytují. Některé z nich byly známy již v Mendelově době, jiné se objevily krátce po roce 1900, kdy došlo ke znovuobjevení Mendelova díla. Následovala genetická „zlatá horečka“, kdy se řada vědců pustila do studia toho, jestli pravidla dědičnosti nastíněná Mendelem platí také u dalších organismů včetně člověka. Některé omyly této doby daly mj. vzniknout novým odvětvím genetiky. Např. populační genetiky se zrodila hádkou o štěpné poměry brachydaktylie, stavu, kdy má člověk nápadně zkrácené prsty. Brachydaktylie je podmíněna dominantní alelou. Mezi potomky dvou heterozygotů bychom tak měli nalézt brachydaktyliky a lidi s normální délkou prstů v poměru 3 : 1. A právě to sklidilo kritiku, protože tento poměr by měl přece znamenat, že  $\frac{3}{4}$  lidstva by měly být krátkoprsté! Jde však

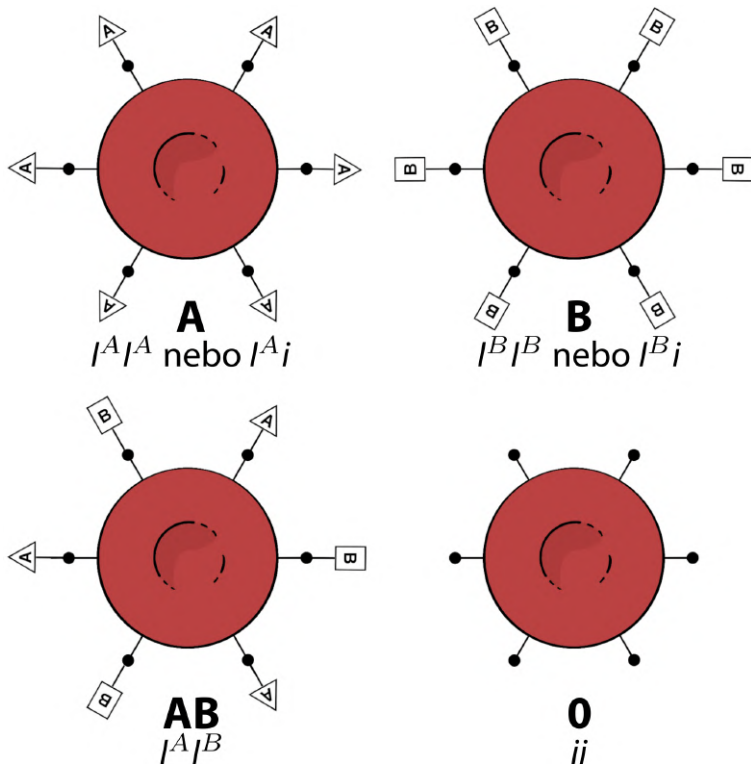


o omyl, rozhodně neplatí, že štěpný poměr by přímo udával, kolikrát častější bude jaká alela v populaci – blíže viz **brožurka 56. ročníku BiO**.

První velká výjimka z výčtu Mendelových poznatků, na kterou se zaměříme, vychází z pozorování „míchání“ rodičovských znaků. Potomci z křížení linií některých rostlin s červenými a žlutými květy mohou mít oranžové květy, u jiných vzniká růžovokvěté potomstvo křížením červenokvětých a bělokvětých rodičů. Výsledkem křížení ryzáka a koní se smetanově světlou srstí je zase potomstvo s nazlátlou srstí. V  $F_2$  generaci takových rostlin nebo koní se však objevují původní „nesmíchané“ rodičovské fenotypy i smíšený fenotyp, a to konkrétně v poměru: 1 (rodičovský fenotyp I) : 2 (smíšený fenotyp) : 1 (rodičovský fenotyp II) (**obr. 3.33A**). Jsme tedy svědky toho, že heterozygoti mají odlišný fenotyp od dominantních homozygotů i recesivních homozygotů, a to proto, že jediná dominantní alela nezvládá vytvořit stejný fenotyp jako dvě dominantní alely. Na rozdíl od stavu pozorovaného Mendelem u hrachu (tzv. **úplná dominance**) označujeme tento stav **neúplná dominance**.

Kdybychom chtěli neúplnou dominanci přiblížit na příměru se školníky, stačilo by trochu změnit podmínky. Původně jsme předpokládali, že jeden pracovitý školník zastane všechnu práci sám. Nerozlišíme tak školu se dvěma pracovitými školníky od školy s jedním pracovitým a jedním nepracujícím. V případě neúplné dominance však školník sám všechnu práci nezvládne. Škola pak sice nebude fungovat tak dobře jako škola se dvěma pracovitými školníky, ale zároveň na tom bude lépe než škola se dvěma nepracujícími školníky.<sup>23</sup>

<sup>23</sup> Příklady neúplné dominance a kodominance by mohly vyvolat dojem, že fenotyp heterozygota bude vždy pouze směsí či kombinací rodičovských fenotypů. Ne vždy tomu však tak je. Např. heterozygoti některých organismů mají méně funkční imunitní systém než kterákoliv z rodičovských linií.



**Obr. 3.34:** Schématické znázornění krevních skupin AB0 systému a jejich příslušných genotypů.

Velmi podobná neúplné dominanci se může zdát **kodominance**. I zde se heterozygot svým fenotypem liší od homozygotů, a v  $F_2$  generaci opět nalezneme fenotypový i genotypový štěpný poměr 1 : 2 : 1 (**obr. 3.33B**). Důležité však je, že různé alely jsou si rovnocenné, tj. nerozlišujeme zde dominantní a recesivní alelu a obě alely se projeví vedle sebe. K přiblížení opět můžeme použít příměr se školníky, jen tentokrát nepoužijeme pracovitě (dominantní) a nepracující (recesivní) školníky, ale trochu jiné typy: školníka, který je posedlý leštěním oken, a dalšího, který se specializuje na přitloukání nástěnek. Když se na jedné škole potkají leštič oken a nástěnkář, bude se škola pochopitelně vyznačovat naleštěnými okny i velkým množstvím nástěnek. Škola, kde budou pracovat dva školníci-nástěnkáři, bude mít jen mnoho nástěnek. Podobně zaměstnání dvou školníků-leštičů povede k fenotypu školy jen s naleštěnými okny.

V přírodě nalezneme kodominanci opět u zbarvení některých rostlin či živočichů, např. skotu – u homozygotů se zde setkáváme s jednolitým (červeným, nebo bílým)

zbarvením, zatímco heterozygoti mají strakatou srst, která je někde červená a někde bílá.

Kodominanci vykazují také některé alely různých systémů krevních skupin člověka. Začneme jednodušším a méně známým MN systémem. Zde má jeden gen dvě kodominantní alely:  $L^M$  a  $L^N$ .  $L^M$  kóduje molekulu M, která se vyskytuje na povrchu červených krvinek (erythrocytů),  $L^N$  kóduje molekulu N s výskytem tamtéž. Na povrchu erythrocytů se může vyskytovat jen molekula M (homozygot  $L^M L^M$ ), jen molekula N (homozygot  $L^N L^N$ ) nebo molekuly M i N (heterozygot  $L^M L^N$ ). Zároveň pak můžeme mluvit o krevních skupinách M, N a MN. S kodominancí se dále setkáváme u lidského krevního systému AB0, na který je nutné brát výrazně větší ohled při krevních transfúzích. I zde najdeme dvě kodominantní alely, a to  $I^A$  a  $I^B$ . Analogicky k MN systému, homozygotní kombinace  $I^A I^A$  a  $I^B I^B$  vedou k tomu, že na povrchu erythrocytů najdeme molekuly A, resp. B, a podle nich opět mluvíme také o krevních skupinách A a B. Nositelé krevní skupiny AB mají na svých erythrocytech molekuly A a B, a z hlediska genotypu jsou heterozygoty  $I^A I^B$ . Co ale krevní skupina 0? Pro ni máme třetí alelu,  $i$ . Ta je recesivní vůči  $I^A$  i  $I^B$ . Nositelé krevní skupiny 0 jsou tedy recesivními homozygoty  $ii$ . Na povrchu erythrocytů nemají ani molekulu A, ani molekulu B (**obr. 3.34**).

AB0 systém tedy porušuje nejen Mendelův předpoklad ideálního fenotypového štěpného poměru v  $F_2$  generaci a předpoklad, že alely jsou jen dominantní, nebo recesivní, ale také myšlenku, že gen má pouze dvě alely! Nenechte se zmást, jedinec v takovém případě stále nese pouze dvě alely. Celkový počet existujících forem genu je však vyšší.<sup>24</sup> A co tedy znamená recesivita alely  $i$  pro výsledný fenotyp? Recesivní homozygot  $ii$  nemá na povrchu erythrocytů ani molekulu A, ani molekulu B. Tato absence molekul se pak projeví jako krevní skupina 0. Alela  $i$  se však může v jedinci potkat také s alelou  $I^A$ , nebo  $I^B$ . Výsledek bude podobný, jako když se ve škole potká školník-nástěnkář s nepracujícím školníkem (škola bude mít jen mnoho nástěnek). Heterozygot  $I^A i$  bude mít krevní skupinu A, heterozygot  $I^B i$  krevní skupinu B. Z hlediska rozchodu alel do gamet a jejich náhodného splývání se s větším počtem různých alel nic nemění, je zde pouze více možných genotypů a fenotypů – pro znázornění toho, jaké krevní skupiny mohou mít děti rodičů, je tedy možné použít stejný postup popsaný výše pro hrách.

Stav, kdy existuje více než pouhý pár alel jednoho genu, je v přírodě spíše pravidlem než výjimkou. Například u jednoho z genů zodpovědných za zbarvení králíků nalezneme čtyři alely:  $c^+$ ,  $c$ ,  $c^h$  a  $c^{ch}$ . Homozygot  $c^+ c^+$  nebo heterozygot s jednou  $c^+$  alelou vykazuje „základní“ či „přirozené“ tmavé zbarvení, které označujeme jako

<sup>24</sup> Celkový počet alel AB0 systému je navíc výrazně vyšší, než jsme si ukázali v hlavním textu. Alel příslušného genu jsou minimálně desítky. Odlišují se na úrovni sekvence DNA a sekvence proteinu, neliší se však výsledným fenotypem (vytvoření molekuly A, B nebo ani jedné z nich). Většina těchto alel je navíc extrémně vzácná a v populaci se tak běžně vyskytuje jen několik málo běžných alel. U bělochů můžeme zmínit, že molekula A je často kódována alelami  $A^1$  nebo  $A^2$ . (Obě z nich tedy odpovídají alele („alele“) označované v hlavním textu jako  $I^A$ .)

**wild-type** (často pod zkratkou **wt**, česky občas jako divoký typ).<sup>25</sup> Ruští (himalájští) králíci, které jsme potkali v úvodu kapitoly, pak mají genotyp  $c^h c^h$  nebo  $c^h c$ . Další kombinace pak podmiňují několik dalších zbarvení. Alel jednoho genu navíc nemusí být jen jednotky, ale také desítky nebo stovky – mnoho alel mají například různé geny spojené s imunitním systémem. Praktické využití ve forenzních vědách nebo např. ve studiu příbuzenských vztahů či populací pak nalézají právě ty oblasti genetické informace, které mají velký počet alel a které mohou sloužit jako unikátní genetický otisk prstů konkrétního jedince. Ač jsme si alely výše definovali jako různé formy genu, nemusí tomu tak být vždy. V DNA mnoha organismů včetně člověka najdeme tandemové repetice, sekvence, kde se mnohokrát za sebou opakují různé krátké motivy, např. ATT, tedy: ATTATTATT... a které obvykle vykazují mendelistickou dědičnost podobně jako geny probírané v této kapitole. Tyto sekvence se občas chybou při replikaci prodlouží, nebo naopak zkrátí o jedno či více opakování. Sekvence různé délky pak označujeme jako různé alely.

U některých znaků se také můžeme setkat se štěpným poměrem potomstva, který zřetelně vybočuje od běžných ideálních štěpných poměrů 3 : 1 nebo 1 : 2 : 1. Například když křížíme dvě kočky plemene Manx (manská kočka), které nemají ocas, výsledné potomstvo zahrnuje bezocasé kočky a ocasaté kočky, a to v poměru 2 : 1. Vypadá to tedy, jako by z poměru někam zmizela  $\frac{1}{4}$  potomstva. Ona opravdu zmizí, konkrétně zemře ještě před porodem a dojde ke vstřebání embryí tělem matky. **Letální** (smrtný) je pouze genotyp dominantního homozygota ( $MM$ ), zatímco heterozygot má pouze ovlivněný vývoj páteře, v důsledku čehož mu chybí ocas (**obr. 3.35**). Letální alely mohou případně zabít i čerstvě po narození (tzv. letální syndrom bílých hřibát / syndrom smrtící bílé) nebo i později v životě, např. Huntingtonova chorea u člověka, vzácné neléčitelné neurodegenerativní onemocnění, se projevuje až po několika desítkách let života.

Matoucí štěpné poměry můžeme nalézt i v dalších případech. Řekněme, že křížíme homozygotní plže, z nichž jeden má pravotočivou ulitu a druhý levotočivou, a že jde o druh, kdy tento stav mechanicky nebrání úspěšnému páření. Plž s pravotočivou



<sup>25</sup>Jako **wild-type** neoznačujeme jen zbarvení králíků, ale často i libovolný jiný „normální“ fenotyp (přítomnost funkčních očí, tvar listů...) dalších organismů, který se liší od mutantních fenotypů.

ulitou bude v tomto křížení hrát roli matky.  $F_1$  potomstvo tohoto křížení bude pravotočivé.  $F_2$  potomstvo bude také pouze pravotočivé. Až v  $F_3$  generaci se nám najednou objeví starý známý poměr 3 : 1 ve prospěch pravotočivých plžů. Co by mohlo způsobit takové zpoždění o generaci? Ukazuje se, že na vině je mateřský plž. Genotyp matky se v tomto konkrétním případě neprojeví na jejím těle, ale až na fenotypu jejího potomstva. Takový **maternální efekt** byl u plžů popsán poprvé u uchatky toulavé (*Radix peregra*), později byl prokázán také u dalších plžů. Různé druhy se však liší v konkrétním vztahu mezi alelami ovlivňující vinutí ulity. Maternální efekt je znám i u dalších živočichů a také některých rostlin, kde může určovat např. zbarvení povrchu semen nebo (dočasně) zbarvení očí a dalších částí těla u zavíječe moučného (*Ephestia kuehniella*). Podstatou maternálního efektu je ovlivnění množství či přítomnosti určitých látek v samičích gametách. To také znamená, že v tomto případě neplatí, že reciproká křížení (nezáleží na tom, jaký jedinec je matka a jaký otec) dávají stejný výsledek.<sup>26</sup>

Odchylky od očekávaných fenotypových štěpných poměrů může způsobit také neúplná penetrance. Při ní dochází k tomu, že určitý genotyp není dostatečně „průrazný“ na to, aby se u daného jedince projevil vždy příslušný fenotyp. Důvody mohou být různé, poměrně složité (tj. kombinace vlivu prostředí, řady dalších genů, epigenetiky...) a nemusí být ani známé, je však možné vypořadovat, že se fenotyp (třeba barva květů) projeví např. v 90 % případů. Tedy u 10 % nositelů daného genotypu se *neprojeví* očekávaný fenotyp.<sup>27</sup> Kvůli penetranci můžeme být mj. svědky různých fenotypů v  $F_1$  generaci, a to navzdory tomu, že všichni jedinci zde jsou heterozygoti.

Na chvíli zastavíme náš rozbor odchylek od pravidel vyslovených Mendelem. Podíváme se na to, co vlastně stojí za tím, že nějaká alela může být dominantní, recesivní nebo třeba kodominantní. Výše jsme již zmínili, že kodominance může souviset s tím, že každá alela je zodpovědná za produkci trochu jiné molekuly, jako tomu je v případě krevních skupin. Co ale dominance a recesivita? Jednou možností je, že by jedna alela mohla fungovat a druhá ne, podobně jako tomu bylo u příměru s (ne)pracujícími školníky. Alela může být nefunkční, protože nedokáže vytvořit žádný produkt (ať už RNA nebo bílkovinu), a to kvůli problémům s transkripcí, translací nebo dalšími menšími úpravami. Nebo produkt vznikne, ale sám je nefunkční, případně ho vzniká méně, jeho aktivita je nižší, nebo je nestabilní a záhy dojde k jeho odbourání. Pokud měl být produktem takové alely protein zodpovědný třeba za tvorbu červeného barviva v květu rostlin, pak můžeme očekávat, že homozygot, který nese dvě takové nefunkční alely, bude mít bílé (tj. vlastně bezbarvé) květy. Funkční alela bude

<sup>26</sup>Pro jistotu zdůrazňujeme, že maternální efekt je dán jadernými geny a řídí se běžnými mendelisticými pravidly, pouze dochází k projevu fenotypu až v další generaci. Nepleťte si maternální efekt s jevy, které budou popsány dále v kapitole v kontextu přenosu některých genů pouze po mateřské linii.

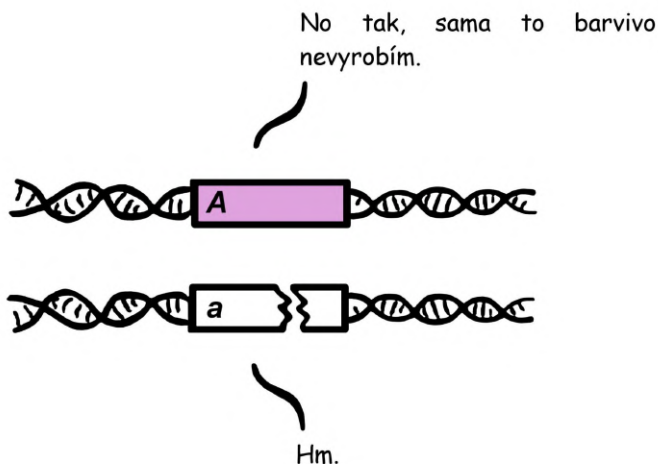
<sup>27</sup>Penetrance se týká pouze toho, zda se znak projeví vždy (úplná penetrance), nebo jen někdy (neúplná penetrance). Vedle penetrance existuje i **variabilní expresivita** popisující rozdíly v intenzitě projevu fenotypu – např. zvře konkrétního genotypu bude mít vždy skvrnitou srst, množství a velikost skvrn se však může lišit.

**3.E PROTOONKOGENY A TUMOR-SUPRESORY.** Protein Ras je malý signální protein, který mj. podporuje dělení buněk. Za normálních okolností je jeho aktivita pečlivě regulována. Mutace v genu kódujícím tento protein však může způsobit, že Ras není možné pomocí běžné regulace vypnout. Stále aktivní Ras pak tlačí buňku k neustálému dělení. Geny, jako je ten kódující Ras, označujeme jako **protoonkogeny**. Mutací protoonkogenu pak vzniká **onkogen**, který produkuje více produktu, případně je jeho produkt aktivnější a podporuje rozvoj nádorového bujení. Mutantní alely se zde proto obvykle chovají jako dominantní. Vzniku nádorů naopak brání **tumor-supresorové geny**, které často pozastavují buněčný cyklus a případně navozují programovanou buněčnou smrt ve chvíli, kdy narazí na (neřešitelný) problém, třeba příliš poškozenou DNA. Mutantní alely tumor-supresorů mají obvykle sníženou funkčnost, a bývají tedy recesivní. Pro rozvoj nádorového bujení je tak často potřeba, aby tato záchranná brzda chyběla úplně, tedy aby obě alely byly mutantní. V některých případech však nastávají problémy již při nositelství jedné recesivní alely.

poté dominantní nad nefunkční – může stačit i jedna, aby byl květ červený (úplná dominance). V případě neúplné dominance pak jedna alela sama nezvládne vyprodukovat dostatek barviva. Květ proto bude jen růžový nebo světle červený. Rozhodně však nelze říci, že by recesivní alela byla vždy nefunkční. Naopak může být tou normální alelou, zatímco dominantní alela tvoří produkt, který je až příliš aktivní (**rámeček 3.E**) nebo „agresivní“ a brání produktu recesivní alely plnit běžnou funkci, například tak, že ho začne vychytávat.

Dominance, recesivita a kodominance jsou navíc relativní. Když se budeme na fenotyp podmíněný daným genem dívat na úrovni celého jedince, můžeme vidět např. úplnou dominanci – květy jsou buď červené, nebo bílé. Když se však podíváme na úroveň jednotlivých buněk, můžeme být svědky kodominance – v buňkách květu se vedle sebe vyskytují dva různé proteiny, jeden funkční, druhý ne. Navíc, jak již víme, geny mají často pleiotropní účinky. Určitá mutantní forma hemoglobinu jednak způsobuje onemocnění zvané srpkovitá anémie, při kterém jsou erythrocyty protažené do tenkých srpků, a jednak poskytuje nositeli odolnost k malárii. V případě sledování srpkovité anémie se setkáme s úplnou dominancí, kdy k normálnímu fenotypu vedou dvě normální alely pro hemoglobin nebo jedna normální a jedna mutantní. Srpkovitou anémii způsobí dvě mutantní alely. U odolnosti k malárii se setkáme s jinou úplnou dominancí: dvě mutantní alely nebo jedna mutantní a jedna normální alela poskytují odolnost, zatímco nositelé dvou normálních alel jsou k malárii náchylní. Buňky heterozygotů opět obsahují mutantní i normální hemoglobin (kodominance). Navíc i heterozygoty buňky mohou za určitých okolností také začít mírně „srpkovat“ (neúplná dominance).

Projev alel mohou dále ovlivňovat vnější podmínky, jak jsme viděli např. u králíků, jejichž zbarvení závisí na okolní teplotě. Na vině je enzym tyrosináza zodpovědná za tvorbu barviva melaninu. Její forma kódovaná  $c^h$  alelou ruských králíků je nejaktivnější v rozmezí 15–25 °C. Při vyšších teplotách její aktivita prudce klesá. Za normálních podmínek tak nalezneme tmavé zbarvení dané melaninem pouze na okrajových částech těla (uši, končetiny atd.), které jsou chladnější a tyrosináza zde může fungovat.



### *Mezigenové interakce a genová vazba*

Dosud jsme se věnovali sledování vzájemných interakcí alel jednoho genu. Organismy však mají pochopitelně více než jeden gen, a je tedy na místě se ptát, jestli a případně jak se geny vzájemně ovlivňují při tvorbě fenotypu nebo třeba při rozchodu do gamet. Touto otázkou se zabýval i Mendel u různých kombinací znaků, např. barvy děloh semen (žlutá vs. zelená) a jejich tvaru (kulatý vs. svráštělý).<sup>28</sup> Pokud se tvar semen a barva semen hrachu studují jako samostatné znaky, můžeme u nich v  $F_2$  generaci vypočítat opět ideální fenotypový štěpný poměr 3 : 1 a genotypový štěpný poměr 1 : 2 : 1. Tyto poměry můžeme stále nalézt i v křížení, kde sledujeme oba znaky naráz, byť nemusí být na první pohled patrné (**obr. 3.36**). Všimněte si například, že poměr kulatých ku svráštělým semenům (bez ohledu na barvu) je 12 : 4, což je stále poměr 3 : 1. Důvodem zachování poměru je fakt, že při vzniku gamet se alely jednotlivých genů rozcházejí nezávisle na sobě. Tedy to, kam jde alela kódující kulatá semena, nijak neovlivní, jestli ve stejné pohlavní buňce skončí alela pro zelenou, nebo žlutou barvu semen.

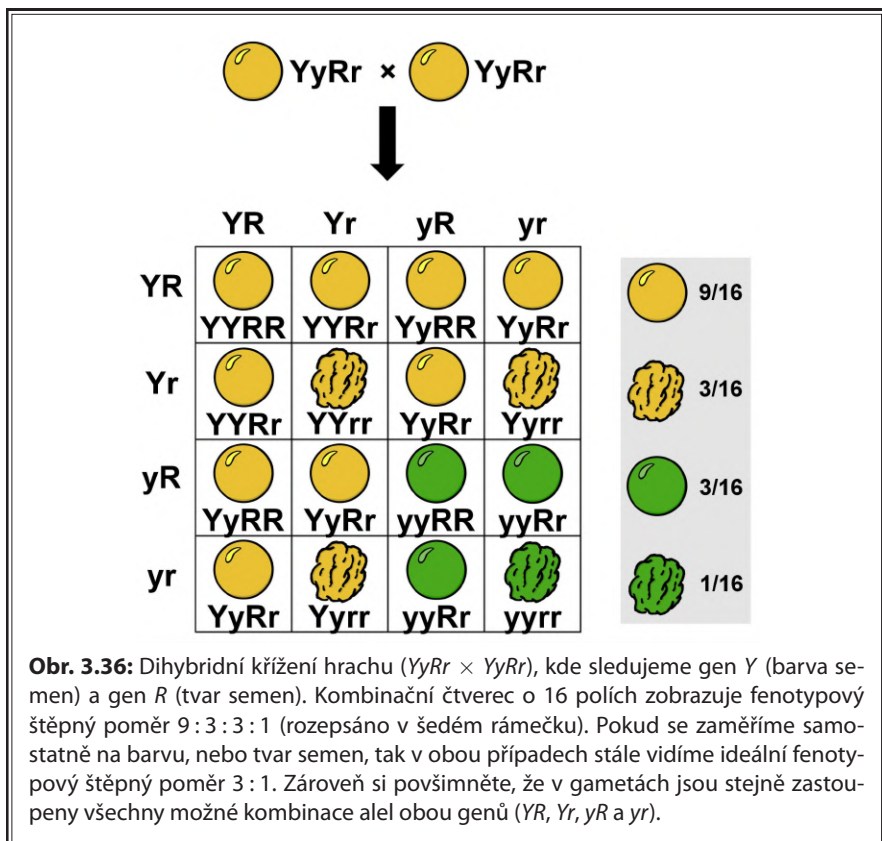
K Mendelovým pravidlům pro jeden gen, která jsme nastínili výše, můžeme tedy přidat ještě další dvě:

- alely jednoho genu se rozcházejí (segregují) do gamet nezávisle na alelách ostatních genů – vznikají gamety se všemi možnými kombinacemi alel, a to v jednotném poměru
- fenotypový projev každé dvojice alel jednoho genu je nezávislý na ostatních genech

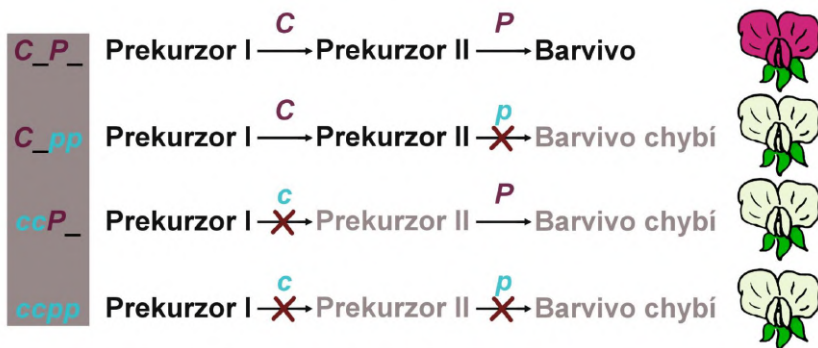
Podobně jako předtím se teď podíváme, jak tato pravidla obtočí ve světle dalších objevů. Nabízí se myšlenka, že gen, jehož alela způsobí, že organismus zemře ještě před narozením (tj. některé letální alely diskutované výše), automaticky zamaskuje fenotyp, který by mohla vytvořit řada dalších genů. Podobná situace nastává i v méně drastických případech. Teoreticky si tento stav můžeme opět přiblížit na školnicích, jen k nim musíme přidat dvě uklízečky. Ty mohou být pracovitě, nebo naopak nepracující. A podobně jako u školníků, kombinace dvou pracovitých uklízeček (a řekněme, že i jedné pracovitě a jedné nepracující) povede k tomu, že ve škole bude utřený prach, vnesené koše a podobně. Dvě nepracující uklízečky nic takového dělat nebudou. Práce uklízeček je zároveň závislá na školnicích – problém nastane při zaměstnání dvou nepracujících školníků. Pokud všude stříká voda z neopraveného potrubí a ze stěn opadává omítka, pak s tím ani sebelepší uklízečka nic neudělá. To znamená, že na fenotypu školy nemůžeme z vnějšího pohledu poznat, jaké uklízečky jsou konkrétně zaměstnané, pokud ve škole není ani jeden funkční školník. Tento stav, kdy projev alely jednoho genu maskuje nebo nějak upravuje projev jiného genu, označujeme *epistáze*.

<sup>28</sup>Křížení, kde sledujeme pouze jeden gen, nazýváme **monohybridní**. Další křížení dle počtu sledovaných genů označujeme jako **dihybridní** (dva), **trihybridní** (tři) atd.

S epistází se můžeme setkat opět u různých genů ovlivňujících zbarvení květů nebo srsti, ale třeba také u krevních skupin ABO systému. Výše jsme popisovali, že na povrchu erythrocytů může být molekula A nebo molekula B. Alely  $I^A$  a  $I^B$  kódují proteiny, které následně upravují již existující molekulu právě na molekulu A, resp. B. Těto již existující molekule budeme říkat H. Krevní skupina 0 má na povrchu erythrocytů právě tyto neupravené H molekuly. Tvorbu molekuly H má pod taktovkou jiný gen, gen  $H$ . Vzácní recesivní homozygoti  $hh$  v tomto genu postrádají molekulu H (tzv. fenotyp Bombay, poprvé popsáný právě v indickém městě Bombaj). Z pohledu běžně prováděných testů krevních skupin s pomocí protilátek proti molekule A a B se bude člověk s tímto fenotypem jevit jako nositel krevní skupiny 0. (Absence molekuly H způsobí, že není co upravovat na molekulu A nebo B.) Oproti běžným nositelům krevní skupiny 0 takový člověk postrádá i molekulu H. Problém je to zejména z hlediska imunitního systému, který u člověka s fenotypem Bombay bude bouřlivě reagovat na transfuzi běžné krevní skupiny 0, konkrétně právě na molekulu H, pro něj do té doby neznámou. Z hlediska fenotypu tedy absence molekuly H maskuje genotyp ABO



**Obr. 3.36:** Dihybridní křížení hrachu ( $YyRr \times YyRr$ ), kde sledujeme gen  $Y$  (barva semen) a gen  $R$  (tvar semen). Kombinační čtverec o 16 polích zobrazuje fenotypový štěpný poměr 9 : 3 : 3 : 1 (rozepsáno v šedém rámečku). Pokud se zaměříme samostatně na barvu, nebo tvar semen, tak v obou případech stále vidíme ideální fenotypový štěpný poměr 3 : 1. Zároveň si povšimněte, že v gametách jsou stejně zastoupeny všechny možné kombinace alel obou genů ( $YR$ ,  $Yr$ ,  $yR$  a  $yr$ ).



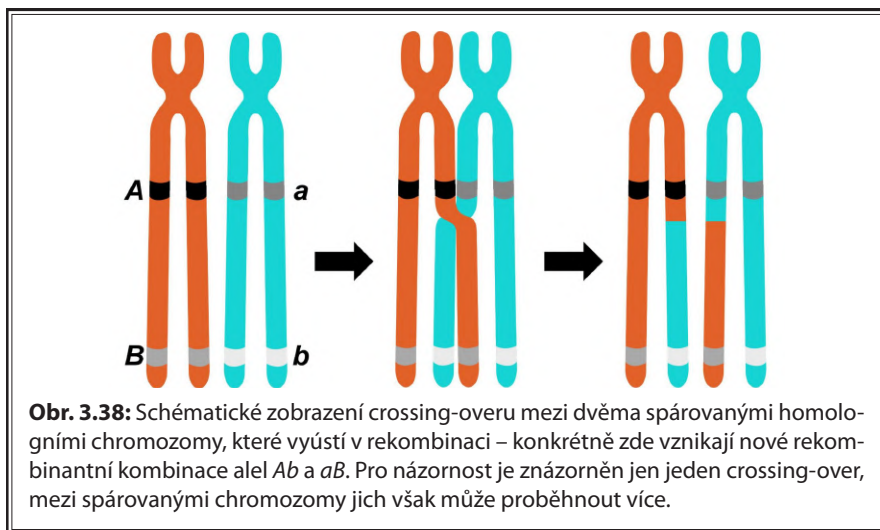
**Obr. 3.37:** Komplementarita genů hrachoru. Pro vytvoření fialovokvětého fenotypu je nutná přítomnost alespoň jedné dominantní alely jak v genu *C*, tak v genu *P*, jejichž produkty zajišťují postupnou tvorbu barviva z prekursorů. Genotypy spjaté s příslušnou barvou květu jsou uvedeny v šedém rámečku vlevo. Alely kódující funkční produkt fialově, nefunkční modře.

systému. A protože na vině je zde recesivní alela *h*, mluvíme o **recesivní epistázi**. Analogicky existuje i **dominantní epistáze**, známá například u zbarvení některých tykví, kde přítomnost dominantní alely inhibuje protein, který by tvořil zelené barvivo, ze kterého by další gen mohl tvořit žluté barvivo. Všechny tykve s alespoň jednou dominantní alelou v prvním jmenovaném genu skončí bílé.

Kromě epistáze existuje i řada dalších mezigenových interakcí, část z nich však může být chápána také jako podtyp epistáze. Jejich výčet přesahuje rámec tohoto textu, pro ilustraci tak zmíníme alespoň **komplementaritu** (též komplementace, obousměrná/dvojnásobná recesivní epistáze) u barvy květů hrachoru vonného (*Lathyrus odoratus*). Pro tvorbu fialového barviva je potřeba, aby gen *C* i gen *P* byly zastoupeny alespoň jednou dominantní alelou, jejíž produkt se podílí na tvorbě barviva (**obr. 3.37**).

Epistáze a další interakce, kdy geny upravují či zakrývají projev jiných genů, tedy ukazují, že fenotypový projev jednoho genu může být závislý na jiném genu. Co ale nezávislá segregace alel do gamet? Platí toto pravidlo obecně?

Ukázalo se, že ne. Velcí propagátoři genetiky, jakými byli např. Bateson a Punnett, jen několik málo let po znovuoobjevení Mendelova díla narazili na zádrhel s hrachory, které křížili. Všimli si toho, že poměr rozdělení fenotypů (nachová vs. bílá barva květů, protáhlý vs. kulatý tvar pylových zrn) se nechová tak nezávisle, jako tomu bylo třeba v případě barvy a tvaru semen u hrachu. Konkrétně když měla jedna rostlina v *P* generaci nachové květy a protáhlá pylová zrna, a druhá bílé květy a kulatá zrna, tak v *F*<sub>2</sub> generaci výrazně převládaly právě tyto rodičovské fenotypy. Zdálo se tedy, že místo toho, aby se alely volně kombinovaly, došlo k tomu, že spolu pevně drží. Ne však tak pevně, aby toto spojení různých genů, **genová vazba**, nemohlo být pře-



rušeno. Krátce poté se velmi podobná vazba ukázala také u octomilky druhu *Drosophila melanogaster*. Tato drobná muška představovala tehdy jeden z nejdůležitějších modelových organismů, a tuto výsadu si drží dodnes (**ráměček 3.F**). Pracovat na octomilkách tehdy začal Thomas Hunt Morgan se svými spolupracovníky. V této době se zároveň poměrně intenzivně studovaly chromozomy a jejich souvislost s dědičností. Sám Morgan byl poměrně dlouho skeptický k některým předpokladům mendelistické genetiky a také k chromozomové teorii dědičnosti. Pokusy s octomilkami v jeho vlastní laboratoři však záhy ukázaly, že dědičnost určitých znaků je u octomilek úzce spjata s tím, jak se z rodičů na potomstvo předávají pohlavní chromozomy. Geny v Morganových očích tak nabyly hmotnější podstatu – ležely na chromozomech, a to každý gen na nějakém konkrétním místě, kterému říkáme **lokus**.<sup>29</sup> S tímto objevem se začalo rýsovat i vysvětlení podstaty genové vazby coby vztahu mezi geny, jen leží na jednom chromozomu relativně blízko sebe.

Genová vazba úzce souvisí s **meiózou**, buněčným dělením dávajícím vznik gametám.<sup>30</sup> Při meióze dochází k redukci počtu chromozomových sad na polovinu. Proto také v haploidních gametách produkovaných diploidními jedinci (třeba s genotypem  $Aa$ ) najdeme vždy jen jednu alelu ( $A$ , nebo  $a$ ). V raných fázích 1. meiotického dělení navíc dochází k tomu, že se propojí homologní chromozomy (tj. třeba chromozom 11 původně pocházející od matky daného jedince s chromozomem 11 pocházejícím od otce, chromozom 12 s druhým chromozomem 12 atd.) a, velmi zjednodušeně řečeno, si vzájemně prohodí některé své části. Takové zamíchání a prohození genetické

<sup>29</sup>Morgan zároveň předpokládal, že lokusy jsou na chromozomu uspořádány za sebou jako korálky na niti. Dnes však víme, že to není pravda. Geny se na chromozomech mohou překrývat nebo do sebe být vloženy.

<sup>30</sup>Pokud meiózu neznáte, shrnutí tohoto procesu najdete např. v **brožuře 47. ročníku BiO**, str. 10–11.

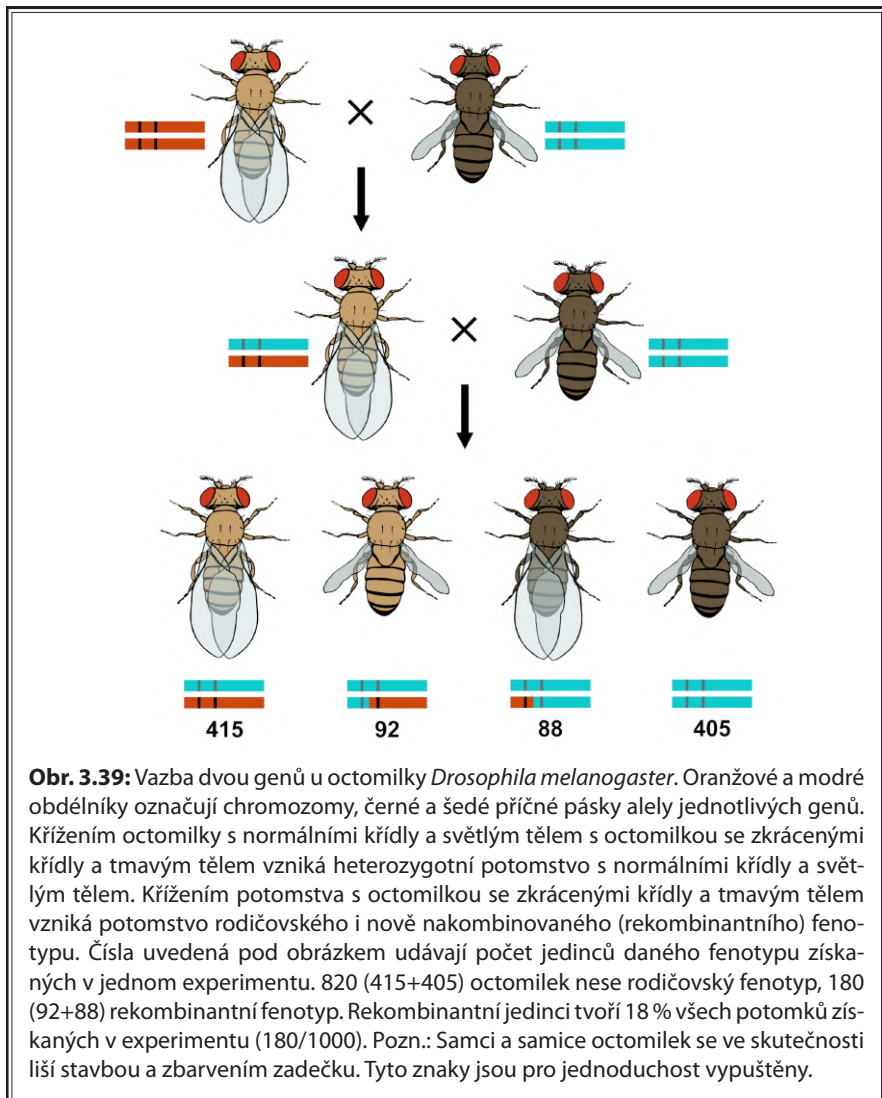
**3.F MODELOVÉ ORGANISMY.** Chtěli byste experimentálně křížit několik generací slonů. K tomu budete potřebovat mnoho slonů, ohromný prostor na jejich ustájení, řadu povolení, bezpočet financí a hodně času; slonice jsou březí téměř dva roky a rodí obvykle pouze jedno mládě. Slon je tedy vše, jen ne ideální modelový organismus – organismus, který nám umožní nalézt odpověď na výzkumné otázky a má příhodné vlastnosti pro efektivní provádění pokusů. Typicky mají modelové organismy krátký generační cyklus a zároveň produkují hodně potomků. Obě tyto vlastnosti přispívají k rychlému provedení pokusu a zároveň i jeho statistickému vyhodnocení. Dále se hodí, když je organismus spíše malý, aby se dal ve velkém pěstovat/chovat. Pokud je po pokusu nutné jej zlikvidovat, není menší velikost na škodu. Ideální také je, když jde o organismy snadno dostupné a levné na údržbu. Skvělá je i snadná manipulace, a to jak ve smyslu fyzického zacházení, tak např. provádění genetických modifikací. Výhodou dlouhodobě a masově používaných modelových organismů je navíc to, že je toho o nich známo poměrně hodně. Můžete si tedy na míru vytvářet třeba genetické sondy cílené na určité geny nebo objednat linie, kterým nějaký gen chybí. Kromě široce používaných modelových organismů, jako je třeba bakterie *Escherichia coli*, háďátka *Caenorhabditis elegans*, octomilka, myš nebo třeba huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*), existují i méně obvyklé modely, např. ježovky, hlenky či třeba holubi (sekce 1.1) – výběr vhodného modelu vždy záleží na tom, co chceme studovat. Modelové organismy však mají i zásadní nevýhodu. Zatímco o nich toho víme mnoho, o řadě dalších organismů nevíme téměř nic. Zjištění z modelových organismů, třeba myši, často není možné zobecnit ani na všechny hlodavce, natož třeba na ptakopyska nebo bandikuta. V poslední době se tak upíná více pozornosti k hledání nových modelových organismů a také ke srovnávacímu přístupu s použitím mnoha modelových a „nemodelových“ organismů.

informace mezi původně mateřskými a otcovskými chromozomy nazýváme homologní **rekombinace**; chromozomy, které nyní sestávají z DNA pocházející z různých homologních chromozomů, označujeme jako rekombinantní. Konkrétní proces zodpovědný za rekombinaci označujeme jako **crossing-over (obr. 3.38)**.

A jak tedy souvisí rekombinace s genovou vazbou? Geny na jednom chromosomu leží v různé vzdálenosti od sebe. Dá se předpokládat, že čím bliž k sobě lokusy genů budou, tím menší je pravděpodobnost, že k rekombinaci dojde mezi těmito dvěma body. Sami si to můžete vyzkoušet: Pokud si vezmete natažený provázek, vyznačíte na něm dva body a poslepu se jej pak pokusíte rozstříhnout, máte větší šanci, že se trefíte mezi body, které budou daleko od sebe. Síla genové vazby nám udává právě tuto vzdálenost – čím blíže jsou geny k sobě, tím silnější je vazba, a tím větší zastoupení rodičovských fenotypů uvidíme v potomstvu. Zbylí potomci s novou kombinací znaků jsou pak ti, u kterých došlo k rekombinaci. To také znamená, že z poměru re-

kombinantních potomků ke všem potomkům můžeme odhadnout, jak časté jsou rekombinace mezi lokusy sledovaných dvou genů (**obr. 3.39**).

Četnost rekombinací pak vyjadřujeme v procentech, např. na **obr. 3.39** je četnost 18 %. Z četnosti zároveň můžeme odhadnout, jak daleko od sebe dané geny leží. Nelze o odhad fyzické vzdálenosti, tj. nelze z ní příliš rozumně odvodit vzdálenost třeba v metrech. Pokud však studujeme více genů než dva, může nám takové **vazbové mapování** odhalit, jaká je vzájemná pozice sledovaných genů (nejblíže genu A leží



**Obr. 3.39:** Vazba dvou genů u octomilky *Drosophila melanogaster*. Oranžové a modré obdélníky označují chromozomy, černé a šedé příčné pásy alely jednotlivých genů. Křížením octomilky s normálními křídly a světlým tělem s octomilkou se zkrácenými křídly a tmavým tělem vzniká heterozygotní potomstvo s normálními křídly a světlým tělem. Křížením potomstva s octomilkou se zkrácenými křídly a tmavým tělem vzniká potomstvo rodičovského i nově nakombinovaného (rekombinantního) fenotypu. Čísla uvedená pod obrázkem udávají počet jedinců daného fenotypu získaných v jednom experimentu. 820 (415+405) octomilek nese rodičovský fenotyp, 180 (92+88) rekombinantní fenotyp. Rekombinantní jedinci tvoří 18 % všech potomků získaných v experimentu (180/1000). Pozn.: Samci a samice octomilek se ve skutečnosti liší stavbou a zbarvením zadečku. Tyto znaky jsou pro jednoduchost vypuštěny.

gen D, A leží ze studovaných genů nejdále od genu B, na půl cesty mezi geny B a D leží gen C...). Tuto vzdálenost vyjadřujeme v centiMorganech (cM), přičemž zejména pro nižší hodnoty četnosti rekombinace (velkou silu vazby) platí, že 1 cM zhruba odpovídá 1 % četnosti rekombinace. Stručně řečeno, z množství rekombinantních potomků můžeme zjistit nejen četnost rekombinace, ale zároveň i relativní vzdálenost mezi studovanými geny. Problém však je, že při vyšších vzdálenostech může dojít k více než jednomu crossing-overu v této oblasti. Navíc na chromozomech najdeme místa, která rekombinují jen málo, a pak i místa, tzv. rekombinační hotspots, která rekombinují často a ráda. Míra rekombinace se liší i mezi různými chromozomy, pohlavími a také různými druhy. To může následně způsobit i problémy jinde než při studiu vazby. Například fylogenetikům (blíže sekce 3.5) studujícím ptáky ztěžuje práci nerekombinující větší úsek DNA, který se v evoluci této skupiny objevil před desítkami milionů let. Detailnější rozbor genové vazby a příklady s ní spjaté opět naleznete v elektronických přílohách.

Z pohledu klasické genetiky je tedy důležité, jestli námi sledované geny jsou, nebo nejsou ve vazbě – druhý jmenovaný případ nastává, když geny leží daleko od sebe na jednom chromozomu, nebo na různých chromozomech.<sup>31</sup> Při absenci genové vazby se alely mohou volně kombinovat. Dále můžeme obrátit pozornost k tomu, jestli se námi sledované geny chovají podle nastíněných mendelistických pravidel. Pokud ne, můžeme se následně ptát, jestli základní pravidla neplatí vůbec (tj. zastoupení genotypů a fenotypů v  $F_1$  a  $F_2$  generaci vůbec neodpovídá předpokladům), nebo jestli jsou pouze dále upravena (heterozygoti se specifickým fenotypem, splývání různých genotypů v jeden fenotyp při epistázi, nepřítomnost některých genotypů kvůli letálním alelám, maskování fenotypů neúplnou penetrancí, posun o generaci kvůli maternálním efektům...). Vymezení pravidel a pokusy o jejich zhoření v průběhu této kapitoly tedy nemají za cíl ukázat, že Mendel vlastně neměl v ničem pravdu, ale demonstrovat, že navzdory výjimkám se tato pravidla dají stále poměrně dobře aplikovat a že dokážou, s několika úpravami, popsat i poměrně složité vypadající dědičnost u řady různých organismů.<sup>32</sup> Tam, kde situaci plně popsat nedokážou, se pravděpodobně děje něco hodně zajímavého.

Nejnápadnějšími případy, kdy některá z výše nastíněných pravidel neplatí, jsou geny, které neleží na **autozomech**, tedy těch „běžných“ chromozomech, které nejsou pohlavními chromozomy.<sup>33</sup> V následující podkapitole se tak zaměříme na jinou než autozomální dědičnost, jaké jsme se ve velkém věnovali doposud.

---

<sup>31</sup>Při 50% četnosti nelze rozhodnout, jestli geny leží na stejném chromozomu, nebo ne.

<sup>32</sup>Některá z výše diskutovaných pravidel (jeden gen ovlivňuje jeden znak, každý gen má 2 alely, jednu dominantní a jednu recesivní...) však pochopitelně neplatí nebo platí jen velmi výjimečně.

<sup>33</sup>Např. v případě člověka jsou tedy autozomy chromozomy 1–22, zatímco chromozomy X a Y jsou chromozomy pohlavní.

## Pohlavní chromozomy

Ačkoli se k **pohlavním chromozomům (gonozomům)** obracíme v podstatě na konci genetické kapitoly, hrály klíčovou roli v odhalení úlohy chromozomů při přenosu genetické informace. Úvahy o lokalizaci genů na chromozomech byly na počátku 20. století již poměrně rozšířené. Chyběl ale důkaz, který poskytl až **Thomas Hunt Morgan**. V rámci svých pokusů křížil červenookou samičku a mutantního samečka **ocotmilky** *Drosophila melanogaster*, který měl na rozdíl od standardních jedinců bílé zbarvení očí. Potomci tohoto páru byli červenoočí, z čehož pro Morgana plynulo, že bílé oči jsou znak recesivní. Při dalším křížení potomstva se ukázalo, že všechny samičky v rámci  $F_2$  generace byly opět červenooké. Změna nastala u samečků, kdy první polovina měla oči červené a druhá polovina bílé. Vzhledem k názvu podkapitoly už tušíte, že se gen nachází na gonozomech. Ale na kterém z nich? Zkuste si namodelovat, jak by vypadala situace, kdyby se jednalo o alelu genu na chromozomu Y a poté jak by vypadal přenos po chromozomu X.

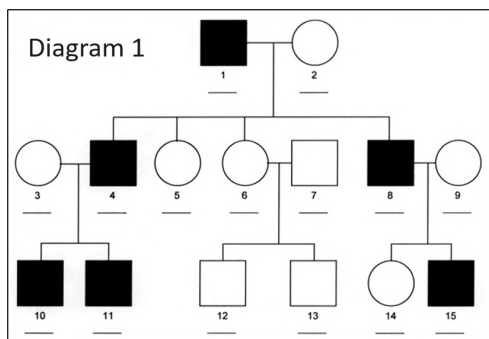
T. H. Morgan vysvětloval tento stav jako důsledek lokalizace genu pro barvu očí na pohlavním chromozomu X. V takovém případě se alela pro bílou barvu očí z otce přeneše v  $F_1$  generaci pouze na samičky (všichni samečci dostanou X chromozom od homozygotní červenooké matky). V rámci první generace potomků se tak budou vyskytovat pouze červenoočí jedinci. Všechny samičky ponese jeden chromozom s alelou pro červené oči a druhý pro oči bílé. Samečci budou mít pouze jeden chromozom X – chromozom s alelou pro červené zbarvení očí. T. H. Morgan provedl ještě další pokusy, které jeho hypotézu podpořily. Definitivně chromozomovou teorii potvrdil Morganův žák Calvin Blackman Bridges. Na základě chování chromozomů při rozchodu do dceřiných buněk vysvětlil i drobné výchyly od předpokládaných frekvencí fenotypů, které se objevovaly při křížení velkého počtu jedinců octomilek. Na vině byly nepravidelnosti v meióze v rámci tvorby pohlavních buněk (gametogeneze). Kvůli tomu mohou vznikat zárodky s různým počtem pohlavních chromozomů.

Vedle důkazu chromozomové teorie dědičnosti jsme si na příběhu T. H. Morgana ilustrovali specifika přenosu jednotlivých alel genů na pohlavních chromozomech, jejichž klíčovou rolí je určení pohlaví jejich nositele. Pojdme si je nyní shrnout. Obecně můžeme říci, že většina genů na gonozomech nerespektuje Mendelova pravidla dědičnosti. Heterogametická pohlaví (nesoucí různé gonozomy, u člověka tedy muži s kombinací XY, u jiných systémů např. ZW<sup>34</sup>) mají u řady genů pouze jednu kopii, a proto logicky není možné, aby se alely rovnoměrně rozešly do gamet a následně promítly ve stejné míře u potomků různého pohlaví. Štěpné fenotypové poměry, které bychom na základě mendelovské genetiky očekávali, proto rovněž nebudou odpovídat realitě (viz dále). Zásadní je tento princip pro přenos nových mutací. Mutantní recesivní alely s negativním dopadem na svého nositele se budou lépe šířit v případě lokalizace na párovém gonozomu. Aby se taková mutace projevila, musí se sejít v obou

<sup>34</sup>Tyto systémy budou probrány později v kapitole. Jiné značení chromozomů u ZZ/ZW systému odráží fakt, že heterogametickým pohlavím jsou zde samice, nikoliv samci.

alelách u homogametického pohlaví (XX, ZZ), případně se vždy projeví u pohlaví heterogametického. Homogametické pohlaví v případě, že nese pouze jednu mutantní recesivní alelu, funguje jako bezpříznakový **přenašeč**. Tím se přenos alely zefektivňuje. Logickým důsledkem lokalizace genu výhradně na nepárovém chromozomu je přenos pouze po linii heterogametického pohlaví.

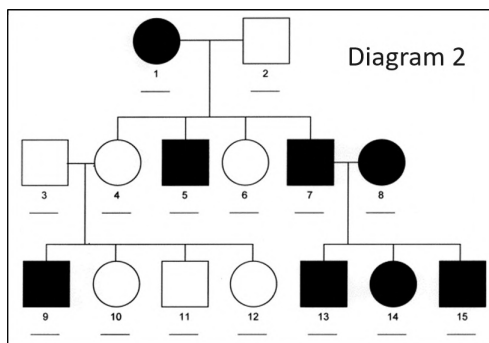
Jak si představíme dále v textu, organismy mají různé systémy a počty pohlavních chromosomů. V rámci charakteristiky se zaměříme na geny lidské. Pohlavními chromozomy tak pro nás budou X a Y. Základní rozdíl je už v tom, jestli se bavíme o alele genu nacházejícího se na X nebo Y chromozomu. Pokud se jedná o Y-vázaný gen, tak je situace nejjednodušší. Alela se projeví vždy (pokud nebude blokována projevem jiné alely) a předávat se bude pouze **z otce na syny**. Tuto situaci demonstruje první diagram (Diagram 1). Alely X-vázaných genů **dědí synové vždy od matky** a naopak **dcery mají vždy jednu X-vázanou alelu od otce**. U Morganových octomilek s různou barvou očí se jednalo o recesivní alelu X-vázaného genu. Pokud takovou alelu zdědí samčí potomek, projeví se vždy. U samic se projeví pouze tehdy, pokud bude z hlediska těchto alel homozygotní – bude mít dvě stejné. Z toho plyne, že pokud matka trpí **gonozomálně recesivním** onemocněním, tak její synové jím budou trpět rovněž, i přes to, že otec byl nositelem zdravé alely. Naopak dcery tohoto páru budou vždy zdravé (ale budou přenašečkami recesivní alely). Dominantní alela X-vázaného genu se pak nebude lišit projevem u mužských zástupců od alely recesivní. Zásadní rozdíl bude v projevu u žen-nositelek. **Gonozomálně dominantní** dědičné onemocnění se projeví u žen i v případě, že budou mít pouze jednu alelu podmiňující projev nemoci. Klíčový je tento fakt pro přenos nemoci na potomstvo. Nemocná matka může mít zdravé syny – v případě, že je v rámci genu, jehož alela způsobuje nemoc, heterozygotní. Naopak dcery nemocného muže budou vždy nemocné (viz diagram 3, jedinci 8 a 9). Situace je tedy obdobná jako u Morganova pokusu s octomilkami. Protože u genů, které se nachází na chromozomu X, mají muži pouze jednu alelu (**hemizygotní** stav, tj. nejsou ani homozygoti, ani heterozygoti). Pro lepší pochopení si všechny případy ještě rozebereme pod jednotlivými diagramy rodokmenů a dále se budeme zabývat konkrétními příklady. V rámci diagramů 1–3 čtverce odpovídají samcům (mužům) a kolečka samicím (ženám). Vybarvené obrazce značí přítomnost sledovaného fenotypu. Jde o standardní značení v rodokmenech.



**Diagram 1:**

*Přenos alely Y-vázaného genu*

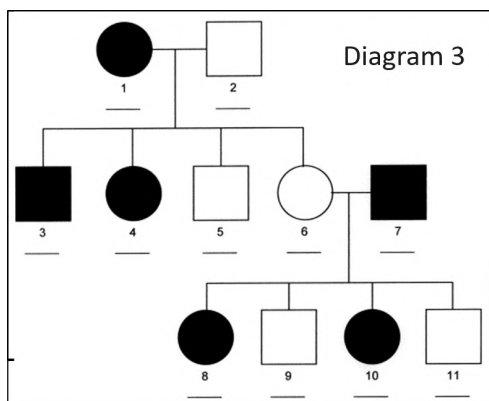
Přenáší se pouze z otce na syny. Analýzou genů na chromozomu Y tak můžeme zjistit příbuznost jedinců po otcovské linii i hluboko do minulosti. Tím, že se Y v buňkách vyskytuje zpravidla v jedné kopii, se konkrétní alela projeví vždy.



**Diagram 2:** *Přenos recesivní alely X-vázaného genu*

V případě, že je jejím nositelem otec, zdědí alelu všechny dcery. Pokud je nositelem matka a pokud má danou alelu na obou chromozomech, tak ji zdědí všichni synové. V opačném případě (pouze na jednom z nich) zdědí alelu statisticky pouze polovina synů. U mužů se recesivní alela projeví vždy, protože

mají pouze jednu kopii daného genu. U žen je potřeba, aby danou alelou byly vybaveny obě kopie X chromozomu. V případě, že žena nese alelu pouze na jednom chromozomu, forma znaku se u ní neprojeví a bude tak pouze přenašečkou. Tedy pokud se alela projeví u matky, bude určitě předána všem synům (neb projevení alely u matky znamená, že je pro ni homozygotní).



**Diagram 3:** *Přenos dominantní alely X-vázaného genu*

V případě, že je jejím nositelem otec, zdědí alelu všechny dcery. Pokud je nositelem matka, tak v případě, že má danou alelu na obou chromozomech, ji zdědí všichni synové. V opačném případě (pouze na jednom z nich) zdědí alelu statisticky pouze polovina synů. U mužů i žen se alela projeví vždy, a to i v případě, že u žen bude přítomna pouze na jedné kopii X chromozomu.

Jedním z nejznámějších lidských příkladů recesivního X-vázaného znaku jsou **hemofilie** A a B, poruchy srážlivosti krve. Tato recesivní alela pravděpodobně *de novo* vznikla mutací i u královny Viktorie. Díky provázanosti evropských panovnických rodů se alela genu způsobující hemofilii B od britské královny dostala až do Pruska, Španělska nebo Ruska. Dalším příkladem recesivní X-vázané alely je alela způsobující **daltonismus**, jeden z typů barvosleposti vůči červené a zelené. Zatímco gen pro receptor vnímající modrou barvu se nachází na autozomu, geny pro klíčové bílkoviny receptorů zodpovědných za vnímání červené a zelené jsou lokalizovány na chromozomu X. Mutace způsobující dysfunkci jednoho nebo obou těchto receptorů zapříčiňuje, že 5–10 % mužů není schopno zelenou a červenou barvu rozlišit. Proti tomu žen postižených touto nemocí je jen kolem 1 % – pro rozvinutí daltonismu u ženy se totiž musejí sejit dva chromozomy X s alelami pro daltonismus. Zajímavé je i pozadí názvu této nemoci, která jej získala podle britského fyzika Johna Daltona. Vědce druhé poloviny 18. a první poloviny 19. století, který rovněž trpěl touto formou barvosleposti. Z příčiny podezřívá stavbu svých očí (modré zbarvení sklivce) a proto je po smrti odkázal vědecké obci, aby je mohla prošetřit. Ačkoli ohledání ostatků Daltonovu tezi nepotvrdilo, jeho odkaz žije dodnes.

Znaků vázaných na lidský chromozom Y bylo zatím detekováno relativně málo. Oproti více než 1000 genům na chromozomu X jich zde bylo identifikováno necelých 400, přitom aktivní se zdá být přibližně jedna čtvrtina. Přenos mutací genů na Y chromozomu do dalších generací je velmi vzácný, protože geny specifické pro Y chromozom se v rámci buňky vyskytují pouze v jedné kopii. Změna v takovém genu mající vliv na exprimovanou bílkovinu se vždy projeví na fenotypu jedince – samce. V případě, že má změna pro svého nositele negativní efekt, výrazně snižuje svoji šanci na přenos do další generace. Z lidských znaků vázaných na Y chromozom zmiňme jednu z forem hluchoty známou z několika generací dvou rodin z Číny, u kterých jsou výhradně mužští potomci postiženi postupnou ztrátou sluchu.

Nyní vás možná napadá: Jak to, že samci nejsou o produkty X-vázaných genů ochuzeni, když mají na rozdíl od samic dostupnou pouze jednu kopii genů z X chromozomu? Organismy nepoměr „dávky“ genů na pohlavních chromozomech mezi samci a samicemi **kompensují** různými způsoby. První možností je hyperaktivace X-vázaných genů u samců za pomoci proteinového komplexu, který zvýší jejich expresi. S touto variantou kompenzace se můžeme setkat například u samců octomilek. U savců naopak dochází k tlumení exprese genů chromozomu X u samic. Poprvé byl tento mechanismus popsán v roce 1961 na myši. V době, kdy se myši embryo skládá z několika buněk, dojde v každé z nich k náhodné inaktivaci jednoho ze dvou chromozomů X. Ten zůstává v buňce v podobě tzv. Barrova tělíska. Výskyt Barrova tělíska však není vyhrazen výhradně samičímu pohlaví. Pokud dojde k chybnému rozchodu chromozomů a v karyotypu samce najdeme třeba kombinaci XXY, bude se Barrovo tělísko vyskytovat i u něj. Typickými nositeli Barrova tělíska jsou ale samozřejmě samice. Jsou tak příkladem genetické mozaiky. V jednom jedinci, který

je genetickou mozaikou, spolu koexistují buňky s aktivním X chromozomem od otce, nebo od matky, a to v poměru přibližně 1 : 1.<sup>35</sup> Na těle samice s heterozygotními alely genu vázaného na X chromozom se proto můžeme setkat současně se dvěma fenotypy. Typickým příkladem je strakaté zbarvení srsti koček, tzv. želvovinové zbarvení (viz **obr. 3.40**). U člověka je obdobným příkladem mozaikovité rozmístění potních žláz na zádech některých žen.

Mozaikovitost je rovněž patrná u žen, u nichž jedna z alel v genotypu způsobuje daltonismus. U takových žen byly na sítnici objeveny oblasti, které jsou slepé vůči konkrétním barvám. Obvykle je taková mozaikovitost sítnice nepostřehnutelná, dá se však zjistit pomocí tenkého laserového paprsku namířeného na různé části sítnice. Také může být občas zodpovědná za horší barevné vidění. Zároveň u některých heterozygotních žen by mohlo nositelství dvou různých funkčních alel podmiňovat schopnost rozlišovat větší množství barevných odstínů, protože v rámci sítnice mají čípky s různými variantami proteinů.



Dlužno podotknout, že ne všechny geny na utlumeném chromozomu X podléhají inaktivaci. V případě člověka se jedná asi o 15 % genů. Tento údaj bude pro jednotlivé skupiny specifický, protože třeba u myši se jedná pouze o 3 %. Stejně tak najdeme rozdíl v distribuci těchto genů. Zatímco u člověka jsou aktivní geny seskupené do uceleného bloku, myš je má roztroušené mezi umlčenými sekvencemi (heterochromatinem). Inaktivaci genů na chromozomu X tak nemůžeme vnímat jako stav zapnuto / vypnuto, kdy se zmáčknutím nějakého kouzelného

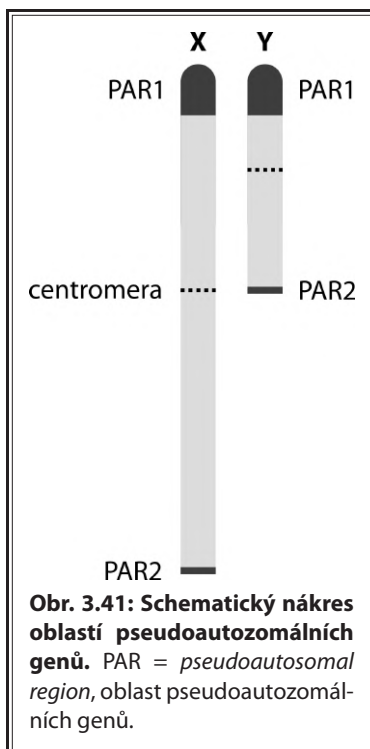
tlačítka jeden z chromozomů uloží k ledu. Jedná se o komplexní makromolekulární proces zahrnující komplex proteinů s nekódující RNA a následné epigenetické modifikace. Zároveň množství genů unikajících inaktivaci se může lišit v rámci populace jednoho druhu, či dokonce mezi tkáněmi daného jedince. Geny unikající inaktivaci jsou horkými kandidáty na původ pohlavně specifických znaků, neboť ze své podstaty bude jejich exprese intenzivnější u žen. Dokladem významu genů unikajících inaktivaci je Turnerův syndrom. Vrozené onemocnění žen projevující se neplodností a dále také poruchou růstu, sluchu, zraku a pigmentace. Nemoc je způsobená absencí jednoho chromozomu X. Pokud by geny jednoho z chromozomů X u ženy byly vždy inaktivovány, jeho absence by neměla mít vliv. Které geny budou unikat inaktivaci? Klíčovým faktorem je výchozí účel umlčování genů – kompen-

<sup>35</sup>U placentální savců. U vačnatců je inaktivován X od otce.

zace nepoměru v kopiích X-vázaných genů mezi muži a ženami. Některé geny na X chromozomu tak mohou unikat umlčení v důsledku relativně nedávné ztráty svého homologu na chromozomu Y. Zároveň existují oblasti na chromozomech X a Y, které nesou stejné geny – tzv. pseudoautozomální geny.

Ne všechny geny vázané na pohlavní chromozomy člověka sledují pravidla dědičnosti genů vázaných na gonozomy. Nejméně 24 genů se nachází na obou lidských gonozomech, většinou v blízkosti konců krátkých ramen, kde dochází k propojení chromozomů při redukčním dělení a kde dochází k rekombinaci. Jejich alely by se pak měly přenášet na potomky obdobně jako alely genů lokalizovaných na autozomech. Označují se proto jako geny **pseudoautozomální**. V konečném důsledku toto pravidlo opět zcela neplatí. Zdá se, že pro párování chromozomů je zásadní pouze první ze dvou oblastí pseudoautozomálních genů (viz **obr. 3.41**). Různé geny tak rekombinují s různou frekvencí, která je závislá i na pohlaví. Přenos alel pseudoautozomálních genů tak bude rovněž vykazovat pohlavní specifitu. Příkladem může být gen *SYBL1*. Tento gen se nachází v pseudoautozomální oblasti a kóduje proteiny, které se účastní váčkového transportu, a to včetně transportu v nervových synapsích. V roce 2000 vyšla v *American Journal of Medical Genetics* práce, která ukázala zvýšený výskyt konkrétní alely genu *SYBL1*

u mužů trpících bipolární poruchou osobnosti. Potenciální vliv *SYBL1* na vznik bipolární poruchy není vzhledem k jeho úloze v nervových synapsích překvapivý. Proč by přítomnost této alely měla souviset s rozvojem duševního onemocnění právě u mužů? U pseudoautozomálního genu přeci očekáváme stejný efekt u obou pohlaví, nikoliv disproporcionální rozložení znaků alel mezi muži a ženami. Odpovědí je inaktivace *SYBL1* na chromozomu Y. Tím pádem se gen chová jako X-vázaný. Opět si tak připomínáme, že u dědičnosti jednotlivých znaků je třeba vnímat biologickou podstatu: Úžasnou mašinerii molekulárních procesů, v rámci kterých živé organismy využívají fyzikálně-chemických principů k usměrnění náhody.



## Přehled systémů pohlavních chromozomů a mechanismů pohlavní diferenciaci

To byl obecný princip přenosu alel pohlavních chromozomů u člověka. V rámci různých organismů však najdeme širokou plejádu mechanismů určení pohlaví a rovněž několik typů gonozomů. Podle typu pohlavních chromozomů se bude logicky lišit i mechanismus přenosu jednotlivých alel na gonozomy vázaných genů. Proto věnujeme následující text problematice určení pohlaví a diverzité pohlavních chromozomů.

Princip vzniku pohlavních chromozomů můžeme odvodit od jejich současné funkce. Takové chromozomy v sobě kumulují geny, které zvýhodňují jedno pohlaví a znemožňují vyvinutí druhého. Aby se v rámci jednoho páru chromozomů podařilo akumulovat takové rozdíly, je třeba zajistit, aby nerekombinovaly. Nebo alespoň úseky, které chceme zakonzervovat. Tedy proces vzniku gonozomu z autozomů má dvě hlavní složky: vznik mutace, která zajistí, aby měl její nositel pouze jedno pohlaví, a zabránění rekombinace v úseku DNA, kde se mutace nachází. Největší pravděpodobnost udržet se má mutace blíže centromeře, protože tyto oblasti zpravidla méně rekombinují. Robustnější ochrany před rekombinací je pak docíleno dalšími změnami v DNA: inverzemi, vlivem transpozonů (blíže např. **brožura 58. ročníku BiO**) apod. Postupnou kumulací takových změn vznikne pár dvou odlišných chromozomů.

Proč ale k diferenciaci pohlavních chromozomů vůbec došlo? V rámci paprskoploutvých ryb nebo plazů známe případy environmentální determinace (určení) pohlaví, kdy o osudu jedince rozhoduje například teplota. Stabilizací procesu pomocí konkrétních genů je však dosaženo stálého poměru obou pohlaví v rámci populace, což je aspekt, který determinace založená na (obvykle) proměnlivém vnějším prostředí neposkytuje. Důležitým aspektem postupného vývoje pohlavních chromozomů byla rovněž koncentrace genů, ze kterých dané pohlaví benefitovalo, na těchto chromozomech. Díky tomu mohou být geneticky podchyceny vlastnosti, které jsou zásadní pro jedince daného pohlaví – u samců například geny ovlivňující spermatogenezi. V průběhu evoluce se však existence pohlavních chromozomů ukazuje jako dynamická. Mimo většiny savců a ptáků lze u ostatních skupin obratlovců sledovat i v rámci nedávné evoluční historie vysokou variabilitu v typech gonozomů. Změny jsou zpravidla způsobeny různými mutacemi, kdy je konkrétní gen sloužící jako pohlaví determinující faktor přemístěn na jiný chromozom. Případně může tento gen zaniknout a jeho roli převzít gen jiný. Pohlaví je zároveň často určeno několika geny najednou. Jedním z ukázkových příkladů skupiny, u kterých můžeme sledovat velké množství změn v pohlavních chromozomech v rámci relativně krátkého evolučního období, jsou africké cichlidy. Tato skupina ryb je známá pro svoji vysokou druhovou rozmanitost díky adaptivním radiacím v afrických jezerech. Výzkum z roku 2021, při němž bylo analyzováno 244 druhů cichlid z jezera Tanganika, odhalil velice pestrou škálu pohlavních chromozomů, jež se liší i mezi velmi příbuznými skupinami. Změny v pohlavních chromozomech tak v minulosti mohly být jedním z faktorů, který vedl k izolaci jednotlivých populací a vzniku nových druhů.

Když se bavíme o rozdílech v typech pohlavních chromozomů, bylo by dobré si uvést a systematizovat konkrétní příklady. Octomilky, diskutované na začátku našeho povídání o pohlavních chromozomech, mají gonozomy X a Y. Samci jsou **heterogametičtí**, tedy jádra jejich buněk obsahují chromozomy X a Y. Samičky pak mají dva chromozomy X a hovoříme o nich jako o **homogametickém** pohlaví. Pro určení pohlaví není však přítomnost chromozomu Y podstatná. Rozhodující roli má absence druhého chromozomu X. Výsledné pohlaví totiž určuje poměr X chromozomů vůči autozomům. Protože se jedná o chromozomy X a Y, stejně jako u savců (a tedy i člověka), bývá systém XY gonozomů označován souhrnně jako **typ Drosophila**. Tato kategorizace je však značně zavádějící. Ačkoli mají octomilky a člověk stejné označení pohlavních chromozomů, princip determinace pohlaví je zásadně odlišný. U člověka a většiny dalších savců je pro určení pohlaví rozhodující testes-determinující faktor (TDF, nebo také SRY), který je produktem genu *SRY* (angl. *Sex-determining Region Y*). O významu daného genu svědčí jedinci s mužskými pohlavními znaky, kteří postrádají samotný chromozom Y a rozhodující část s genem *SRY* mají začleněnou do chromozomu X. Stejně tak existují ženy s chromozomy XY, přičemž na Y chybí úsek s funkčním genem *SRY*. Případně může být na vině nefunkční alela genu *Tfm* (angl. *testicular feminised*) pro testosteronový receptor na X chromozomu. Obecně však můžeme říci, že u **XX/XY** systému pohlavních chromozomů je samčí pohlaví heterogametické (XY) a samičí homogametické (XX). Opačnou situací je systém **ZZ/ZW**, kde jsou samičky heterogametickým pohlavím. To znamená, že mají oba typy pohlavních chromozomů (Z a W) v jádrech svých buněk. Typickými reprezentanty jsou ptáci.

Jak to mají ostatní skupiny živočichů? Inu různě. Když se rozhledneme v rámci celé živočišné říše, zjistíme, že stejný systém pohlavních chromozomů pro taxonomickou skupinu stejné úrovně, jako ptáci nebo savci, je vlastně raritou. Dlužno podotknout, že i u savců najdeme výjimky. Ptakopyskové rovněž kombinují chromozomy X a Y, mají jich však celkem 10 (tedy 5 párů). U ostnokrýs rodu *Tokudaia* zase došlo ke splynutí chromozomu Y s autozomem a v karyotypu těchto hlodavců tak Y úplně chybí. Velkou rozmanitost systémů určení pohlaví v rámci jedné skupiny známe u ryb. U nich najdeme nejen zmíněné varianty XX/XY a ZZ/ZW, nýbrž i celou plejádu dalších: systémy s více jak dvěma páry pohlavních chromozomů; ZZ/Z0 a XX/X0 systém, kde jedno z pohlaví má pouze polovinu pohlavních chromozomů; nebo pohlavní chromozomy, které se liší funkcí, ale nikoli tvarem. Tedy, ačkoli je genetická determinace pohlaví pro organismy důležitá, pohlavní chromozomy nezdědka podléhají různým změnám. Tyto změny mohou navíc probíhat v relativně krátkém čase – jako u výše zmíněných afrických cichlid v jezeře Tanganika, kde se pohlavní chromozomy u blízké příbuzných cichlid často velmi liší. Navíc se naše poznání v této oblasti stále prohlubuje. Dříve se uvádělo, že želvy mají pohlaví určené pouze teplotou při inkubaci vajec. Dnes však víme, že například želvy kožnatky (Trionychidae) mají systém ZZ/ZW, u matamatovitých (Chelidae) zase můžeme nalézt XX/XY systém. U blanokřídlých je zase rozhodující ploidie, přičemž samice jsou

diploidní. Respektive definitivní podmínkou je heterozygotita v konkrétním genu (u včely medonosné *csd* locus, podle angl. *complementary sex determiner*). Aby byl jedinec v rámci daného genu heterozygotní, potřebuje mít od něj alespoň dvě kopie.

Prozatím jsme se soustředili na živočichy. Zastavme se tedy krátce u rostlin. Ve skupině krytosemenných najdeme pestrou plejádu řešení otázky pohlavnosti: dvoudomé rostliny (samčí a samičí rostlinka), jednodomé rostliny s oboupohlavnými květy, jednodomé rostliny s jednopohlavnými květy, kombinaci jednodomých a samičích rostlin či kombinaci jednodomých a samčích rostlin v rámci jednoho druhu. Jednodomost se jeví jako stav pro krytosemenné rostliny původní. Dvoudomý režim s jednopohlavnými jedinci v rámci druhu se pak pravděpodobně opakovaně vyvinul nezávisle na sobě. Ačkoli dvoudomé druhy najdeme v 43 % čeledí, celkem se v tomto

### **3.G JAZYKOVÝ KOUTEK: ZNAKY POHLAVNĚ VÁZANÉ, OVLÁDANÉ**

**A OVLIVNĚNÉ.** Jak jste se dočetli v hlavním textu, pohlavní chromozomy vznikají z autozomů. Kromě genu nebo genů, jež jsou rozhodující pro určení pohlaví, leží často na pohlavních chromozomech také geny pro dané pohlaví užitečné – na samčím chromozomu Y tak často najdeme např. geny ovlivňující tvorbu spermií. Na W chromozomu samic kukačky obecné (*Cuculus canorus*) zase leží minimálně jeden gen regulující modré zbarvení vajec. Zdaleka ne každý gen ležící na pohlavních chromozomech však nějak souvisí s daným pohlavím. Vzpomeňme na lidské geny kódující proteiny zodpovědné za srážení krve či funkci fotoreceptorů sítnice. Všechny znaky kódované geny ležícími na pohlavních chromozomech – bez ohledu na to, jaká je jejich funkce – označujeme jako **pohlavně vázané** (angl. *sex-linked*) a následně X-vázané, Y-vázané apod.

Vedle pohlavně vázaných znaků rozlišujeme dále znaky **pohlavně ovládané** (*sex-controlled*). Ty jsou kódovány geny ležícími na autozomech. Vlivem odlišné regulace se projevují pouze u jednoho pohlaví, nebo mají u různých pohlaví různý projev. Spadají sem například známé pohlavní dimorfismy a dichromatismy – růst vousů u mužů, delší zdobené ocasní krovky pávů nebo různá délka ploutví u některých ryb.

Trojici znaků spjatých s pohlavím uzavírají znaky **pohlavně ovlivněné** (*sex-influenced*). Ty jsou také vázány na autozomech, na rozdíl od předchozích se však mohou projevit u obou pohlaví. Pohlaví nositele zde pouze ovlivňuje konkrétní vztah mezi genotypem a fenotypem. Učebnicovým příkladem je předčasná plešatost u lidí. Jedinci s genotypem  $b^+b^+$  tímto typem plešatosti netrpí. Muži plešatí v případě, pokud nesou genotyp  $bb$  či  $b^+b$ , zatímco plešaté ženy jsou pouze homozygotky  $bb$ . Na stejnou situaci můžeme nahlížet i tak, že pohlaví nositele ovlivňuje vztah mezi alelami; v případě žen bychom mohli tvrdit, že jsme svědky úplné dominance alely  $b^+$  nad alelou  $b$ . U mužů se vztah otáčí a jako plně dominantní se chová alela  $b$ .

režimu rozmnožuje pouze 6 % druhů. Tím, že tyto druhy mají jedince pouze se samičím a samčím pohlavím, zajišťují větší genetickou diverzitu v rámci vlastního potomstva. V případě, že máte vedle sebe samčí a samičí květy, či dokonce (v případě oboupohlavných květů) prašníky s pylovými zrny a pestík v přímém sousedství, je značné riziko, že dojde k samoopylení. Nové rostlinky vzniklé po splynutí generativních buněk od stejného jedince pak budou geneticky v podstatě totožné a tedy riskují kumulaci negativních mutací. Zároveň nízká genetická variabilita v rámci populace znamená snadné šíření patogenů. Proč máme tedy tak málo druhů dvoudomých rostlin? Pro přisedlé organismy, kterými rostliny jsou, je proces pohlavního rozmnožování značně nejistý proces. Proto je výhodné, aby jedinec byl vybaven obojím. U těch druhů rostlin, které mají oddělené pohlaví, můžeme sledovat oba základní systémy pohlavních chromozomů XX/XY a ZZ/ZW. Systém s heterogametickým samčím pohlavím (XY) je častější (např. silenka dvoudomá, *Silene dioica*, mimo krytosemené např. některé cykasy). Heterogametické samičí pohlaví (ZW systém) najdeme například u jahodníku *Fragaria virginiana*. U rostlin s pohlavními chromozomy a převahou haploidní fáze v rámci doby životního cyklu pak hovoříme o UV systému (například játrovka porostnice mnohotvárná, *Marchantia polymorpha*).

#### *Mimojaderná genetická informace*

Vlastní genetickou informaci obsahují rovněž mitochondrie a plastidy. Semiautonomní orgány, které vznikly jako důsledek endosymbiotické události (více **brožura 58. ročníku** BiO kategorií A a B). Podle jakého vzoru se přenáší z rodičů na potomky? Nejrozšířenějším stavem mezi eukaryotními organismy je stav, kdy potomci dědí semiautonomní orgány pouze po jednom z rodičů. Nejčastěji pochází orgány od matky. Hovoříme pak o tzv. **matroklinní dědičnosti**. Otázkou je důvod. Proč k přenosu semiautonomních organel dochází většinou pouze z jednoho rodiče? Teorií je celá řada. Jedna z hypotéz předpokládá, že v opačném případě by se v rámci populace mohla efektivně šířit mutace, která by zvyšovala vlastní replikaci i na úkor zdatnosti svého nositele. Protože by se v buňkách nacházela druhá linie mitochondrií, tento negativní efekt by se nemusel projevit na zdatnosti nositele a linie s problematickou mutací by se mohla úspěšně šířit. Postupnou kumulací takových mitochondrií v populaci by se následně stále zvyšovala pravděpodobnost, že se linie s negativní mutací potkají. Tedy kumulace by mohla mít nakonec katastrofální následky, neboť podíl mitochondrií s negativní mutací by dosáhl kritické hodnoty, v rámci které by se negativní mutace mitochondriálního genomu projevila na celkové zdatnosti (fitness) jedince. Ve chvíli, kdy potomci dědí mimojaderné geny vždy od rodiče stejného pohlaví a všechny mitochondrie jsou stejné, ovlivní negativní mutace okamžitě zdatnost svého nositele, čímž pak případná mutace sama sníží svoji šanci na další šíření. Jedná se v podstatě o analogickou situaci k šíření X- a Y-vázaných genů. Výhodou DNA v mitochondriích a plastidech pro genetické studie je, že obvykle nerekombinuje. Lze tak podle ní velice dobře sledovat rodičovskou linii.

**3.H ORGANELY NA CESTÁCH.** Mitochondrie a plastidy se nemusí přenášet jen z rodičů (nebo jednoho rodiče) na potomky, a tok jejich genetické informace proto může být ještě složitější.

U mitochondrií se před téměř 20 lety začalo ukazovat, že mohou cestovat mezi savčími buňkami pomocí různých malých trubiček, přímého splynutí buněčných membrán nebo dokonce i na delší vzdálenosti uvnitř váčků přenášených cévním systémem mezi různými orgány. Přenos mitochondrií má mj. signalizační funkci a podílí se na regeneraci tkání. Rakovinné buňky pak tyto mechanismy umí využít k tomu, aby si „ukradly“ zdravé mitochondrie z okolních buněk. Obvykle však jde jen o přesuny v rámci jednoho organismu, které jsou tedy geneticky poměrně nezajímavé. Někdy však mohou mitochondrie přecházet i mezi různými jedinci – např. buňky pohlavně přenosného nádoru psů, staré parazitické buněčné linie odvozené z psovité šelmy, si z hostitelského psa odebírají zdravé mitochondrie poté, co dojde k nevratnému poškození jejich vlastních.

Z mezidruhového hlediska jsou zajímavější krádeže a výměny plastidů. O různých endosymbiózách, kdy různé eukaryotické skupiny (opakovaně) získaly plastidy, si můžete přečíst v **brožuře 58. ročníku BiO**. Specifickým typem „nedokončené“ endosymbiózy je **kleptoplastidie**, stav, kdy si nějaký organismus ukradne z jiného (typicky konzumované řasy) již hotové plastidy, nějaký čas si je v sobě udrží a živí se produkty jejich fotosyntézy. Když staré plastidy doslouží, nahradí je nové získané z potravy. K prodloužení jejich trvanlivosti si pak organismy mohou do svého jádra přenést některé geny potřebné pro fungování plastidů. Touto cestou se vydali např. plži skupiny Sacoglossa. Někteří z nich jen vysávají řasy, jiní (např. rody *Elysia*, *Placida* či *Costasiella*, **obr. 3.42**)

si chloroplasty kořisti ukládají do svých buněk. Trochu jinak životnost ukradených plastidů řeší nálevník *Myrionecta rubra* (*Mesodinium rubrum*). Ten získává plastidy z protist (prvoků) skrytěnek (Cryptophyta). Kromě chloroplastů však krade i jádra, která následně zotročí k tomu, aby se starala o jeho kleptoplastidy. Nálevník *M. rubra* je navíc sám kořistí obrněnek rodu *Dinophysis*. I ty kradou plastidy, a to tak, že okrádají právě zlodějského *M. rubra* – ze skrytěnek plastidy získat neumí.



**Obr. 3.42:** Plž *Costasiella kuroshimae* s výrůstky na povrchu těla naplněnými ukradenými chloroplasty.

U živočichů zastupuje semiautonomní orgány pouze mitochondrie. Většina živočichů dědí mitochondrie po mateřské linii. U některých druhů však může docházet k náhodným přenosům od otce. Tyto případy byly pozorovány například u myši. Jak je to u člověka? Na této vědecké diskusi si můžeme hezky demonstrovat vědecký proces. V roce 2002 vyšla práce, která podala hlášení o přenosu mitochondrií ze spermií do potomka u člověka. Za nejpravděpodobnější vysvětlení dřívějších pozorování, vedle kontaminace, se považovaly jaderné geny pro mitochondriální proteiny, které se samozřejmě přenáší jak po mateřské, tak otcovské linii. Diskuzi opět rozvířil výzkum v roce 2018<sup>36</sup>, který deklaroval důkazy přenosu mitochondriální DNA od otce i matky, tedy obourodčovskou = **biparentální dědičnost**. Stavěl na kompletní sekvenaci celé mitochondriální DNA ze vzorků krve 17 jedinců ze 3 rodin a na snaze vyhnout se riziku kontaminací využitím služeb 2 nezávislých laboratoří. Na základě této práce publikoval jiný kolektiv vlastní studii v roce 2019<sup>37</sup>. Kompletní mitochondriální DNA byla nyní sekvenována po izolaci ze vzorků krve 41 osob. Autorům se důkaz o biparentálním přenosu nalézt nedokázalo. Kde je tedy pravda? Při této diskusi se již dostáváme na úroveň metodiky jednotlivých prací a tak zájemce o detailnější vzhled odkazujeme na články samotné (viz informace pod čarou), které by pro pozorného čtenáře letošního přípravného textu měly být srozumitelné. Jejich četbu můžeme doporučit, protože jsou napínavým vzhledem do dynamického prostředí vědy. Závěrem můžeme shrnout, že většina reakcí na citovanou práci z roku 2018 pokládá biparentální dědičnost za přinejmenším nepravděpodobnou nebo velmi vzácnou. Na čem se obě strany shodnou, je potřeba dalších studií v této oblasti, takže se budeme těšit do budoucna. Zajímavým příkladem biparentální dědičnosti<sup>38</sup> mitochondriální DNA jsou pak slávky (*Mytilus*). Samicí těchto mlžů předávají vlastní mitochondrie všem potomkům, zatímco samci přispívají svými mitochondriemi do genotypu pouze svým synům.

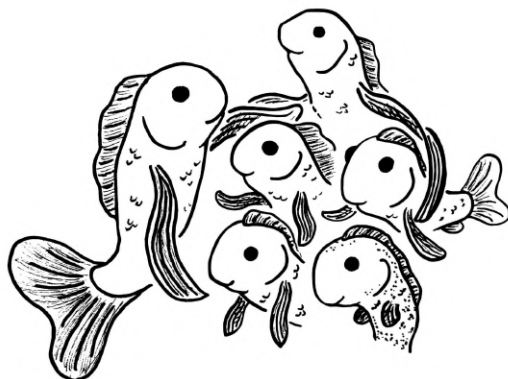
Přenos semiautonomních organel byl objeven u rostlin a je v rámci této skupiny mnohem podrobněji prostudován. Tlak na znalost dané problematiky je dán i tím, že do značné míry ovlivňuje hospodářské vlastnosti rostlin. Ačkoli i zde je základním režimem matroklinita, najdeme několik případů konzervované **patroklinní dědičnosti**. Ta byla potvrzena například u melounu, banánů nebo sekvoje vřezelové (*Sequoia sempervirens*). Vzácně se setkáme s náhodnými přenosy semiautonomních organel z pylového zrna, například v důsledku teplotního stresu. Zajímavé jsou výsledky studia biparentální dědičnosti mitochondrií a plastidů. Zdá se, že z ní mohou výrazně benefitovat hybridní jedinci, kterým umožní překonat některé reprodukční bariéry, jako je kompatibilita genů z jádra pro proteiny semiautonomních organel. Biparentální dědičnost je pak známá například u muškátů, okurky seté, nebo zvonku *Campanulastrum americanum*. Tedy ačkoli je matroklinní dědičnost základním po-

<sup>36</sup>Luo, S. et al.: PNAS, 2018, DOI: 10.1073/pnas.1810946115

<sup>37</sup>Rius, R. et al.: Genetics in Medicine, 2019, DOI: 10.1038/s41436-019-0568-0

<sup>38</sup>V tomto případě též dvojité uniparentální.

stupem přenosu mimojaderné DNA, je celý systém relativně dynamický a různé výjimky a varianty vznikají relativně pravidelně a nezávisle na sobě.



### 3.4 Epigenetická paměť

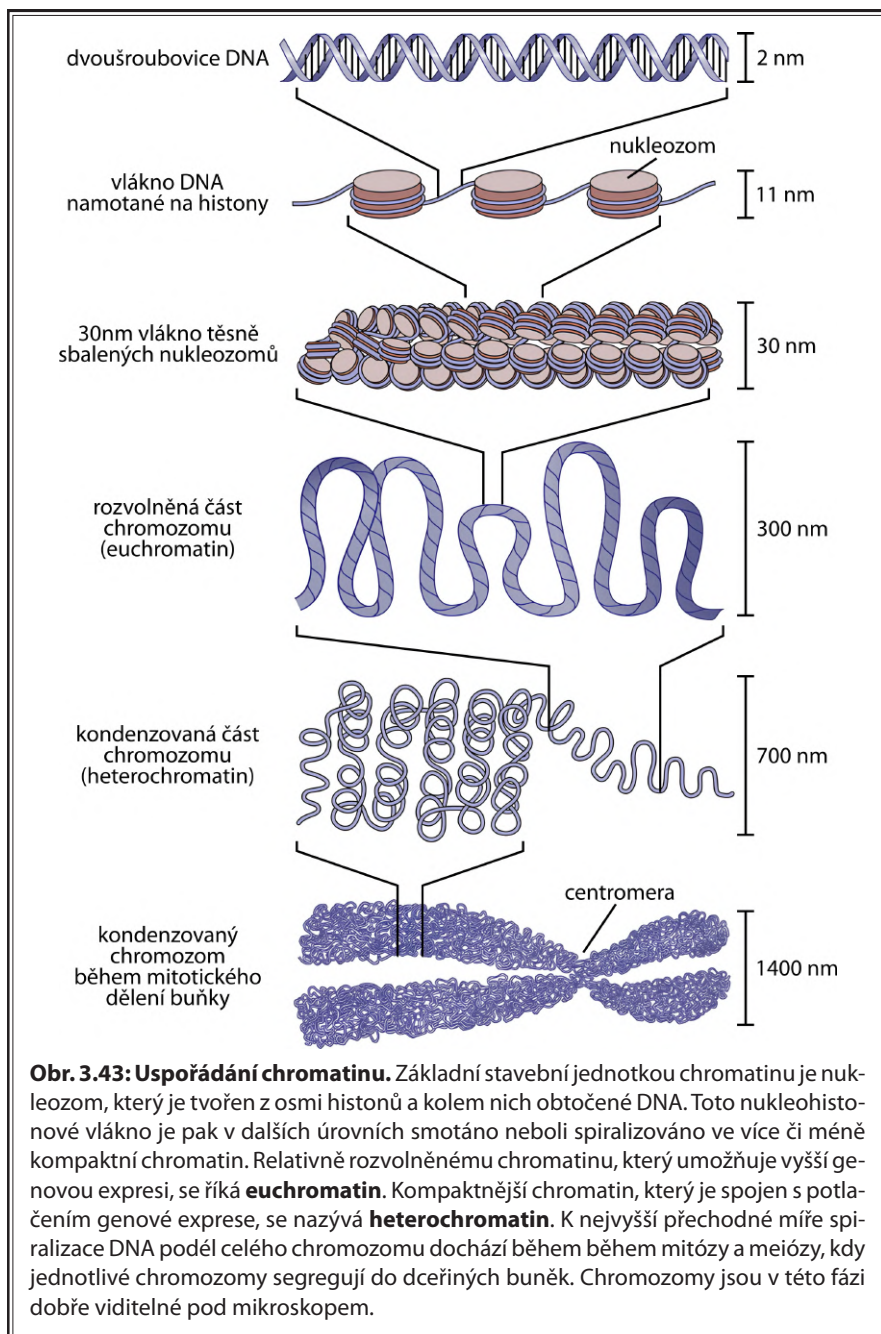
Představa, že dědičnost je zprostředkovaná pouze molekulou DNA a variabilita ve fenotypu organismů vzniká jen mutacemi v nukleotidové sekvenci DNA, je poněkud zjednodušující. Už jen proto, že nový jedinec nevzniká ze samotné molekuly DNA, ale z celé buňky. Ta kromě jádra s DNA obsahuje spoustu dalších důležitých struktur a organel, které obvykle neumí vzniknout *de novo*, ale dědí se z generace na generaci společně s molekulou DNA. V takovém případě mluvíme o tzv. **epigenetické dědičnosti** v širším slova smyslu a je tím míněna dědičnost jakýchkoliv znaků, které nejsou podmíněny změnami v nukleotidové sekvenci DNA.

Krom toho – jak už bylo zmíněno v předchozí kapitole – samotná molekula DNA není v jádře úplně nahá, ale je namotána na zásadité proteiny, kterým se říká histony. Uspořádání této jaderné hmoty, neboli chromatinu, do velké míry ovlivňuje, které geny v buňce budou či nebudou exprimovány, což má pochopitelně podstatný vliv na fenotyp (**obr. 3.43**). Pokud je DNA na histonech navinuta volně a chromatin je rozvolněný, je DNA lépe přístupná transkripčním faktorům a RNA polymeráze, a tím pádem je genová exprese obecně vyšší. Naopak pevné navinutí DNA na histony a kompaktní chromatin je spojen s potlačením genové exprese. V užším slova smyslu pod epigenetickou dědičností myslíme právě dědičnost v uspořádání chromatinu a potažmo genové expresi, která není podmíněna změnami v samotné nukleotidové sekvenci DNA.

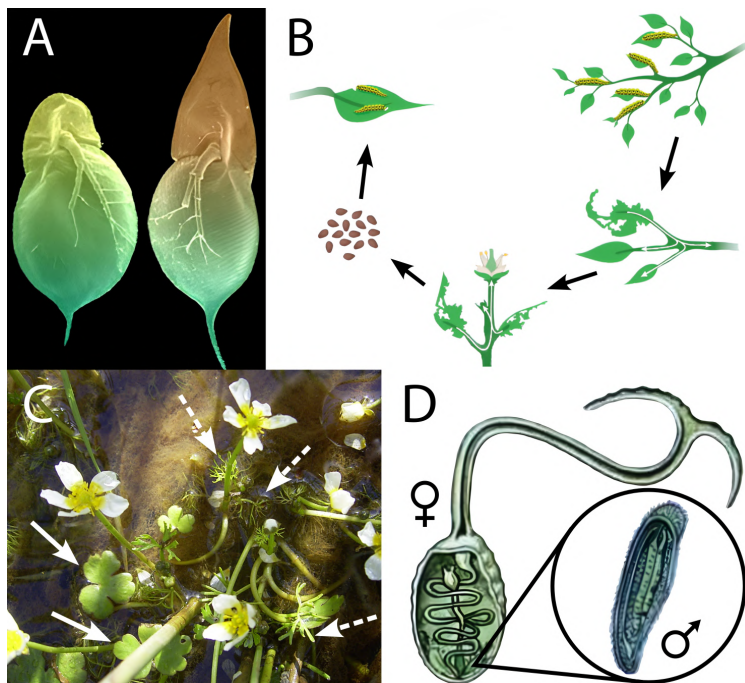
Zvláštní kapitolu v epigenetické dědičnosti tvoří priony, což jsou v podstatě jakési infekční proteiny. Každý protein, aby správně fungoval, musí v buňce zaujmout správný tvar neboli konformaci. Ta je primárně dána pořadím aminokyselin v proteinu (které se odvíjí od nukleotidové sekvence genu, který protein kóduje). Nicméně, některé proteiny mohou i s identickým pořadím aminokyselin zaujmout více alternativních konformací. V případě prionů může „prionová“ konformace vnutit svůj tvar i alternativně sbaleným proteinům, a tak se lavinovitě šířit. To může v některých případech přinášet určité výhody, v jiných však způsobit vznik vážných chorob (viz **brožurka 58. ročníku Biologické olympiády**).

#### *Epigenetická paměť během ontogenetického vývoje*

Zdaleka největší potenciál ovlivnit fenotyp mají epigenetické změny související se změnou uspořádání chromatinu a změnami v genové expresi, a proto se jim v této kapitole budeme věnovat nejvíc. Dědičnost těchto epigenetických změn byla zprvu zkoumána v kontextu ontogenetického vývoje u mnohobuněčných organismů. Mnohobuněčné organismy mají až na relativně vzácné výjimky v každé buňce identický genom (tj. identické molekuly DNA, které se vzájemně neliší sekvencí) a diferenciací jednotlivých buněčných linií a tkání během ontogeneze je daná právě změnami v genové expresi. Protože jsou tyto změny dědičné přes mitotické dělení, umožňují buněčným liniím „pamatovat si“, k jaké tkáni či jakému orgánu patří.



**Obr. 3.43: Uspořádání chromatinu.** Základní stavební jednotkou chromatinu je nukleozom, který je tvořen z osmi histonů a kolem nich obtočené DNA. Toto nukleohistonové vlákno je pak v dalších úrovních smotáno neboli spiralizováno ve více či méně kompaktní chromatin. Relativně rozvolněnému chromatinu, který umožňuje vyšší genovou expresi, se říká **euchromatin**. Kompaktnější chromatin, který je spojen s potlačením genové exprese, se nazývá **heterochromatin**. K nejvyšší přechodné míře spiralizace DNA podél celého chromozomu dochází během mitózy a meiózy, kdy jednotlivé chromozomy segregují do dceřiných buněk. Chromozomy jsou v této fázi dobře viditelné pod mikroskopem.



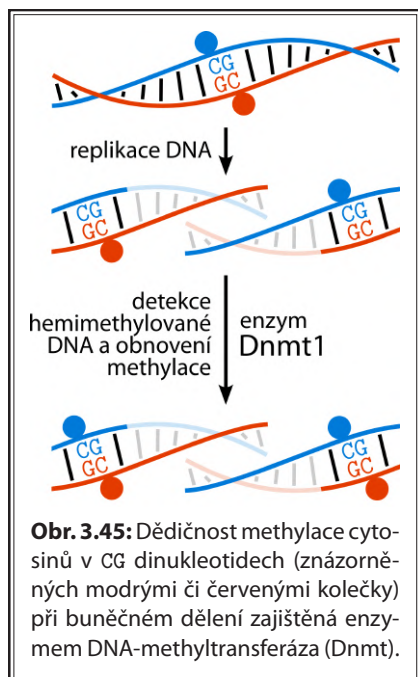
**Obř. 3.44: Příklady fenotypové plasticity.** (A) V případě přítomnosti predátora si hrotnatky *Daphnia cucullata* vytvoří jakousi přilbu na hlavě, která snižuje riziko predace. (B) Rostliny v případě napadení herbivory spouští rozmanité obranné mechanismy proti herbivorii, jako je např. produkce různých sekundárních metabolitů nebo vytvoření trichomů. Tyto obranné mechanismy se někdy dědí i do další generace. (C) Listy lakušníkú vodního (*Batrachium aquatile*) mají nitkovitý tvar v případě, že rostou pod vodou, a plochý tvar, pokud rostou na hladině. (D) Pohlavní dvojtvarnost u rypohlavce (*Bonellia viridis*). Sameček je jen několik mm dlouhý a dospělý život tráví v těle mnohonásobně větší samičky. Pohlaví je určeno sociálně tak, že pokud larva rypohlavce nenarazí na žádnou samici, přisedne na dno moře a sama se vyvine v samici. Pokud larva na samici narazí, vstoupí ústy do jejího těla, postupně migruje do jejích pohlavních orgánů a tam se přemění v miniaturního samce. Geneticky se samec a samice neliší.

Epigenetické změny jsou také často vyvolávány působením vnějšího prostředí, takže jedinci mohou v různých podmínkách vykazovat různý fenotyp, i když se geneticky neliší. V takovém případě mluvíme o tzv. **fenotypové plasticitě**. Příkladem mohou být například změny v morfologii perlooček hrotnatek (*Daphnia*) vyvolané přítomností predátora, indukovaná rezistence rostlin vůči okusu či patogenům vyvolaná býložravcem či patogenem, anebo různý tvar listů lakušníkú vodního v závislosti na tom, zda list roste pod či nad hladinou. Příkladem fenotypové plasticity jsou i roz-

díly ve vzezření samců a samic u organismů s environmentálně určeným pohlavím (obr. 3.44).

Zajímavým příkladem epigenetických změn vyvolaných změnami vnějších podmínek je jarovizace (neboli vernalizace) rostlin. Ta spočívá v tom, že nízké teploty během zimy vedou k epigenetickým modifikacím genů regulujících kvetení, díky kterým rostlina vykvete až na jaře – poté co proběhla zima – a ne dříve. Když k vystavení rostlin nízkým teplotám nedojde, rostlina není schopná vykvést. Proces jarovizace je důležitý pro řadu rostlin rostoucích v mírném pásu, kde se střídají roční období.

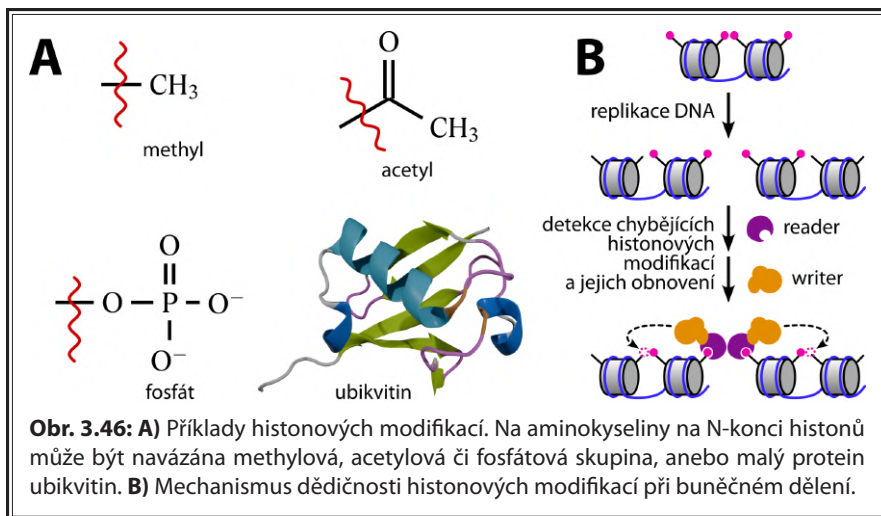
### Molekulární mechanismy epigenetické dědičnosti



nasytované vlákno DNA methylací postrádá. Taková místa jsou rozeznávána udržovací DNA-methyltransferázou, která methyluje cytosin na nově vzniklém vlákne. Tím obnovuje původní stav a zajišťuje, že se methylace cytosinů zdědí do obou dceřiných buněk. Buňky mají zároveň schopnost navodit DNA methylaci i *de novo* nebo naopak DNA demethylovat.

Histony vykazují mnohem širší plejádu epigenetických modifikací. Mezi nejčastější patří acetylace, methylace, fosforylace či ubikvitinilace (tj. přidání acetylové, methylové či fosfátové skupiny anebo připojení malého proteinu ubikvitinu; obr. 3.46). Takto mohou být modifikovány různé aminokyseliny tvořící histony, i když obvykle jsou to ty na N-konci proteinů. Některé histonové modifikace jsou spo-

Jak už jsme zmínili, míra genové exprese do značné míry závisí na tom, jak pevně je DNA na histonech navinuta a jak kompaktně je chromatin uspořádán. A to zase závisí na epigenetických modifikacích chromatinu, které zahrnují jednak modifikace samotné molekuly DNA, a jednak modifikace histonů. Nejběžnější epigenetickou modifikací molekuly DNA je methylace cytosinu v dinukleotidu CG (tj. cytosinu sousedícího s guaninem), která je obvykle spojená s transkripčním umlčením dané sekvence. Dědičnost této modifikace zprostředkovává enzym DNA-methyltransferáza a je založená na symetričnosti methylovaných CG dinukleotidů ve dvoušroubovici DNA, kdy je proti sobě v každém vlákne jeden methylovaný cytosin (viz obr. 3.45). Po replikaci takové sekvence vzniká hemimethylovaná DNA, kde je cytosin methylován pouze na rodičovském vlákne, zatímco nově



jeny s potlačením genové exprese, jiné naopak genovou expresi zvyšují. Například histonové acetylace obecně zvyšují transkripci, protože neutralizují pozitivní náboj histonů a tím jejich afinitu k záporně nabitě DNA, čímž se DNA rozvolňuje a stává se přístupnější transkripčním faktorům a RNA polymeráze. Histonové methylace mohou transkripci jak stimulovat, tak potlačovat podle toho, jaká aminokyselina je methylována. Někdy se v této souvislosti mluví o tzv. **histonovém kódu**, který určuje, které geny budou či nebudou exprimovány. Epigenetická dědičnost histonových modifikací není až tak stabilní jako dědičnost methylace DNA, nicméně ukazuje se, že alespoň pro některé modifikace také funguje. Mechanismus je obecně takový, že původní epigeneticky modifikované histonové oktameru se po replikaci částečně začlení do obou dceřiných molekul DNA a jsou doplněny nově vzniklými histonovými oktameru, které epigenetické modifikace postrádají. Zároveň však dochází k rozeznání nukleozomů s modifikovanými histony a vytvoření obdobných modifikací na sousedních nemodifikovaných nukleozomech (**obr. 3.46**). Tím se zajistí, že se epigenetické modifikace histonů dědí i přes buněčné dělení a nedochází k jejich postupnému vymizení.

V epigenetické dědičnosti hrají často důležitou roli malé RNA. Jsou to krátké molekuly RNA (dlouhé obvykle 20–30 nukleotidů), které obecně regulují expresi genů, k nimž jsou komplementární. Na základě komplementarity se váží na mRNA a iniciují její degradaci, případně blokují její translaci. V některých případech malé RNA dokáží zároveň vyvolat metylaci DNA, ze které transkript vznikl, a tím do budoucna zablokovat transkripci z tohoto úseku DNA. Takto jsou v genomu epigeneticky umlčovány nejen vybrané geny, ale také například repetitivní sekvence nazývané transpozony, které se dokáží v genomu namnožit do ohromného množství kopií. Část transpozonů (tzv. retrotranspozony) se množí tak, že se jejich sekvence přepíše do mo-

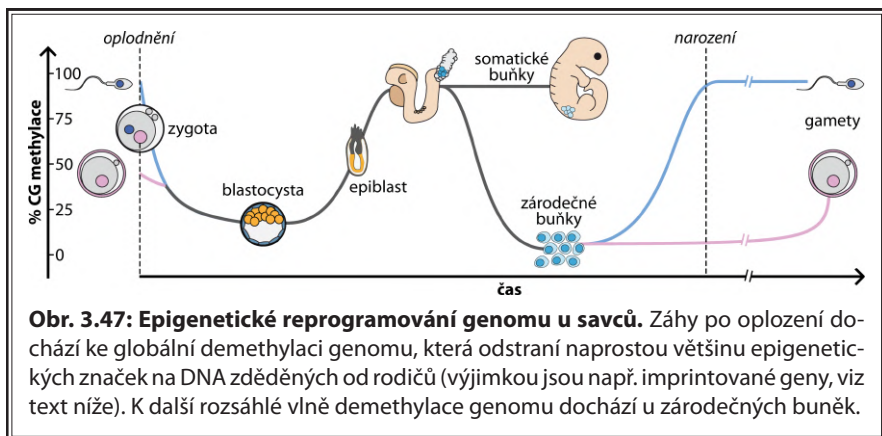
lekuly RNA, která je následně reverzně přepsána zpět do DNA a začleněna na jiné místo v genomu. Genomy eukaryot nezřídka obsahují stovky tisíc nebo i několik milionů kopií retrotranspozonů a tyto sekvence zabírají značnou část genomu. Aby se tyto molekulární parazité nemnožili zcela nekontrolovatelně a neohrožovali stabilitu genomu, genom se jejich transkripci a množení brání jejich epigenetickým umlčením právě pomocí malých RNA.

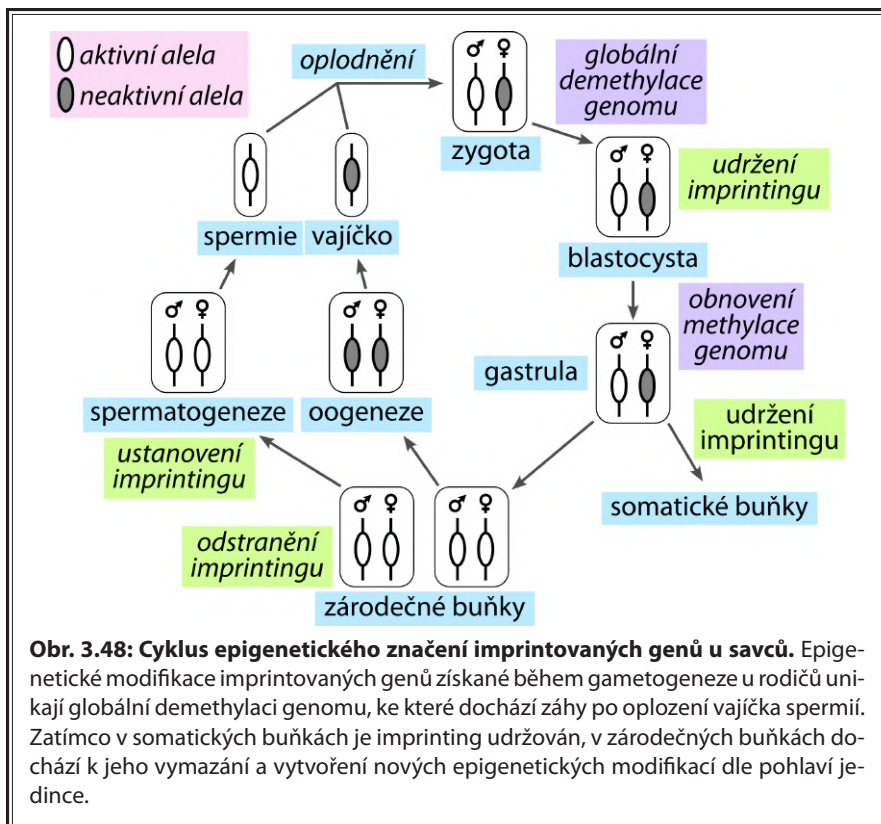
### *Dědičnost epigenetických změn napříč generacemi*

Význam epigenetických změn v ontogenetickém vývoji mnohobuněčných organismů, diferenciaci samčího a samičího pohlaví nebo změnách fenotypu vyvolaných prostředím je vcelku jasný a dobře prozkoumaný. Předmětem diskuzí však stále zůstává, do jaké míry se epigenetické změny dědí napříč generacemi – čili jak často dochází k tzv. **transgenerační epigenetické dědičnosti** – a jak moc tím pádem mohou přispívat k evoluci organismů.

Velkou překážkou pro epigenetické modifikace coby nositele dědičné informace je **epigenetické reprogramování genomu**, ke kterému dochází v několika fázích ontogenetického vývoje jak u živočichů (**obr. 3.47**) tak u rostlin. U živočichů dochází k první rozsáhlé vlně epigenetického reprogramování záhy po oplození vajíčka spermii při prvních buněčných děleních zygoty. Během této fáze se v genomu vymaže naprostá většina epigenetických značek zděděných od rodičů a tím se docílí toho, že buňky raného embrya získají znovu schopnost vytvořit jakýkoliv typ buněk, tj. stanou se totipotentní. K dalšímu výraznému epigenetickému reprogramování pak dochází v zárodečných buňkách, což jsou buňky, které později dají vzniknout gametám, čili vajíčkům a spermii.

Zárodečná linie buněk se u živočichů odděluje od somatické linie, která dává vzniknout samotnému tělu jedince, velmi časně během embryogeneze. Zatímco somatická linie buněk hyne v okamžiku smrti jedince, zárodečná linie buněk je „nesmrtelná“, protože v podobě gamet dává vzniknout nové generaci. Z toho také plyne, že





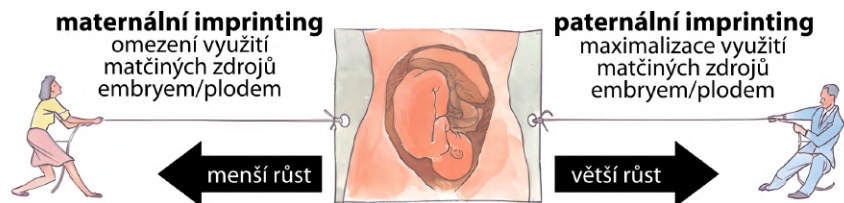
**Obr. 3.48: Cyklus epigenetického značení imprintovaných genů u savců.** Epigenetické modifikace imprintovaných genů získané během gametogeneze u rodičů unikají globální demethylaci genomu, ke které dochází záhy po oplodnění vajíčka spermii. Zatímco v somatických buňkách je imprinting udržován, v zárodečných buňkách dochází k jeho vymazání a vytvoření nových epigenetických modifikací dle pohlaví jedince.

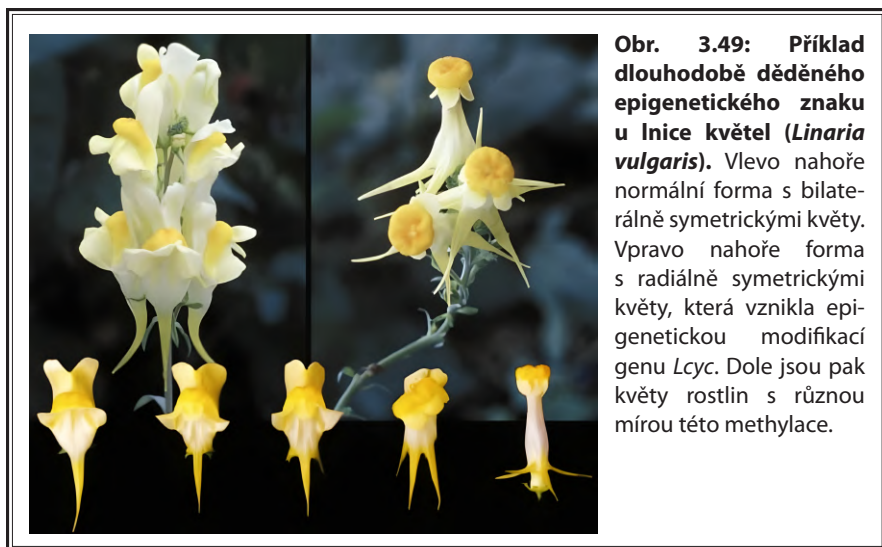
do další generace se mohou zdědit jen epigenetické (a genetické) změny, které vzniknou v této zárodečné linii buněk, kdežto změny v somatických buňkách tuto možnost nemají. Na tento problém poukázal už koncem 19. století August Weismann a bariéra mezi somatickou a zárodečnou linií se po něm nazývá **Weismannova bariéra**. Zatímco u živočichů je tato bariéra poměrně striktní, neboť se zárodečná a somatická linie buněk oddělují časně během embryogeneze, rostliny takovou bariéru nemají. Zárodečná linie u nich totiž vzniká až v květech přeprogramováním somatické linie, a proto je u rostlin mnohem větší potenciál pro dědičnost epigenetických změn získaných během života.

Další překážkou pro dědičnost epigenetických změn mezi generacemi je výměna histonů za jiné proteiny, kterým se říká **protaminy**, ve spermii. Protaminy jsou menší a zásaditější ve srovnání s histony a umožňují mnohem kompaktnější sbalení DNA v jádře, díky čemuž mohou mít spermie relativně malou hlavičku a rychleji se pohybovat. Nicméně s touto výměnou z velké části mizí i epigenetická paměť v podobě modifikací histonů.

Navzdory epigenetickému reprogramování genomu, k jakému u živočichů a v menší míře i u rostlin v různých stádiích ontogenetického vývoje dochází, se ukazuje, že alespoň část epigenetických změn se do další generace přenést může. Příkladem jsou například tzv. **imprintované geny** u savců. Jsou to geny, u kterých dochází k expresi pouze z jedné alely v závislosti na rodičovském původu. U některých imprintovaných genů je exprimována pouze mateřská alela, u jiných pouze otcovská. To, zda dochází k expresi, je dané čistě epigeneticky. Epigenetickou značku alely získávají už u rodičů během gametogeneze. Rodiče tímto způsobem v podstatě epigeneticky programují své geny, které předávají do další generace, aby jejich potomky ovlivňovaly tak, jak je to v zájmu rodičů. A protože se někdy stává, že v zájmu maminek je něco jiného než v zájmu tatínek, mohou rodiče své geny programovat každý jinak (viz **rámček 3.I**). Je prokázáno, že tyto imprintované geny unikají epigenetickému reprogramování genomu v časném embryu. A zatímco v somatických buňkách imprinting přetrvává, v zárodečné linii dochází později k jeho vymazání a vytvoření nových značek v závislosti na pohlaví jedince, které budou předány do další generace (**obr. 3.48**). Imprintované geny sice dokazují, že některé epigenetické změny mohou unikat epigenetickému reprogramování a dědit se do další generace, ale protože u nich zároveň v každé generaci dochází k přeprogramování, nedají se považovat za příklad dlouhodobé transgenerační epigenetické dědičnosti.

**3.I GENOMOVÝ IMPRINTING U SAVCŮ.** Podle teorie rodičovského konfliktu vznikl genomový imprinting u savců v důsledku odlišných zájmů rodičů ohledně vývoje jejich potomstva. Savci jsou specifictí v tom, že je embryo a později plod po relativně dlouhou dobu vyživováno v těle matky a otcové tudíž k výživě nemohou přímo přispět. Zároveň je u savců poměrně běžné, že se samice páří s více samci a různá embrya v děloze proto mohou mít různé otce. V sobeckém zájmu otců pak je, aby jejich potomek získal od matky pokud možno co nejvíce zdrojů, klidně na úkor sourozenců, a nehledě na to, jak moc to matku vyčerpá. Naopak v zájmu matky je rozdělit zdroje mezi potomky rovnoměrně a zároveň vynaložit do výživy jen tolik energie, aby jí to příliš nevyčerpalo. V souladu s touto teorií většina imprintovaných genů, které jsou exprimovány pouze z otcovské alely, podporuje růst embrya, zatímco geny exprimované pouze z mateřské alely růst embrya potlačují.





**Obr. 3.49: Příklad dlouhodobě děděného epigenetického znaku u lnice květel (*Linaria vulgaris*). Vlevo nahoře normální forma s bilaterálně symetrickými květy. Vpravo nahoře forma s radiálně symetrickými květy, která vznikla epigenetickou modifikací genu *Lcyc*. Dole jsou pak květy rostlin s různou mírou této methylace.**

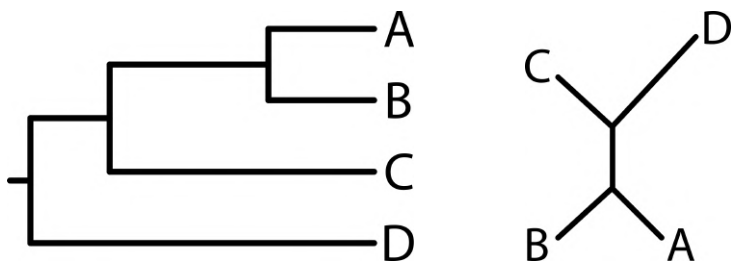
Příklady více či méně dlouhodobé transgenerační epigenetické dědičnosti nicméně existují. Hezkou ukázkou dlouhodobé a stabilní transgenerační epigenetické dědičnosti je pelorická forma lnice květel (*Linaria vulgaris*), která má na rozdíl od normální formy radiálně symetrické květy (**obr. 3.49**). Tato forma byla popsána už v roce 1744 Carlem von Linné původně jako samostatný druh. Později se ovšem zjistilo, že je to jen varianta lnice květel, jež vznikla z normální formy epigenetickou modifikací jednoho genu, který je u radiální formy silně methylován. Dnes známe u rostlin spoustu dalších příkladů transgenerační epigenetické dědičnosti. Často jde o epigenetické změny vyvolané stresovými abiotickými či biotickými podmínkami, jako je sucho, teplo, napadení patogenem či herbivorem, které mohou rostlinám pomoci se se stresovými podmínkami vypořádat a přežít je. Epigenetická paměť tak může hrát důležitou roli v evoluci rostlin, které změnám prostředí nemohou uniknout tak snadno jako pohybliví živočichové. Nicméně i u živočichů se zdá, že epigenetická paměť do určité míry funguje. U savců bylo například pozorováno, že když jsou mláďata vystavena výrazným stresovým podmínkám a traumatům, může to v jejich pozdějším životě vést k různým behaviorálním poruchám provázeným epigenetickými změnami v mozku. Tyto změny se mohou dědit i po několik dalších generací. Nepěkný nezáměrný epigenetický experiment byl proveden nacisty za 2. světové války v Holandsku, kdy byla přerušena dodávka potravin pro značnou část země. Během téměř půlročního hladomoru zemřelo okolo 20 000 lidí a více než 4 miliony lidí si do života odnesly různé zdravotní následky. Tyto následky, zahrnující poruchy metabolismu, kardiovaskulární choroby či psychické poruchy, byly zaznamenány nejen u lidí, kteří si hladomorem přímo prošli, ale i později u jejich potomků a vnuků.

### 3.5 Znaky v evoluci organismů a studium fylogeneze

Cesty evoluce bývají velmi spletité. V předchozích kapitolách jsme si ukázali, jaký mohou mít různé procesy v genetice organismů vliv na jejich evoluci. V genomu i ve vzhledu – morfologii, anatomii a ekologii organismů se však shromažďují ještě další informace. Jsou to informace o původu organismů, dědictví po jejich dávných předcích. Když je dokážeme najít a správně využít, mohou nám prozradit, jak se organismy vyvíjely v čase, jak jsou si příbuzné i jak, kdy a kolikrát se u nich vyvinuly klíčové evoluční inovace, které jim umožnily jejich úspěch. Kde tedy vzít informace o evolučním významu jednotlivých znaků, a o tom, jak se v čase u různých organismů měnila jejich podoba a životní strategie? Pro správnou interpretaci evoluce organismů je na prvním místě třeba zjistit, jak jsou si mezi sebou příbuzné a kdy se od sebe jednotlivé evoluční linie oddělily. Klíčovým nástrojem pro studium evoluce organismů je proto znalost **fylogeneze organismů**.

Co je to fylogeneze? Možná jste se již s tímto pojmem setkali v souvislosti se systematickou biologií, tedy s klasifikací organismů do systému. Právě systém organismů se v posledních desetiletích radikálně proměnil vzhledem ke zjištění, která přinesla molekulární **fylogenetika** organismů. Fylogeneze organismů je odpovědí na otázku, jak jsou si jednotlivé druhy a větší evoluční linie vzájemně příbuzné. Všechny organismy, které na Zemi žijí, se totiž vyvinuly z jednoho společného předka. Z toho plyne, že pro každou libovolnou dvojici (či větší skupinu) druhů existoval někdy v minulosti jejich **poslední společný předek**. Fylogenetika se snaží odpovědět na otázky týkající se vzájemných příbuzenských vztahů mezi organismy a toho, jaké lze mezi organismy vysledovat **evoluční linie** – tedy skupiny, které jsou potomky nějakého společného předka.

Evoluční příbuzenské vztahy mezi organismy si jako linie, které se rozdělují u různých společných předků, představovali už první evoluční biologové, jako byli Darwin či Wallace. Z jejich doby pochází také přirovnání světové diverzity druhů ke stromu – „**stromu života**“, kde každá koncová větvička představuje jeden druh, a jednotlivé rozsochy ve stromě pak místa, kde se rozdělily cesty různých potomků společného předka. Kmen pak v Darwinově pojetí „stromu života“ odpovídal teoretickému pradávnému předku, prvnímu organismu, ze kterého vznikly všechny ostatní. První evoluční biologové ještě nevěděli, zda všechny organismy na světě pocházejí z jednoho předka, ale pracovali s touto hypotézou ve svých představách. Dnes máme o evoluci organismů a jejich příbuznosti mnohem lepší představy, než měli výzkumníci v 19. století. Už víme, že všechny známé organismy na světě mají jednoho společného předka; že jsou si všechny více či méně **příbuzné**. Především však existují data a metody, jakými lze velmi přesně odhadnout, do jaké míry si jsou jednotlivé organismy příbuzné. Metafora stromu tak do značné míry evoluční biologii a fylogenetice zůstala. Hlavním výsledkem fylogenetických analýz, kterými zkoumáme, jak jsou si organismy příbuzné, je totiž **fylogenetický strom**. Fylogenetický strom (**obr. 3.50**) je graf, který zobrazuje, jak jsou si organismy v daném souboru



**Obr. 3.50: Zakořeněný a nezakořeněný fylogenetický strom.** U stromu vlevo je zobrazen kořen stromu, tedy uzel, kde strom začíná (je jím uzel D,(ABC)). U stromu vpravo vidíme zjištěné příbuzenské vazby mezi jednotlivými terminálními uzly i délku větví, ovšem nevíme, kde je kořen. Nezakořeněný strom nám tak pro zjištění fylogenetických vztahů neposlouží, protože nevíme, kde začíná.

dat příbuzné. Základními jednotkami tohoto grafu jsou **větvě**, které představují evoluční linie, a **uzly (nody)**, kde dochází k rozvětvení jedné větve na dvě. Na koncích větví se nacházejí terminální (koncové) uzly, které představují jednotlivé organismy v naší studii. Z každého uzlu fylogenetického stromu, pokud je plně rozřešený (nese všechny informace o vzájemné příbuznosti, které nést může) vycházejí **právě dvě větve**, říkáme tedy, že fylogenetický strom má **dichotomické větvení**. Pokud v nějakém fylogenetickém stromě najdeme uzel, ze kterého vychází více větví, znamená to, že strom není plně rozřešený – nemáme dostatek informací k tomu, abychom zjistili, jaké jsou mezi těmito více větvemi ve stromě fylogenetické vztahy. Tomu, jak jsou jednotlivé větve a uzly ve stromě uspořádány, říkáme **topologie** fylogenetického stromu. Svůj význam v něm pak má, jak si brzy ukážeme, také **délka větví**. Fylogenetický strom také může být buďto **nezakořeněný**, anebo **zakořeněný**. Co to znamená? Zakořeněný strom ukazuje nejen vzájemné vztahy mezi jednotlivými liniemi, ale také to, kde má strom počátek, tedy které větvení je hlubší a starší než jiné (**obr. 3.50**). Některé metody (třeba UPGMA, kterou si dále ukážeme) jsou schopny sestavit zakořeněný strom, výsledkem většiny fylogenetických metod jsou ale nezakořeněné stromy. Abychom získali zakořeněný strom, je v takovém případě třeba do analýzy přidat tzv. **outgroup**. To je linie, která s jistotou nepatří dovnitř zkoumané skupiny organismů, ale je jí značně blízká. Uzel, kde se outgroup odděluje od zbytku stromu, lze pak interpretovat jako kořen zbývající části fylogeneze.

#### *Znaky v evoluci organismů.*

Jakým způsobem ale můžeme fylogenetické vztahy mezi organismy zjišťovat? Stejně jako u ostatních biologických disciplín, i v případě fylogenetické analýzy je třeba naměřit na organismech data, a ta následně podrobit metodám kvantitativní analýzy. Výsledky fylogenetického výzkumu jsou proto vždy **fylogenetické hypotézy**, které je následně možné testovat, ale především odhadovat, jak dobře vlastně vysvětlují naše naměřená data. Jako data pro fylogenetickou analýzu slouží **znaky**. To jsou všemožné

měřitelné vlastnosti organismů. Znaky rozdělujeme do různých kategorií podle různých měřítek. Rozlišujeme třeba znaky **morfologické**, které se týkají vzhledu, anatomických a morfologických struktur organismů, znaky **molekulární**, které se získávají analýzou nukleových kyselin či proteinů, nebo znaky **ekologické**, které se týkají vnějších projevů a životní strategie organismů. Znakem je vždy konkrétní struktura (nebo třeba pozice v genomu). To, jak daný znak vypadá, pak označujeme jako **formu znaku**. Znakem je tedy například sítnice v oku, formou znaku pak, zda obsahuje pouze tyčinky, anebo také čípky. Podle toho, jakých forem může znak nabývat, rozlišujeme znaky kvantitativní a kvalitativní. U **kvantitativních** znaků vykazují jejich formy kontinuum (délka ocasu, plocha uší, tělesná hmotnost), u **kvalitativních** znaků se setkáváme s jednotlivými variantami (přítomný/nepřítomný, báze na pozici v genomu).

To, jak který znak vypadá, je pro evoluční biologii zcela zásadní informace. Je to to hlavní, co na organismech vidíme, pozorujeme a co lze měřit. K tomu, jak znaky u konkrétního organismu vypadají, vedou však různé cesty. Velkou část znaků organismy **dědí po svých předcích**. Někdy v minulosti se zkrátka stalo, že se v evoluci u nějakého organismu vyvinul nějaký znak (či forma znaku), a tento znak se od té doby dědí do dalších generací. Často se stává, že nově vzniklý znak je z nějakého důvodu pro daný organismus velmi výhodný nebo jinak významný – jde o **evoluční inovaci**. Ta umožní svému nositeli přežít a velký evoluční úspěch – bude mít velké množství potomků, kteří tento výhodný znak zdědí. Po milionech let tak z jednoho předka, u kterého se evoluční inovace objevila, vznikne mnoho potomků, kteří dají vzniknout různým evolučním liniím (říkáme, že dojde k **diverzifikaci** evolučních linií). Tito potomci zpravidla onen výhodný znak nesou.

Podobné, někdy dokonce úplně stejné znaky, však nemusejí vzniknout v evoluci pouze jednou. Často je nějaký znak natolik výhodný a zajímavý pro svého nositele, že vzniká u různých linií organismů zcela nezávisle na sobě. Typicky jde třeba o schopnost létání u živočichů, teplokrevnost u obratlovců, vzdušnice u členovců, anebo také třeba mnohobuněčnost u eukaryotických organismů. Všechny tyto znaky vznikly mezi organismy nezávisle na sobě víckrát. Tomuto procesu říkáme **evoluční konvergence**, a znaky, které jsou si podobné právě evoluční konvergencí, označujeme jako znaky **analogické** neboli **homoplázie**. Naopak, pokud jsou si znaky podobné proto, že jsou dědictvím od společného předka, říkáme o nich, že jsou **homologické**.

Příkladem, na kterém si můžeme elegantně ukázat rozdíl mezi homologií a homoplázií, je už jmenovaná schopnost letu u živočichů. K jejímu vzniku došlo nezávisle na sobě minimálně čtyřikrát – třikrát u obratlovců (letouni, dinosauři, pterosauři) a jednou u hmyzu. Křídla obratlovců vznikla z homologických struktur – všechna jsou přeměněnou přední končetinou. Anatomicky se tedy jedná o homologické struktury a je s nimi homologická i naše ruka, prsní ploutev vánočního kapra či přední noha prasátka. K přeměně končetiny v křídlo ale došlo víckrát nezávisle na sobě, schopnost létat tedy u ptáků, netopýrů ani pterosaurů homologická není, jde

o analogický znak. A pak tu jsou křídla hmyzu. Ta nevznikla ani ze struktur, které by byly nějak homologické s přední končetinou obratlovců, jde o úplně nezávislý vznik schopnosti letu. Křídla hmyzu jsou tedy křídla ptáka analogická funkčně i anatomicky. Při sestavování hypotéz o fylogenezi organismů je tak třeba dávat pozor, abychom si omylem nespletli nějaký homologický znak se znakem analogickým. V takové situaci by naše hypotéza byla naprosto chybná – homoplázie totiž vůbec neprokazují příbuznost svých nositelů. Nejsou totiž dědictvím jejich předka – vznikly vícekrát nezávisle na sobě. V minulosti došlo k mnoha situacím, kdy se lidé takto spletli a představovali si, že jsou si nějaké linie příbuzné na základě znaků, které se ukázaly být analogickými. Naprosto typickým příkladem vzniku takového tzv. **polyfyletického taxonu** byl taxon vzdušnicovců, zahrnující společně hmyz a stonožkovce. Tyto dvě skupiny spojuje mimo jiné to, že dýchají vzdušnicemi. Vzdušnice však vznikly mnohokrát nezávisle na sobě, stonožkovci a hmyz jsou si tak podobní jen náhodou, a ve skutečnosti si nejsou v rámci členovců blíže příbuzní.

Pokud znak v evoluci vznikne v rámci nějaké skupiny jako novinka, říkáme takovému znaku **apomorfie**. Protože v evoluci vznikla apomorfie právě jednou u společného předka nějaké skupiny organismů, nese přítomnost daného znaku velmi důležitou informaci – kdo jej má, náleží mezi potomky jednoho společného předka, u kterého inovace vznikla. O takovém znaku pro danou skupinu organismů říkáme, že je to jeho **autapomorfie**, to znamená, že vznikl u společného předka skupiny a přenesl se na jeho potomky v rámci jedné evoluční linie. Typickým příkladem je například peří – autapomorfie teropodních dinosaurů, mezi které patří i ptáci. Někdy se však stane, že po vzniku evoluční inovace dojde k rychlé diverzifikaci, a znak společného předka se tak přenesl na více velkých evolučních liniích, které jsou si vzájemně příbuzné, a to, že jsou si příbuzné, se pozná právě podle přítomnosti daného znaku. Takovému znaku pak říkáme **synapomorfie** („společná apomorfie“). Tato označení jsou do značné míry relativní – nejde přesně definovat, co je synapomorfie a co už není. Jsou však pro evoluční myšlení užitečnými nástroji.

Většina znaků, které organismy mají, je však daleko starší, než jak staré jsou různé menší evoluční linie. Jsou dědictvím mnohem dávnějších společných předků, vyskytují se napříč velkým množstvím vzájemně příbuzných linií. Příkladem takového znaku je třeba kladení vajec u savců. Existuje jedna linie současných savců (ptačokřítní), kteří namísto rození živých mláďat kladou vejce. Není to však žádná evoluční inovace této linie. Společný předek dnešních savců kladl vejce, a jeho předkové rovněž. Kladení vajec se skořápkou v evoluci vzniklo daleko dříve, našli bychom jej už u společného předka všech amniot (to je skupina, kam patří plazi i savci). Savci schopnost klást vejce zdědili jako typickou, běžnou vlastnost plazům podobných živočichů, ze kterých se vyvinuli. To až klíčová evoluční inovace živorodých savců – rození živých mláďat, se v této skupině postarala o změnu. Znak, který je právě takovým dědictvím minulosti, jako je vejcorodost savců, říkáme **pleziomorfie**. Pleziomorfní znaky jsou ve fylogenetice problematické proto, že nenesou informaci o vzá-

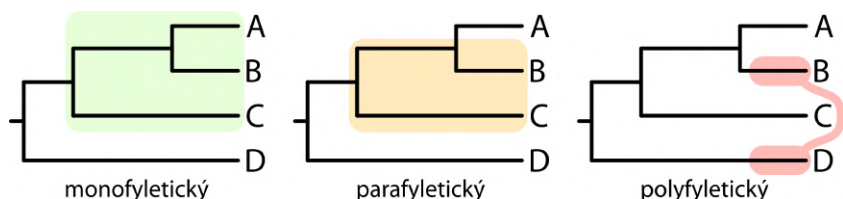
jenně příbuznosti. Představují takové „pozadí“, znaky, které jsou pro určení příbuznosti spíš zavádějící. Jejich nositelé si totiž mohou mezi sebou být příbuzní mnohem méně, než jeden z nich nějakému zcela jinak vypadajícímu organismu, u kterého došlo k nahrazení pleziomorfie nějakou novou apomorfií. Typickým příkladem takové situace jsou krokodýli. Ti vypadají na první pohled jako celkem normální plazi – mají čtyři nohy, šupinatou kůži a dlouhý ocas. Vlastně se docela podobají ještěřce. Ve skutečnosti jsou však mnohem příbuznější ptákům, než všem ostatním plazům. Pouze to tak nevypadá, protože na rozdíl od ptáků je s ještěřou spojuje velké množství pleziomorfii. Využití pleziomorfii v systematické biologii a fylogenetice tak vede k chybné tvorbě tzv. **parafyletických taxonů** (viz rámeček 3.J).

**3.J NEUZNÁVEJTE PARAFYLETICKÉ TAXONY!** Na přitahování dlouhých větví (LBA) nejsou náchylné jen fylogenetické metody, které běží na počítači a pracují s molekulárními daty. V textu jsme si ukázali, že určité „fylogenetické analýzy“ je schopen i člověk, když intuitivně rozřazuje organismy do taxonů bez znalosti jejich fylogenetických vztahů – čistě na základě jejich morfologických podobností. I člověk je u toho náchylný na LBA. Mnohdy se totiž stane, že se uvnitř nějaké skupiny organismů najde větev, u které dojde k velké evoluční inovaci. Opeření u ptáků, ztráta nohou u hadů, vstup do vody u kytovců a řada dalších podobných případů. Všechny tyto skupiny byly dříve řazeny v systému jako samostatné, po boku těch, jejichž jsou ve skutečnosti součástí. Hadi byli řazeni jako skupina na stejné úrovni vedle ještěřů, přestože jsou větví hluboko uvnitř ještěřů (třeba varan je mnohem příbuznější hadovi než ještěřce). Totéž s ptáky, kteří jsou příbuznější krokodýlům než krokodýli ještěřům, či s kytovci, kteří jsou příbuznější hrochům než hroši třeba krávé. Ve všech těchto případech zafungovala LBA – jmenované skupiny jsou tak odlišné, že jim nejpříbuznější organismy jsou vzhledově mnohem podobnější svým vzdálenějším příbuzným než těm blízkým. LBA v kontextu tradiční taxonomie je tedy do značné míry důvodem, proč lidé v minulosti používali tzv. **parafyletické taxony**. To jsou skupiny, které zahrnují společného předka, avšak ne všechny jeho potomky, pouze jejich část. Tam, kde došlo k extrémní evoluci, nejsou tyto velmi pozměněné organismy do parafyletického taxonu „přijaty“, i když tam po právu patří. Na tomto místě je třeba zmínit, že v systematice organismů existuje jedna velká výjimka, kde jsou parafyletické taxony naprosto přípustné. Je tomu tak v případě druhů – ty totiž představují reálně existující entity a mnohdy nejsou definovány fylogeneticky, ale jiným způsobem (viz **rámeček 3.K**). Vyšší taxony si však lidé definují jen sami pro vlastní potřebu – a je proto třeba, aby odpovídaly realitě příbuzenských vztahů. Dekonstrukce parafyletických taxonů představuje jednu z největších bolístek pro příznivce tradičních pořádků, třeba některé učitele přírodopisu, kteří od-

•••

...

mítají přizpůsobit systém organismů současným poznatkům. S neochvějnou jistotou vám budou vyprávět, že slepýš je „beznohá ještěrka“, zatímco had ještěrem není, přestože ve skutečnosti jsou hadi také beznohými ještěry – jen zkrátka v rámci ještěrů ztratili nohy o něco více než slepýši. Výsledkem je matení studentů a chybné představy o evolučních vztazích mezi organismy. S parafyletickými taxony je to tak jako s mnoha domnělými problémy, které způsobují současné kulturní války. Neexistují a nikdy neexistovaly, ale vzdát se jich je pro mnohé lidi nepředstavitelným vstupem do nového, nepoznaného nebezpečí – kontaktu s realitou.



Různé znaky mají u organismů různě rychlou evoluci. Některé se proměňují pomalu, jiné extrémně rychle. Abychom mohli na základě znaků prozkoumat fylogenetické vztahy mezi organismy, je třeba jich naměřit co největší množství. Jednotlivé znaky (třeba morfologické) prozkoumáme jeden po druhém u všech organismů ve vzorku, který zkoumáme, a výsledky zaneseme do tabulky. V případě morfologické evoluce je nejjednodušším způsobem vyhodnocení znaků jejich volba tak, aby měl každý znak jen dvě varianty (1/0, má/nemá). Výsledná jednoduchá tabulka může následně vypadat třeba takto:

**Tab. 3.1: Matice znaků.**

	chobot	nohy	hlodavé zuby	rohy	parohy	ocas
pes	0	1	0	0	0	1
slon	1	1	0	0	0	1
mamut	1	1	0	0	0	1
kráva	0	1	0	1	0	1
veverka	0	1	1	0	0	1

Takováto tabulka – **matice znaků** – vyjadřuje, v čem se jednotlivé organismy ve vzorku liší, a v čem jsou si podobné. Může tak posloužit jako základ pro fylogenetické analýzy, které si ukážeme v dalším textu. Nyní se však ještě podíváme na jednu důležitou věc: které znaky jsou vlastně pro fylogenetickou analýzu nejhodnější.

Během prvních staletí výzkumu evoluce organismů představovaly morfologické a ekologické znaky jediné vlastnosti, které mohli výzkumníci na organismech měřit. Pro odhalení příbuzenských vazeb mezi mnoha druhy organismů to stačí – hodně morfologických znaků totiž organismy podědily po svých společných předcích, což umožňuje na základě těchto znaků vytvořit správné fylogenetické hypotézy o jejich příbuznosti. Mnohdy však tyto hypotézy, překvapivě, nebyly výsledkem kvantitativních analýz morfologických znaků. Vznikaly v hlavách specialistů na základě jejich intuice, které znaky jsou podle jejich názoru asi ty důležité. I když už byly metody kvantitativní analýzy morfologických dat použity, často byly výsledky značně nejednoznačné. Doslova Boží dopuštění tak v poklidném a relativně statickém světě tradiční taxonomie na přelomu století způsobil příchod **molekulární fylogenetiky**. V 90. letech totiž začalo být pro výzkum organismů dostupné sekvenování DNA. K zjišťování fylogenetických vazeb mezi organismy tak najednou vedle morfologických dat začala být dostupná také molekulární data – pořadí nukleotidů v nukleových kyselinách a pořadí aminokyselin v proteinech.

Proč je vlastně použití molekulárních dat pro zjišťování fylogenetických vztahů mezi organismy tak výhodné a dobré? Rovnou si řekněme, že molekulární metody nejsou nějaké jednoduché a samospásné řešení pro jakoukoli otázku, která se týká fylogeneze. Zdaleka ne všechny postupy s molekulárními daty vedou ke správným výsledkům. Mnoho úseků DNA a typů molekulárních dat není vůbec pro fylogenetiku vhodných, a i u těch, které vhodné jsou, je třeba neustále být ve střehu při interpretaci výsledků a dávat pozor na chyby. Přesto představují molekulární metody ve fylogenetice oproti tradičním morfologickým zcela zásadní posun. Jaké jsou tedy hlavní výhody molekulárních znaků oproti morfologickým? Především jich je mnohem více. V morfologické fylogenezi představuje každý morfologický znak právě jeden znak – v matici dat pro fylogenetickou analýzu je to jeden sloupec. Takových morfologických znaků můžeme na organismech, obzvláště těch s komplexní tělesnou stavbou, zaznamenat i několik desítek. V molekulárních datech však jeden znak představuje každá pozice v genomu. Genomy organismů se skládají z milionů či miliard bází, proteomy organismů ze statisíců aminokyselinových pozic. Molekulárních znaků tedy za relativně malého úsilí (trocha pipetování a sekvenace) můžeme získat obrovské množství. To však není jediná výhoda, kterou molekulární data pro fylogenetiku mají. Organismů je obrovské množství a mohou od sebe být evolučně hodně vzdálené. Společný předek eukaryot žil asi před 2 miliardami let, společný předek všech současných organismů pak někdy před 3,5 miliardami let. Za tu dobu se toho v evoluci jednotlivých linií stalo opravdu hodně – tak moc, že už si jednotlivé hluboké linie organismů nejsou skoro ničím podobné. Jak chcete na základě morfologie zjistit příbuznost mezi trepkou, muchomůrkou, kanárkem a brokolicí? Tyto organismy sice samozřejmě sdílejí některé společné vlastnosti, které podědily od svého společného předka, pro plné rozřešení jejich fylogeneze je to však zoufale málo. Genetickou informaci však obsahují všechny organismy. Molekulární znaky tak jejich fylogenezi do značné míry rozřešit umožňují, některé oblasti v genomu totiž mutují tak pomalu, že

zde je stále dostatek znaků umožňujících zjistit příbuzenské vztahy i u značně vzdálených organismů. Molekulární znaky (i když zdaleka ne všechny) však mají oproti mnoha morfologickým znakům ještě jednu výhodu, která je pro fylogenezi naprosto zásadní. Mnoho částí genomu totiž nemá žádný přímý dopad na fenotyp organismu – když v nich dojde k mutaci, na vzhledu a vlastnostech organismu to vůbec nemusí být poznat. To je extrémně důležité, protože to znamená, že na takové mutace nepůsobí selekce – vlastnosti organismu se přeci danou mutací nijak nemění. O znacích, na které nepůsobí selekce, proto říkáme, že jsou **selekčně neutrální**. O velkém množství morfologických znaků se však nic takového říct nedá. Hodně morfologických změn totiž vlastnosti organismu mění – třeba nepatrně, v kontextu evoluce to však může být důležité. Morfologická podobnost organismů tedy někdy nemusí odrážet jejich evoluční příbuznost, protože podobné znaky občas nezdědily od svého společného předka. Místo toho vznikly nezávisle na sobě (evoluční konvergencí), protože na organismy působil podobný selekční tlak. Pro jakoukoli fylogenezi je proto zcela zásadní vhodný výběr znaků. Ty musejí být selekčně neutrální, aby výsledky fylogenetické analýzy nebyly chybné. Analýza totiž nepozná, která podobnost je dědictvím po společném předku, a která vznikla díky selekci nezávisle víckrát. Proto musíme vědět, zda dané znaky nesou informaci o evolučním původu organismů (zda mají **fylogenetický signál**). Najít molekulární znaky, které nesou fylogenetický signál, je z důvodu jejich časté selekční neutrality mnohem jednodušší, než najít vhodné morfologické znaky.

#### *Metody molekulární fylogenetiky.*

V předchozím textu jsme si vysvětlili a ukázali, co je fylogeneze, k čemu ji potřebujeme znát a jaká data lze použít pro její výzkum. Jak ale samotné fylogenetické analýzy vlastně fungují? Následující odstavce budou opatrným okénkem do velmi komplikovaného a složitého světa fylogenetických metod. Na tomto místě je nutné předem upozornit, že **perfektní znalosti fylogenetických metod nejsou nutnou podmínkou pro úspěšné řešení Biologické olympiády**. Pro účely tohoto přípravného textu bude pojednání o fylogenetických metodách značně zjednodušené, řada důležitých témat v textu zcela chybí. Naší snahou je ukázat, jakým způsobem se s daty pro fylogenezi pracuje, jak vlastně fylogenetické analýzy interpretovat, a také jaké jsou jejich hlavní problémy a úskalí.

Abychom mohli provést fylogenetickou analýzu, je z genetických dat, získaných sekvenací, nejprve třeba sestavit matici znaků, podobnou té z tab. 3.1. Znaky v genetických datech totiž představují právě jednotlivé pozice v genomu. Pro úspěšnou fylogenetickou analýzu je tedy zcela rozhodující poznat, které pozice v jednotlivých sekvencích jsou **homologické** – vzájemně si odpovídají. Genetických dat je velké množství, jsou rozsáhlá, a poznat, které pozice si mezi nimi navzájem odpovídají, je výpočetně značně náročné. Proto je třeba ještě před jakýmkoli použitím molekulárních dat pro fylogenezi provést jinou výpočetně náročnou analýzu, která nám jednotlivé sekvence seřadí pod sebe tak, aby v jednom sloupci byly vždy vzájemně homologické

pozice. Výsledkem je tzv. **alignment** – doslova „seřazení“. Během sestavování alignmentu musí analýza rozhodnout nejen o tom, jak správně k sobě jednotlivé sekvence přiřadit. Během evoluce totiž často dochází nejen k záměnám nukleotidů (substitucím), ale také k jejich inzercím a delecím, tedy k tomu, že ze sekvence celá jedna pozice (celý znak) zmizí, anebo naopak nově přibude. V alignmentu se taková informace znázorňuje pomlčkou (*gap* – mezera). Následující příklad ukazuje, jak taková tvorba alignmentu v praxi vypadá. Představme si, že jsme sekvenací DNA získali následující sekvence:

- (A) ATTACGCATTAA, (B) ACTACCCATGAA, (C) TTACGCCTTAGTA,  
(D) ATACGCATTAA.

Tyto sekvence jsme podrobili algoritmu, která sestavuje alignment. Výsledný alignment vypadá takto:

- (A) ATTACGCATTA--A  
(B) ACTACCCATGA--A  
(C) -TTACGCCTTAGTA  
(D) AT-ACGCATTA--A

Co nám tento alignment o sekvencích říká? Sekvence C začíná až od druhé pozice v alignmentu. Pozice číslo 1 v ní chybí. V sekvenci D pak na třetí pozici v alignmentu došlo k delecí – pozice číslo 3 se tedy v této sekvenci vůbec nenachází a po pozici číslo 2 následuje rovnou pozice číslo 4 (došlo zde tedy nejspíše k delecí, případně u všech ostatních sekvencí k inzerci). V sekvenci C naopak dvě pozice na konci sekvence přibýly – v ostatních sekvencích tyto dva znaky vůbec neexistují (v sekvenci C tedy došlo ke dvěma inzercím, případně ve všech ostatních sekvencích ke dvěma delecím).

Jak je vidět, je správnost alignmentu pro fylogenetickou analýzu úplně klíčová. Představte si, kdybychom alignment neprovedli (resp. provedli bychom jej chybně). Srovnání jednotlivých sekvencí by pak vypadalo následovně:

- (A) ATTACGCATTAA  
(B) ACTACCCATGAA  
(C) TTACGCCTTAGTA  
(D) ATACGCATTAA

Schválně si srovnajte, kolik nukleotidů v sekvencích bychom úplně špatně přiřadili na jejich pozice. Použití takového chybného alignmentu by se rovnalo tomu, kdybychom v morfologické znakové matici do sloupce pro znak „přítomnost ocasu“ občas vyhodnotili stav znaku „barva uší“. Volba vhodné metody sestavení alignmentu je tedy nutným předpokladem k tomu, aby byla následná fylogenetická analýza relevantní; s chybným alignmentem by fylogenetická analýza byla jen surrealistickým bizárem.

Alignment tedy máme (a doufáme, že je správný – ani to samozřejmě nikdy nemůžeme vědět s jistotou), jak nyní odhalit fylogenetické vztahy mezi jednotlivými organismy? Nabízí se jednoduché, elegantní řešení: pojďme sekvence vzájemně srovnat. Organismy, které mají podobnější sekvence DNA, jsou si příbuznější než ty,

kteří je mají rozdílnější. Míra vzdálenosti dvou sekvencí, **genetická distance** neboli *p*-distance (z angl. „pairwise distance“ – vzdálenost uvnitř dvojice), se změří velmi jednoduše: je to poměr počtu rozdílných pozic (míst, kde došlo k mutacím) a celkového počtu všech pozic. Vyjádřeno matematickým vzorcem:

$$p = \frac{n_d}{n},$$

kde  $n_d$  představuje počet pozic, které jsou si ve srovnávané dvojici sekvencí rozdílné, zatímco  $n$  představuje celkový počet všech pozic. Ukažme si příklad výpočtu *p*-distance. Poslouží nám k tomu alignment následující dvojice sekvencí:

(1) AATGTAGGAATCGC

(2) ACTGAAAGAATCGC

Červeně jsou v něm znázorněny pozice, ve kterých se obě sekvence liší. Tyto pozice jsou tři: proto dosazením do vzorce ( $p = \frac{3}{14}$ ) získáme výsledek  $p = 0,21$ . Geniálně jednoduché. Je však tento výsledek správný? Matematicky rozhodně ano – tyto dvě sekvence se skutečně liší ve 21 %. My ovšem nepracujeme s nějakým teoretickým systémem. Sekvence, které zkoumáme, pocházejí z organismů, jedná se o soubory znaků, které za sebou mají dynamickou evoluci. Naším cílem není srovnávat prostou podobnost sekvencí, cílem je srovnávat **evoluční vzdálenost** – zjistit, které organismy mají mezi sebou více, a které méně evolučních rozdílů. Říká nám hodnota *p*-distance skutečně vše? Opravdu došlo během evoluce těchto dvou organismů od jejich společného předka pouze ke třem záměnám v této sekvenci? Představme si na chvíli, že bychom měli k dispozici přesné informace o tom, jak evoluce těchto dvou sekvencí v čase probíhala. V následující tabulce v levém sloupci vidíme evoluci sekvence u linie vedoucí od společného předka k organismu s číslem 1, v pravém sloupci u organismu s číslem 2. V prostředním sloupci je zapsán počet mutací, které v každém kroku proběhly. Mutace (substituce) jsou v sekvencích také vždy znázorněny barevně. Řádky v tabulce představují časové údaje, třeba miliony let.

ATTGTAGGAATCAC	0	ATTGTAGGAATCAC
ATTGTAGGA <b>CT</b> CGC	2	ATTGTAGGAATCAC
ATTGTAGGACTCGC	1	ATTGA <b>A</b> AGGAATCAC
ATTGTAGGACTCGC	2	AA <b>T</b> TGAAGGAAT <b>CG</b> C
ATTGTAGGA <b>A</b> TCGC	2	AATGAAAGAATCGC
AA <b>T</b> TGTAGGAATCGC	2	ACTGAAAGAATCGC

Z alignmentu, který jsme získali sekvencí dnešních potomků dávného společného předka to vypadá, že zde v evoluci došlo jen ke třem substitucím. Ve skutečnosti jich **však bylo 9**. Ouha. Pokud bychom nové hodnoty dosadili do našeho vzorce pro distanci, dostaneme hodně jiný výsledek. Místo distance  $p = 0,21$  získáme hodnotu zhruba  $p = 0,64$ . Zkrátka – třikrát více. Tento model je poněkud extrémní, tak velký

rozdíl zpravidla mezi prostou p-distancí a skutečnou evoluční vzdáleností sekvencí být nemusí (pokud by byl, nebyl by takový lokus pro dané organismy příliš vhodný pro fylogenetickou analýzu). Na extrémním příkladu jsme si tu však ukázali, co je to tzv. **substituční saturace**<sup>39</sup>, jeden z problémů, který musí molekulární fylogenetika řešit. Substituční saturace je způsobena skutečností, že genetické znaky mají velmi omezený počet forem. Na každé pozici v genomu může existovat jen pět variant: adenin (A), cytosin (C), thymin (T), guanin (G), anebo „nic“, neexistence pozice (-). Pokud bychom pro zjednodušení možnost inzercí a delecí zanedbali (u protein-kódujících sekvencí jsou celkem vzácné), máme pro každou pozici právě 4 možnosti. Tím je způsobeno, že p-distance s časem neroste lineárně (**obr. 3.54**), postupně se v sekvencích akumuluje víc a víc záměn, které nelze postřehnout (daná pozice zmutuje vícekrát, anebo náhodou stejná pozice v obou sekvencích zmutuje stejně). Ostatně – pokud bychom nechali počítač vygenerovat dvojice náhodných sekvencí DNA, budou si v průměru podobné z 25 % – jejich p-distance tedy bude 0,75 (na každé pozici je totiž právě 25% pravděpodobnost, že se zde náhodou objeví u obou sekvencí stejná báze, pokud zanedbáme existenci inzercí a delecí, tedy „nic“<sup>40</sup>). U sekvencí, které jsou od sebe velmi vzdáleny, tedy p-distance nenese dostatečnou informaci o evoluční vzdálenosti sekvencí. Pokud chceme odhadnout, ke kolika substitucím došlo mezi oběma sekvencemi, je třeba distanční data modifikovat – odhadnout, kolik dalších substitucí jsme asi při měření p-distance přehlédli. K tomu je ideálně zapotřebí znát dobu evoluce, která mezi oběma sekvencemi proběhla, a také substituční rychlost – údaj, který udává, jak často dojde statisticky v sekvenci k substituci. Ani jedno z toho nelze obvykle přesně změřit, a tak je třeba s těmito parametry porůznu matematicky pracovat, snažit se jich ve výpočtech zbavit, anebo je odhadnout některou ze složitých výpočetních metod.

K tomu, abychom provedli vhodnou korekci p-distance a odhadli, jaká je skutečná evoluční vzdálenost obou sekvencí, je třeba přepočítat p-distanci pomocí tzv. **substitučního modelu**. Substituční model není nic jiného, než více či méně složitý matematický vztah, který vyjadřuje, jak asi probíhala na daném lokusu evoluce. Substituční modely zohledňují pravděpodobnost, že k substituci dojde, a zpravidla také různé pravděpodobnosti různých druhů záměn. Existuje celá řada substitučních modelů. Ten nejjednodušší (jmenuje se *Jukes-Cantorův model*) pracuje s předpokladem, že pravděpodobnost každé substituce je stejná, složitější *Kimurův dvouparametrový model* pracuje s myšlenkou, že transverze (záměny purinové a pyrimidinové báze) jsou méně pravděpodobné, než tranzice (záměny purinové za purinovou či pyrimidinové za pyrimidinovou). Pro většinu fylogenetických analýz se pak u různých lokusů

---

<sup>39</sup>Saturace je doslova nasycenost. Pokud je něco saturované, znamená to, že je to nasycené – „dodávky plynu jsou saturované“ – máme dostatek plynu; „saturace kyslíkem v krvi je 93 %“ – v krvi je rozpuštěno 93 % kyslíku z množství, které dokáže pojmout.

<sup>40</sup>Pokud chcete, můžete si to experimentálně ověřit. Použijte k tomu umělou inteligenci, třeba *Chat-GPT*: zadejte příslušný vstup (např. „vygeneruj 1000 dvojic náhodných sekvencí DNA o délce 100 bp; pak spočítej průměrnou p-distanci těchto párů“). Výsledek se bude pohybovat kolem 0,75.

(či pozic v lokusech) používají výrazně složitější substituční modely s velkým počtem parametrů. To, jaký substituční model je pro který lokus nejvhodnější (kterému modelu se nejspíše nejvíc blíží evoluce daného lokusu), se zjišťuje samostatnou, výpočetně náročnou analýzou. Další náročné výpočty jsou pak třeba při odhadování jednotlivých parametrů.

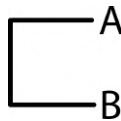
Data pro fylogenetickou analýzu (distance zkorigované pomocí substitučních modelů) bychom tedy měli. Jak ale zjistit (či odhadnout) samotnou fylogenezi organismů, ze kterých jsme data získali? Jistě vás napadne, že nejjednodušším způsobem bude prostě se podívat, které distance jsou menší než jiné, a podle toho provést konstrukci fylogenetického stromu. To je skutečně nejjednodušší způsob, jak vytvořit fylogenetickou hypotézu. Algoritmů, které umožňují **konstrukci fylogeneze**, existuje několik. Ten úplně nejjednodušší zvládnete sami s tužkou a papírem, jak si nyní ukážeme.

Mějme malý vzorek dat, ze kterých jsme vypočítali párové evoluční distance. Jednotlivé sekvence (organismy, ze kterých sekvence jsou) označíme písmeny A–D. Tyto distance si vyneseme do tabulky:

**Tab. 3.2**

	A	B	C	D
A	-			
B	0,2	-		
C	0,6	0,5	-	
D	0,7	0,5	0,9	-

Nyní se na tabulku podíváme, a najdeme dvojici, která má nejmenší distanci. Tou je dvojice AB. Proto si AB budou ve fylogenetickém stromě nejbliže.



**Obr. 3.51**

Nyní za pomoci aritmetického průměru vypočítáme vzdálenost celé této dvojice od ostatních sekvencí:

$$AB \text{ vůči } C: \frac{0,6+0,5}{2} = 0,55,$$

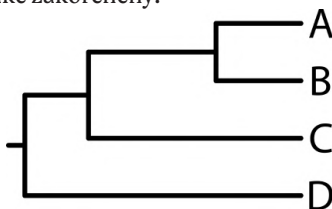
$$AB \text{ vůči } D: \frac{0,7+0,5}{2} = 0,6.$$

Z nových distancí následně vytvoříme novou tabulku:

**Tab. 3.3**

	AB	C	D
AB	-		
C	0,55	-	
D	0,60	0,90	-

Teď budeme postup opakovat – najdeme další dvojici, která si je nejbliže. Tou je skupina ABC. Protože vzorek obsahuje jen 4 položky, umožní nám to už rozřešit celý strom, který bude navíc také zakořeněný.

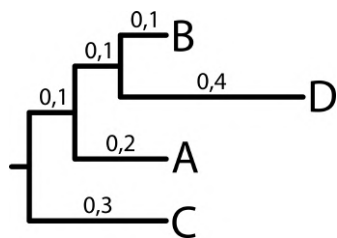


**Obr. 3.52**

Metoda, kterou jsme použili ke konstrukci tohoto fylogenetického stromu, se jmenuje **UPGMA** (z angl. *unweighted pair group method with arithmetic mean*). Výsledky se zdají být úplně skvělé. Pokud jsou distance úplně správné (což zpravidla nejsou), mohl by být teoreticky správný i celý strom. Až na jeden pořádný problém. Evoluce totiž zdaleka není stejně rychlá ve všech případech a na všech větvích fylogenetického stromu. V tomto fylogenetickém stromě nejsou zakresleny pouze fylogenetické vztahy. Smysl má i **délka větví** v grafu<sup>41</sup>. Délka větve konkrétně zde odpovídá, zjednodušeně řečeno, tomu, kolik evolučních změn na dané větvi k dalšímu uzlu proběhlo<sup>42</sup>. V případě stromu konstruovaného metodou UPGMA jsou vždy obě sesterské větve stejně dlouhé, jejich délka odpovídá polovině distance mezi skupinami. Co když ale evoluce na jedné z větví proběhla rychleji nebo pomaleji než na těch ostatních? Představme si jiný hypotetický případ evoluce, kterou tentokrát přesně popisuje následující strom:

<sup>41</sup>Možná jste se někdy setkali s pojmem **kladogram**, který se občas chybně uvádí jako synonymum pojmu *fylogenetický strom*. Ve skutečnosti je kladogram pouze konkrétním typem fylogenetického stromu – je to takový fylogenetický strom, ve kterém délka větví nenesou žádnou informaci. S takovými stromy se ale v biologii pracuje jen naprosto výjimečně – zpravidla slouží jen ke schematickému znázornění fylogenetických vztahů. Pokud se tedy v nějakém odborném článku setkáte s fylogenetickým stromem, skoro jistě o kladogram nepůjde.

<sup>42</sup>Jinak je tomu v případě stromů, které jsou **datované** (zde má délka větví význam uplynulého času od společného předka k jeho potomkům). V takovém stromě jsou pak sesterské větve stejně dlouhé, jako u stromu konstruovaného metodou UPGMA, ovšem z jiného důvodu.



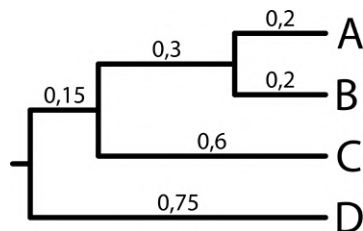
Obr. 3.53

Délka větví v tomto stromě odpovídá skutečné rychlosti evoluce v dané skupině. Na každé větvi je délka též číselně uvedena. Vidíme, že ve dvojici B a D nebyla evoluce stejně rychlá, jako je tomu jinde – taxon D má výrazně rychlejší evoluci oproti zbytku stromu. Když se podíváme na distanční tabulku k tomuto vzorku, uvidíme, že přestože jsou si B a D sesterské, jejich distance je větší, než je distance B od A.

Tab. 3.4

	A	B	C	D
A	-			
B	0,4	-		
C	0,6	0,6	-	
D	0,7	0,5	0,9	-

Pokud tedy použijeme metodu UPGMA, dopustíme se chyby – kvůli rozdílné rychlosti evoluce u taxonu D nám analýza chybně přiřadí k sobě taxony B a A, a výsledkem bude následující chybný strom:



Obr. 3.54

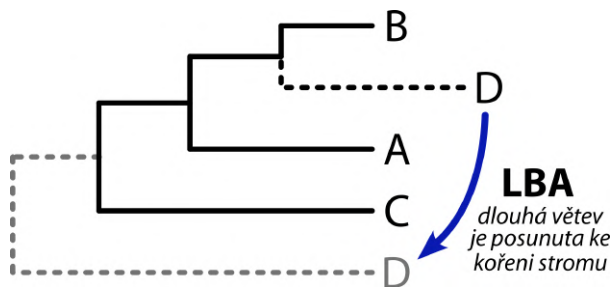
Všimněte si, co se stalo. Topologie zbylých částí stromu zůstala stejná – A je si pořád bližší s B než s C. Analýza však nedovedla pochopit, že D je k A evolučně blíže než B. Při evoluci směrem k D totiž došlo k zrychlení evoluce, a distance mezi A a C tak narostla do té míry, že nám větev D najednou vypadá extrémně vzdálená nejen vůči A, ale i vůči všem ostatním – a odplula nám kamsi pryč, ke kořeni stromu.

Metoda UPGMA, spolu se všemi ostatními složitějšími algoritmičtými metodami konstrukce fylogeneze, je totiž velmi náchylná na jeden z největších strašáků

fylogenetiky: tzv. **přitahování dlouhých větví** (z anglického *long branch attraction*, **LBA**). Na některých větvích může být substituční rychlost o tolik vyšší než je ve zbytku stromu, že distance mezi takovou větví a větví jí sesterskou je vyšší, než distance sesterské větve k nějaké jiné. Tím se dlouhá větev posune ke kořeni stromu, případně se dlouhé větve přitáhnou k sobě (a outgroup mívá velmi dlouhou větev) – a strom je tak celý špatně. LBA představuje jeden z největších problémů, se kterým se evoluční systematika a fylogenetika musí potýkat. Velmi často se totiž stává, že evoluce některé skupiny se „utrhne ze řetězu“ a hodně se zrychlí. Běžné je to třeba v případě, že nějaký organismus získá velkou evoluční výhodu nebo se mu povede přeskočit na jinou životní strategii (třeba parazitismus). To vede k tomu, že náhle výrazně zrychlí jeho evoluce. Shodou okolností jsou to zrovna ty nejpodivnější, nejobtížnější zařaditelné organismy, které zpravidla mají „dlouhé větve“, a je velmi těžké správně odhadnout jejich fylogenetické vztahy se zbytkem organismů.

Jakým způsobem tedy zajistit, abychom z nebezpečí LBA co nejlépe unikli? Mechanismů, jak toho docílit, je poměrně mnoho, ovšem úplně se nebezpečí LBA zbavit nelze. Velkou pomocí je třeba použití velkého množství dat, abychom z nich získali co nejvíce informací a co nejlepší signál. Základem pro odhad správné fylogeneze (i správných délek větví fylogenetického stromu) je však použití komplexnějších metod, než jsou ty algoritmické (UPGMA a další takové). Žádná z metod, které dovedou fylogenetický strom sestrotit, totiž proti LBA není dost dobrá. Je proto třeba zvolit opačné řešení. Najdeme metodu, která nám strom sice nevytvorí, ale pokud jí nějaký už vytvořený strom ukážeme, tak nám řekne, „jak je dobrý“ – jak moc odpovídá našim datům. Následně této metodě ukážeme všechny varianty topologie stromu, které pro naše data existují – a prostě ji necháme vybrat tu nejlepší.

Zní to skvěle, má to ale háček. S přibývajícím počtem terminálních uzlů (organismů v našem vzorku) velmi rychle roste počet existujících topologií. Pro 3 taxony existují tři varianty možné topologie zakořeněného fylogenetického stromu: buď jsou si sesterské taxony AB a jim sesterský taxon C ((AB)C), nebo analogicky ((AC)B) a ((BC)A). Pro 4 terminální uzly existuje 15 možných topologií, pro 10 taxonů jich existuje už přes 34 milionů, a třeba pro 50 taxonů existuje zhruba  $2,8 \times 10^{76}$  mož-



**Obr. 3.55:** *Long branch attraction* u topologie stromu, který jsme zkoumali v předchozím cvičení.

ných topologií<sup>43</sup>. Kdybychom pro fylogenetickou analýzu vzorku o 50 taxonech použili kompletně celou dostupnou výpočetní kapacitu současných počítačů, potřebovaly by k prověření všech existujících topologií více času, než kolik ho uběhlo od vzniku Vesmíru. V našich počtech navíc hovoříme jen o prostých topologiích – různých stromů (lišících se krom topologie i délkou větví) existuje teoreticky až nekonečně mnoho. Organismů ve fylogenetických analýzách navíc potřebujeme mít daleko více, než 30 nebo 50 – mnohé fylogenetické studie pracují s tisíci terminálních uzlů. Jak z toho ven? Musíme zkrátka vybírat z existujících stromů – a hledat ten nejlepší, na který narazíme. Je to podobné, jako když třeba ve městě hledáte nejlepší restauraci. Přijdete do velkého města, díváte se na jídelní lístky restaurací, a vyberete si tu s nejlepším menu. To je samozřejmě možné dělat náhodně, tak ale dnes nejspíš nejlepší restauraci nikdo hledat nebude – zabralo by to hrozně moc času a většina restaurací, které bychom prohlédli, by se ani náznakem neblížila našemu vysněnému podniku. Proto je třeba trochu znát cestu. Místo náhodného bloumání předměstími je potřeba zjistit, kde jsou ve městě dobré restaurace, tam vystoupit z metra a pohybovat se v příslušné čtvrti. Velmi podobným způsobem funguje ve fylogenetice prohlédávání **stromového prostoru**. Představme si množinu existujících stromů pro náš vzorek jako prostor – třeba právě město. Různé varianty stromů představují různé restaurace. Abychom věděli, kde začít, najdeme si v online mapách nějakou restauraci, o které víme, že by mohla být dobrá, a u ní začneme s hledáním. V případě fylogenetické analýzy tedy nevybereme počáteční strom pro hledání náhodně, ale sestrojíme jej některou z algoritmických metod (třeba naším UPGMA, nebo některou z lepších a složitějších metod, jako je třeba metoda *Neighbor-Joining*). Naše fylogenetická analýza změní pro strom sestrojený algoritmem, jak moc „je dobrý“ – vygeneruje pro něj jeho **skóre**. Následně necháme naši analýzu, aby topologii stromu, případně délku větví v tomto stromě, trochu změnila – třeba přehodila pozici jedné větve. Nový strom, který analýza navrhne, bude docela blízký tomu původnímu (v našem podobenství o restauracích to bude velmi podobná restaurace nedaleko té, u které jsme začali). Analýza se nyní podívá, zda má nový strom lepší, anebo horší skóre, než ten původní. Pokud má skóre horší, vrátí se analýza k původnímu stromu, a zkusí jinou záměnu. Pokud je však skóre lepší, analýza na nový strom přejde. Následně udělá další záměnu a postup se opakuje. Analýza tak postupně prochází stromový prostor a strom neustále vylepšuje. Nakonec nastane situace, kdy analýza vyzkouší všechny možné jednotlivé záměny ve stromě, na kterém zrovna je, a všechny budou horší. Tento moment odpovídá situaci, kdy budeme stát u nějaké už opravdu dobré restaurace, a v okolí na dohled žádná lepší restaurace není. V tu chvíli jsme našli, co jsme hledali – vstoupíme do restaurace a objednáme si. Stejně tak i naše

---

<sup>43</sup> Počet existujících topologií zakořeněného stromu pro  $n$  terminálních uzlů lze spočítat jako  $(2n - 3)!!$ . Symbol  $!!$  značí dvojitý faktoriál, který je pro lichá čísla  $x$  součinem všech lichých přirozených čísel od  $x$  do 1. Velmi pěkně s Vámi krok za krokem výpočet i s demonstrací, jak počet stromů s rostoucím  $n$  extrémně roste, projde *ChatGPT* na vstup = *Show me the growth of number of possible rooted phylogenetic tree topologies existing for 3 – 10 terminal nodes.*

analýza v tu chvíli proces procházení stromového prostoru ukončí a nalezený strom označí za nejlepší.

Jak vyplývá z popsaného procesu, nejlepší strom, který analýza najde, vůbec nemusí být ten úplně nejlepší existující strom ve stromovém prostoru. Někde ve městě možná existuje nesrovnatelně lepší restaurace, než ta, ke které jsme našim postupem došli. Problém je v tom, že nemáme tušení, kde je – jediný efektivní způsob hledání dobré restaurace nás zavedl k jiné. Nic moc lepšího ale v tuto chvíli k dispozici nemáme. Existují sice způsoby, jak se dostat k ještě lepším restauracím, způsob, jak s jistotou najít tu úplně nejlepší – strom, který ze všech těch existujících stromů nejlépe sedí pro naše data, neexistuje.

Pro skórování fylogenetických stromů při procházení stromového prostoru se používá několik metod. Některé z nich využívají evoluční distance a substituční modely, jiné nikoliv. Mezi metody, které nepracují s distancemi, patří metoda maximální parsimonie, která, na rozdíl od všech ostatních metod molekulární fylogenetické analýzy, pracuje s jednotlivými pozicemi v alignmentu jako se znaky (alignment zde tedy vystupuje jako matice znaků). Skórování fylogenetického stromu metodou maximální parsimonie vypadá tak, že na strom se vždy vymapuje konkrétní znak (zjednodušeně řečeno – na každý terminální uzel si napíšeme, jaký nukleotid v dané pozici u příslušné sekvence je). Následně analýza zjistí, jaký nejmenší počet substitucí musel během evoluce podle nabídnuté topologie nastat. Tímto způsobem metoda maximální parsimonie projde postupně pro daný strom celý alignment, a nakonec sečte výsledky ze všech pozic do finálního skóre. Strom, který vysvětluje evoluci alignmentu s nejmenším počtem nutných substitucí, označí metoda jako nejlepší. Maximální parsimonie tedy, jak již název napovídá, vychází z logiky tzv. Occamovy britvy. To je princip vědecké metodologie, který říká, že za nejpravděpodobnější vysvětlení pozorovaného jevu máme považovat takové vysvětlení, pro které je třeba co nejméně jevů a entit – nejjednodušší možné vysvětlení. V tomto případě je nejjednodušší – maximálně parsimonní – fylogenetická hypotéza pro naše data taková, která umožňuje vysvětlit vznik rozdílů v našich sekvencích nejmenším možným počtem změn stavu znaků. Metoda maximální parsimonie je pro svou jednoduchost výpočetně poměrně snadná, a její velkou výhodou je, že umožňuje kombinovat různé typy znaků – třeba molekulární znaky s morfologickými. Výborně se také hodí pro čistě morfologické fylogeneze. Obojí je užitečné, pokud chceme například do fylogeneze současných organismů přidat i nějaké fosilní, ze kterých je zpravidla možné skórovat pouze morfologické znaky. Nevýhodou metody maximální parsimonie je však její nedostatečná citlivost k různým rychlostem evoluce napříč stromem a náchylnost k problému LBA. Navíc je často chybná i její základní premisa – maximálně parsimonní strom jednoduše vůbec nemusí být ten správný. Evoluce je totiž dynamický jev a velmi často vůbec neprobíhá tím nejjednodušším možným způsobem, nýbrž zkrátka jiným.

Pro čistě molekulární fylogeneze se v současnosti nejčastěji používají metody, které jsou založeny na bayesovské statistice. Jde především o **metodu maximální**

**věrohodnosti** (*maximum likelihood*) a **bayesovskou metodu**. Podívejme se blíže na to, jak tyto metody fungují, a s jakými proměnnými vlastně pracují. Základem bayesovských metod je tzv. **Bayesův vzorec**. To je matematický vztah, který ukazuje, jak spolu souvisí různé druhy pravděpodobnosti jevu – v případě fylogenetických dat je to *apriorní pravděpodobnost, posteriorní pravděpodobnost a věrohodnost* neboli *likelihood*. Zní to strašně? Spolu s biblickými anděly před dalším vysvětlováním pravíme: **NEBOJTE SE**. Zas tak příšerné to není.

Bayesův vzorec vypadá takto:

$$P(H|D) = P(H) \frac{P(D|H)}{P(D)}.$$

Písmeno P ve vzorci značí pravděpodobnost (ta se v matematice vyjadřuje jako číslo v uzavřeném intervalu mezi nulou a jedničkou). Písmeno H značí hypotézu, písmeno D pak data.

$P(H|D)$  představuje posteriorní pravděpodobnost, tedy pravděpodobnost, že při datech, která jsme naměřili, platí hypotéza, kterou zkoumáme.  $P(H)$  představuje apriorní pravděpodobnost – to je pravděpodobnost, že hypotéza, kterou zkoumáme, je vůbec reálně možná.  $P(D)$ , jmenovatel zlomku, je pravděpodobnost dat. Ta říká, jak je pravděpodobné, že naše naměřená data platí (že v nich není chyba). A pak je tu poslední člen, čítec zlomku –  $P(D|H)$ , **věrohodnost** neboli **likelihood**. To je zvláštní údaj, který říká, jaká je pravděpodobnost, že data, která jsme naměřili, budou vypadat právě tak, jak vypadají, když by platila naše zkoumaná hypotéza. Že to zní všechno stejně? Pojdme si uvést názorný příklad.

Vojta s Tomášem sedí v domě a venku se ozve zvuk rozbitého květináče. „Slyšel jsem dobře?“ zeptá se Vojta.

„Slyšel,“ odpoví Tomáš. „Sakra, kdo rozbil ten květináč?“

Vojta má jasno: „To byl zahradní trpaslík. Na zahradě ti žije zahradní trpaslík, který se baví tím, že občas rozbíjí květináče!“

„To je nesmysl,“ oponuje Tomáš. „Zahradní trpaslíci přece neexistují!“

Vojta ale namítne: „Pravda, skutečně nejspíš neexistují – ale kdyby existovali a jeden na zahradě skutečně byl, pak bychom velmi pravděpodobně uslyšeli zvuk rozbitého květináče!“

Podívejme se nyní na rozhovor z hlediska Bayesova vzorce. Na počátku jsou data – Vojta s Tomášem slyšeli zvuk rozbitého květináče. Pravděpodobnost dat  $P(D)$  je vysoká – Vojta slyšel dobře, oba se shodují, že data platí. Hypotéza, kterou zkoumáme, zní, že na zahradě rozbil květináč zahradní trpaslík. Tomáš správně namítl, že apriorní pravděpodobnost  $P(H)$  hypotézy trpaslíka je velmi nízká, protože trpaslíci neexistují. Vojta však namítl důležitý argument – že likelihood  $P(D|H)$  hypotézy trpaslíka je vysoký, protože kdyby trpaslíci existovali a jeden na Tomášově zahradě

byl, je velmi pravděpodobné, že bychom zaslechli právě takový zvuk, jaký jsme slyšeli. Pokud si všechny údaje dosadíme do vzorce, získáme verdikt – posteriorní pravděpodobnost  $P(H|D)$  hypotézy trpaslíka je nízká. Jak bude zkoumání nastalé situace pokračovat? Možná, že by bylo výhodné při vyšetřování zahrnout pouze takové hypotézy, které nejsou úplně absurdní. Likelihood trpaslíků je obdobně vysoký, jako třeba likelihood teletubbies či zombií – ani jedna z těchto entit však na Tomášově zahradě není, protože (velmi pravděpodobně) neexistují. Budeme tedy srovnávat jen hypotézy o vysoké apriorní pravděpodobnosti, což nám umožní tuto proměnnou zanedbat a dále se jí nevěnovat. Pravděpodobnost dat se rovná 1, proto i ji můžeme zanedbat. V tu chvíli se však Bayesův vzorec značně zjednodušuje. Z původního

$$P(H|D) = P(H) \frac{P(D|H)}{P(D)}$$

nám totiž zůstalo jen:

$$P(H|D) = P(D|H).$$

Najednou by tedy pro odhad posteriorní pravděpodobnosti měl stačit jen likelihood – věrohodnost! A skutečně: víme, že Tomáš má na zahradě několik živočichů – slepice, cvrčky, a také jednoho značně neohrabaného vlčáka. Pokud srovnáme likelihoody vysvětlení, že květináč rozbilo jedno z těchto zvířat, bude zdaleka nejvyšší pro vlčáka. Když Tomáš s Vojtou vyjdou ven, je jasno – provinilý pes už se snaží nacpat do kurníku, aby unikl hněvu. Pokud srovnáváme hypotézy o obdobné apriorní pravděpodobnosti, likelihood je dobrým ukazatelem, zda je vysoká nebo nízká pravděpodobnost hypotézy.

Jak využít tento princip ve fylogenetice? Stejně jako v případě rozbitého květináče, i v případě fylogenetických dat zanedbáváme pravděpodobnost dat – ta se rovná 1. Apriorní pravděpodobnost fylogenetických hypotéz nevíme, není ale důvod domnívat se, že při prohledávání stromového prostoru bychom se nutně museli prodírat nějakými totálně absurdními, které by náhodou měly mít vysoký likelihood. Pak už stačí jen odhadnout pro fylogenetickou hypotézu její likelihood (opět na základě substitučních modelů). Likelihood hypotézy poslouží jako skóre, a strom s nejvyšším likelihoodem bude vybrán jako nejlepší strom. To je ve zjednodušené podobě podstata **metody maximální věrohodnosti** neboli *maximum likelihood*. Jejím výsledkem je tedy, podobně jako u metody maximální parsimonie, nejlepší strom. Jak jsme si už ale vysvětlili výše, je to pouze nejlepší ze stromů, které analýza našla. Mohou existovat i lepší stromy, analýza se k nim však nemůže dostat, protože k nim nelze dojít od počátečního stromu tak, že budeme postupovat vždy k lepšímu.

Vzpomeňme si na příklad s restaurací – co když je nejlepší restaurace jinde ve městě, než jsme začali s hledáním? Tento problém pomáhá vyřešit **bayesovská metoda** fylogenetické analýzy. Ta prohledává stromový prostor dost jinak, než jsme dosud viděli. Mechanismus postupu ve stromovém prostoru je v zásadě stejný. Baye-

sovská metoda začíná u nějakého počátečního stromu, a následně se podívá na některý z velmi podobných stromů v okolí. Pokud zjistí, že je nový strom lepší, přejde na něj, stejně jako metoda maximální parsimonie či maximální věrohodnosti. Pokud však strom lepší není, bayesovská metoda jej nezavrhne úplně. Srovná, kolikrát je likelihood nové hypotézy horší, než je likelihood té stávající, a následně na novou hypotézu přejde s pravděpodobností, která tomu odpovídá. Pokud je třeba nová hypotéza z 86 % stejně dobrá jako ta stávající, přejde na ni bayesovská metoda s pravděpodobností 86 %. Z toho plyne, že bayesovská metoda velmi ochotně zkusí i hypotézy s horším likelihoodem, a stromový prostor tak prochází značně dynamicky. Výsledkem bayesovské metody však není nejlepší strom. Obvykle totiž bayesovská metoda na jednom stromě nezůstane – její vlastnosti způsobují, že nejdřív nějakou dobu prohledává stromový prostor, a nakonec se zpravidla ustálí na několika hypotézách o celkem podobném likelihoodu, které navštěvuje neustále opakovaně. Procházení stromového prostoru bayesovskou metodou tedy nemá žádný konec, může běžet neomezeně dlouho – tomuto algoritmu nekonečného procházení stromovým prostorem říkáme **řetězec MCMC** (zkratka z *Markov Chain Monte Carlo*). Jak tedy bayesovskou analýzu vyhodnotit? V jednu chvíli prostě řetězec (případně více naráz běžících řetězců) musíme zastavit. To uděláme ve chvíli, kdy jednotlivé řetězce tzv. konvergují – všechny už se pořád točí na stejných hypotézách. Následně se podíváme, které hypotézy (stromy) metoda neustále navštěvuje. Hypotézy, které metoda procházela na začátku (v, řekněme, „fázi hledání“), odstraníme (říká se tomu *burn-in*), a věnujeme se jen těm, které metoda navštěvuje po konvergenci. Následně z těchto rozdílných stromů vytvoříme **konsenzus**<sup>44</sup>. Ty části stromu, ve kterých se shodují, budou v konsenzu rozřešené, tam, kde se hypotézy výrazně rozcházejí, analýza nemohla rozhodnout, a ty tak zůstanou nerozřešeny. Metoda navíc dovede určit také **podporu větvení** – pravděpodobnost, že danou větev ve stromě naše data podporují. Velikost podpory větvení u Bayesovské metody je vyjádřena jako procento stromů, ve kterých daná větev existuje. V případě metody maximální věrohodnosti lze také určit podporu větvení. Není to však možné z podstaty analýzy, proto je třeba pro zjištění podpor provést další, výpočetně mnohem náročnější analýzy (hlavně tzv. *bootstrapping*), které celý náš vzorek rozkouskují a porůznu s ním počítají, aby zjistily, jak silná fylogenetická hypotéza je.

Z výše uvedeného plyne, že Bayesovská metoda je výpočetně velmi náročná, a navíc stojí hodně času. K rozumným výsledkům totiž zpravidla dospěje po velkém počtu generací (kroků). V praxi se řetězce MCMC nechávají běžet třeba 10 milionů generací. To je výpočetně relativně náročné i v případě, že analyzujeme malý vzorek dat (třeba 5 genetických lokusů). U velkých souborů dat (třeba celých genomů) už je Bayesovská analýza výpočetně tak náročná, že se většinou používá spíše metoda ma-

<sup>44</sup>Konsenzus je shoda ve smyslu společné kompromisní dohody – „dosáhli jsme konsenzu“ – dohodli jsme se; „výsledné prohlášení je konsenzem koalice s opozicí“ – koalice i opozice se dohodly na prohlášení, které obsahuje body, se kterými všichni souhlasí. Konsenzus fylogenetických stromů analogicky obsahuje větvení, která se vyskytují ve všech (nebo většině) stromů, které zahrnujeme.

ximální věrohodnosti. U menších datových souborů pak zpravidla využíváme oba druhy analýzy, a zjišťujeme, zda se výsledky shodují. Pokud ne, je pravděpodobné, že naše data nejsou dostatečná k tomu, abychom správně určili fylogenetickou hypotézu.

Ukázali jsme si, že metody pro stanovení fylogenetických hypotéz jsou poměrně složité a výpočetně náročné. Přesto představují základ současné systematické, evoluční a organismální biologie. Jak vlastně můžeme získat pro fylogenetickou analýzu data? Velmi běžným způsobem, který donedávna pro svou jednoduchost zcela převládal, je výběr několika genů, které poslouží pro fylogenetickou analýzu. Vybere se několik genů, o kterých je známo, že obvykle nesou fylogenetický signál, následně se amplifikují metodou PCR, sekvenují a pracujeme s nimi, jak jsme si ukázali výše. V současné době však značně pokročily metody sekvenování nové generace, které umožňují analýzu velkého množství sekvencí naráz (případně i celých genomů). Pro účely fylogenetické analýzy tak postupně „tradiční molekulární fylogenetika“ pomalu ustupuje ve prospěch **fylogenomiky**, která umožňuje získat nesrovnatelně více genetických dat. Své využití pro molekulární fylogenezi má také analýza **transkriptomů**, tedy všech genů, které se v organismu exprimují. Při analýze transkriptomů se z organismu namísto DNA izoluje RNA, která se následně sekvenuje. Mnohé genomické metody také nevyužívají celé genomy, ale pouze některé jejich části (třeba takové, o kterých víme, že je zde možné najít lokusy s dobrým fylogenetickým signálem). Takový přístup může být levnější, protože podrobně sekvenovat celý genom je i dnes relativně nákladné, a navíc by také bylo zbytečně výpočetně náročné s tak velkými daty pracovat. Mnoho současných fylogenetických analýz tedy probíhá na základě analýzy velkého množství genetických dat z genomů, avšak nikoli úplně celých genomů. Pokud jste někdy v nějakém vědeckém článku viděli metody, které se jmenují třeba UCE nebo AHE, jsou to právě takovéto metody.

Fylogenetickou hypotézu bychom tedy měli – ale k čemu nám to nyní bude? Již jsme si ukázali, jak velký význam má studium fylogeneze organismů pro **biosystematiku**. Znalost fylogenetických vazeb mezi organismy je však zcela zásadní prakticky pro jakékoli přemýšlení o jejich evoluci. Díky znalosti fylogeneze můžeme zjistit, jak probíhala evoluce jednotlivých znaků, anebo třeba rozšíření organismů na geografické škále. Znaky i rozšíření organismů lze **mapovat na fylogenezi**. To znamená, že provedeme analýzu, která nám odhadne, kolikrát a kdy který znak v evoluci vznikl, případně jak se znaky během evoluce u organismů měnily (**obr. 3.23**). Stejně tak můžeme díky mapování biogeografie organismů na fylogenezi zjistit, kde která skupina vznikla a jak se šířila po světě. Velmi důležitou informací pro všechny tyto analýzy je pak také informace o tom, **kdy** vlastně ke které evoluční události došlo. Ve všech případech, které jsme si ukázali výše, měla délka větvi fylogenetického stromu význam, zjednodušeně řečeno, množství evolučních událostí, ke kterým došlo od předka k potomku. Existují však analýzy, které umožňují odhadnout **datovanou fylogenezi** organismů. K tomu, abychom mohli fylogenezi datovat, je zapotřebí

**3.K FYLOGENETIKA A TAXONOMIE.** Fylogenetika je kromě pochopení evoluce organismů důležitá ještě z jednoho důvodu (a právě kvůli němu jste se s ní nejspíše už někdy setkali). Je jím systematická biologie a taxonomie organismů – tedy snaha zařadit všechny organismy do systematických skupin, a ty následně pojmenovat. Tato snaha (jak si ukážeme více v kapitole 5) je dokonce starší než samotná evoluční biologie, zakladatelem systému organismů je švédský botanik Carl von Linné, který tak učinil už v polovině 18. století. Od té doby samozřejmě systematická biologie prošla řadou zásadních paradigmatických změn. Tou nejdůležitější je samotné pozadí toho, proč a na základě čeho vlastně systém organismů tvořit. Linné nebyl příznivcem žádné z proto-evolučních teorií, které v jeho době již pomalu vznikaly mezi osvícenskými učiteli. Byl zapřisáhlým biblickým kreacionistou, věřil tedy, že všechny organismy byly stvořeny během jediného týdne před asi 6 000 lety, a od té doby se jednotlivé druhy nijak nemění. Jeho snahou bylo následovat biblickou Boží vůli, aby lidé obdivovali, klasifikovali a pojmenovali organismy. Důvod tvorby systému přírody byl tedy u Linného silně nábožensky motivovanou činností. Svou klasifikaci založil Linné na tom, jak jsou si jednotlivé organismy vizuálně podobné (třeba savce rozděloval do skupin podle tvaru a složení jejich chrupu). Jeho mechanismus pojmenování organismů a jejich rozdělení do taxonů (systematických skupin) se ukázal jako natolik praktický a geniální, že si jej biologie ponechala i po své sekularizaci a příchodu evolučního myšlení (tím ostatně biologie jako obor fakticky teprve vznikla). S příchodem evolučního myšlení si lidé uvědomili, že organismy jsou si podobné z jednoduchého důvodu – protože jsou si příbuzné a mnoho svých vlastností podělily po svých společných předcích. Systematika organismů s vědomím existence biologické evoluce tak náhle získala naprosto nový rámec – systematické jednotky najednou nejsou jen člověkem vymyšlené škatulky, do kterých prakticky seřazujeme podobné organismy. Organismy jsou si příbuzné, a proto chceme systematickými názvy označovat jednotlivé evoluční linie. To proto se systematika organismů neustále dynamicky mění. Stále se totiž zlepšují naše znalosti o tom, které skupiny organismů jsou si jak příbuzné. Dlouho však byly možnosti toho, jak zjistit příbuzenské vztahy mezi organismy, značně omezené, jak jsme si ukázali v základním textu.

vědět, jaká je zhruba mutační rychlost alespoň některého z lokusů, který používáme pro fylogenezi. Mutační rychlost se samozřejmě může napříč organismy v našem vzorku (jakož i mezi jednotlivými lokusy) lišit, to se ale dá částečně odfiltrovat použitím různých modelů rychlosti evoluce. Na základě známé mutační rychlosti pak je možné odhadnout, kdy došlo ke které evoluční události, na základě odhadů počtu substitucí dle substitučních modelů. Takovéto **molekulární hodiny** však často poskytují chybné výsledky, neboť jejich rychlost se, jak jsme si už řekli, napříč skupi-

nami organismů i v čase mění. Během rychlé diverzifikace třeba molekulární hodiny tikají mnohem rychleji, než v době, kdy organismy už tolik nediverzifikují. Proto je třeba pro co nejsprávnější dataci fylogeneze molekulární hodiny **kalibrovat**. Jak se to dělá? Velmi důležitým prvkem ve výzkumu makroevoluce organismů představuje **paleontologie**. Paleontologie je obor, který se zabývá popisem a interpretací fosilií – pozůstatků organismů z minulých období historie Země, které se zachovaly v geologickém záznamu. O tom, jak fosilie vznikají a jak může paleontologie získávat informace o ekologických vazbách v pravěkých ekosystémech, se více dočtete v kapitole 4. V kapitole o evoluci organismů má však paleontologie nezastupitelné místo – díky fosiliím totiž můžeme zkoumat, jak vypadali předchůdci dnešních organismů, a tedy i jak se vyvíjely různé tělní soustavy, anatomické struktury i životní strategie. Díky paleontologii však můžeme získat především nejcennější informace, které potřebujeme pro dataci fylogeneze – informace o tom, v jaké době už existovaly organismy, které patří do některé ze současných zkoumaných evolučních linií. Pokud budeme chtít datovat třeba fylogenezi brouků, můžeme díky paleontologického záznamu zjistit například to, že už v druhohorách existovali zástupci současných čeledí brouků – potomci společného předka těchto čeledí. Když do analýzy přidáme informaci, že daná skupina už existovala v nějakém čase, výrazně to pomůže k získání správnějších výsledků datace fylogeneze.



---

## 4. PAMĚŤ PLANETY ZEMĚ A KRAJINY

---

Dosud jsme se v našem textu věnovali paměti v kontextu jednotlivých organismů. Paměť, tedy informace o minulosti, však najdeme i v celé krajině, v prostředí, kde organismy žijí. Jaké informace můžeme vyčíst z krajiny? Co se můžeme dozvědět o její minulosti? Na Zemi můžeme najít množství informací a známek o tom, jak vypadala v minulosti. Svědectví o ztracených světech najdeme všude tam, kde se mohly v minulosti nějaké informace – materiály či organismy – v dávných dobách ukládat. V následující kapitole si proto ukážeme, jakým způsobem se v krajině ukládají informace o dějích a organismech v ní, a jak je možné díky tomu získávat z krajiny informace o její minulosti.

### 4.1 Datování událostí v historii Země

V předchozí kapitole jsme mluvili o datování fylogenetických hypotéz a ukázali jsme si, že při tom mají velký význam správně datované fosilie. Jak ale vůbec zjistit, jak je který kámen starý? Lidé od pradávna zkoušeli odhadovat, jak starý je svět. Nástroje pro odhad těchto informací přináší znalosti z geologie, chemie, fyziky i biologie. Chceme-li nahlédnout do geologické paměti naší planety, můžeme využít dva základní přístupy; relativní a absolutní datování.

**Relativní datování** typicky využívá postupného vzniku sedimentárních hornin ukládáním materiálu působením gravitace ve vrstvách v průběhu času. Vrstva vrchní (v době vzniku) je tak vždy mladší než ta pod ní, a můžeme tak odvodit vzájemné stáří vzniku vrstev horniny. Dalším vodítkem mohou být obsažené zkameněliny rozšířených druhů typických pro určité relativně krátké období, tzv. vůdčí zkameněliny mezi které patří například trilobiti, graptoliti, amoniti, radiolarie atd. Díky nim je možné ztotožnit vrstvy stejného stáří i z různých lokalit o různém horninovém složení. K tomu lze použít i specifické složení dané vrstvy, například vyšší obsah sopečného popela či některého prvku. O relativním datování zkamenělin si více povíme v dalším textu.

Jedním z příkladů je tzv. iridiová anomálie, tenká vrstvička z období před 66 miliony let s více než stonásobnou koncentrací iridia, jinak velmi vzácné se vyskytujícího. Pravděpodobným vysvětlením je náraz planety do Země, který zároveň vedl k vyhytnutí dinosaurů na konci křídý, se kterým se tato událost časově shoduje.

Relativním datováním je možné určit i časové vztahy dalších geologických útvarů: například tělesa vyvřelých hornin a tektonické zlomy musí být mladší než vrstvy, které protínají. Inkluze (uzavřená cizorodá hmota) okolních hornin ve vyvřelině či sedimentu zase svědčí pro ranější vznik inkludovaného materiálu.

Obecně se však tímto porovnáváním stáří vrstev nedostaneme ke konkrétnímu časovému údaji, před jakou dobou hornina vznikla nebo kdy konkrétně k události došlo. K tomu slouží metody absolutního datování. Pravděpodobně nejznámější me-

toda absolutního datování je tzv. radiokarbonová, tedy určením zastoupení radioaktivního izotopu uhlíku  $^{14}\text{C}$  s poločasem rozpadu 5730 let ve vzorku datovaného materiálu nejčastěji organického původu. Tento izotop vzniká v atmosféře působením neutronů z kosmického záření na atomy dusíku  $^{14}\text{N}$  reakcí  $n + ^{14}\text{N} \rightarrow p^+ + ^{14}\text{C}$ . Díky tomuto mechanismu vzniku byl jeho přísun a zastoupení v atmosféře v průběhu minulých tisíciletí poměrně konstantní<sup>45</sup>, kolem 1 až 1,5 atomu  $^{14}\text{C}$  na  $10^{12}$  atomů uhlíku. Jisté odchylky od tohoto poměru, které je však možné zpětně určit, byly způsobeny změnou sluneční aktivity (a tím zdroje záření) a změnou síly magnetického pole Země, které kosmické záření z velké části odstiňuje. Z atmosféry je  $^{14}\text{C}$  v podobě  $\text{CO}_2$  asimilován rostlinami při fotosyntéze a následně postupuje dále potravním řetězcem.

Za života si tak organismy udržují zastoupení  $^{14}\text{C}$  ve svém těle v korelaci s tím v atmosféře. Po jejich úmrtí pak podíl  $^{14}\text{C}$  již jen klesá kvůli radiační přeměně ( $\beta$  mínus rozpadu)  $^{14}\text{C} \rightarrow ^{14}\text{N} + e^- + \gamma$ , přičemž za 5730 let se množství  $^{14}\text{C}$  sníží právě na polovinu, za 11460 na čtvrtinu atd. Rychlost radioaktivního rozpadu je obecně konstantní a nezávislá na chemických či fyzikálních podmínkách<sup>46</sup> a je tak možné určením zastoupení  $^{14}\text{C}$  proti ostatním izotopům uhlíku zpětně dopočítat, kolik poločasů ve vzorku uběhlo od přerušení výměny uhlíku s okolním světem. K tomu je možné využít měření radioaktivity uhlíku ze vzorku pomocí čítačů. Vzhledem k tomu, že zaznamenáváme pouze rozpady proběhlé během měření, je nutné použít větší množství vzorku a delší časy měření. Modernější metodou je využití principů hmotnostní spektrometrie, díky kterým je možné pomocí kombinace magnetického a elektrického pole separovat (a spočítat) nabitě částice, typicky ionty, na základě jejich hmotnosti. Můžeme tak určit i zastoupení  $^{14}\text{C}$ ,  $^{12}\text{C}$  a  $^{13}\text{C}$  (a mnoha dalších nuklidů) aniž by došlo k nějakému rozpadu, a to i z velmi malých vzorků.

Z výše popsaného principu vyplývá, že takovéto datování je možné použít jen na materiály organického původu, archeologické nálezy, pozůstatky živočichů a rostlin, případně některé krasové útvary. Dalším omezením je stáří vzorku, čím je větší, tím také stoupá nepřesnost jeho stanovení. Během 10 poločasů rozpadu  $^{14}\text{C}$  klesne jeho množství pod jednu tisícinu výchozího stavu. Takováto zastoupení už není možné spolehlivě změřit a přibližně 50 tisíc let je tak uváděno jako limitní pro tuto metodu.

Obdobných principů však můžeme použít i pro jiné nuklidy s delším poločasem rozpadu, čímž se otevírají možnosti určení vzorků mnohem starších a jiného než organického původu.

Jednou z nich je kalium-argonová metoda využívající rozpadu draslíku  $^{40}\text{K}$  s poločasem rozpadu  $1,248 \times 10^9$  let. Draslík je běžně součástí složení velkého počtu minerálů a hornin (např. živce, slídy, horniny magmatického původu). Přirozeně se

<sup>45</sup>Se stoupajícím využitím fosilních paliv, které zánětlivý  $^{14}\text{C}$  již neobsahují, od 19. století dochází k „naředování“ zbyvajících dvěma stabilními izotopy  $^{12}\text{C}$  a  $^{13}\text{C}$  a tím snižování tohoto poměru. Naopak v 60. letech 20. století byl zaznamenán výrazný nárůst, peak,  $^{14}\text{C}$  jako důsledek jaderných testů v atmosféře.

<sup>46</sup>Zanedbáme-li relativistické efekty, existuje specifická výjimka ovlivnění jaderné přeměny tzv. elektronovým záchytem stavem elektronového obalu radionuklidu, typicky jeho oxidačním stavem.

draslík vyskytuje ve třech izotopech – stabilní  $^{39}\text{K}$  a  $^{41}\text{K}$  a radioaktivní  $^{40}\text{K}$ , ten je zastoupen jen 0,012 % (přesto je běžně zároveň největším zdrojem radioaktivity v lidském těle a v potravě, viz např. „banánový standard radioaktivity“). Jedním z produktů jeho rozpadu je  $^{40}\text{Ar}$ . Při využití této datovací metody vycházíme z předpokladu, že při vzniku vzorku, např. krystalizaci ortoklasu z taveniny, argon jako plyn unikl a jeho počáteční množství bylo nulové. Po zchlazení a vzniku krystalu docházelo k radioaktivnímu rozpadu a vzniklý  $^{40}\text{Ar}$  byl zachytáván v krystalové mřížce. Pokud pak tento argon uvolníme a změříme (zahřátím vzorku ve vakuu a využitím osvědčené hmotnostní spektrometrie), můžeme dopočítat, jak dlouho trvalo, než (ze známého množství vzorku se známým obsahem draslíku) vznikl. Tak dohlédneme mnohem dále do minulosti, musíme však mít na paměti, že pokud došlo někdy v průběhu k dostatečnému ohřátí vzorku, toto kalium-argonové počítadlo tím bylo zčásti či zcela „zresetováno“.

Zatím nejstarší minerály na Zemi však byly určeny pomocí jiné metody, označované někdy také jako zirkonové hodiny. Ta využívá minerálu zirkonu –  $\text{ZrSiO}_4$  (neplést s kubickou zirkonií  $\text{ZrO}_2$ , syntetickou náhradou diamantu), který se poměrně běžně vyskytuje v různých horninách jako drobné tvrdé krystalky. Do jeho krystalové mřížky při vzniku z taveniny z okolí difundují a začleňují se atomy uranu  $^{235}\text{U}$  a  $^{238}\text{U}$ . Naopak atomy některých jiných prvků, mj. olova, jsou ze vznikajícího krystalu vyloučeny. Uran následně podléhá sérii rozpadů na lehčí prvky s řádově kratším poločasem rozpadu. V případě izotopu  $^{235}\text{U}$  s poločasem rozpadu  $7,038 \times 10^8$  let tato řada končí stabilním olovem  $^{207}\text{Pb}$ , u  $^{238}\text{U}$  je to  $4,468 \times 10^9$  let a končí  $^{206}\text{Pb}$ . Změřením poměrů izotopů uranu a příslušných izotopů olova získáme dva částečně nezávislé výsledky (vycházející ze dvou různých poločasů rozpadu), které umožňují korigovat některé odchylky a tím zpřesnit datování až k prvním dochovaným vzorkům zirkonu na Zemi starým přes 4,4 miliardy let nebo těm z povrchu Měsíce.

Ve výzkumu se používají i další podobné metody datování, založené na radioaktivním rozpadu. Například uran-thoriová využívající rozdílné rozpustnosti solí těchto prvků užitečná pro datování některých sedimentů, nebo rubidium-stronciová pro velmi staré vzorky například z lunárního povrchu.

Další zajímavé informace mohou poskytnout některé vyvřelé horniny, které v okamžiku ztuhnutí získaly magnetickou polarizaci podle aktuálního stavu magnetického pole Země. Spolu s informacemi o stáří těchto hornin, získanými výše uvedenými metodami datování, bylo například zjištěno, že za posledních 83 milionů let došlo k obrácení polarity magnetického pole Země nejméně 183×. Takto uloženou magnetickou informaci je také možné použít k rekonstrukci pohybu desek zemské kůry.

Některé exotické radionuklidy jako  $^{26}\text{Al}$  a  $^{10}\text{Be}$  vznikají v horninách povrchu asteroidů působením kosmického záření. Po dopadu těchto těles na Zemi už k další tvorbě těchto nuklidů nedochází, pouze se rozpadají. Jejich stanovením je pak možné určit, jakou dobu jsou již na Zemi.

## 4.2 Raná historie Země

Podle současných poznatků vznikla planeta Země před 4,54 miliardami let sloučením pevné hmoty protoplanetárního disku kolem čerstvě zformovaného Slunce. Zpočátku pravděpodobně docházelo k velkému množství srážek s dalšími tělesy obíhajícími Slunce. Jedním z nich bylo těleso velikosti Marsu označované jako Theia, jehož zásah vedl patrně k odmrštění části především zemského pláště, vychýlení rotační osy Země a k zániku její prvotní řídké atmosféry z vodíku a helia. Z hmoty, ze Země odvržené při tomto nárazu, se následně rychle zformoval Měsíc. O tom svědčí nižší hustota Měsíce, jen malé kovové jádro a podobné izotopické složení kyslíku a titanu se Zemí. Měsíc, jehož stáří se datuje na 4,425 miliard let, putoval nejprve po velmi nízké oběžné dráze a svým gravitačním působením vytvářel v tělesu Země obrovské slapové síly. Ty způsobovaly pohyb hmot Země, jejichž tření vedlo k tvorbě tepla. Tento přenos energie zároveň vedl ke vzdalování a zpomalování rotace Měsíce<sup>47</sup>. Postupně však Země vyzařováním tepla do okolního vesmíru chladla a na jejím povrchu se tvořily pevné kry, které však silnou tektonickou činností opět zanikaly. Z této doby se zachovaly nejstarší datované vzorky minerálů na Zemi – 4,404 miliardy let staré krystalky zirkonu ze sedimentů v západní Austrálii. Další ochlazování umožnilo vznik druhé (redukční) atmosféry tvořené hlavně vodními parami, dusíkem a CO<sub>2</sub>. Voda se na povrch Země nejspíše dostávala z hornin formujícího se zemského pláště. Toto geologické období, trvající od vzniku Země do 4,031 miliard let (z této doby se zachovaly první horniny) se označuje jako hadaikum a není z něj ještě spolehlivě prokázán výskyt života. Na jeho konci však patrně díky až 27× vyššímu atmosférickému tlaku oproti současnosti existovala na povrchu kapalná voda i při teplotách přes 200 °C. Ty byly udržované, i když možná ne kontinuálně, také častými nárazy meteoritů a mnohem intenzivnějším radioaktivním rozpadem oproti dnešku<sup>48</sup>.

Na počátku dalšího geologického období – archaika (prahor; 4,031–2,5 miliardy let), došlo patrně ke zmírnění intenzity bombardování povrchu Země meteority a dalšímu ochlazení. Z období před 3,7 miliardami let je poprvé dokumentován grafit organického původu jako nepřímý důkaz existence života. První přímý důkaz, stromatolity – sedimenty vzniklé činností mikroorganismů – pochází z doby před 3,480 miliardami let. Z této doby také pochází železité sedimenty známé jako páskované železné rudy, které pravděpodobně vznikly oxidací železnatých iontů kyslíkem vzniklým činností prvních fotosynteticky aktivních organismů.

## 4.3 Fosilie a studium zaniklých ekosystémů

Lidé odpradáвна nacházeli v zemi a v kamenech podivné struktury, které nezapadaly do běžného rámce toho, co lze vidět v neživé přírodě. Očividně se totiž jednalo o struktury organismálního původu – kosti, listy, zuby a různá těla živočichů otisklá v ka-

<sup>47</sup>K tomuto jevu dochází i dnes, byť v mnohem menší míře. Ročně se tak Měsíc od Země vzdalí asi o 3,8 cm.

<sup>48</sup>Na mladé Zemi se vyskytovalo podstatně větší množství radioaktivních izotopů a i izotopy s kratším poločasem rozpadu.

meni. Na rozdíl od kostí a dalších pozůstatků organismů, které pocházejí z nedávné doby (například ostatků nebožtíků v hrobech), měly tyto nálezy podivnou vlastnost – byly z kamene, případně přímo v kameni. Proto se pro ně vžil označení **zkameněliny**, neboli **fosilie**. A ještě jedna věc byla podivná. Zkameněliny totiž často očividně pocházely z organismů, které se běžně na světě nevyskytují. Někdy byly v kamenech nacházeny pozůstatky podivných „ráčků“, které nikdo v současné přírodě neviděl. Jindy se ve sprašových lomech či v jeskyních nacházely v Evropě pozůstatky velkých zvířat známých z cizích krajů, jako jsou sloni, nosorožci a lvi. A jindy nacházeli lidé v zemi kosti tak obrovské, že snad musely patřit nějakým příšerám z pradávných hrdinských časů, jako jsou draci a obři.

Co tedy vlastně fosilie jsou? Jistě tušíte, že to nebudou jen otisky trilobitů v kameni z Radotína, zkamenělé listy z karvinského dolu a kosti dinosaurů v americké poušti. Fosilií existuje celá řada typů a rozdělit je můžeme podle toho, co fosilizovalo a také jakým způsobem. V kontextu biologie, kde nás zajímá minulost organismů a ekosystémů, fosiliemi nejčastěji rozumíme právě fosilní organismy. Nejsou to však jen organismy, co se může zachovat v geologickém záznamu. Pro naše znalosti ohledně minulosti Země jsou například důležité také **chemofosilie**. Za chemofosilie označujeme všechny možné pozůstatky po pravděpodobné činnosti organismů ve formě molekul chemických sloučenin (třeba různých aminokyselin či jednodušších látek, které souvisejí s činností organismů). Chemofosilie tak představují nejstarší pozůstatky naznačující přítomnost života na Zemi. Zároveň je však interpretace chemofosilií vždy relativně složitá. Nemáme totiž perfektní představu o tom, jak přesně vypadal chemismus prostředí na Zemi v době, kdy vznikal život. Nevíme tedy s jistotou, které chemofosilie jsou skutečně organismálního původu, a které vznikly anorganickými procesy. Chemikálie, které mohou naznačovat dávnou přítomnost organismů, také představují důležitý zdroj informací o možné pradávné přítomnosti života na jiných kosmických tělesech, především na Marsu. Rozhodující důkazy, že zde někdy existoval život (tedy skutečné fosilie), však nikdy nalezeny nebyly.

Někdy se nám také zachovávají pozůstatky po mechanické činnosti organismů, například zkamenělé chodbičky, nory nebo stopy. Tyto tzv. **ichnofosilie** sice nepodávají informaci o tom, jak přesně daný organismus vypadal, ale jsou přímými doklady jeho činnosti v dávném ekosystému, podobně jako stopy po činnosti organismů nalezené v dnešní krajině. I mnoho ichnofosilií se však interpretuje poměrně složitě, protože struktury podobné fosilním chodbičkám či stopám organismů mohou rovněž vznikat i v čistě anorganickém prostředí. Fosilizovat mohou dokonce i exkrementy organismů. Zkamenělé výkaly, tzv. **koprolity**, rovněž podávají velmi cenné informace o ekologii pravěkých živočichů – najdeme v nich, stejně jako v dnešních exkrementech, zbytky potravy, které dokládají, čím se původce živil. Někdy se dokonce v koprolitech dají nalézt i fosilie koprofágního hmyzu – rozsáhlé mediální publicity se například dostalo nedávnému objevu pradávných koprofágních brouků rodu *Triamya* ve fosilním trusu dinosaurů, který se podařil za účasti českých vědců.

Jádrem výzkumu pravěkých organismů jsou ale zkameněliny, ve kterých se nám zachovaly přímo jejich pozůstatky – **pravé fosilie**. Jak vznikají? Předně je třeba říci, že až na výjimky vznikají extrémně vzácně. Naprostá, ale zcela naprostá většina organismů, které žijí na Zemi, nikdy nefosilizuje, a je velmi pravděpodobné, že většina druhů, které kdy na světě existovaly, po sobě nezanechala jedinou fosilii. I když se už náhodou stane, že organismy fosilizují, musí se fosilie dochovat v dobrém stavu, aby bylo vůbec poznat, že jde o pozůstatek organismu. A nakonec – musí se také nacházet na nějakém dostupném místě, abychom ji mohli najít a studovat, a někdo ji také musí objevit. Až někdy najdete fosilního trilobita nebo zkamenělý list, uvědomte si, jak nízká byla pravděpodobnost, že se zrovna tento kus pravěkého organismu dostal zrovna vám do rukou. Paleontologie má tedy v možnostech výzkumu pravěkých ekosystémů již ze své podstaty značně svázané ruce.

Fosilie navíc zdaleka neposkytují perfektní obrázek o tom, jak vypadala pravěká biodiverzita. Některé organismy totiž fosilizují daleko pravděpodobněji než jiné. Které jsou hlavní faktory, určující pravděpodobnost fosilizace? Patří mezi ně například biomasa organismu. Vzácný druh, vyskytující se tu a tam, fosilizuje s daleko menší pravděpodobností, než organismus běžný, který tvoří dominantu v ekosystému. To je typicky jedním z důvodů, proč jsou některé fosilie značně běžné, zatímco jiné velmi vzácné (viz **rámček 4.A**). Nejdůležitějším faktorem pro fosilizaci je však to, z čeho je organismus tvořen. Dobře totiž fosilizují prakticky jenom **pevné části těl organismů** – kosti, zuby, a především pevné schránky, jako jsou ulity, lastury, krunýře či schránky korálů. Tyto materiály spojuje nejen to, že jsou pevné, ale také to, z čeho jsou – obvykle z anorganických materiálů (třeba uhličitanu vápenatého nebo oxidu křemičitého), stejně jako horniny a minerály. Takové struktury se v krajině jen obtížně rozpadají, mají tedy velký potenciál fosilizovat. Pevné části těl organismů, které jsou tvořeny organickými materiály, už fosilizují o poznání hůře. Řeč je především o chitinu, ze kterého je tvořena třeba kutikula hmyzu (viz **rámček 4.B**). Nejhůře pak fosilizují měkké části těl organismů. To, jak obrovský rozdíl je v pravděpodobnosti fosilizace měkkých částí těl a schránek, si lze velmi dobře ukázat na příkladu ulitnatých plžů. Když najdeme živého hlemýžďe, můžeme si vedle ulity dobře prohlédnout i jeho hlavu a svalnatou nohu. Z mrtvých hlemýžďů však nacházíme jen ulity. Ty fosilizují dobře – dokonce tak dobře, že díky jejich přítomnosti v půdních vrstvách lze rekonstruovat vzhled pravěké krajiny (viz **rámček 4.A**). Jak vypadal hlemýžď zaživa, to se ale z takových fosilií nedovíme, zrekonstruovat vzhled hlavy a svalnaté nohy šneka na základě ulity prostě není možné. Paleontologové budoucnosti by v geologických vrstvách z dnešní doby našli spoustu ulit, fosilie plžů s měkkými částmi těla by ale byly extrémně vzácné. K tomu, aby se měkké části ve fosilii zachovaly, by musel hlemýžď uhynout ve velmi speciálních podmínkách – třeba v nějakém jemném bahnu, které by jej zaživa zaplavilo a rychle ztverdlo. V něm by se pak zachoval otisk měkkých částí těla. Takové podmínky ale nastávají extrémně vzácně, a ještě vzácněji se podaří najít místa, kde takové podmínky panovaly v minulosti.

Místa, která umožňují skutečně podrobný vhled do pravěkého ekosystému, jsou tedy mnohem vzácnější, než místa, kde lze najít alespoň nějaké fosilie. Stejně tak je tomu s místy, kde se dochovaly pozůstatky měkkých částí těl organismů, nezbytné pro zodpovězení otázek po jejich původu, vzhledu a evoluci. Přesto taková naleziště existují, a právě ona jsou tím klíčem k pochopení pravěké přírody a evoluce živočichů. V paleontologii se pro ně vžil německé označení **Lagerstätten**. Jedná se o místa, kde v průběhu krátké časové periody došlo k velmi kvalitnímu zachování kompletních pravěkých ekosystémů – zpravidla navíc ekosystémů velmi bohatých. Obvykle jde tedy paradoxně o místa s velmi smutným osudem – bohaté a krásné lokality, které stihla nějaká strašná pohroma. Mohlo jít třeba o sesuv jemného bahna, který na nějakém místě opakovaně, jednou za několik stovek či tisíc let, zasypal bohatý korálový útes, nebo místo stíženě opakovaně sopečnou erupcí. Ostatně – analogickým nalezištěm k paleontologickým Lagerstätten jsou v archeologii starověké Pompeje. Antické město bylo v jediný den zasypáno velkou vrstvou sopečného popela, který jej do dnešních dnů konzervoval včetně pozůstatků běžného provozu. Díky katastrofě v Pompejích víme, co staří Římané jedli, jaké dekorace měli bohatí občané na zahrádce, jakými jazyky psali lidé po zdech na ulicích vzkazy oblíbeným gladiátorům či jaká byla nabídka služeb antického nevěstince. Nic z toho by se nezachovalo, nebýt tragické přírodní katastrofy, která zakonzervovala celý „ekosystém“ antických Pompejí. Podobné tragické příběhy v pradávných dobách nám tedy slouží jako cenná okna do historie Země a dávných ekosystémů. Od toho se jim také říká **tafonomická okna** (tafonomie se zabývá vznikem fosilií, tafonomické okno je tedy místo, které nám díky fosiliím umožňuje prohlédnout časem do dávného ekosystému). Typickými příklady tafonomických oken, která vznikla katastrofickými událostmi, jsou velká naleziště bezobratlých živočichů z doby tzv. kambrické exploze (viz **brožura 50. ročníku BiO Život je jen náhoda**), tedy například Burgesské břidlice v Kanadě, Chen-Jiang v Číně, anebo Jince ve středních Čechách. Jediným tafonomickým oknem, umožňujícím nahlédnout do tropického lesního ekosystému evropského eocénu (starších třetihor), je pak německý lom Messel. Zdejší naleziště bylo ve třetihorách sopečným jezerem, ze kterého se občas uvolňovaly toxické plyny. Když k uvolnění došlo, živočichové v blízkosti jezera byli otráveni a dostali se do jemných sedimentů na dně jezera. Z těch se pak staly jemnozrné břidlice, ve kterých se perfektně zachovaly třeba pozůstatky savců a ptáků.

Tafonomická okna někdy také vznikla jiným způsobem než náhlou katastrofou. Někdy jde naopak o místa, kde dlouhodobě docházelo k akumulaci mrtvých těl organismů, a zároveň zde byly vhodné podmínky pro jejich fosilizaci. Typickými příklady takových Lagerstätten jsou třeba evropské jeskyně, kde došlo k akumulaci velkého množství kostí čtvrtohorních savců. Do jeskyní se kosti dostávaly po statisíce let tak, že je tam vnášely velké šelmy, které se v jeskyních ukrývaly. Často zde navíc také uhynuly právě i tyto velké šelmy. Někdy v jeskyních (případně v různých propastech a jámách) zanechali kosti i pravěcí lidé, kteří je zde vyhazovali. Během tisíciletí se zde díky tomu kosti akumulovalo obrovské množství – v Moravském Krasu

prý dokonce kosti z jeskyní lidí v jejich okolí po staletí rozemílali na prášek, kterým hnojili pole. Někdy se také mrtvá těla živočichů akumulují v místech, která fungují jako **ekologické pasti** – organismy se tam mohou dostat, ale už je nemohou opustit. Příkladem takových pastí jsou třeba různá rašeliniště, kam se zvířata chodí napít, ale některé z nich občas do močálu zapadne a utopí se. Právě rašeliniště jsou tak dalšími místy, která často fungují jako tafonomická okna do čtvrtohorní či třetihorní krajiny. Asi nejznámějším příkladem Lagerstätte vzniklého z ekologické pasti je pak americké naleziště Rancho La Brea nedaleko Los Angeles, kde byly nalezeny stovky koster velkých savců i ptáků, kteří zde ve čtvrtohorách uvízli v asfaltovém jezírku. Specifickým druhem tafonomických oken jsou pak jantarová naleziště, která neposkytují kompletní obrázek o biotě daného ekosystému, ale umožňují extrémně kvalitní a podrobný popis největší složky jeho biodiverzity – drobných živočichů (hmyzu a dalších členovců), ale i mechů či dalších rostlin. Mezi nejznámější velká naleziště jantaru patří pobřeží Baltského moře (pro jantar z doby eocénu), Dominikánská republika (miocén) a Barma (křída).

**4.A INDEXOVÉ FOSILIE.** Geologický čas historie Země máme dle našich znalostí pravěkých ekosystémů rozdělen na geologická období. Vymezení a význam těch velkých (eonů, ér a period) jsme si už ukázali. Jak jsou ale vlastně vymezeny ty menší stratigrafické celky? Kromě chemických a fyzikálních vlastností hornin lze pro účely datace geologických vrstev použít i organismy. Podívejme se, jak jsou v dnešní přírodovědě vymezeny a popisovány ekosystémy. Větší skupiny ekosystémů, třeba biomy země, jsou popsány především kombinací abiotických faktorů a charakteru krajiny – životních forem organismů, které ji obývají. Na jemnější škále však třeba geobotanika vymezuje ekosystémy podle dominantních druhů rostlin. Les, ve kterém převažují duby, a v menší míře jsou zastoupeny buky, se označuje jako „buková doubrava“, trávník s dominantou ovsíku vyvýšeného jako „ovsíková louka“. Analogickým způsobem postupuje obor **biostratigrafie** – to, do jakého geologického období daná vrstva spadá, poznáme pomocí tzv. **indexových fosilií**. Indexové fosilie nemusejí být, na rozdíl od rostlin v ekosystémech, ty nejběžnější v dané vrstvě. Jedná se o fosilní organismy, které se vyskytují pouze v daném geologickém období – pokud jsou tedy nalezeny, můžeme říci, do jaké doby lze přibližně datovat danou geologickou vrstvu. Často jde o druhy, které z nějakého důvodu byly velmi úspěšné po relativně krátkou dobu, kdy se (hlavně v mořích) rozšířily po celém světě, a po nějaké době byly zase nahrazeny jinými. Velmi často se tedy jedná zároveň i o organismy, které tvořily v daných pravěkých ekosystémech dominantní složku biomasy. Řeč je především o **graptolitech**, což jsou prvohorní polostrunatci (příbuzní dnešních křídložábříků, Pterobranchia), kteří tvořili v mořích dominantní složku pel-

•••

•••

gické biomasy. V obrovských počtech se v tehdejších mořích vznášeli ve vodním sloupci a filtrovali drobné organismy a organický materiál. Právě pomocí různých druhů a skupin graptolitů si paleontologové často pomáhají v dataci ostatních fosilií. Podobným způsobem slouží paleontologům i další velmi početná skupina organismů prvohorních moří – **konodonti**. To byli pro změnu drobní pelagičtí predátoři, příbuzní současných obratlovců (vzhledově připomínali třeba malé mihule). V jejich ústní dutině se nacházelo velké množství drobných zubů, kterými drtili svou potravu – planktonní organismy. Konodonti byli sice velmi běžní, fosilie celých jedinců se však nacházejí jen vzácně – byli zkrátka příliš jemní a dřív, než stačili fosilizovat, se zpravidla rozložili. Zůstaly po nich ale jejich zuby – miliardy a miliardy zubů, podle kterých lze konodonty určovat a které pomáhají při dataci hornin. Mezi další skupiny, mezi kterými lze najít indexové fosilie, patří třeba různí měkkýši, ale také třeba rozsvivky, dírkonošci, lilijice či někteří trilobiti. Velmi zajímavé využití mají pak biostratigrafické metody ve výzkumu krajiny ve čtvrtohorách, na čemž má zásadní podíl významný český biolog 20. století **Vojen Ložek**. Ten dostal v 50. letech od československé vlády náročný úkol – geologicky přesně zmapovat československou krajinu. Při tom vykopal tisíce půdních sond, a mohl tak nahlédnout do dávných vrstev půd, které se ukládaly ve čtvrtohorách. V různých vrstvách půdních profilů nacházel malé ulity plžů, které velmi dobře fosilizují a zachovávají se ve velkých počtech. Když si ulity prohlédl pozorně, zjistil, že plže jde snadno určit do druhů – většinou se totiž jednalo o druhy, které žijí i v dnešní krajině. Plži mají také často specifické nároky na stanoviště – někteří žijí jen ve stepi, jiní zase žijí pouze v lesích. Vojen Ložek díky těmto znalostem dovedl přesně zmapovat, jaké ekosystémy existovaly v které fázi doby ledové a holocénu na místě, kde odebral půdní sondu. Díky jeho výzkumům lze prokázat, že i v době vrcholné doby ledové existovaly ve střední Evropě malá refugia lesa, a přesně zmapovat, jak se po skončení doby ledové lesy opětovně šířily v krajině.

Díky tafonomickým oknům tedy máme na Zemi místa, která nám umožňují mít velmi dobrou představu o složení pravěkých ekosystémů. Kromě toho však, jak jsme již naznačili výše, umožňují tamní dobře zachované fosilie získat představu o evoluci organismů a jejich orgánových soustav. Paleontologii, stejně jako ostatní biologické obory, v poslední době obohatila celá řada nových metod, umožňující získat z fosilií mnohem více informací, než bylo možno dříve. Jde především o různé zobrazovací metody, jako jsou fluorescenční či elektronová mikroskopie, počítačová tomografie a microCT či magnetická rezonance. Díky kombinaci moderních zobrazovacích metod a nálezů výborně zachovalých fosilií z Lagerstätten se tak daří dříve nemyslitelné věci – můžeme třeba zkoumat nervovou soustavu kambrických bezobratlých, barvu perí druhohorních dinosaurů, vnitřní orgány dinosaurů nebo obsah

trávící soustavy trilobitů (čímž se nedávno proslavili zrovna čeští paleontologové). Tyto výzkumy nejsou vůbec samoúčelné, jejich hlavním významem je totiž pochopení evoluce a vzniku tělních soustav současných organismů. Dobré pochopení fungování pravěkých ekosystémů zas umožňuje pochopit, na co byly náchylné a co tedy pravděpodobně mohlo vést k jejich kolapsu, což jsou informace, které se velmi hodí v současné době klimatických změn a velkého tlaku na ekosystémy ze strany člověka. Pravěké světy jsou také velmi atraktivním tématem v přírodovědné popularizaci. Je to zvláštní, ale lidi často zajímá spíše, jak fungovaly ekosystémy třeba v druhohorách a jak vypadali druhohorní dinosauři, než jak fungují a jak se chovají dnešní ekosystémy a dnešní, reálně existující organismy. To však nemusí být na škodu – každý zájem veřejnosti o přírodu a organismy se počítá a zájem o pravěké ekosystémy se snadno může změnit v zájem o ty současné.

Dnešní paleontologie tedy z fosilií dokáže zjistit enormní množství informací. Jedna věc však paleontologickému výzkumu zůstane nejspíše utajena navždy. Je jí genetická informace prehistorických organismů. DNA totiž po smrti organismů velmi rychle degraduje a i pro práci s DNA dnešních organismů je třeba vzorky pečlivě a správně konzervovat, aby nedošlo k poškození DNA. Představy, že by s technologickým pokrokem bylo možné sekvenovat (či dokonce naklonovat) například druhohorní dinosaury nebo hmyz uložený v jantaru, se s rozvojem moderních metod ukázaly jako nedosažitelné (viz **rámec 4.B**). Přesto určité úspěšné pokusy o sekvenaci pravěkých molekul biopolymerů existují. Z druhohorních dinosaurů sice není možno extrahovat DNA, z některých dobře zachovalých fosilií se však podařilo sekvenovat krátké úseky sekvencí některých proteinů (například hemoglobin). Proteiny jsou ve tkáních obsaženy ve větším množství než DNA a degradují pomaleji. Existují ale dokonce i fosilie, ze kterých se v poslední době daří sekvenovat DNA. Nejsou to sice extrémně staré fosilie (třeba z druhohor či prvohor), přesto však jde o vymřelé organismy. Řeč je samozřejmě o sekvenaci čtvrtohorních organismů. Z doby čtvrtohor se nám totiž zachovala řada tzv. **subfosilií**, tedy mrtvých těl organismů, která však ještě nejsou zcela fosilizovaná. Z nich je možné v extrémně čistém prostředí, které zajišťuje maximální ochranu před kontaminací či poškozením materiálu, extrahovat tzv. **ancient DNA (aDNA)**, tedy „starobylou DNA“. Typickými příklady subfosilií, u kterých se to s úspěchem daří, jsou pozůstatky mamutů (a dalších velkých savců) v zamrzlém sibiřském permafrostu či v rašeliništích. Mamuti v permafrostu někdy zmrzli tak rychle, že jejich maso se po nálezů dalo ještě jíst (nebo jej alespoň dát psům kočovných domorodců). Ze tkání mamutů (v poslední době třeba z velmi dobře zachovalých zubů) tak dnes známe kompletní genom sibiřského mamuta, starého 1 milion let. Jedná se o dosud nejstarší kompletně osekvenovaný genom organismu. Vedle subfosilií zamrzlých v sibiřském permafrostu se však v poslední době podařilo sekvenovat i aDNA z kosterních pozůstatků nalezených v jeskynních nalezištích či v zemi. Ani zde se totiž nemusí vždy jednat o pravé fosilie. Díky aDNA metodám a fosiliím z jeskyní či pohřebišť tak dnes známe kompletní genomy čtvrtohorních lidí, a to jak tehdejších lidí moderního typu, tak i již vymřelých poddruhů člověka – neandertálců

či denisovanů. Ancient DNA metody také umožnily zjištění fylogenetických pozic a evoluční historie vyhynulých druhů živočichů, včetně těch, které v posledních tisíciletích vyhubil člověk. Jsou mezi nimi třeba ostrovní ptáci moa (*Dinornis*) či velké želvy z ostrovů v Indickém oceánu.

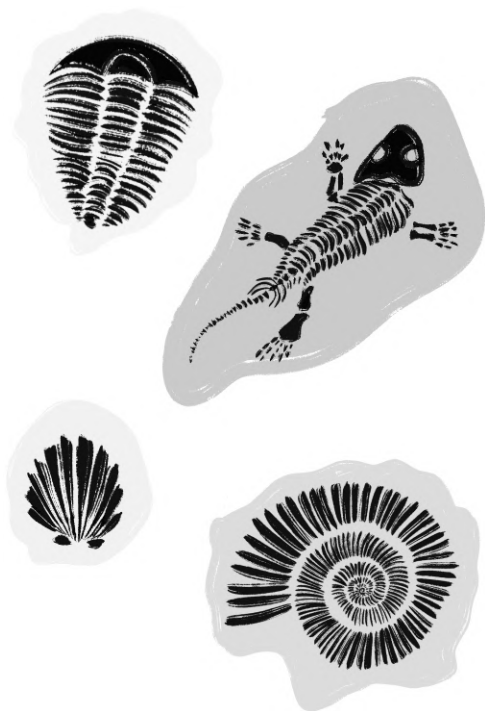
**4.B JAK FOSILIZUJE HMYZ?** Hmyz představuje nepočtenější skupinu organismů co do druhové rozmanitosti i početnosti v ekosystémech. Přesto se nám klasických „kamenných fosilií“ hmyzu zachovává podstatně méně než u jiných organismů. Chitínová kutikula hmyzu se totiž v přírodě po smrti jedince velmi rychle rozpadá na jednotlivé články, a i ty se časem obvykle zničí. Pro fosilizaci hmyzu tedy musejí nastat specifické podmínky, takže klasické, tzv. **kompresní fosilie** hmyzu, jsou relativně vzácné. Docela dobře fosilizují velcí zástupci hmyzu – velké vážky, kobylky či velcí brouci. Hmyz menších rozměrů, kterého je naprostá většina, však v kameni fosilizuje špatně a z fosilií je navíc poznat jen nemnoho morfologických znaků. Na rozdíl od mnoha jiných organismů se nám však ve výzkumu fosilního hmyzu dostalo obrovského štěstí, neboť existuje jeden typ fosilizace, který pravěký hmyz zachovává dokonale. Většina fosilního hmyzu se totiž zachovává jako **inkluze** ve zkamenělé pryskyřici stromů – **v jantaru**. Jak takové fosilie vznikají? Stačí k tomu strom, který produkuje hodně pryskyřice. Jednou za čas se do ní přilepí nějaký hmyz, pryskyřice jej obalí, ztvrdne a stane se součástí sedimentů. Uvnitř pryskyřice je hmyz konzervován tak dokonale, jako by jej někdo konzervoval do sbírky – ostatně pro tvorbu trvalých mikroskopických preparátů také používáme pryskyřice. V jantaru tedy hmyz vypadá, jako kdyby uhynul včera – dokonale vidíme barvy, přesnou morfologii, jantar navíc uchovává i fosilie miniaturních zástupců hmyzu, jako jsou drobné mouchy nebo mšice. Hmyz v jantaru lze často přesně určit do druhu, zařadit ho do fylogenetických analýz a taxonomického systému vedle současných druhů, pokročilými metodami počítačové tomografie či rentgenu lze navíc studovat třeba i kopulační orgány uvnitř těla. Vedle hmyzu se navíc v jantaru zachovává i plno jiných organismů, jako jsou další bezobratlí, ale i drobní plazi či naopak kousky mechu, lišejníků nebo hub. Když pryskyřice občas skapávala do vody, zachovaly se nám v jantaru i vodní organismy, a dokonce existuje i jedna fosilie kousku opeřeného ocasu dinosaura – jediná známá zkamenělina, díky které máme přesné informace o dinosaurím peří, a to včetně jindy tak záhadného zbarvení. Když jsou organismy v jantaru tak dokonale zachované, nešlo by z nich také sekvenovat DNA? Jistě znáte příběh z filmu Jurský park, kde se lidem podařilo naklonovat druhohorní dinosaury z DNA izolované z krve uvnitř komárů nalezených v jantaru. Samozřejmě, že se vědci snažili tento postup napodobit, neboť nápad je to jistě dobrý. Výsledky však – po cimrmanovsku – nebyly dobré. V jantaru se výborně zachovávají pevnější morfologické struk-

•••

•••

tury – kutikula hmyzu, peří, nebo třeba listy rostlin. Měkké tkáně však v jantarových fosiliích dávno degradovaly a žádná DNA se v nich tedy nenachází. Může to působit jako zklamání – ve skutečnosti je to však jen drobná vada na kráse. I bez možnosti sekvenovat dávnou DNA jsou totiž jantarové fosilie nekonečným zdrojem informací o hmyzu z dávných časů. Jantar tak podává cenné svědectví o rozmanitosti hmyzu v pravěkých ekosystémech, a vypráví nám příběh o tom, jak jedna skupina malých organismů svým obrovským úspěchem ovládla tento svět.

A mimochodem – i kdyby náhodou skutečně bylo možné uskutečnit sekvenaci DNA dinosaurů z komárů v jantaru, a ty pak naklonovat, zcela jistě by to nešlo tak, jak je popsáno v Jurském parku. Proč ne? Jednoduše proto, že v knize i filmu byly jako zdroj DNA použity fosilie z dominikánského jantaru, který pochází z mladších třetihor. Tehdy byla krajina, ostatně jako dnes, dinosaurů doslova plná, ovšem pro výstavbu ptačí zoo by přeci jen bylo nejspíše lepší zvolit, řekněme, jednodušší postup.



## *Geologická období a stratigrafie.*

Velmi důležitým úkolem pro správnou interpretaci fosilních nálezů je **datování fosilií**. Pokud chceme správně interpretovat paleontologické nálezy a zasadit je do kontextu historie Země, je naprosto nezbytné vědět, z jakého období pocházejí horniny, ve kterých fosilie jsou. V předchozích kapitolách jsme si už ukázali rozdíl mezi relativní a absolutní datací. Paleontologie není tak úplně jen „vědou o Zemi“, tak jako běžná geologie. Je to také biologická věda, která zkoumá organismy. Velmi důležité místo v paleontologii má proto **relativní datace fosilií**. Organismy, stejně jako celé pravěké ekosystémy, procházejí během dlouhé historie Země řadou velkých změn, včetně vymírání a radikálních proměn světových ekosystémů. Na tyto změny se snaží reagovat obor **stratigrafie**, jehož cílem je, zjednodušeně řečeno, zmapovat a popsat změny ekosystémů a biodiverzity v čase, a vysledovat v nich trendy – zjistit, jak dlouho trvaly období existence různých ekosystémů, a jak se proměňovaly. Pozorování změn pozemských ekosystémů v čase postupně vedlo k definování a pojmenování tzv. **geologických období**. Geologická období představují časové úseky v historii Země, během kterých existoval relativně podobný stav světových ekosystémů, respektive prostředí na Zemi. Existují různé škály, na kterých lze v historii Země taková období vysledovat. Na největší škále miliard a stovek milionů let rozlišujeme čtyři tzv. **eony**. Ty nejstarší už jsme si ukázali v předchozí kapitole. Doby od vzniku Země před asi 4,6 miliardami let, až do období asi před 4 miliardami let, nazýváme **hadaikum** (podle antického boha podsvětí Háda), a zahrnuje období samotného formování Země, vzniku zemské kůry a vzniku Měsíce. Po relativním uklidnění těchto procesů a ustálení Země jako planety nastává druhý eon – **archaikum (prahory)**, kdy postupně vznikají základy kontinentů a dynamicky se vyvíjí oceány a atmosféra. Zdaleka nejdůležitější událostí prahor je však vznik života, a také tzv. kyslíková revoluce, tedy vznik fotosyntézy a kyslíkové atmosféry. Od doby před asi 2,5 miliardami let nastává třetí eon – **proterozoikum (starohory)**. Toto období je velmi významným a tajemným věkem, neboť právě zde nejspíše došlo ke klíčovému evolučním událostem života na Zemi – vzniku eukaryotických organismů, pohlavního rozmnožování a mnohobuněčnosti. Významný vliv na evoluci organismů v této době mělo také několik období **globálního zalednění**, kdy byla po dobu několika milionů let prakticky celá Země pokryta vrstvou ledu. Po skončení posledního globálního zalednění před 635 miliony let se ve fosilním záznamu setkáváme s prvními komplexními mnohobuněčnými organismy (tzv. ediakarskou faunou). Následně, před 540 miliony lety, pak dochází ve fosilním záznamu k náhlému zvratu – najednou se zde objevuje obrovské množství fosilií velmi bohaté biodiverzity, kde se setkáváme velmi rychle s většinou současných skupin živočichů. Tato tzv. **kambrická exploze** startuje poslední, současný eon – **fanerozoikum**, který je charakteristický existencí bohaté biosféry mnohobuněčných organismů, které vytvářejí komplexní ekosystémy a dominantně utvářejí zemský povrch.

Kromě rozdělení historie Země na eony však existují i menší škály geologických období. Ta asi nejznámější (mimo jiné díky filmu Karla Zemana *Cesta do pravěku*)

představuje rozdělení fanerozoika na geologické éry: prvohory (paleozoikum), druhohory (mezozoikum) a nejmladší éru (kenozoikum), která se ještě dělí na třetihory (terciér) a čtvrtihory (kvartér). Éry se pak dělí na **geologické periody** (viz **obr. 4.1**). Rozdělení fanerozoika na éry odpovídá zásadním změnám v ekosystémech, které způsobila některá **hromadná vymírání** – to úplně nejsilnější na konci prvohor, a potom vymírání na konci druhohor, které vedlo k zániku společenstev všech velkých živočichů a jejich nahrazení savci. Jednotlivé geologické periody se pak dělí ještě na další menší stratigrafické celky, které odpovídají jemnějšímu rozložení změn v ekosystémech v průběhu času. Jejich přesná datace a vymezení někdy (hlavně u nejmenších stratigrafických jednotek) není vymezena pro celý svět stejně, protože někdy lze v různých oblastech vysledovat různé nuance v dynamice pravěkých ekosystémů, nebo zde žily různé organismy.

#### **4.4 Studium krajiny v nedávné minulosti**

Se studiem života na Zemi souvisí studium klimatu a geografie, které dávají do kontextu poznatky o rozšíření druhů (biogeografie), jejich fyziologii a podobně. Podobně se se studiem historie života na Zemi, paleobiologií, souvisí studium vlivu dlouhodobých změn geografie (paleogeografie) a klimatu (paleoklimatologie) na evoluci života. Zvláště paleoklimatologie je ale nejen obor základního výzkumu, ale i obor sledovaný širší veřejností, tudíž mediálně a politicky populární. Pojdme se tedy podívat na některé jeho metody, omezení a východiska.

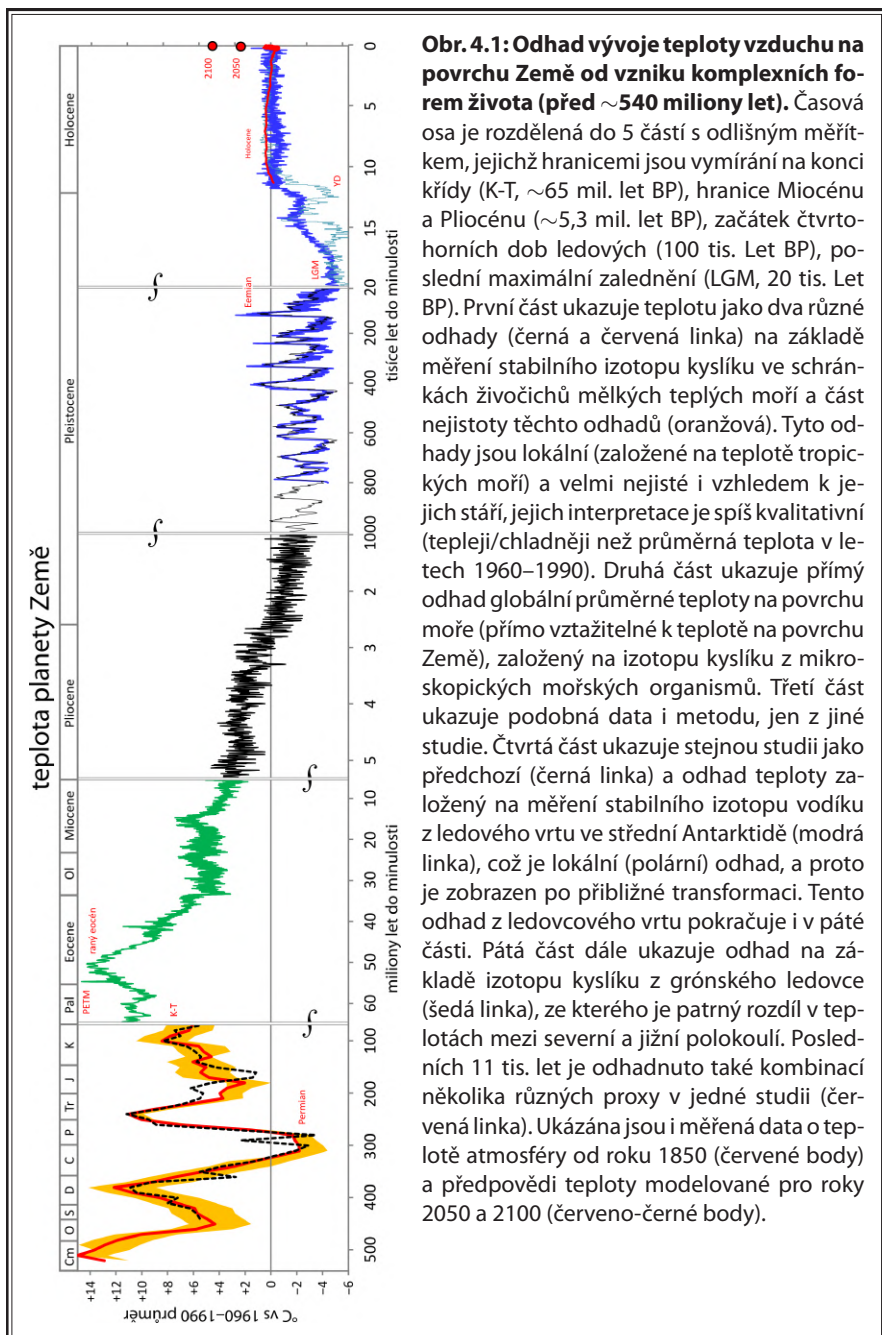
Paleoklimatologie se věnuje studiu klimatu před prvními meteorologickými záznamy, což znamená po naprostou většinu historie Země. Výzkum je zaměřen především na významné klimatické změny (například rychlé ochlazení v mladším dryasu) a také na nejbližší období (například poslední zalednění). Obzvláště zajímavé z hlediska aplikace vědeckých poznatků na současnou situaci je studium klimatu v době masivních vymírání a klimatických změn. Fakt, že klima se vyvíjí a mění, ale lidé zaznamenali již v antice, zvláště v souvislosti s obdobími sucha a záplavami.

Současné poznání minulého klimatu vychází z využití nejrůznějších nepřímých údajů (proxy) s využitím metod geologie, geografie a biologie. Minulé klima může být zaznamenáno a přečteno z hornin, sedimentů, ledovců, letokruhů dřevin, korálů, schránek měkkýšů, mikrofosilií. Tyto záznamy mohou být po datování použity k rekonstrukci vlastností atmosféry na Zemi v minulosti. Využití těchto proxy a konkrétních metod záleží na tom, jaká část klimatu (teplota, srážky a podobně) a v jakém období má být rekonstruována. Metody a zdroje se liší i tím, jestli získaná informace o klimatu se vztahuje ke globálním, nebo k lokálním podmínkám (a v tom případě, jestli je možné je převést na globální odhad). Rozlišení a spolehlivost všech metod klesá směrem do minulosti, navíc v blízké minulosti máme více dostupných metod i zdrojů dat, a tedy přesnější odhady. Příkladem může být rekonstrukce teploty na Zemi na **obr. 4.1**. Všimněte si měnicího se měřítka časové osy (osa teploty je stálá) a rozdělení grafu do 5 částí. Každá z těchto částí vychází z jiných dat, v některých je více křivek zobrazujících teploty rekonstruované na základě různých proxy nebo da-

ových souborů. V nejstarším období vidíte i velkou nejistotu v odhadech, v nejmladší části vidíte možnost použití kombinací několika proxy pro získání odhadu. V následujících odstavcích si některé z těchto nejdůležitějších zdrojů informací o minulém klimatu projdeme.

Horské ledovce i ledovce na pólech jsou známé a velmi cenné zdroje dat pro rekonstrukci klimatu. Jedná se o jednu z metod, která sahá nejdále do minulosti. Zatím nejstarší získaný vrt pochází z Antarktidy a dosahuje přibližně 800 000 let do minulosti, ale nejstarší možný by mohl poskytnout informace až 1,5 mil. let zpátky. Ledovec je formován přibýváním sněhu na jeho povrch, přičemž přibývajících vrstvy sněhu stlačují ty spodní až do vzniku ledu. Tato akumulace probíhá různě rychle v průběhu sezóny a vzniklá vrstevnatost tak může být použita k datování, zároveň šířka jednotlivých vrstev může být použita k odhadu srážek nebo teploty. Nejdůležitějším zdrojem informace jsou vzduchové bublinky v jednotlivých vrstvách uchovávací atmosféru z doby svého vzniku (ta se ale může lišit od dob vzniku vrstvy). Složení atmosféry reflektuje teplotu a další proměnné klimatu, například změny poměru izotopu kyslíku  $^{18}\text{O}$  k izotopu  $^{16}\text{O}$  v atmosféře odpovídají povrchové teplotě oceánu. Některé vrstvy ledovců obsahují také vulkanický popel, který pomůže s určením jejich stáří. Podle jeho chemických vlastností, tvaru a barvy jednotlivých částic popela lze totiž určit jeho zdroj, a posléze časové období vzniku vrstvy. Vrstvy ledovce ale ukládají i organický materiál, především pylová zrna. Zachovat se v nich ale mohou i větší části organismů – větvičky či jiné části rostlin, a dokonce i celé organismy. Nejznámějším příkladem nálezu takového organismu je nález zmrzlé mumie pravěkého člověka Ötziho z tyrolských Alp. Mumii v tajícím ledovci objevili náhodou dva turisté roku 1991, původně v domnění, že se jedná o tělo nějakého pohřešovaného horala. Proto přivolali horskou službu, záchranáři však na místě zjistili, že půjde pravděpodobně o člověka z dřívější doby, třeba ze středověku. Po vyzvednutí mumie včetně artefaktů v jejím okolí se však ukázalo, že pochází až ze 4. století před naším letopočtem, tedy o unikátní nález člověka z období paleolitu. Velká část informací, které dnes víme o kultuře a zvycích lidí ve střední Evropě tohoto období, pochází z analýzy nálezu Ötziho. Ledovce mohou být tedy rezervoárem informací nejen pro přírodní, ale i společensko-vědní obory.

Vedle ledovců nabízí kryosféra ještě jeden důležitý zdroj informací o minulosti krajiny, a tím je trvale zmrzlá půda – **permafrost**. Setkáme se s ní v oblastech tundry, nejvíce na ruské Sibiři a na severu Severní Ameriky – v Kanadě a na Aljašce. Pro získání dat z permafrostu je zapotřebí provést vrt (půdní sondu) podobně jako u běžných geologických nebo půdních měření. Někdy však permafrost může přinést informace sám od sebe, a to tak, že na exponovaných místech odtává. Tehdy mohou vrstvy permafrostu vydat zajímavé nálezy – notoricky známými příklady jsou mumie a mrtvá těla velkých čtvrtohorních savců. Ti se v minulosti propadli do půdy (do bažin a rašelinišť) a jejich těla zůstala zakonzervována v trvale zmrzlé půdě. Někdy jsou pozůstatky těchto savců (například mamutů) natolik dobře zachovalé, že jejich maso je



**Obr. 4.1: Odhad vývoje teploty vzduchu na povrchu Země od vzniku komplexních forem života (před ~540 miliony let).** Časová osa je rozdělena do 5 částí s odlišným měřítkem, jejichž hranicemi jsou vymírání na konci křídy (K-T, ~65 mil. let BP), hranice Miocénu a Pliocénu (~5,3 mil. let BP), začátek čtvrtohorních dob ledových (100 tis. let BP), poslední maximální zalednění (LGM, 20 tis. let BP). První část ukazuje teplotu jako dva různé odhady (černá a červená linka) na základě měření stabilního izotopu kyslíku ve schránkách živočichů mělkých teplých moří a část nejistoty těchto odhadů (oranžová). Tyto odhady jsou lokální (založené na teplotě tropických moří) a velmi nejisté i vzhledem k jejich stáří, jejich interpretace je spíše kvalitativní (tepleji/chladněji než průměrná teplota v letech 1960–1990). Druhá část ukazuje přímý odhad globální průměrné teploty na povrchu moře (přímo vztažitelné k teplotě na povrchu Země), založený na izotopu kyslíku z mikroskopických mořských organismů. Třetí část ukazuje podobná data i metodu, jen z jiné studie. Čtvrtá část ukazuje stejnou studii jako předchozí (černá linka) a odhad teploty založený na měření stabilního izotopu vodíku z ledového vrstu ve střední Antarkidě (modrá linka), což je lokální (polární) odhad, a proto je zobrazen po přibližné transformaci. Tento odhad z ledovcového vrstu pokračuje i v páté části. Pátá část dále ukazuje odhad na základě izotopu kyslíku z grónského ledovce (šedá linka), ze kterého je patrný rozdíl v teplotách mezi severní a jižní polokoulí. Posledních 11 tis. let je odhadnuto také kombinací několika různých proxy v jedné studii (červená linka). Ukázána jsou i měřená data o teplotě atmosféry od roku 1850 (červené body) a předpovědi teploty modelované pro roky 2050 a 2100 (červeně-černé body).

možné i jíst. Kly mamutů z permafrostu pak představují důležitý materiál pro výrobu uměleckých předmětů u sibiřských původních etnik.

Zatím jsme v našem textu mluvili hlavně o nálezech velkých objektů, případně o chemických rozborech. V sedimentech se však zachovává i cenný doklad o složení vegetace – pylová zrna. Pyl je rostlinným samčím gametofytem, který slouží k disperzi samčích pohlavních buněk. Vzhledem k jeho funkci musí být pylové částice schopné ochránit pohlavní buňky při transportu před nepříznivými vnějšími vlivy (UV záření, sucho, predátoři, abraze). K tomu slouží specializovaná buněčná stěna, zvaná **exina**; ta je tvořena mimo jiné velmi odolným polymerem **sporopoleninem**. Díky tomu jsou schopny pylové částice přetrvat v sedimentech i po značně dlouhou dobu bez většího poškození (nejstarší známý nález pylového zrna je odhadnut na 243 milionů let, tedy z období triasu), a i při fosilizaci si mohou zachovat jemné morfologické struktury.

V 19. století si vědci všimli, že je možné určovat pyly nalezené v sedimentech (které často patřily druhům známým i ze současnosti), tímto způsobem zrekonstruovat podobu krajiny v minulosti a podívat se, jaké bylo klima a jakým vývojem krajina prošla. Tomuto studiu starých pylových zrn říkáme **palynologie** a jde o jednu z nejdůležitějších metod, jakou lze zkoumat paměť krajiny.

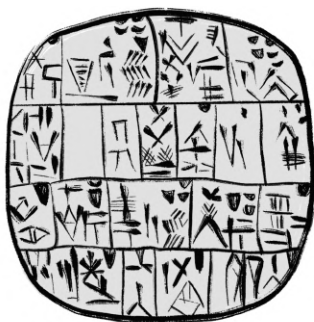
Hlavní skupinou rostlin detekovanou v palynologickém záznamu jsou rostliny **větrosnubné (anemmogamní)**, jelikož vytvářejí velké množství odolného pylu. Navíc se tento pyl ochotně zachovává v sedimentech, protože je velmi běžný v krajině – rostliny jej totiž práší volně do vzduchu. Pyl rostlin, které jsou opylovány hmyzem, naopak v palynologických vzorcích nehraje prakticky žádnou důležitou roli. Rostliny se totiž naopak brání tomu, aby se dostal do volného prostředí – potřebují, aby ho co nejvíce ulpělo na hmyzu. Podobně je to s pylem dalších rostlin, které jsou opylovány jinými organismy. Mezi větrosnubné rostliny patří především většina našich stromů a všechny traviny. To jsou zároveň skupiny, jež mají velkou vypovídající hodnotu ohledně struktury krajiny (teplota, vlhkost, reliéf). Kromě toho, že jsou větrosnubné, totiž zpravidla tvoří také dominantní složku ekosystémů.

Palynologické sondy se odebírají v místech, kde je největší šance na zachování pylu. Většinou se jedná o sedimenty usazované ve vodě (slatiny, rašeliniště, dna rybníků atd.). Další významný zdroj palynologických dat představují též větrem usazované horniny, především **spraše**. Spraše jsou typickým fenoménem velkých bezleších oblastí, jako jsou především stepi. Když navštívíte oblasti, kde se vyskytují stepi (třeba střední Asii), zjistíte, že silný vítr ve stepích s sebou nese velké množství jemného prachu. Ten se při prachových bouřích usazuje ve formě nánosů i v ulicích měst. Během dlouhé doby se v závětrných místech usazuje tohoto prachu tolik, že z něj během tisíců let vzniká velmi specifická hornina – spraš. Spraše na území Evropy vznikly v dobách ledových, kdy se zde rozprostíraly velké oblasti stepí a tundry. Tím, že je spraš složena z prachových částic, se v ní usazuje též pyl, který je součástí pra-

chu. Studium spraší lze tedy zjistit, jaké rostliny rostly v dávných dobách ledových v místech, kde spraše vznikly.

Samotný odběr palynologických vzorků probíhá pomocí sondy nebo vrtu v závislosti na povaze materiálu. Datování je možné pomocí různých metod, například sledování izotopu uhlíku  $^{14}\text{C}$ , či geologické stratigrafie, jak jsme si už vysvětlili na začátku této kapitoly.

Další metodou, jak zjistit v krajině informace o její minulosti, je také **dendrochronologie**. Na rozdíl od palynologie umožňuje nahlédnout pouze do relativně nedávné minulosti, zato však často velmi podrobně, s rozlišením na roky. Dendrochronologie je vědní obor snažící se o pohled na historii a vývoj klimatu s pomocí letokruhů, které se tvoří při druhotném (sekundárním) tloustnutí kmenů stromů. Podle tloušťky jednotlivých vrstev lze odhadnout, jestli byly v daném období pro strom vhodné podmínky, či nikoli. Výhodou metody je, že je značně nedestruktivní – využívat lze totiž nejen dřevo poražených stromů, ale i těch ještě rostoucích, do kterých můžeme navrtat sondy. Podmínky se totiž podepsaly na všech stromech, které v daném období v konkrétní oblasti rostly. Podle překryvu letokruhů právě pokácených stromů se vzorky dřeva z minulosti (například stovky let staré trámy) lze odhadnout vývoj podmínek na daném místě až v horizontu tisíců let. Rekordem je pak řada zahrnující více jak 12 tisíc let.



---

## 5. UCHOVÁVÁNÍ INFORMACÍ V LIDSKÉ CIVILIZACI A VE VĚDĚ

---

Člověk (*Homo sapiens*) je jako organismus nedílnou součástí současné biodiverzity a ekosystémů. Pohled, ve kterém jsou lidská společnost a lidské konání a výtvoři myšlenkově odděleny od jevů „přírodních“, kterých se člověk zdánlivě či vůbec neúčastní, je třeba v současnosti považovat za překonaný. I člověk neustále podléhá biologické evoluci a kulturní projevy člověka, jeho výtvoři, myšlení i komunikační formy, je možné (i potřeba) interpretovat jako biologické jevy, součást tzv. rozšířeného fenotypu člověka. Humanitní vědy tak z určitého pohledu zkoumají i biologické jevy (lidskou kulturu, civilizaci, památky jako pozůstatky činnosti člověka jako organismu); proto bychom se jako biologové měli zajímat i o to, jakým způsobem dochází k přenosu a uchovávání informací v lidské civilizaci. Speciálním případem informačního prostoru v lidské kultuře je pak také systém zkoumání a ověřování informací, který nazýváme věda. V této kapitole proto nahlédneme také na to, jak věda uchovává informace, jak čist vědecké informační zdroje, a také, jak věda pracuje s hmotnými daty – položkami v přírodovědných sbírkách.

### 5.1 Uchovávání informací v lidské společnosti pohledem společenských a humanitních věd

Existuje řada způsobů, jak se informace v lidské společnosti uchovávají a předávají. Důležité je si uvědomit, že předávané informace nejsou pouhými neutrálními fakty, nýbrž jsou podrobeny vyjednávání. Má se tím na mysli, že způsob, jakým interpretujeme konkrétní informaci dnes, se může lišit od porozumění jiného jednotlivce či skupiny lidí či od toho, jak lidé danou informaci chápali v minulosti. Jak informace chápeme a jak je předáváme, je předmětem společenského vyjednávání, je politikou v širokém slova smyslu.

Lidé navzájem komunikují a sdílejí informace prostřednictvím rozmanitých **médií**. První, co nás v souvislosti s uchováním informace v lidské společnosti napadne, je asi **písmo** a psané slovo, ale už před vynálezem písma hrála tuto roli **ústní tradice**. Další způsoby, kde se informace uchovává, jsou knihy a knihovny, kde jsou informace uspořádané a organizované, a různé další nosiče jako gramofonové desky nebo filmové pásy. Později se objevila různá elektronická a digitální média. V dnešní době zaujímají významnou pozici sociální média a internet. Kromě institucionalizovaného ukládání informací v knihovnách se uchovávají také v archivech a muzeích a dalších pamětových institucích jako jsou muzea v přírodě (skanzeny) nebo galerie. Ale paměť a informace se uchovává také v materiální kultuře, krajině, zvycích, tradicích, způsobech, jak se něco vyrábí anebo jak se něco pěstuje. Informace se uchovávají také ve způsobu, jak je společnost organizovaná, jaké jsou v ní hierarchie a vztahy a jak se tyto vztahy realizují v životě skupin i jednotlivců.

### *Jazyk, řeč, písmo, ústní tradice*

Obecně jazyk představuje systém symbolů, který slouží k popisu objektů, událostí, myšlenek a stavů. Lidský jazyk je klíčovou adaptací našeho druhu. Stejně jako je obtížné definovat život, tak i obecně přijímanou definici jazyka nenajdeme. Slovo **jazyk** má tři lingvistické významy<sup>49</sup>, jsou to: systém pravidel (mluvit mnoha jazyky), osobní výbava pro řečovou komunikaci (mluvit pestrým jazykem) a obecněji prostředek dorozumívání vůbec (nenašli společný jazyk). Jazyk a řeč mají mnoho funkcí, a jejich počet a charakter závisí na teoretickém rámci, který se používá k jejich analýze. Jazyk slouží jako hlavní prostředek lidské komunikace a dorozumívání, může odkazovat na časové nebo prostorové vztahy nebo může sloužit k předávání příkazů, ke kontaktování. Z jiných funkcí jazyka lze jmenovat např. i mentální funkci, kdy se v rámci psycholingvistiky a kognitivní lingvistiky vychází z toho, že myšlení se realizuje prostřednictvím jazyka či funkci poetickou (básnickost). Existují i další formy dorozumívacích systémů, jako jsou znakový jazyk nebo programovací jazyky.

**Písmo** je grafický systém znaků, který slouží k záznamu a přenosu jazyka. Nejstarší písemné památky jsou staré asi 5000 let. Psaný jazyk umožňuje trvalou fixaci myšlenek a informací, znalostí i pravidel. Písmo zpřístupňuje sdělení napříč časem a prostorem. Médii psaného jazyka byly hliněné tabulky, papyrus, pergamen nebo papír. Nápisy však najdeme i na zdech či tesané do kamene.

Další způsob, jak se uchovávají a předávají informace ve společnosti, je **ústní tradice**, kdy se informace předávají mluvením, přednášením či zpíváním. Prostřednictvím příběhů se předávají znalosti a kulturní zvyklosti mezi jednotlivci i mezi generacemi. Ústní tradicí se předávají informace, jak se chovat nebo nechovat, jak rozumět světu kolem sebe, příběhy o událostech, hrdinech a minulosti. Ústní tradice může mít různé žánry a vyprávění mohou být různě stylizovaná, patří sem písně, pohádky, legendy, básně nebo mýty. Ústní tradice, nazývaná někdy folklor, je komunitní záležitostí a je součástí kulturního dědictví, někdy se výrazně překrývá i s neverbálním přenášením informací (např. tanec, pohyby při rituálech a zvycích, ale i pracovních aktivitách, posunky či grimasy).

### *Informace a materiální kultura*

Uchování informace v lidské společnosti se děje i prostřednictvím materiální kultury. Obrazy, stavby, oblečení, způsoby, jak jsou organizovaná sídla, technologické stavby, to vše jsou způsoby, jak je informace fixována a předávána dál. Materiální kultura zahrnuje fyzické objekty, artefakty, umělecká díla a výrobky, které vznikají a odrážejí kulturní a historický kontext dané společnosti. Analýza těchto materiálních pozůstatků minulosti, jejich interpretace a zacházení s těmi, které máme k dispozici, nám umožňuje porozumět nejen současnosti, ale i minulosti.

---

<sup>49</sup>více v článku Pavly Loucké „Jak vznikl lidský jazyk?“ v časopise Vesmír 1998/5 ([vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/1998/cislo-5/jak-vznikl-lidsky-jazyk.html](http://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/1998/cislo-5/jak-vznikl-lidsky-jazyk.html))

## *Artefakty*

Artefakty a věci mají schopnost nosit vzpomínky a příběhy svých tvůrců a uživatelů. Historické předměty, jako jsou starobylé nástroje, zbraně, nádobí, šperky nebo oděvy, mohou poskytnout vhled do života předchozích generací. Výzkum a konzervace těchto materiálních artefaktů jsou klíčové pro uchování jejich původního významu a kontextu, ale jejich působení se neomezuje na dokumentování minulosti. Skalní malby a rytiny pravěku, ale i umělecká díla – sochy, obrazy, tapiserie, fresky, vlysy např. ze středověku jsou další výrazné prvky materiální kultury, které sloužily, a i dnes slouží jako nositelé informace, ale jsou to i nositelé emocí a myšlenek a v neposlední řadě i estetických hodnot. Kromě výše uvedeného nese materiální kultura také odkaz na sociální a politické kontexty. To, jak jim rozumíme, jak je interpretujeme, co a jakým způsobem se rozhodneme zachovat či nadále používat, a co považujeme za důležité, se v průběhu doby mění a hovoří také o tom, jak rozumíme současnosti.

## *Paměť krajiny*

Krajina, ve které žijeme nebo kde jsme na výletě, je také plná informací o společnosti, o politickém uspořádání, o vlastnických vztazích, o tom, co daná společnost považuje za žádoucí a nežádoucí atd. Historie, která se odehrává, zanechává v krajině stopy – třeba v podobě staveb, systémů polí, rybníků a cest. Tyto stopy lze interpretovat a přemýšlet tak o tom, jakou informaci o minulosti i současnosti krajina nese. V krajině se můžeme setkat s památníky a s místy, která chápeme jako historická, a tyto pak symbolizují události a osobnosti minulosti. Mezi další pamětní místa patří např. hřbitovy, ke kterým se váže paměť rodin, ale i celých obcí. Pomníčky dopravních neštěstí u silnic také nesou informaci o zbytečné smrti a smutku pozůstalých. Paměť a informaci o minulosti v krajině také nesou různá reliktní společenstva. V krajině vidíme stopy geologických procesů i stopy minulého zacházení – způsobů zemědělství nebo třeba těžby nerostů.

Artefakty různého typu, umělecká díla i krajina se všemi svými prvky nám poskytují pohled do života a hodnot našich současníků i předchozích generací, jsou tak důležitým prvkem zachování identity a historie společnosti. Materiální kultura nese a předává informace nejen praktické a estetické, ale i informace o sociálním a politickém kontextu. Analyzovat a uchovávat materiální kulturu minulosti je nezbytné pro porozumění současnosti i formování představ o budoucnosti.

## *Zvyky, způsoby výroby a další nehmotné kulturní dědictví*

I v dnešním světě se přenos informací, myšlenek či příběhů neodehrává pouze prostřednictvím jazyka, literatury, internetu a audiovizuálních médií, jako jsou videa a televize. Aniž si to často uvědomujeme, tak kromě moderních prostředků hraje klíčovou roli také ústní tradice, zvyky a zvyklosti v průběhu roku, různé provozovaná a konzumovaná hudba, i obřady a rituály. Hudba slouží jako zvukový odraz kultury a emocí, přenáší specifické hudební tradice a vypráví příběhy skrze melodie a texty. Rituály a obřady jsou nejen prostředkem pro vyjádření spirituálních a náboženských

směrů, ale také symbolizují důležité události a hodnoty společnosti – jako je např. občanský sňatek, předávání vysvědčení nebo promoce na vysoké škole. Klíčovými nositeli informace jsou i způsoby a techniky, jak něco vyrábět, vařit nebo pěstovat, či techniky, jak získat v daném prostředí vodu a další zdroje. Výroba a zpracování potravin, řemesla i domácí kutilské práce jsou dovednosti předávané mezi lidmi i z generace na generaci, tvoří esenci kulturní identity. Zároveň odrážejí specifika každého společenství a jeho vztah k prostředí, ve kterém žije.

Dovednosti, jako například tradiční zpracování potravin, řemeslné techniky nebo léčitelské postupy, představují formu nehmotného kulturního dědictví. Nehmotné kulturní dědictví není pouhý „svědek minulosti“, ale funguje mnohdy jako živý prvek, který formuje současnou identitu společnosti. Uchování a předávání tohoto dědictví jsou klíčovými prvky pro zachování soudržnosti a smyslu v rámci kultury a společnosti. Zároveň přispívají k obohacení současného kulturního prostředí a posilují propojení mezi minulostí, přítomností a budoucností.

Existují formalizované i neformalizované způsoby, jak se tyto informace předávají, může to být předávání v domácím prostředí, mnohé se naučíme jen okoukáním, je to škola, ale i jiné formy učení a poznávání. Tyto zvyky a zvyklosti, techniky a dovednosti a nejrůznější další prvky nehmotného kulturního dědictví fungují jako prostředky, které zapojují jednotlivce i skupiny do společenských vazeb, pomáhají tyto vazby formovat, ustalovat i posilovat.

#### *Institucionalizované formy uchování informace*

Paměťové instituce jsou v naší společnosti klíčovým prvkem uchovávání, organizace a správy informací a vzpomínek, které jsou z nějakého důvodu důležité pro danou společnost a kulturu. O tom, co tyto oficiální instituce uchovávají a proč, se vede odborná i společenská diskuse. Tyto instituce mají za úkol shromažďovat, uchovávat a poskytovat přístup k různým formám paměti, včetně historických záznamů, uměleckých děl, dokumentů a dalších materiálů, které mají kulturní, historický nebo vědecký význam.

Nejtypičtější paměťové instituce jsou knihovny, archivy, muzea a galerie. Knihovny jsou specializovány na uchovávání a poskytování přístupu k tištěným materiálům, od knih a novin po rukopisy a mapy. Archivy se zaměřují na uchovávání oficiálních i neoficiálních písemných dokumentů, archivů organizací, osobních sbírek či pozůstalostí. Máme i nejrůznější digitální archivy a online knihovny. Muzea a galerie uchovávají např. umělecká díla a historické artefakty. Těm přisuzujeme hodnotu, která mimo jiné spočívá i v informaci, kterou v daných předmětech dovedeme v různých dobách číst. Paměťové instituce hrají důležitou roli při udržování identit a dědictví společností. Můžeme se v nich vzdělávat a bádát. Jejich úloha je nejen uchovávat minulost, ale také zpřístupnit informace a přispívat k vytváření budoucnosti tak, že umožňují lidem porozumět historii a inspirojí nové myšlenky a perspektivy.

## 5.2 Uchovávání informací ve vědě

Vznik vědy představuje jednu z nejdůležitějších evolučních inovací člověka. Díky vědě člověk získal nástroj k objektivní interpretaci a poznání světa – vědecká metodika zpracování informací totiž v ideálním případě chrání výzkumníka před chybou a umožňuje, aby zjistil o povaze jevů pravdu i v případě, že si o věci myslí něco jiného. K tomu, aby věda mohla kvalitně fungovat, je však zapotřebí, aby se vědecké informace mohly kvalitně šířit a uchovávat. Před vznikem vědy se odborné a naučné informace šířily a uchovávaly v relativně širokém spektru forem. Ve středomořském a antickém starověku byly častou formou sdělení odborných či filosofických informací spisy psané formou dialogu – jedna osoba v textu klade otázky, druhá na ně odpovídá. Starobylé texty mívají podobu knih i kratších sdělení (traktátů, dopisů, návodů atd.), zejména v antickém prostoru byly významnou formou sdílení odborných informací také řeči a projevy (v řečené i psané formě). Protože v prostoru evropského a blízko-východního starověku lidé neznali knihtisk, byl k informačním zdrojům značně omezený přístup – rukopisné knihy i svitky jsou velmi drahé a jejich šíření je tak složité. V době starověku tak vzhledem k ekonomickému a intelektuálnímu rozvoji společnosti vznikalo obrovské množství textů, většina se jich však nedochovala, protože vznikly v malém počtu kopií. Některé z klíčových institucí shromažďujících spisy (antických knihoven) pak byly zničeny, což vedlo ke ztrátě obrovského množství antického literárního fondu. Útržky nedochovaných literárních děl se nám však naštěstí často dochovaly ve formě citací v textech jiných autorů, během 19. a 20. století pak došlo k objevům významných literárních památek, které nám umožňují relativně podrobně rekonstruovat předvědecký intelektuální svět evropské společnosti. Odlišné mechanismy sdělení informací pak nalezneme také v mimoevropských kulturních okruzích. Velmi specifické a přesně definované literární formy určené k analytickému zhodnocení informací (různé druhy esejí apod.) se rozvinuly například v konfuciánském kulturním okruhu (zejména v Číně), kde díky dřívější znalosti tisku i větším zachování kontinuity společenských institucí máme dochováno velké množství starobylých písemných památek. Další specifické formy odborných textů vznikaly také v indickém kulturním prostoru.

S postupným vznikem vědy dochází v rodícím se prostoru evropské (západní) vzdělanosti i k postupnému vzniku specifických komunikačních forem, vhodných pro uchovávání a šíření vědeckých informací. V minulosti představovaly nejvýznamnější nástroj šíření nových vědomostí především **monografie**, tedy knihy. I dnes vědci stále monografie publikují a pro prezentaci uceleného souhrnu informací na nějaké téma jsou monografie stále nepřekonanou formou vědecké literatury. Během 20. století se však, s postupným zrychlením vědeckého výzkumu i komunikace mezi institucemi, dostaly ve sdílení vědeckých informací do popředí **vědecké časopisy**. Ve vědeckých časopisech vědci publikují **odborné články**, které prezentují konkrétní výsledky výzkumů. Ne, že by vědecké časopisy v 19. století nevycházely, naopak – většina prestižních vědeckých žurnálů, včetně slavného časopisu *Nature*, začala vycházet už během 19. století, některé dokonce ještě dříve. V současnosti však, na rozdíl třeba od 19.

století, formou odborných článků vychází naprostá většina výsledků vědeckého výzkumu. Některé časopisy (obvykle ty nejprestižnější, kde vycházejí zcela přelomové vědecké práce) mají mezioborové zaměření – vedle sebe zde mohou vycházet články o fyzice hvězd, nových postupech léčby rakoviny i o klimatické změně. Většina časopisů je pak oborová – vycházejí zde články, které spojuje obdobné zaměření. V časopise *Zootaxa* tak například vycházejí články o taxonomii živočichů, v časopise *Journal of Biogeography* zase články o biogeografii. Sledování oborově zaměřených časopisů představuje jeden z hlavních způsobů, jak vědci zjišťují, co se v jejich oboru aktuálně děje nového. Před vznikem internetu to byl dokonce skoro jediný způsob. Přístup k článkům v časopisech byl totiž velmi omezený, protože vědecké časopisy se (až na výjimky, jako je v zahraničí třeba už zmíněný *Nature*) neprodávají v trafikách ani knihkupectvích. K nahlédnutí bývají ve vědeckých knihovnách univerzit a výzkumných pracovišť, které je buď nakupují, anebo získávají tzv. výměnou – vydávají vlastní časopis, který posílají do redakcí jiných vědeckých časopisů po světě. Ty zas na oplátku poskytují výtisky svých žurnálů. Alternativu představovala jen osobní korespondence s kolegy po světě, kteří si mezi sebou poštou posílali kopie svých článků, tzv. separáty. K vyhledávání článků, kterých si lidé nevšimli, pak sloužily různé bibliografie a kartotéky. Těmito způsoby bylo zajištěno, že vědecká literatura se sdílela mezi vědci po celém světě. Sdílení článků překvapivě probíhalo i v dobách totalit – výměny časopisů a korespondence se zahraničními kolegy probíhaly i přes železnou oponu. Práce s literaturou v době před internetem byla však velmi zdlouhavá a náročná. V současné době je naopak práce s odbornými články velmi jednoduchá, protože většina časopisů vychází online. Do popředí se tak ve vyhledávání odborných publikací dostaly **databáze** a vyhledávací nástroje, které hledají články napříč časopisy na základě klíčových slov nebo fulltextového vyhledávání. Mezi ty nejpoužívanější dnes patří vyhledávač *Google Scholar* a databáze *Web of Knowledge*. Velký význam má v dnešním světě také vědecká sociální síť *ResearchGate*, která umožňuje vědcům sdílet elektronické separáty svých článků. To je velmi důležité hlavně proto, že mnoho časopisů neumožňuje čtení článků na internetu zdarma, přístup k velké části literatury je placený a na jeho financování mají zpravidla dostatečné rozpočty jen instituce. Pokud tedy člověk není součástí výzkumné instituce a chce číst odborné články, bývá často nutné nahlédnout právě na *ResearchGate*, případně napsat osobně e-mail autorům článku, zda by poslali separát. Alternativou je pak opět návštěva vědeckých knihoven, které přístup k literatuře, jako za starých časů, pořád mají, a to zpravidla i online. Kontroverzním, avšak také velmi běžně používaným mechanismem získávání přístupu k placeným článkům je pak pololegální „stínová knihovna“, online platforma *Sci-Hub*, která umožňuje stahovat pirátské kopie odborných článků. Nejnovější články zde však, vzhledem k neustálému boji vydavatelství proti tomuto webu, již najít nelze.

Vědecké články mají zpravidla velmi přesně danou strukturu a formu, která umožňuje, že jsou přehledné a vědci se v nich snadno orientují, když chtějí najít informace, které zrovna potřebují. Naprostá většina odborných článků dnes vychází v an-

gličtině, která se během posledních asi padesáti let stala hlavním jazykem vědy. Starší články (například některé dodnes významné práce o taxonomii organismů či fyzice) však mnohdy bývají psány v národních jazycích, třeba německy nebo francouzsky, někdy pak také čínsky, japonsky a rusky. Totéž platí i o současných pracích regionálního významu, jako jsou třeba výsledky faunistických průzkumů. Obvykle však bývá součástí článků alespoň souhrn v angličtině; moderní možnosti elektronického překladu pomocí umělé inteligence navíc problémy s nezalostí jazyků postupně odstraňují. Znalost angličtiny na dobré komunikační úrovni, i specifické slovní zásoby a stylu typického pro anglicky psané vědecké články, však představuje klíčovou a naprosto nezbytnou schopnost každého, kdo chce studovat jakékoli odborné publikace.

Existují různé typy vědeckých článků. Většinu z nich tvoří primární vědecké články – takové, které seznamují čtenáře s výsledky nového výzkumu autorů. Vedle toho také existují metodické články, které slouží k představení nových vědeckých metod, a také tzv. **review** – články psané zpravidla zkušenými a známými odborníky, které shrnují dosud známé informace o nějakém tématu. Metodické články a reviews mají často velmi různou strukturu, která záleží na autorech i časopise, kde vyjdou. Struktura **primárního vědeckého článku** je naopak značně standardizovaná, velmi přehledná a jednoduchá, a většina článků se jí poměrně úzkostlivě drží. Každý vědecký článek začíná **abstraktem** – úderně napsaným odstavcem, který krátce a výstižně popisuje, jaká jsou hlavní a významná zjištění článku. Po abstraktu následují klíčová slova pro zařazení článku do kartoték a databází, a **úvod**. V úvodu autoři teoretickým přehledem vysvětlují, proč je téma článku důležité, jaké základní informace člověk pro pochopení článku musí znát, ale především – úvod obsahuje literární rešerši o tom, co se o tématu článku už ví. Čtenář je tak obecně a ze široka uveden do tématu, a nakonec se doví, jak si v poznání tématu stojíme a na co autoři článku navazují. V závěru úvodu pak bývají vyjmenovány cíle práce – otázky, které si autoři článku položili při svém výzkumu, a na které bude článek hledat odpovědi. Následující kapitolou je pak **materiál a metodika**. Metodika představuje technickou část článku – uvádí se v ní, jaké metody autoři použili, a jak přesně provedli jednotlivá měření, experimenty, analýzy, nebo třeba kde vzali materiál, na kterém výzkum prováděli (modelové organismy, sbírky atd.). Je velmi důležité, aby byla metodika v článku popsána přesně a úplně. Žádný vědecký článek totiž nemůže být odbornou veřejností přijat, pokud jeho výsledky nejsou **opakovatelné** – není možné ověřit, že zjištěné jevy opravdu existují. Součástí metodiky také bývají informace o tom, kde jsou uložena data a materiál z výzkumu (databáze, datové repozitáře, sbírky). Po metodice pak následují **výsledky**. Zde se čtenář doví, jak experimenty dopadly, co autoři zjistili a naměřili, a jak své výsledky statisticky vyhodnotili. Ve výsledcích však najdeme jen poměrně strohý, přesný výčet informací. O tom, co si autoři o výsledcích myslí, je zde zatím pomlčeno. Vlastní názor autorů, jedna z nejdůležitějších částí vědeckého výzkumu vůbec, je totiž tématem poslední kapitoly vědeckého článku – **diskuse**. V diskusi autoři své výsledky **interpretují** – uvádí, jak si naměřené jevy vysvětlují, co podle nich jejich výsledky znamenají pro náš pohled na zkoumané téma. Takové závěry však

nelze dělat jen tak, jen z vlastní hlavy. Nezbytnou součástí diskuse je proto srovnání výsledků výzkumu s již publikovanými pracemi – proto se ostatně diskuse nazývá diskusí, autoři zde diskutují své výsledky se svými kolegy. Článek pak končí formálními částmi, jako jsou poděkování a seznam citované literatury. Často jsou k němu navíc přiloženy i dodatečné materiály, které obsahují například graficky neupravené výsledky, tabulky dat či podrobnosti metodiky, které se do textu článku nevešly. Některé časopisy pak klasickou strukturu článku porůznu zkracují a redukují, aby se ušetřilo místo, případně aby se články lépe četly. Typicky tak činí velké a prestižní časopisy (jako třeba *Nature* a *Science*), které například vyžadují po autorech, aby redukovali metodiku a umístili ji až na závěr článku.

Vedle vědecké literatury je v době neustálého generování nových a nových vědeckých dat velmi důležité, aby bylo kde ukládat také samotná data. Proto vedle vědecké literatury představují velmi důležitou součást vědeckého informačního prostoru také **databáze** na internetu. Mezi ty nejznámější patří v biologii databáze genetických sekvencí. Když vědci publikují výsledky výzkumů, při kterých došlo k sekvenaci genetických dat z organismů, vyžadují vědecké časopisy jako povinnou součást publikace také volné veřejné zpřístupnění sekvenčních dat. Všechny sekvence genetických dat z organismů, na základě kterých byla kdy publikována vědecká literatura, jsou tak jakýmkoli dalším výzkumníkům veřejně zdarma dostupné v online databázích. To má obrovské výhody – kdokoli by chtěl výsledky dřívějších analýz ověřit či třeba zlepšit použitím jiných analytických metod, má možnost, protože data jsou veřejně dostupná. Kdokoli by pak chtěl v již dokončené práci dále pokračovat, nemusí začínat znovu od nuly, ale stačí mu pouze navázat na data svých kolegů. Největší databázi genetických dat je v současnosti americká databáze *GenBank*. Velmi důležitou a kvalitní databázi genetických dat je také evropská databáze *BOLD*, jejímž cílem je shromažďovat tzv. DNA barcodové sekvence organismů, tedy krátké sekvence DNA, na základě kterých je možné organismy určovat do druhu. Proto si *BOLD* potrpí na kvalitní dokumentaci materiálu, ze kterého byly barcodové sekvence získány. Sekvence proteinů se pak vedle *GenBanku* ukládají také do dalších databází, jako jsou *UniProt* a *SILVA*. Neméně důležitými daty jsou pak vedle genetických dat také data o rozšíření organismů, tedy data faunistická a biogeografická. I na jejich správu existuje v současnosti internetová databáze, která se nazývá *GBIF*, a mimo jiné se do ní automaticky přelévají data o údajích určených organismů z webové aplikace *iNaturalist*, kam může přispívat široká veřejnost. Když existují databáze pro tolik druhů dat – nemohla by také existovat databáze všech popsanych druhů organismů? Odpověď je složitá. Jistě mohla, a pro řadu menších skupin organismů takové databáze skutečně existují (typickým příkladem je databáze *FishBase*, spravující informace o diverzitě ryb). Druhů je však popsáno obrovské množství a pro správu takové databáze by byla zapotřebí součinnost tisíců specialistů a extrémně náročná a dlouhodobá systematická činnost. Přesto existují pokusy alespoň nějaké takové databáze tvořit. V českém prostředí je dobře znám třeba projekt *BioLib*, který se teoreticky podobnému účelu blíží. Popisy nových druhů živočichů by se zase měly hlásit do databáze *ZooBank*; pokud

někdo popíše nový druh v časopise, který vychází pouze online, je registrace v této databázi dokonce podmínkou platnosti popisu. Na ucelenou databázi všech druhů organismů, ideálně i s jejich dokumentací, genetickými sekvencemi a rozšířením, na tu si však budeme muset počkat určitě ještě minimálně řadu desetiletí. Její existence by ulehčila práci jak výzkumníkům, tak i mnoha odvětvím lidského života. Proto nezbývá než doufat, že si vedoucí představitelé států časem uvědomí význam systematické přírodovědy do té míry, že budou takové úsilí podporovat též dostatečnými rozpočty.

### 5.3 Taxonomie organismů a přírodovědné sbírky

V předchozí kapitole jsme si ukázali, jak vědci pracují s informacemi, které během svého výzkumu zjistí, a jak se vědecká data uchovávají ve formě publikací a databází. Přírodní vědy (a zdaleka nejen ty) však významnou měrou stojí ještě na jednom specifickém typu dat, která je třeba skládat. Jde o samotný přírodní materiál – vzorky, exponáty, ale třeba i živé kultury organismů v kultivačních médiích. Všechn tento materiál je třeba uložit, aby byl přístupný i pro další generace výzkumníků. K tomu slouží **přírodovědné sbírky**. Možná si teď říkáte (a možná něco takového už někdy někdo říkal vám) – proč se v brožuře Biologické olympiády vlastně zabývat přírodovědnými sbírkami? Sbírkový materiál je přece synonymem nudy a nekonečně formalistické práce, přežitkem starých dob, kdy lidé pořádně ještě nic studovat neuměli, a tak kolem sebe aspoň akumulovali obrovské množství naprosto zbytečných věcí, třeba různých exponátů a přírodnin. A skutečně – občas lze po světě narazit na sbírkové instituce, které takto trochu fungují – jsou špatně spravované, nepřístupné, důraz na tradici převyšuje důraz na sám smysl sbírek. U většiny sbírkových institucí však není nic dál od pravdy. Ve skutečnosti patří přírodovědné sbírky mezi vůbec nejdůležitější instituce současné organismální vědy, a přestože si stále zachovávají určitý punc muzejnické tradice, jsou sbírky progresivním nástrojem moderní biologie. K čemu tedy sbírkové instituce slouží a proč má smysl o nich vůbec něco vědět?

Přírodovědné sbírky shromažďují v první řadě data, tak jako všechny ostatní databáze. V mnoha případech je zkrátka důležité, aby přírodovědný materiál, na kterém se bávalo, někde zůstal zachován. Zároveň však sbírky umožňují materiál znovu použít i pro jiné účely. Popis nových druhů z dřívě nasbíraného materiálu, pochopení a odhalení složení druhů v ekosystémech třeba před sto lety – to vše jsou informace, ukryté v přírodovědných sbírkách. V neposlední řadě pak sbírky představují velmi cenné kulturní dědictví – historické památky, s pokorou dokládající obrovské úsilí mnoha specialistů minulosti, kteří položili základy současného poznání přírody. Velkou výhodou, kterou sbírková činnost přináší, je také skutečnost, že se na ní může podílet i široká veřejnost – cenné přírodovědné sbírky mohou tvořit nejen veřejné sbírkové instituce, ale též soukromí sběratelé. Pokud je ke sbírce přístupováno správně, může ji tvořit a rozšiřovat každý. Soukromé sbírky za života sběratelů mohou fungovat podobně, jako sbírky veřejné – materiál z nich může být, pokud je sběratel zodpo-

vědný, dostupný ostatním kolegům, a časem se pak soukromé sbírky zpravidla dostávají do muzejí (prodejem či dědictvím), kde se stávají základem velkých veřejných sbírek. Proto má smysl sbírky neustále tvořit, rozšiřovat a budovat. Vedle úschovy typového a dalšího dokladového materiálu nám tak sbírky ukazují, které druhy byly před sto lety běžné a které naopak vzácné, poskytují jedinečný doklad o diverzitě na daném místě, v daném čase. Díky sbírkám máme tedy uloženo mnoho informací o minulosti krajiny i o minulosti jejích obyvatel – a všechny tyto informace lze ve sbírkách studovat velmi podobně, jako lze studovat současné druhy v současné přírodě. Proto dává smysl znovu a znovu do sbírek ukládat i běžné druhy. Už jen informace, že jsou dnes běžné, se tím ve sbírkách uchová. Časem může dojít ke změnám krajiny, které povedou k jejich ústupu – a data o tom, kde se vyskytovaly v minulosti, budou najednou cenná. Zároveň lze ze sbírek usuzovat, jak krajina v minulosti mohla vypadat, i když k tomu třeba nemáme fotografické záznamy, podle toho, jaké druhy se ve sbírkách z dané oblasti vyskytují. Když je například ve sbírce druh preferující lesostepi a dnes je na daném místě hustý tmavý les, je to jasný důkaz o tom, jak se místo proměnilo. Sbírkový materiál navíc slouží také jako zdroj informací, které v minulosti nebyly pro studium organismů dostupné. Řeč je především o různých pokročilých metodách analýzy biologických vzorků, jako je třeba studium DNA či histologie tkání. Právě studium DNA u sbírkového materiálu (tzv. **muzeomika**) zažívá v poslední době velký rozvoj, protože sekvenační technologie pokročily do té míry, že lze geneticky studovat někdy i stovky let starý typový materiál (co je typový materiál si ukážeme v příští kapitole).

### *Taxonomie organismů*

Mezi základní a nejstarší části vědy o živých organismech patří snaha o pochopení jejich druhové rozmanitosti. Prvním krokem, který je k tomu třeba, je popis a pojmenování organismů. Snaha o pojmenování druhů a o vytvoření nějakého systému, který by lidem umožnil se v biologické diverzitě vyznat, má totiž i velký praktický význam pro člověka. Proto je také vlastní všem lidským kulturám a společnostem, včetně společností přírodních národů. Význam pojmenování organismů pro lidi je také historicky dokumentovatelný – snahu o vytvoření systému organismů vyvíjeli již starověcí antičtí učenci, a třeba ve Starém Zákoně představuje pojmenování organismů vůbec první příkaz, který dává Hospodin v ráji Adamovi (ještě před stvořením Evy).

Moderní způsob pojmenovávání organismů vychází z koncepce, kterou v polovině 18. století vytvořil švédský botanik **Carl von Linné**. Každý druh má své **druhové jméno**, které má formu přídatného jména (anebo, méně často, i podstatného jména) v latině. Druhy jsou pak zařazeny do **vyšších taxonů**, z nichž nejdůležitější je **rod**. Jméno rodu, které je ve tvaru podstatného jména, se uvádí vždy spolu se jménem druhu. Výsledné jméno je dvouslovné (tomu říkáme tzv. *binomická nomenklatura*) a skládá se z rodového a druhového jména (např. *Boletus edulis* nebo *Panthera leo*). Obdobný systém pojmenování organismů, na rozdíl od většiny světových jazyků, v době národního obrození v 19. století přejala také čeština. I v ní se tak u čes-

kých názvů setkáme se stejnou logikou – skládají se z rodového jména ve formě podstatného jména (třeba **hřib**), a druhového jména, které má formu přídavného jména (třeba **smrkový**) či podstatného jména (třeba **satan**).

V rámci jednoho rodu se musí každý druh jmenovat jinak a žádné dva rody se nesmí jmenovat stejně (viz **ráměček 5.B**) – tak je zajištěno, že každý druh bude mít své unikátní dvouslovné jméno. A co je nejdůležitější – každý druh má svůj standard – jedince, ke kterému je dané jméno pevně přivázáno. Tomuto jedinci říkáme **typový exemplář (holotyp)** a zpravidla jde o jedince, na základě kterého byl popis druhu napsán. To je velmi důležité, protože koncept druhu představuje biologickou vědeckou hypotézu – vědci tedy mohou v budoucnu dospět k závěru, že některý druh je ve skutečnosti více druhů, jen si toho dosud nikdo nevšiml (viz **ráměček 5.A**). Když někdo v budoucnu zjistí, že se jedním druhovým jménem omylem označují dva druhy, případně původní jméno tomu z nich, do kterého patří právě holotyp. Proto je nezbytné, aby byl dobře uložen a chráněn, a aby bylo zároveň možné jej kdykoliv znovu studovat. O to se starají právě přírodovědné sbírky, které jsou zpravidla součástí sbírkových institucí, především muzeí, částečně však tento úkol mohou nést i sbírky soukromé. Sbírký jsou proto nezbytně nutné k tomu, aby systém organismů zůstal stabilní. Uchování typového materiálu tak představuje jeden z nejdůležitějších úkolů pro přírodovědné sbírky.

### **5.A O ŠESTI SLEPCÍCH, SLONU A VĚČNÉ DEBATĚ NAD DEFINICÍ DRUHU.**

Charles Darwin, jeden z otců zakladatelů biologie, kdysi napsal, že definovat druh je prakticky nemožné, protože pro každou definici se najde mnoho výjimek, přesto však všichni víme, co pod tím slovem myslíme. Darwin tak velmi přesně popsal věcnou otázku systematické biologie, **problém definice druhu**. Na rozdíl od všech ostatních taxonomických jednotek (různých rodů, čeledí, řádů, kmenů nebo říší) totiž druh není prostě jen název, který jsme vymysleli nějaké evoluční linii. Druh je více méně objektivně existující biologický jev, který lze pozorovat v přírodě. Jedinci, kteří patří k jednomu druhu, se obvykle kříží jen mezi sebou, obvykle vypadají jinak než příslušníci ostatních druhů, zkrátka a dobře – jsou si podobnější mezi sebou než s ostatními. Jak ale napsal Darwin – žádná z definic druhu, a že se jich už na diskusním poli biologie objevilo, neplatí univerzálně. Mezi často aplikované definice druhu patří třeba **biologická definice druhu**, která za druh označuje skupinu jedinců, které vzájemným křížením produkují plodné a reprodukčně úspěšné potomstvo. Mnoho druhů ale může vytvářet plodné hybridy, někdy dokonce hybridizací dvou druhů vzniká druh třetí (možná jste už slyšeli o komplikovaných systémech třeba u jihoamerických motýlů rodu *Heliconius*, více zde). **Fylogenetická definice druhu** jej zas definuje jako jednu evoluční linii; pak ale nelze zohlednit případy, kdy uvnitř nějakého druhu nedávno vznikl druh

•••

•••

jiný. Již v **rámečku 3.J** jsme si přeci připomenuli, že druhy nemusejí být monofyletické. Druh je dynamicky existující fenomén, u spousty organismů se hranice druhů slévají, třeba kvůli vzájemnému křížení a hybridizaci. Mnohdy také v přírodě narážíme na systémy, kde nelze přesně rozlišit hranice mezi druhy, protože zde druhy teprve vznikají, dochází zde zrovna k procesu speciace. Takovému druhové komplexu bývají právem největšími taxonomickými oříšky. Definovat druh tedy univerzálně možné není, otázku, kde leží hranice druhů, je třeba u složitých druhových komplexů zodpovědět na základě individuálního bádání, ideálně se zapojením co největšího množství metod. Jako možná nejvhodnější se tak pro celkový popis toho, jak chápat druh, jeví jeden dávný příběh: staré indické podobenství *O šesti slepcích a slonu*. Šest slepců se v něm dotýká jediného slona. Jeden se drží jeho ucha, další chobotu, jeden nohy, druhý ocasu, další boku, poslední pak na slonu sedí. Pro každého z nich je pojem *slon* spojen právě jen s tou jednou částí, které se zrovna dotýká, a každý z nich má tak přístup ke kousku pravdy. Pro všech šest slepců je slon naprosto zásadní součástí jejich života, proto spolu vedou spor: co je vlastně ten *slon*? Slepci se mohou donekonečna hádat, jak popsat a definovat slona – zda je *slon* spíše ucho, chobot či ocas. Mohou však také každý přijmout zkušenosti ostatních, a pochopit tak v celé komplexitě, jak slon asi vypadá – a to i přesto, že jej nemohou v celé jeho podobě vidět. Tím slonem je v našem příběhu právě fenomén druhu. Snahy o jeho definici a spory mezi badateli připomínají rozhovor mezi těmi šesti slepci. Každá z definic druhu je správná i chybná zároveň, vždy odráží jen část komplexity fenoménu druhu. Pro opravdové pochopení, co to *druh* v celé své komplexitě je, jsme však slepí. Způsobem, který nám sice nenabídne jednoduchou definici, ale v každém konkrétním případě pomůže celý systém pochopit co nejlépe, je proto propojení co nejvíce metodických přístupů. Morfologie, molekulární metody, nebo třeba ekologie druhů, to vše přináší různá data, různé střípky komplexního a obtížně uchopitelného fenoménu druhu – a právě ty, často protichůdné zdroje informací, je třeba skládat dohromady a integrovat do vzájemného kontextu. Tomuto modernímu způsobu pojetí taxonomického výzkumu říkáme **integrativní taxonomie**. Integrativní taxonomie propojuje zdánlivě nepropojitelné přístupy tak, abychom namísto zjednodušování přírody do zbytečných definic raději pochopili, jaká ve své rozmanitosti a neuchopitelnosti doopravdy je.

Svým elegantním způsobem systematizace biologie a využití přírodovědných sbírek dal Linné snahám o pojmenování organismů rámeček vědy a stal se tak jedním z otců zakladatelů **taxonomie**. Během dalších desetiletí a staletí se pak kolem taxonomie ustálila rozšiřující přehledná metodika, co je k popisu druhu třeba, kdy platí a jak jej správně sepsat (tzv. nomenklatorické kódy). Těch je hned několik pro různé

**5.B STEJNÉ JMÉNO, ALE DVA RŮZNÉ DRUHY.** Víte, co je to *Bacillus*? Správně, je to rod bakterií. A správně, je to také rod celkem běžných středomořských strašilek. Jak je to možné – vždyť jsme si v základním textu řekli, že žádné dva rody se nesmějí jmenovat stejně? Pravda, nesmějí – ovšem s jedním velkým ale. Pravidlo nepřípustnosti stejného jména (tzv. **homonymie**) totiž platí jen uvnitř stejného nomenklatorického kódu. Už jsme si v základním textu popsali, že kódů (pravidel) pro popis organismů je víc – těmi nejdůležitějšími jsou zoologický a botanický. Zoologové a botanici tak mají různá pravidla pro pojmenování druhů, a také různé mezinárodní regulátory (komise), které o těchto pravidlech rozhodují. V případě zoologů je to Mezinárodní komise zoologické nomenklatury, v případě botaniků a mykologů pak komise botanické nomenklatury, nad kterou ještě navíc stojí Mezinárodní botanický kongres. Oba kódy myslí na homonymii v rámci svého pole působnosti, ovšem nikoli navenek – nezakazují tedy homonymii se jmény organismů, která byla udělena podle jiného nomenklatorického kódu. Tak se v historii opakovaně stalo, že se dva organismy (obvykle rostlina, houba či mikrob versus živočich) jmenují stejně. Vedle jména *Bacillus* lze jako příklad uvést i další – jméno *Prunella* pro ptáka pěvušku i rostlinu černohlávek, *Polypodium* pro kapradinu osladič i parazitickou kaviárovku jeseteří z kmene žahavců, nebo *Iris* pro kosatec a rod pestře zbarvených kudlanek.

skupiny organismů. Nejvíce organismů na světě spadá pod Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury (ICZN), rostliny a houby však mají vlastní Mezinárodní kód pro nomenklaturu hub a rostlin (ICN) a své vlastní kódy mají třeba i bakterie, archea a viry. Nový druh může v zásadě popsat každý, stačí jen dodržet pravidla: popis publikovat, stanovit holotyp a platně stanovit jméno. Jméno autora popisu se pak uvádí za druhovým jménem. Pokud byl druh, který jsme popsali, skutečně nový (nikdo jiný mu už v minulosti, byť nevědomky, jméno nedal), nelze jméno dle současných pravidel zrušit. Tato závazná metodika umožňuje, že taxonomie je validní a opakovatelná věda, jejíž výsledky a hypotézy jsou podloženy reálně existujícími doklady ve formě typového materiálu.

Popisy druhů však práce taxonoma spíš začíná, než končí. Čím více druhů je totiž popsanych, tím více je zapotřebí udělat mezi nimi pořádek – podívat se, zda jsou všechny popisy z minulosti správně, zda minulé představy o tom, který druh je který, odpovídají současným zjištěním, zda někdo omylem nějaký druh nepopsal dvakrát, nebo třeba jak jsou si druhy příbuzné. Ve chvíli, kdy se takové otázky nakupí nad únosnou míru, je zapotřebí, aby byla příslušná skupina druhů podrobena **taxonomické revizi**. Smyslem taxonomické revize skupiny druhů (rodu, podčeledi, nebo třeba jen skupiny vzájemně příbuzných druhů v rámci rodu) není nic jiného, než uklidit. Revidující autor si prohlédne starý typový materiál, a na základě něj rozhodne o identitě jednotlivých dalších nasbíraných kusů, o platnosti druhových konceptů,

případně popíše další druhy. Pokud je revize provedena skutečně velkopansky, může být její součástí i molekulární fylogeneze, někdy dokonce i s DNA daty z typového materiálu.

#### 5.4 Biologie a právo: forenzní entomologie

V našem textu jsme dosud hovořili především o informacích v lidské kultuře z antropologického hlediska, a dále o fenoménu vědy jako speciálním případu lidské kultury, který se významně dotýká práce s informacemi. Existuje však ještě jeden extrémně důležitý aspekt lidské společnosti, kde mají informace a jejich uchování zcela zásadní místo – je jím právo. Rovnou vás varujeme, abyste si neřekli: „Tady jsem dočetl, brožura je stejně skoro u konce, a kdo by chtěl číst nějaké suchopárné řeči o právu?“ Nebudeme se bavit o žádných právních termínech ani zákonech. Právo se totiž stará mimo jiné o jednu hodně důležitou věc: objasňování zločinů. K tomu je zapotřebí vyslechnout svědky a zajistit důkazy – a právě u zajišťování důkazů hraje velmi důležitou roli biologie. V našem textu se konkrétně zaměříme na forenzní entomologii, která představuje jeden z velmi důležitých nástrojů při objasňování závažných trestných činů.

**Forenzní entomologie** je fascinující vědní disciplína, která využívá znalosti o hmyzu a dalších bezobratlých k odhalování zločinů (přesněji ověřování důkazů v rámci občanského a trestního práva). Tím, že studuje vývoj hmyzích populací na mrtvých tělech, poskytuje cenné informace pro vyšetřování, zejména ohledně doby úmrtí, místa činu a někdy i příčiny smrti. K dalším využitím forenzní entomologie patří problematika potravinářských škůdců (zanedbání technologických postupů a hygieny při balení) a oblast parazitů lidí a zvířat (především **myiáze**<sup>50</sup> – zanedbání péče o nemohoucí či svěřenou osobu, týrání svěřené osoby, týrání zvířat).

Nejnámější aplikací forenzní entomologie je odhad **doby úmrtí člověka** (*post mortem interval* – PMI – doba mezi úmrtím a nálezem těla). U mrtvých více než 3 dny je forenzní entomologie jednou z nejpřesnějších metod pro stanovení doby úmrtí. Tu lze stanovit s přesností dnů až hodin. Je však třeba mít na paměti, že forenzní entomologie pracuje s hmyzem na těle a v jeho okolí nalezeném a tak s její pomocí lze pouze určit kdy bylo tělo kolonizováno a nikoliv přímo čas úmrtí. V případě, že nic nebrání hmyzu v kolonizaci těla (např. v létě venku), mohou nastat tři situace. Úmrtí a kolonizace mohou nastat současně – když jsou přítomna krvácivá traumata, hmyz reaguje na krev prakticky okamžitě; tak tomu je třeba u autonehod a řezných ran. Kolonizace může ale také následovat až dlouho po skonu (tzv. intaktní tělo: přirozená smrt, udušení), kdy hmyz hned nepozná, že je v blízkosti mrtvola. Atraktantem jsou až plyny bakteriálního původu uvolňující se z těla – rozdíl může být v závislosti na teplotě prostředí několik hodin až dní. Nejzávažnějším případem je pak kolonizace předcházející smrti (např. při řezných ranách, kdy je oběť ještě naživu, např. nepohyblivá nebo v kómatu). Může se jednat o myiáze při pobytu ve špatných hygienických podmínkách,

<sup>50</sup>V případě, že se v živém těle obratlovce vyvíjejí larvy dvoukřídlých, hovoříme o myiázích, obligátně např. u střechů (*Oestridae*), fakultativně např. u mouchy domácí (*Musca domestica*).

v případě lézí mohou larvy bzučivek kolonizovat živé tělo. Při analýze se pak zjistí, že jeden druh či generace je starší než většina ostatních – posmrtných – kolonizátorů. Počátek kolonizace mohou znesnadnit či úplně znemožnit různé vnější podmínky, ať už přirozené (roční období, ponoření ve vodě, charakteristika biotopu), či umělého původu (vlození do pytle, insekticidy, drogy, jedy).

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících vývoj hmyzu na mrtvole je **teplota prostředí**. Vyšší teploty urychlují vývoj, zatímco nižší teploty jej zpomalují až inhibují. Existují speciální tabulky a počítačové programy, které umožňují přesnější odhad postmortálního intervalu na základě teploty prostředí a vývojových stádií hmyzu. Rozhodně však neplatí, že když je zima, hmyz mrtvolu vůbec neosídí. Některé bzučivky rodu *Calliphora* přezimují jako dospělci a jsou odolné i vůči velmi nízkým teplotám těsně nad nulou (2–3 °C).

Ke stanovení doby kolonizace slouží suma efektivních teplot (SET), která se uvádí v denních nebo hodinových stupních Celsia. Tato experimentálně zjišťovaná hodnota je součtem efektivních teplot (aktuální teplota ponížená o teplotu, při níž se zastavuje vývoj druhu) určitého druhu a je pro daný druh a oblast konstantní. Je nutno vzít do úvahy také další faktory – délku dne, vlhkost, množství potravy. Ve střední Evropě lze obvykle odhadnout dobu úmrtí člověka s přesností na den (výjimečně i hodinu) během prvních 3–6 týdnů expozice (tj. dokud neproběhne

**5.C HISTORIE FORENZNÍ ENTOMOLOGIE.** Forenzní entomologie, tedy využití znalostí o hmyzu v kriminalistice, má překvapivě dlouhou historii, která sahá až do starověku. I když se tehdy nejednalo o vědeckou disciplínu v dnešním slova smyslu, některé starověké kultury si již uvědomovaly význam hmyzu při rozkladu těl.

Jednou z nejstarších zmínek o využití hmyzu v soudním lékařství pochází ze 13. století z Číny. Čínský právník a vyšetřovatel Sung Ci ve své knize popsal případ, kde byl čas smrti určen na základě přítomnosti much na mrtvém těle. Podobné poznatky se pravděpodobně vyskytovaly i v jiných starověkých kulturách, avšak písemné záznamy jsou spíše vzácné.

V 19. století začaly vznikat první vědecké práce, které se zabývaly vztahem mezi hmyzem a rozkladem těl. Vědci si začali všimnout, že různé druhy hmyzu kolonizují mrtvoly v charakteristickém pořadí a že jejich vývoj je ovlivněn okolními podmínkami. Ve 20. století se forenzní entomologie začala rychle rozvíjet. Byly vypracovány první metody pro odhad doby úmrtí na základě vývoje hmyzu. Dnes je forenzní entomologie uznávanou vědeckou disciplínou, která se využívá při vyšetřování nejrůznějších případů. Díky rozvoji molekulární biologie a genetiky se otevírají nové možnosti pro identifikaci druhů hmyzu a studium jejich interakcí s rozkládajícím se organismem.

**5.D PŘÍKLADY UŽITÍ FORENZNÍ ENTOMOLOGIE V PRAXI.** Forezní entomologie nám nabízí fascinující pohled do světa, kde i ti nejmenší tvorové mohou hrát klíčovou roli při odhalování zločinů. Podívejme se zde na některé konkrétní příklady, které ukazují, jakým způsobem hmyz pomáhá vyšetřovatelům:

**Případ z USA: Odhad doby úmrtí v opuštěném domě.**

V opuštěném domě bylo nalezeno lidské tělo v pokročilém stádiu rozkladu. Na místě bylo nalezeno velké množství larev bzučivek rodu *Lucilia*. Entomologický expert zkoumáním vývojových stádií larev a okolní teploty odhadl, že tělo leželo na místě přibližně tři týdny. Tento odhad byl následně potvrzen dalšími forezními metodami a pomohl vyšetřovatelům zpřesnit časovou osu události.

**Případ z Evropy: Přemístění těla.**

Na louce bylo nalezeno tělo zabalené v igelitovém pytli. Entomologický rozbor ukázal, že na těle se nacházejí larvy much, které se běžně vyskytují v lesích. Vyšetřovatelé tak došli k závěru, že tělo bylo přemístěno z lesního prostředí na louku.

**Případ z Austrálie: Otrava insekticidem.**

Na farmě byl nalezen mrtvý pes. Veterinární patolog nezjistil žádnou zjevnou příčinu smrti. Entomologický rozbor ukázal, že larvy much, které se na těle nacházely, byly menší a vyvíjely se pomaleji než obvykle. Důkladnější analýza ukázala, že v těle psa byla přítomna vysoká koncentrace insekticidu, který ovlivnil vývoj larev.

kompletní cyklus prvních kolonizátorů). Pak už hmyz, který se k určení používá, vývoj dokončí, mrtvolu opustí a o informace tak přijdeme.

Po smrti dochází k přirozené degradaci těla, kterou provází postupný příchod a odchod různých druhů hmyzu, plžů a kroužkovic (**sukcesní fáze**). Mezi první kolonizátory mrtvoly (v rámci hodin) patří mouchy čeledi bzučivkovitých (Calliphoridae). Z našich 65 druhů bzučivek je 14 druhů významných pro forezní entomologii; jejich vajíčka jsou požírána vosami, které nejprve okusují tělo. Velkou pomoc pro bzučivky, které chtějí osídlit mrtvolu, představují slimáci, kteří okusují uši, břicho či záda – tím narušují pro bzučivky neprostupnou bariéru a ty tak mohou klást vajíčka nejen do přirozených otvorů, ale také do děr po slimáčí radule. Od pátého dne<sup>51</sup> je mrtvola cítit na 5–6 m, 6. den i na 25 m (v létě). Při dešti larvy migrují od těla do sucha. Kolem 11. dne se objevují larvy mouchovitých (Muscidae) pod tělem („lože mrtvoly“) a dospělci sýrohlodek (Piophilidae). Patří mezi ně třeba sýrohlodka *Stearibia nigriceps*; její larvy, které umí skákat, se objevují od 31. dne. 17. den se objevují kmítalky (Sepsidae), a také nekrofágní brouci mrchožrouti (Silphidae). Mezi nejvýznamnější

<sup>51</sup>Konkrétní sled událostí odpovídá experimentu s mrtvým, oblečeným prasetem.

patří mrchožrout pobřežní (*Necrodes littoralis*). Žížaly se podílejí na likvidaci oděvu 30.-35. den. 48. den pak zpravidla okupují tělo larvy slunílek (Fanniidae), zhruba 51. den se objevují koutule (Psychodidae), asi 83. den už lze na těle nalézt velké množství zelených řas. Sukcese samozřejmě pokračuje i dále, další skupiny hmyzu se postupně objevují i po více než 100 dnech od úmrtí. Forenzní entomologie tedy představuje doopravdy mocný nástroj, který umožňuje kriminalistům objasnit i trestné činy, které se udály před mnoha týdny.

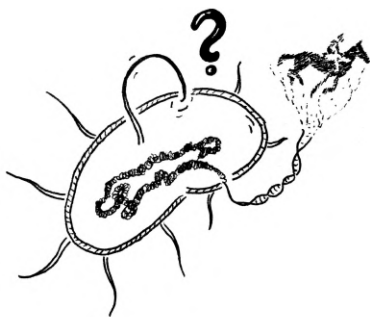
Jak se provádí odběr vzorků hmyzu na místě činu? Odběr vzorků hmyzu na místě činu vyžaduje pečlivost a zkušenosti. Správný odběr vzorků je klíčový pro úspěšné entomologické vyšetření. Nesprávný odběr nebo kontaminace vzorků může vést k nespolehlivým výsledkům a zkomplikovat vyšetřování. Entomolog nebo vyškolený policista postupuje zpravidla následovně:

1. *Dokumentace:* Nejprve se podrobně zdokumentuje místo činu, včetně polohy těla a okolních předmětů.
2. *Odběr larev:* Larvy se odebírají z různých částí těla a uchovávají se v nádobkách s konzervujícím roztokem (např. alkohol).
3. *Odběr dospělého hmyzu:* Dospělý hmyz se odchyťává a uchovává ve sběrných nádobách za použití běžných metod sběru hmyzu.
4. *Odběr okolního prostředí:* Odebírají se vzorky půdy, rostlinného materiálu a dalších objektů, které mohou obsahovat vajíčka nebo kukly hmyzu.
5. *Teplota:* Na místě činu se měří teplota, která je důležitá pro odhad doby vývoje hmyzu.

I přes významný přínos forenzní entomologie pro vyšetřování trestných činů je třeba mít na paměti, že jde o metodu, která má svá omezení. Vývoj hmyzích populací na mrtvole může být ovlivněn mnoha faktory, jako jsou klimatické podmínky, přítomnost predátorů nebo způsob uložení těla. Proto je nezbytné, aby výsledky forenzně entomologického vyšetření byly vždy interpretovány v kontextu dalších důkazů. I přes různá úskalí je budoucnost forenzní entomologie velmi slibná. Díky rozvoji molekulární biologie a genetiky se otevírají nové možnosti pro identifikaci druhů hmyzu a studium jejich interakcí s rozkládajícím se organismem. Výsledkem tohoto vývoje bude pravděpodobně ještě přesnější a spolehlivější odhad postmortálního intervalu a získání dalších informací relevantních pro vyšetřování trestných činů.

## DOPORUČENÁ LITERATURA

- Bielecki, J., Nielsen, S. K. D., Nachman, G., & Garm, A. (2023): Associative learning in the box jellyfish *Tripedalia cystophora*. *Current Biology*, 33(19), 4150–4159.
- Brown, P. C., Roediger III, H. L., McDaniel, M. A. (2014): *Make It Stick: The Science of Successful Learning*. Harvard University Press.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A. (2012): *An Introduction to Behavioural Ecology*. Wiley-Blackwell.
- Fields, R. D. (2008): White Matter Matters. *Scientific American*, 298(3), 54–61.
- Hacker, F., Smith, K., Graham, P. (2023): Inter-species stimulus enhancement: herring gulls (*Larus argentatus*) mimic human food choice during foraging. *Biology Letters*, 19(5), 20230035.
- Jankele, R., Svoboda, P. (2015): Malé RNA: Mocní trpaslíci. *Vesmír*.
- Lorenz, K. (2013): Hovořil se zvířeti, ptáků a rybami. *Argo*.
- Möglich, M. H., Alpert, G. D. (1979): Stone dropping by *Conomyrma bicolor* (Hymenoptera: Formicidae): a new technique of interference competition. *Behavioral Ecology and sociobiology*, 105-113.
- Simmons, M. J. & Snustad, D. P. (2017): *Genetika*. Masarykova univerzita.
- Špinka, M., Havlíček, J., Štolhoferová, I., Frynta, D. (2024): *Etologie. Mechanismy, ontogeneze, funkce a evoluce chování živočichů*. Praha, Academia.
- Thompson Jr, J. N. , Hellack, J. J., Braver, G., Durica, D. S. (2007): *Primer of Genetic Analysis: A Problems Approach*. Cambridge University Press.
- Veselovský, Z. (2008): *Etologie: Biologie chování zvířat*. Praha, Academia.
- Wynne, C. D.L. & Udell, M. A. R. (2013): *Animal Cognition: Evolution, Behavior and Cognition*. Red Globe Press.
- [http://physics2.fau.edu/~wolf/BasicScience/Friedrich\\_Dendro\\_RC04.pdf](http://physics2.fau.edu/~wolf/BasicScience/Friedrich_Dendro_RC04.pdf)
- <https://en.wikipedia.org/wiki/Dendrochronology>
- <https://web.archive.org/web/20161104042215/http://web.utk.edu/~grissino/principles.htm>
- <https://cs.wikipedia.org/wiki/Palynologie>
- <https://www.sciencenews.org/article/tiny-fossils-set-record-oldest-flowerlike-pollen>
- <https://www.nature.com/articles/s43586-021-00058-7>



## ZDROJE OBRÁZKŮ

- Obr. 1.1:** Kateřina Bezányiová dle DOI: 10.1016/j.cub.2023.08.056
- Obr. 1.2:** Kateřina Bezányiová dle Webvision, <http://webvision.med.utah.edu/>
- Obr. 1.3:** Kateřina Bezányiová dle N. Tinbergen, *Animal Behavior*, 1968.
- Obr. 1.4:** <https://www.warc.com/Images/Content/Blogs/lorenzgeese.jpg>, Kateřina Bezányiová dle fotografií z Walker's Mammals
- Obr. 1.5:** Jennifer Adler, <https://www.vox.com/down-to-earth/2023/9/27/23883039/florida-coral-reef-caribbean-king-crabs-restoration>
- Obr. 2.1:** Hanzlová, J., Hemza, J., 2014. *Základy anatomie: nervový systém a čivy*. FSpS MU. upraveno
- Obr. 2.2:** <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vertebrate-brain-regions.png>, upraveno
- Obr. 2.3:** [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sobo\\_1909\\_633.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sobo_1909_633.png), upraveno
- Obr. 2.4:** Gluck et al., 2020. *Learning and Memory*, 4. edice, Worth Publishers; upraveno
- Obr. 2.5:** Kristina Kverková
- Obr. 2.6:** Michal Ptáček
- Obr. 2.7:** Michal Ptáček
- Obr. 2.8:** Michal Ptáček
- Obr. 2.9:** Michal Ptáček
- Obr. 2.10:** <https://synapseweb.clm.utexas.edu/morphology-dendrites>, upraveno
- Obr. 2.11:** Michal Ptáček
- Obr. 2.12:** Michal Ptáček
- Obr. 2.13:** Kristina Kverková
- Obr. 2.14:** <https://www.nature.com/articles/s41396-019-0536-3/figures/1>
- Obr. 3.1:** Michal Ptáček podle [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Centraldogma\\_nodetails.png?uselang=en](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Centraldogma_nodetails.png?uselang=en)
- Obr. 3.2:** Michal Ptáček
- Obr. 3.3:** Michal Ptáček
- Obr. 3.4:** Michal Ptáček
- Obr. 3.5:** Michal Ptáček
- Obr. 3.6:** <https://courses.lumenlearning.com/suny-microbiology/chapter/structure-and-function-of-rna/>, upraveno
- Obr. 3.7:** Klug et al., 2019. *Concepts of Genetics*, 12. edice; upraveno
- Obr. 3.8:** <https://istudy.pk/mechanism-of-dna-replication/>, upraveno
- Obr. 3.9:** <https://istudy.pk/mechanism-of-dna-replication/>, upraveno
- Obr. 3.B:** <https://askabiologist.asu.edu/Rosalind-Franklin-DNA>
- Obr. 3.10:** Michal Ptáček
- Obr. 3.11:** Michal Ptáček podle <https://courses.lumenlearning.com/wm-biology1/chapter/reading-telomeres/>
- Obr. 3.12:** [https://www.brainkart.com/article/Proofreading-and-Repair\\_27552/](https://www.brainkart.com/article/Proofreading-and-Repair_27552/), upraveno
- Obr. 3.13:** Michal Ptáček
- Obr. 3.14:** Michal Ptáček

- Obr. 3.15:** Michal Ptáček podle [https://en.wikipedia.org/wiki/Alternative\\_splicing#/media/File:DNA\\_alternative\\_splicing.gif](https://en.wikipedia.org/wiki/Alternative_splicing#/media/File:DNA_alternative_splicing.gif)
- Obr. 3.16:** <https://www.biorender.com/template/types-of-rna-produced-in-cells>
- Obr. 3.17:** Michal Ptáček podle <https://study.com/skill/practice/analyzing-the-functions-of-promoters-enhancers-suppressors-in-eukaryotic-transcriptional-gene-regulation-questions.html>
- Obr. 3.18:** Michal Ptáček podle <https://study.com/skill/practice/analyzing-the-functions-of-promoters-enhancers-suppressors-in-eukaryotic-transcriptional-gene-regulation-questions.html>
- Obr. 3.19:** [https://en.wikipedia.org/wiki/DNA\\_and\\_RNA\\_codon\\_tables](https://en.wikipedia.org/wiki/DNA_and_RNA_codon_tables), upraveno
- Obr. 3.20:** Michal Ptáček
- Obr. 3.21:** Michal Ptáček
- Obr. 3.22:** Michal Ptáček
- Obr. 3.23:** Žihala a Eliáš, 2019, <https://academic.oup.com/gbe/article/11/10/2992/5588413?login=true>, upraveno
- Obr. 3.24:** [https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:TRNA-Ala\\_yeast.svg](https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:TRNA-Ala_yeast.svg), Michal Ptáček
- Obr. 3.25:** <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>, upraveno
- Obr. 3.26:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.27:** Kateřina Bezányiová, květ hrachu překreslen dle [https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMendel\\_1\\_miguelferig.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AMendel_1_miguelferig.png) (Public Domain)
- Obr. 3.28:** Kateřina Bezányiová dle Bergstrom & Dugatkin: Evolution, 2016
- Obr. 3.29:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.30:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.31:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.32:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.33:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.34:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.35:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.36:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.37:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.38:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 3.39:** Kateřina Bezányiová dle Principles of Genetics, 2006
- Obr. 3.40:** <https://www.istockphoto.com/cs/fotografie/portr%C3%A9t-vyd%C4%9B%C5%A1en%C3%A9-%C5%BEelvovinov%C3%A9-ko%C4%8Dky-v-zahrad%C4%9B-gm1369659964-439379434>
- Obr. 3.41:** <https://www.nature.com/articles/ejhg200863>
- Obr. 3.42:** [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Costasiella\\_sp\\_\(19797152176\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Costasiella_sp_(19797152176).jpg)
- Obr. 3.43:** Jansen A, Verstrepen KJ (2011). Nucleosome Positioning in *Saccharomyces cerevisiae*. Microbiol Mol Biol Rev75:. <https://doi.org/10.1128/mbr.00046-10>, upraveno
- Obr. 3.44:** Liza M. Holeski et al. (2012). Transgenerational defense induction and epigenetic inheritance in plants. Trends in Ecology & Evolution; [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranunculus\\_aquatilis\\_plant.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranunculus_aquatilis_plant.jpg)
- Obr. 3.45:** Michal Ptáček

- Obr. 3.46:** Michal Ptáček, PDB: 1UBQ
- Obr. 3.47:** [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:DNA\\_methylation\\_reprogramming.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:DNA_methylation_reprogramming.png), upraveno
- Obr. 3.48:** Michal Ptáček
- Obr. 3.1:** Tom Dunne, <https://www.americanscientist.org/article/imprinted-and-more-equal>, upraveno
- Obr. 3.49:** [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(99\)80490-4.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(99)80490-4.pdf), upraveno
- Obr. 3.50:** Albert F. Damaška
- Obr. 3.51:** Albert F. Damaška
- Obr. 3.52:** Albert F. Damaška
- Obr. 3.53:** Albert F. Damaška
- Obr. 3.54:** Albert F. Damaška
- Obr. 3.55:** Albert F. Damaška
- Obr. 4.1:** [https://en.wikipedia.org/wiki/File:All\\_palaeotemps.svg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:All_palaeotemps.svg)





**Díky,  
Neurone,  
že jsi mi  
splnil můj  
vědecký sen!**

„Laboratorní metody, o kterých  
jsem dříve pouze četla, mohu  
nyní zkoušet v praxi.“

**Terezie**, studentka

**Inspirujte se  
příběhy těch  
nejlepších.**



**Neuron**

NADACE NA PODPORU VĚDY



1. LÉKAŘSKÁ  
FAKULTA  
Univerzita Karlova

### Lékařské programy:

- Všeobecné lékařství
- Zubní lékařství

### Nelékařské programy:

- Adiktologie
- Fyzioterapie
- Ergoterapie
- Porodní asistence
- Nutriční terapie
- Všeobecné ošetřovatelství

Sledujte aktuální  
dění na fakultě!



Web



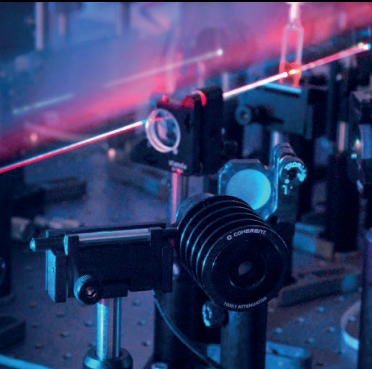
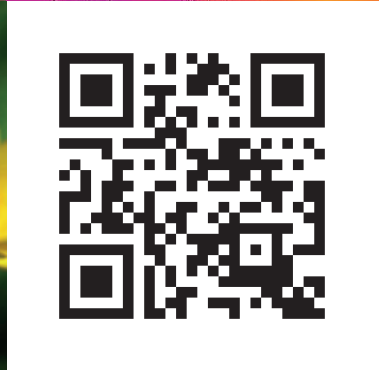
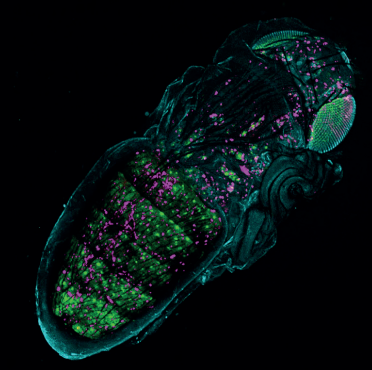
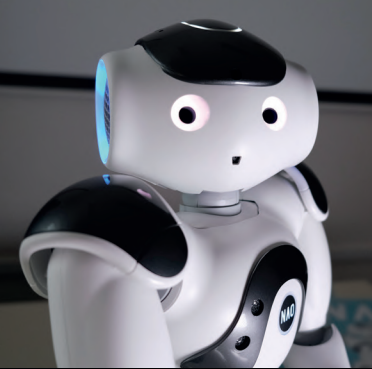
Instagram



Facebook



Přírodovědecká  
fakulta  
Faculty  
of Science



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



Fakulta životního  
prostředí

## Staň se profesionálem v ochraně životního prostředí **Budoucnost přírody jsi TY!**

Zjisti, co všechno ti FŽP nabízí:



**#naturefuture**



**fzp.czu.cz**

Sleduj FŽP na sítích Instagram, Facebook, Twitter, LinkedIn a YouTube

# Online učebnice Biologie v souvislostech 1 k nové papírové učebnici zdarma



Online učebnice nabízí vše, co se nachází v papírové učebnici, plus následující věci:



možnost zvětšit si fotografii či ilustraci a prohlédnout si tak fascinující svět detailů



odkazy na zajímavá videa dokreslující text



odkazy na texty související s výkladem

The image displays the 'Biologie v souvislostech 1' textbook by Eduko. The cover features a vibrant illustration of various organisms including a green frog, a blue butterfly, a brown bear, and a blue kingfisher, set against a blue background with circular patterns. The title 'BIOLOGIE v souvislostech 1' is prominently displayed in large, colorful letters, with 'Pro gymnázia' written below it. The author's name 'Petr Šima' and the publisher's logo 'EDUKO' are also visible.

The background shows a tablet displaying a digital page from the textbook. The page is titled '112 Ptáci - systém II' and 'ZOOLOGIE'. It contains text about bird classification, a photograph of a bird in flight, and several small images of different bird species. The text discusses the evolution of birds from dinosaurs and mentions various bird groups like 'Ptáci - systém II'.

In the foreground, a smartphone displays a close-up image of a kingfisher, showing its vibrant blue and orange plumage and its long, sharp beak. The phone is positioned as if the user is viewing the digital content on the go.





# ČESKÁ SPOLEČNOST ENTOMOLOGICKÁ

## VĚDECKÁ SPOLEČNOST SDRUŽUJÍCÍ PROFESIONÁLNÍ ENTOMOLGY A ZÁJEMCE O HMYZ

---

- zajímá Tě svět hmyzu?
  - není Ti lhostejné ubývání druhů hmyzu?
  - chceš se podílet na ochraně hmyzu?
  - chceš přispět k výzkumu a monitoringu hmyzu v ČR?
- 
- podporujeme hmyz vhodnou péčí o lokality
  - podílíme se na výzkumu hmyzu v ČR
  - vydáváme časopis Klapalekiana a Podušťák
  - pořádáme entomologické exkurze a odborné přednášky

STAŇ SE NAŠÍM ČLEMEM



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



[facebook.com/entospol](https://facebook.com/entospol)



[entospol\\_cz](https://www.instagram.com/entospol_cz)



měníme  
myšlení

nový bakalářský studijní program

# Biomateriály

Ekodesign / Technologické inovace /  
Trvalá udržitelnost

**Studuj! Bakalářské studijní programy:** Arboristika,  
Biomateriály, Design nábytku, Krajinářství, Lesnictví,  
Myslivost, Stavby na bázi dřeva, Technologie a management  
zpracování dřeva, Tvorba a výroba nábytku

 [ldf.mendelu.cz](http://ldf.mendelu.cz)  [ldf.mendelu](https://www.facebook.com/ldf.mendelu)  [ldf\\_mendelu](https://www.instagram.com/ldf_mendelu)

- MENDELU
- Lesnická
- a dřevařská
- fakulta



Sliznice tučňáků jsou domovem vědě dosud neznámých bakterií.

Největší tučňák žil v eocénu a dosahoval hmotnosti 155 kg.

Na sladké tučňáky neužije, rozeznávají jen slanou a kyselou chuť.

Peří promaštěné hexadecylesterem kyseliny 3-methylundekanové odpuzuje vodu.

Tučňák kroužkový (*Pygoscelis adeliae*) se potápí do rekordní hloubky přes 200 m. Antarktickým vnitrozemím podniká pochody i přes 100 km.

Hemoglobin v krvi tučňáků přenáší kyslík daleko lépe než ten náš.

Tučňáci na vejcích nejen sedí, ale také je otáčejí. To byl jeden z důvodů, proč se nedařilo odchovávat tučňáky v zoo.

# Tady začíná tvůj příběh...



věda  
praxe  
učitelství

více  
zde



# SpeciOn |

ŠPIČKOVÉ STUDENTSKÉ MIKROSKOPY

# LEICA DM 750

*pro interaktivní výuku*

Leica DM750 studentské mikroskopy přinášejí do školních učeben špičkovou optiku a snadnou ovladatelnost, včetně propojení do interaktivní učebny pro snadnou výuku.

**OZVĚTE SE**

+420 244 402 091  
info@specion.cz  
www.specion.cz



**Leica**  
MICROSYSTEMS

#scienceUJEP



# VĚDA JE BUDOUCNOST

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
UNIVERZITY J. E. PURKYNĚ

VZDĚLÁVÁNÍ V OBLASTECH BIOLOGIE, FYZIKY, GEOGRAFIE,  
CHEMIE, INFORMATIKY, MATEMATIKY A NANOTECHNOLOGIÍ



[PRF.UJEP.CZ](http://PRF.UJEP.CZ)



PŘÍRODOVĚDECKÁ  
FAKULTA  
Univerzita Karlova



Univerzita  
Karlova

# POZNEJ ŽIVOT – STUDUJ BIOLOGII NA KARLOVCE!

Biologická olympiáda ti může  
otevřít dveře na naši fakultu!

Vybrat si můžeš z těchto programů:

Biologie

Bioinformatika

Praktická geobiologie

Biologie se zaměřením na vzdělávání

Ekologická a evoluční biologie

Molekulární biologie a biochemie organismů

Science (vyučovaný v angličtině)

[www.natur.cuni.cz](http://www.natur.cuni.cz)  
[www.prirodovedcem.cz](http://www.prirodovedcem.cz)





FACULTY OF  
SCIENCE  
Charles University



FACULTY  
OF MATHEMATICS  
AND PHYSICS  
Charles University

Science is beautiful  
Prague is beautiful

---

Study **Science** in Prague!

---

*A modern multidisciplinary bachelor program  
educating students in math, physics, chemistry  
and biology in English.*



CHARLES  
UNIVERSITY

[www.studyscience.eu](http://www.studyscience.eu)





# Studijní Přírodu

## Biologie, ekologie a životní prostředí

**Biologie a ekologie**

Botanika

Hydrobiologie

**Experimentální biologie**

Experimentální biologie rostlin

Biologie a environmentální výchova pro vzdělávání

**Zoologie**

**Ekologie a ochrana životního prostředí**

**Molekulární a buněčná biologie**

Biologie a chemie potravin

**Biologie pro vzdělávání**

INDIVIDUÁLNÍ PŘÍSTUP

KVALITNÍ STUDIJNÍ ZÁZEMÍ

MODERNĚ VYBAVENÉ LABORATOŘE

ZAPOJENÍ DO VÝZKUMNÝCH PROJEKTŮ



prfupol





# ÚSTAV PRO ŽIVOTNÍ PROSTŘEDÍ

## Přírodovědecká fakulta UK

biodiverzita - změna klimatu - atmosféra a kvalita ovzduší  
ochrana a využívání vodních zdrojů - aplikovaná ekologie  
rekultivace a revitalizace



půda - nakládání s odpady - analýzy složek prostředí - dekontaminace  
právo životního prostředí - ekotoxikologie  
forenzní vědy

*=bioloje v souvislostech*

 [www.natur.cuni.cz/fakulta/zivotni.prostredi](http://www.natur.cuni.cz/fakulta/zivotni.prostredi)

 @environmental.science

 @ustav\_pro\_zivotni\_prostredi

# Bylo nebylo...

## Paměť a informace v živých systémech a v biologii

---

Biologická olympiáda 2024–2025, 59. ročník  
přípravný text pro kategorie A, B

**Bc. Kateřina Bezányiová** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**prof. RNDr. Ivan Čepička, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**prof. RNDr. Jan Černý, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Daniel Čičovský** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Mgr. Albert František Damaška** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Bc. Benedikt Janda** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Mgr. Kristina Kverková, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**RNDr. Vít Latzel, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Mgr. et Mgr. Karolína Pauknerová, Ph.D.** (*Centrum pro teoretická studia Univerzity Karlovy*)  
**RNDr. Radka Reifová, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Mgr. et Mgr. Petr Soukal, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Mgr. Marie Smyčková** (*Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky*)  
**Matěj Vostrčil** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)  
**Mgr. Ondřej Zemek, Ph.D.** (*3. lékařská fakulta Univerzity Karlovy*)

*Editor: Albert František Damaška*

*Ilustrace: Kateřina Bezányiová, Jaromíra Zálišová*

*Grafická úprava: Michal Ptáček, Lua $\TeX$*

*Vytiskl Art D – Grafický atelier Černý, s. r. o.*

*U Stavoservisu 659/3,*

*108 00 Praha 10 – Malešice, hala G10*

*Základní písmo Lido STF — Střešovická písmolijna,*

*Špálova 23, 162 00 Praha 6*

*Vydáno roku 2024*

*Neprodejné*

*ISBN 978-80-7444-108-0*