

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY  
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Biologická olympiáda 2025–2026, 60. ročník,  
přípravný text pro kategorie A, B

# Krása nesmírná aneb Biodiverzita – rozmanitost života



Kateřina Bezányiová, Vojtěch Brož, Jan Černý, Daniel Čičovský,  
Albert František Damaška, Jakub Hradečný, Benedikt Janda, Martin Janouch,  
Kateřina Kubíková, Jaroslav Nunvář, Ondřej Pelánek, Hana Petržílková,  
Michal Ptáček, Jaroslav Rohel, Petr Soukal, Ondřej Šimek,  
Martin Trávníček, Stanislav Vosolsobě

PRAHA 2025



Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy  
Ústřední komise Biologické olympiády

*Poděkování za odborné komentáře a pedagogické připomínky:*

Mgr. Pavla Bergmanová

MUC. Marek Brousil

Robin Čeresiz

RNDr. Jana Dobroruková

RNDr. Milan Dundr, CSc.

Mgr. Diana Fröhlichová

Bc. Kateřina Hlaváčková

doc. RNDr. Ivo Konopásek, CSc.

Martin Kubeš

RNDr. Lenka Libusová, Ph.D.

Mgr. Tomáš Malina

Mgr. Radka Ondřejová

Lukáš Pazour

doc. RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

RNDr. Radka Reifová, Ph.D.

RNDr. Antonín Reiter, Ph.D.

prof. David Storch, Ph.D.

Jan Šalé

Mgr. Kryštof Štafl, Ph.D.

Mgr. Kateřina Trejbalová, Ph.D.

Ing. Radek Vítek

doc. RNDr. Jan Votýpka, Ph.D.

členové Pracovní skupiny BiO AB

*Poděkování za odborné komentáře k příloze fylogenetického stromu:*

prof. RNDr. Ivan Čepička, Ph.D.

*Tvorba studijního textu byla podpořena Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy  
rozhodnutím č. 0019/8/SOU/2025.*

Biologická olympiáda 2025–2026, 60. ročník,  
přípravný text pro kategorie A, B

# **Krása nesmírná**

## **aneb**

### **Biodiverzita – rozmanitost života**

Kateřina Bezányiová, Vojtěch Brož, Jan Černý, Daniel Čičovský,  
Albert František Damaška, Jakub Hradečný, Benedikt Janda, Martin Janouch,  
Kateřina Kubíková, Jaroslav Nunvář, Ondřej Pelánek, Hana Petržílková,  
Michal Ptáček, Jaroslav Rohel, Petr Soukal, Ondřej Šimek,  
Martin Trávníček, Stanislav Vosolsobě

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY  
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

PRAHA 2025

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

***[olympiada.natur.cuni.cz](http://olympiada.natur.cuni.cz)***

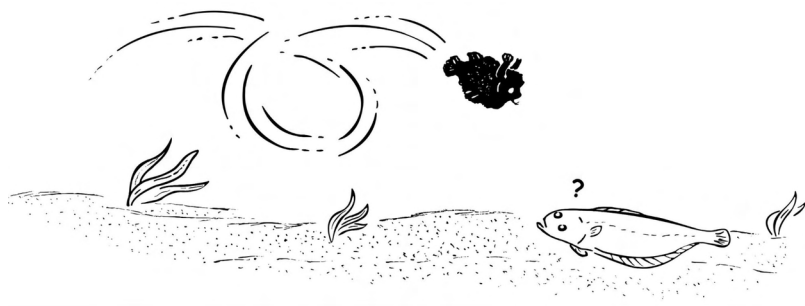
---

## OBSAH

---

<b>CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A &amp; B</b>	3
<b>ÚVOD</b>	6
<b>1 BIODIVERZITA A EVOLUCE</b>	7
1.1 Charakteristika biodiverzity ( <i>Vojtěch Brož, Albert F. Damaška</i> ).....	7
1.2 Druh a jeho definice ( <i>Albert F. Damaška</i> ) .....	10
1.3 Proč biodiverzita existuje a jak vzniká? ( <i>Albert F. Damaška</i> ) .....	18
SHRNUTÍ KAP. 1	37
<b>2 BIODIVERZITA PROKARYOT</b>	38
2.1 Domény prokaryot a jejich hlavní rozdělení ( <i>Jaroslav Nunvář</i> ) .....	38
2.2 Diverzita bakterií ( <i>Jaroslav Nunvář</i> ) .....	43
<b>3 BIODIVERZITA EUKARYOT: PROTISTA A HOUBY</b>	52
3.1 Pestrost a přehled vybraných linií protist ( <i>Petr Soukal</i> ) .....	52
3.2 Diverzita hub ( <i>Daniel Čičovský</i> ) .....	62
SHRNUTÍ KAP. 2 A 3	73
<b>4 BIODIVERZITA EUKARYOT: ŽIVOČICHOVÉ</b>	74
4.1 Nepřeborná diverzita živočišných druhů a forem ( <i>Kateřina Bezányiová</i> ) .....	74
4.2 Měkkýši ( <i>Kateřina Kubíková</i> ) .....	83
4.3 Členovci ( <i>Albert F. Damaška</i> ) .....	89
4.4 Strunatci: kopinatci, pláštěnci a rybovití obratlovci ( <i>Benedikt Janda</i> ) .....	108
4.5 Strunatci: čtvernožci ( <i>Kateřina Bezányiová</i> ).....	122
SHRNUTÍ KAP. 4	137
<b>5 BIODIVERZITA EUKARYOT: RŮZNÉ ŘASY A ROSTLINY</b>	138
5.1 Řasy a fotosyntetizující protista ( <i>Michal Ptáček</i> ) .....	138
5.2 Diverzita buněk a pletiv u rostlin ( <i>Stanislav Vosolsobě</i> ) .....	156
5.3 Fylogeneze a diverzita cévnatých rostlin ( <i>Jaroslav Rohel</i> ) .....	164
SHRNUTÍ KAP. 5	180
<b>6 DIVERZITA MOLEKUL, BUNĚK A TKÁNÍ</b>	181
6.1 Diverzita buněk našeho těla ( <i>Jan Černý</i> ) .....	183
6.2 Epitely ( <i>Jan Černý</i> ) .....	185
6.3 Pojivové tkáně ( <i>Jan Černý</i> ).....	203
6.4 Svalová tkáň ( <i>Jan Černý</i> ) .....	210
6.5 Nervová tkáň ( <i>Jan Černý</i> ) .....	215

6.6 Krvinky ( <i>Jan Černý</i> ).....	221
SHRNUTÍ KAP. 6	226
<b>7 OCHRANA BIODIVERZITY</b>	227
7.1 Diverzita v krajině a její proměny ( <i>Jakub Hradečný</i> ) .....	227
7.2 Ochrana ve vodních ekosystémech ( <i>Jakub Hradečný</i> ) .....	232
SHRNUTÍ KAP. 7	236
<b>DOPORUČENÁ LITERATURA</b>	237
<b>ZDROJE OBRÁZKŮ</b>	242



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

Co od Biologické olympiády čekat? Z čeho budou úkoly, a co v nich naopak nenajdete? Přinášíme souhrn toho nejdůležitějšího, co byste jako soutěžící měli vědět.

### 1) Jak funguje BiO AB, jak se registrovat a kam lze postoupit?

V **kategorii BiO B** soutěží žáci 1. a 2. ročníků SŠ, v **kategorii BiO A** studenti 3. a 4. ročníků SŠ. Mladší žáci mohou soutěžit ve vyšší kategorii (např. přeskočit z kategorie C do B, příp. A), současně se ale musí vzdát účasti ve své původní kategorii. Pro účast v soutěži platí od roku 2025/2026 **povinnost registrace** přes **registrační portál BiO** ([olympiada.natur.cuni.cz](http://olympiada.natur.cuni.cz)). Biologická olympiáda sestává v kategoriích A a B ze **školního a krajského kola**, v kategorii A pak následuje i **ústřední (celostátní) kolo**, ze kterého je možné postoupit na **Mezinárodní biologickou olympiádu (IBO)**. Do ústředního kola postupují dva nejlepší řešitelé krajského kola, další soutěžící pak postupují podle svých bodových zisků ve srovnání se soutěžícími v ostatních krajích. Vítěz ústředního kola automaticky postupuje na IBO, zbývající tři členové české výpravy a jeden náhradník jsou vybráni na přípravném soustředění („nalejvárně“) k IBO. Na nalejvárně postupuje 12 nejlepších soutěžících z ústředního kola. V kategoriích A i B je také možné postoupit na **Letní odborné soustředění Běstvina**. 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. Pro účast na LOS Běstvina je potřeba se registrovat přes online dotazník, který se na přelomu jara a léta objeví v sekci Novinky na registračním portálu BiO. Podle toho, jak velkého bodového zisku soutěžící v daném kole dosáhl, je mu k diplomu uděleno též označení „řešitel“ nebo „úspěšný řešitel“. **Úspěšným řešitelem** se stává každý, kdo v daném kole BiO získá alespoň **60 %** z celkového počtu bodů. Ostatní získávají titul **řešitel**. Účast či úspěšné řešitelství může hrát roli mj. u promínutí přijímacích zkoušek na některé vysoké školy.

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

Školní kolo BiO AB se skládá ze tří částí: z **testu všeobecných biologických znalostí** (dále jen „test“), **úlohu** (obvykle jedné praktické a jedné teoretické) a **poznávacího přírodnin**. Krajské kolo následně sestává z testu, tří úloh, poznávacího, a navíc ještě tzv. speciální poznávací, ve které mají soutěžící za úkol zodpovědět deset otázek týkajících se předložených objektů, které mohou odkazovat na jakoukoli oblast biologie. V ústředním kole vás čeká test, poznávací, speciální poznávací, tři praktické úlohy, a navíc ještě terénní úloha – soubor úkolů vztahených k okolní přírodě, které soutěžící řeší na soutěžní stezce v terénu.

### 3) O čem jsou úkoly v BiO a jak jsou hodnoceny?

Každý rok má BiO dané téma volené tak, aby pokrývalo **široké spektrum** biologických fenoménů. Proto není tématem BiO nějaká konkrétní skupina organismů nebo

jeden konkrétní obor. Cílem BiO je především rozvíjet středoškolské učivo biologie o další zajímavá témata a aktuální informace a představit biologii jako obor. To je také důvod, proč se BiO zpravidla nezabývá lékařstvím a medicínská témata jsou v ní vždy představována v kontextu biologickém. Stejným způsobem BiO přistupuje také k dalším aplikovaným oborům, např. zemědělství. BiO také primárně neslouží jako cílená příprava k přijímacím zkouškám na vysoké školy. **Úlohy** ve všech kolech BiO se týkají tématu daného ročníku a **tematicky vycházejí z přípravného textu (této brožury)**. To však neznamená, že k jejich splnění je třeba naučit se brožuru nazpaměť. Je u nich třeba zapojit též vlastní myšlení, praktické schopnosti a další znalosti na úrovni středoškolského učiva biologie. Naopak **test** obsahuje otázky ze všech oblastí biologie a z **přípravného textu nevychází**.

### Test

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, nebo 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 (Mammalia):

- 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; jen **c** = 0,5 bodu; jen **b** = 0,5 bodu; jakýkoliv jiný výběr = 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 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

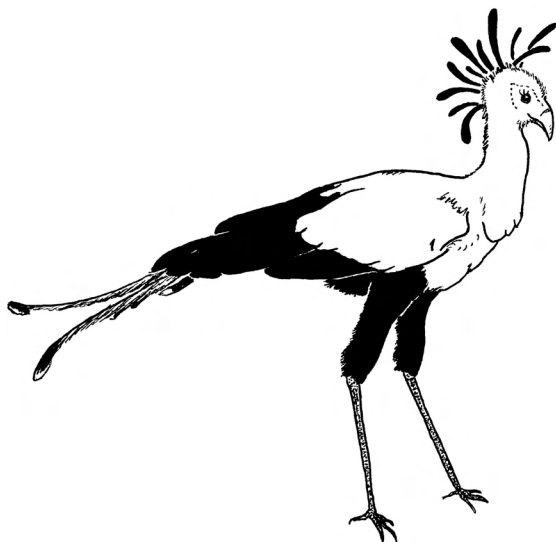
uvedete jen jméno rodové, získáte 0,5 bodu. (Pokud si nejste jisti druhovým jménem, hodí se nějaké uvést. V případě chyby totiž získáte stejně bodů, jako při neuvedení žádné možnosti). Přesný způsob hodnocení najdete v předmluvě Seznamu. Seznam doporučujeme jak pro úspěch v BiO, tak pro získání všeobecného přehledu o organismech české přírody.

### *Úlohy*

Ostatní části olympiády se skládají z kombinace otevřených i uzavřených otázek, jejichž bodové hodnocení je vždy uvedeno v soutěžním archu. Na konci kola obvykle probíhá autorské řešení, kdy se soutěžící dozvědí správné odpovědi.

#### **4) Distribuce brožur**

Brožury jsou každý rok distribuovány do všech krajů a následně do jednotlivých škol. Pokud se k vám nebo k někomu z vašich známých vytisknutá brožura nedostala, můžete si ji stáhnout na webových stránkách BiO. Případně napište žádost na sekretariát BiO, který vás nasměruje na nejbližší odběrové centrum, kde se budete moct domluvit na převzetí brožury.



---

## ÚVOD

---

Vážení čtenáři,

ať už máte rádi šupinatá zvířátka, parazitické rostliny, mikroskopická prokaryota, rozmanité tvary bílkovin, či si svou oblíbenou oblast biologie teprve hledáte, v brožuře letošního ročníku BiO s tématem *Biodiverzita* si přijdete na své. V textu vás provedeme ukázkami toho, jak biologická rozmanitost souvisí s evolucí. Přes kapitoly o různých organismech pak doputujeme k částem zaměřeným na diverzitu buněk a tkání. Dojde také na ochutnávku ochrany biodiverzity. Většinu brožury tvoří právě kapitoly věnované organismům, tedy nepřeberné kráse životních forem. Každá z kapitol je pojatá trochu jinak, podle toho, co se k jaké skupině hodí. V rámci všech jsme se však snažili představit jak zajímavé zástupce, tak obecnější principy evoluce a fungování organismů. To s sebou přináší mnoho vědeckých jmen organismů. Jak již zaznělo na předchozích stranách, cílem BiO není testovat, zda-li jste se naučili brožuru nazpaměť – nebudeme vás zkoušet z aktivní znalosti desítek vědeckých jmen. Berte tedy jména taxonů primárně jako oporu pro pochopení toho, o kom se zrovna píše. Kromě druhově velmi bohatých skupin (např. členovců) jsme letos dopřáli prostor i skupinám menším a zajímavým, či skupinám, které jsou relativně velké, ale na které ve školních lavicích občas nezbyvá prostor. Těšit se tak můžete nejen na prozkoumání větviček eukaryotického stromu, kterým říkáme rostliny, živočichové a houby, ale také na diverzitu dalších eukaryot.

Vzhledem k letošnímu jubilejnímu 60. ročníku jsme se rozhodli brožurou navázat na brožuru 50. ročníku s tématem *Život je jen náhoda: Evoluce života na Zemi*. V některých ohledech je tak letošní text aktualizací této starší brožury, v jiných se s ní doplňuje. Odkazy na brožuru *Život* a jiné starší texty, se kterými se v letošní brožuře setkáte, slouží k rozšíření obzorů zájemců. Jejich přečtení není pro úspěch v soutěži nutné, může vám však poskytnout hlubší vhled do problematiky. Totéž platí o široké paletě doporučené literatury na konci textu – je zde čistě pro zájemce. Z letošních brožur budou vycházet praktické a teoretické úlohy BiO, nebudou však vyžadovány přesné encyklopedické znalosti, ale spíše pochopení jevů, o kterých se zde píše. I proto doporučujeme se při čtení soustředit v první řadě na pochopení obecných principů, zejména pokud jste se s daným tématem ještě nesetkali. V brožuře narazíte jak na běžný hlavní text, tak na různé doplňky v podobě rámečků. Některé části textu jsou psány šedou barvou. Jde o části s rozšiřujícími informacemi, ze kterých nebudou vycházet úlohy v kategorii B ani školní kola kategorie A. V dalších úlohách kategorie A se již znalost těchto částí může hodit. Opět však připomínáme, že ani zde není cílem se brožuru učit nazpaměť.

Doufáme, že na dalších stranách najdete mnoho nových podnětných informací a nečekaných střípků biologické rozmanitosti, a přejeme hodně štěstí při soutěži.

---

## 1. BIODIVERZITA A EVOLUCE

---

S pojmem biodiverzita jste se pravděpodobně již setkali. V posledních letech se s ním pracuje snad všude, kam se podíváte – v médiích, v politice, na sociálních sítích, ve výročních zprávách velkých firem i v papežských dokumentech. Zachování biodiverzity, krize biodiverzity, výzkum biodiverzity, biodiverzita v ohrožení, vysoká a nízká biodiverzita, „hotspoty biodiverzity“. Jaký je však obsah toho slova, co znamená?

**Biodiverzita** je rozmanitost života. Zahrnuje všechny možné aspekty, úrovně a škály různorodosti živého světa – rozmanitost druhů, ale také rozmanitost uvnitř druhů a populací (genetickou diverzitu, diverzitu tvarů a forem nebo třeba i diverzitu lidských jazyků). Biodiverzita se však týká i živých systémů nad úrovní druhů a organismů – zahrnuje také rozmanitost ekosystémů a ekologických vazeb mezi organismy, jakož i fylogenetickou rozmanitost (diverzitu evolučních linií). Biodiverzita je tedy termín, kterým popisujeme biologickou rozmanitost na všech možných úrovních. **Výzkum biodiverzity** je soubor přístupů, které se na organismy dívají s cílem popsat a vysvětlit jejich rozmanitost. V této úvodní kapitole budeme proto hovořit právě o různých úrovních, na jakých lze studovat a obdivovat rozmanitost organismů, a také se podíváme na to, jak tato rozmanitost vzniká.

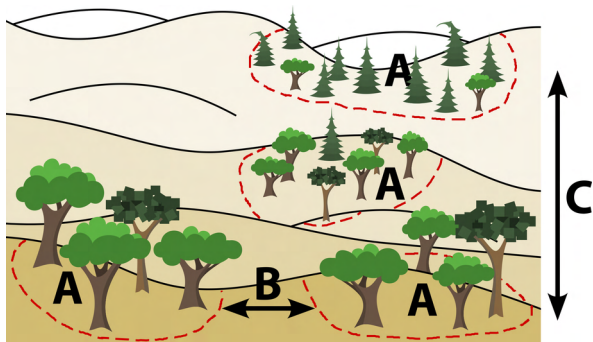
### 1.1 Charakteristika biodiverzity

V nejjednodušším pojetí slovo biodiverzita označuje **druhovou bohatost organismů**. Rozmanitost biosféry se však neomezuje pouze na počet druhů organismů. Součástí biodiverzity je i rozmanitost jednotlivých evolučních linií (**fylogenetická diverzita**) a **genetická diverzita** uvnitř populací jednotlivých druhů. Zajímavým fenoménem je také **funkční diverzita** (tedy například diverzita toho, jak organismy fungují a jakými mechanismy probíhají děje v jejich tělech) a **morfologická diverzita** organismů, které se také říká **disparita**. Studium její evoluce představuje jednu z hlavních náplní evoluční biologie.

#### *Vliv plochy na biodiverzitu*

Biodiverzita může být měřena jak na malých prostorových měřítkách (například kolik druhů rostlin žije na jednom metru čtverečním louky), tak na úrovni velkých území – celých států, kontinentů, i celé planety. Velikost zvolené plochy má zásadní vliv na to, jakou biodiverzitu změříme.

Vztah mezi počtem druhů a velikostí studované plochy (v odborné literatuře nazývaný **species area relationship** – SAR) lze popsat pomocí rostoucí funkce. Pokud bychom tedy například nejprve určili druhovou bohatost na části louky o velikosti 1 m<sup>2</sup> a následně plochu rozšiřovali, nacházeli bychom postupně čím dál více druhů. Při vnesení do grafu bychom zjistili, že se křivka popisující závislost postupně zploštuje (**obr. 1.1**). To je způsobeno tím, že čím větší plochu sledujeme, tím méně je pravděpodobné, že nalezneme nové druhy, které jsme dosud nepotkali na



**Obr. 1.1: Různé úrovně biodiverzity v prostoru.** A –  $\alpha$ -diverzita v rámci jednoho stanoviště, B –  $\beta$ -diverzita vyjadřující rozdíly mezi jednotlivými stanovišti, C –  $\gamma$ -diverzita vyjadřující celkovou biologickou rozmanitost na velké prostorové škále.

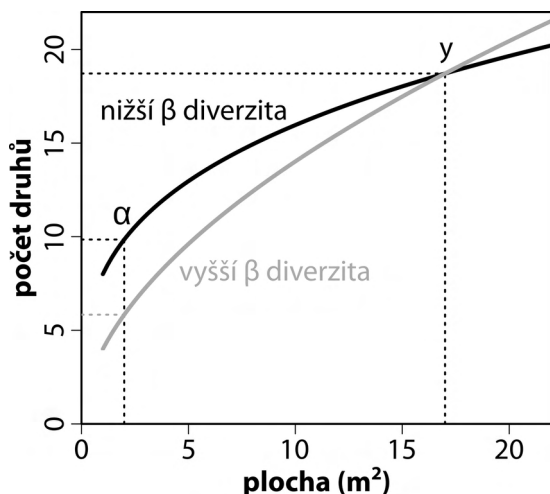
menších plochách.<sup>1</sup> Toto platí napříč velikostními měřítky; podobný vztah bychom pozorovali, i pokud bychom srovnávali druhovou bohatost na plochách o velikostech v řádu  $\text{mm}^2$  nebo celých částech biomů.

V kontextu ekologických studií nás mnohdy zajímá druhová bohatost na více velikostních úrovních – na úrovni celého zájmového území a na úrovni jednotlivých stanovišť, kde je druhová bohatost počítána (**obr. 1.1**). Diverzita celého území (tzv.  $\gamma$ -diverzita) v takovém případě závisí nejen na druhové bohatosti jednotlivých stanovišť (tzv.  $\alpha$ -diverzité), ale důležitou roli hraje i tzv.  $\beta$ -diverzita, čili odlišnost druhového složení mezi stanovišti, která odpovídá rychlosti nárůstu počtu druhů při zvětšování studované plochy (**obr. 1.2**). Pokud tedy na jedné ploše najdeme stanoviště s velkým počtem druhů, má toto stanoviště vysokou  $\alpha$ -diverzitu. Jsou-li na lokalitě další podobně bohatá, ale co se týče složení druhů odlišná stanoviště, je vysoká i jeho  $\beta$ -diverzita.  $\gamma$ -diverzita pak odráží celkový počet druhů napříč všemi stanovišti. Sestává-li naopak lokalita jen z jednoho typu stanoviště, tzn. druhy na jednotlivých stanovištích budou stejné, bude její beta-diverzita nízká, přestože  $\alpha$ -diverzita i  $\gamma$ -diverzita mohou být vysoké.

### *Rozmístění biodiverzity na Zemi*

Velký význam pro pochopení krajiny i pro ochranu životního prostředí má znalost **diverzity ekosystémů**. Vzhled a charakteristika ekosystémů jsou ovlivněny tím, jaké vazby organismy tvoří a které organismy se v příslušném prostoru vyskytují. Charakter i druhová diverzita ekosystémů se odvíjí i od abiotických podmínek, které zde pa-

<sup>1</sup>Popsaná situace je do určité míry idealizovaná, v konkrétních případech se může vztah lišit. Pokud bychom například zvětšili sledovanou plochu natolik, že by kromě louky zasahovala i do sousedního mokřadu, druhová bohatost by s plochou začala dočasně narůstat opět rychleji. Uvedený model popisuje převažující vztah, který bychom získali při porovnání velkého množství údajů druhové bohatosti na různých velikých plochách.



**Obr. 1.2: Vztah druhové bohatosti a velikosti studované plochy.**  $\alpha$ - a  $\gamma$ -diverzita představují druhovou bohatost na dvou velikostních úrovních (zde se jedná o plochy o velikosti 2 a 17 m<sup>2</sup>, ale jejich velikost jsme si mohli zvolit libovolně na základě toho, jaký systém studujeme a jaké nás zajímají otázky).  $\beta$ -diverzita odpovídá rychlosti, s níž množství druhů přibývá při zvětšování studované plochy a je často spojena s rozmanitostí biotopů na studované ploše. Stejná hodnota  $\gamma$ -diverzity může být výsledkem rozdílných kombinací  $\alpha$ - a  $\beta$ -diverzity. Šedá čára popisuje vztah druhové bohatosti a plochy na území, kde je menší  $\alpha$ -diverzita, ale větší  $\beta$ -diverzita.

nují – záleží tedy také na tom, zda se v daných podmínkách organismům obecně daří či nikoliv (více o ekosystémech, biomech a abiotických podmínkách působících na organismy se můžete dočíst v **brožuře 57. ročníku BiO**). Diverzita ekosystémů tedy generuje různorodost biosféry na zemském povrchu i vzhled a charakter různých oblastí.

Na globální úrovni lze základní rozmanitost ekosystémů popsat pomocí **biomů**, což jsou ekosystémové celky charakteristické právě typickým klimatem, od kterého se odvíjí i charakteristická vegetace. Mezi biomy tedy patří třeba step, tropický deštný les nebo severská tundra. Ne všechny ekosystémy v rámci biomu však musí odpovídat jeho základní charakteristice. I ve stepních oblastech nacházíme ostrůvky lesa (třeba v hlubších údolích, kde tolik nefouká vítr a drží se tam vlhkost), i v tropickém lese existují třeba skály nebo strmé svahy, kde vznikají bezlesé plochy. Česká republika ostatně leží celá v biomu opadavého lesa mírného pásu, a rozhodně to neznamená, že by musela být (nebo i přirozeně být měla) celá pokryta jedním typem lesa. Mnoho organismů je zde naopak vázáno na bezlesé ekosystémy, které jsou dnes v krajině udržovány člověkem, a v minulosti vznikaly díky činnosti velkých savců nebo třeba bobrů stavějících hráze. Charakter krajiny (včetně typu biomu) tedy v každém místě odráží

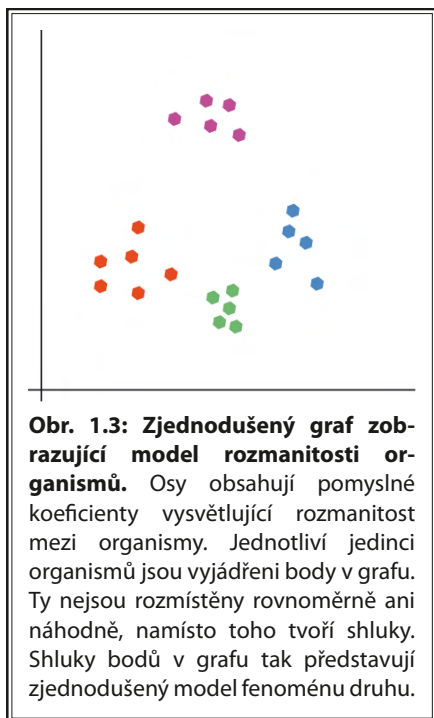
nejen klima, ale také to, jaké se zde vyskytují organismy a jaké jsou místní geologické a geomorfologické podmínky. V rámci každého biomu tedy v závislosti na reliéfu krajiny, organismech, které ji obývají, i dalších místních charakteristikách existuje rozsáhlá rozmanitost místních stanovišť a specifických ekosystémů – významná součást globální biodiverzity.

Rozložení biodiverzity na Zemi tedy není náhodné – závisí na místních klimatických podmínkách, reliéfu krajiny i dalších charakteristikách. Kromě toho existuje významný trend v rozmístění druhové rozmanitosti na Zemi, který souvisí se zeměpisnou šířkou. V oblastech s vyšší zeměpisnou šířkou, kde je chladnější a proměnlivější klima, žije méně druhů než v oblastech s nižší zeměpisnou šířkou – blíže rovníku. Tento fenomén nazýváme **latitudinálním gradientem biodiverzity** a zkušenost s ním má každý, kdo někdy cestoval třeba jen do Středomoří. S klesající zeměpisnou šířkou výrazně roste počet druhů, které se zde vyskytují – nejvyšší počet druhů tak najdeme v tropech. Kromě toho počet druhů hodně ovlivňuje výše zmíněná místní rozmanitost prostředí. V horských oblastech, které mají obrovskou  $\beta$ -diverzitu, žije zpravidla více druhů než v oblastech rovinatých. Nejbohatšími oblastmi na biodiverzitu jsou tedy tropická pohoří – například Andy, africké pohoří Ruwenzori, jižní svahy Himálaje nebo horské masivy na ostrově Nová Guinea. Kromě rozmanitosti prostředí pak v horách druhy také snadno vznikají. Důvodem je skutečnost, že pohoří umožňují vznik a udržení mnoha izolovaných populací – vysokou biodiverzitu tak najdeme na svazích a v horských údolích, která jsou od sebe navzájem oddělena vysokými hřebeny.

Horské vrcholky s vysokohorskými ekosystémy se v okolní krajině navíc chovají jako ostrovy. V ekologii se dokonce pro izolované horské ekosystémy vžilo označení **sky islands**, tedy doslova „nebeské ostrovy“ – místa izolovaná od okolí kvůli nadmořské výšce. Jak klasické ostrovy, tak sky islands jsou významnými krajinnými fenomény spojenými s **endemismem** – omezení výskytu druhů na malé území. Endemiti tím pádem představují velkou část světové biodiverzity, a také druhy, které jsou snadno ohrožené. Někdy stačí v tropickém pohoří přeměnit jeden kopec v plantáž zeleniny, a mnohé druhy mohou nenávratně zmizet z povrchu Země. Jak ale poznat, kde endemické druhy žijí, aby bylo možné globální biodiverzitu efektivně chránit?

## 1.2 Druh a jeho definice

V předchozím textu jsme si představili význam pojmu biodiverzita. Velmi často jsme v textu pracovali s pojmem **druh**, a to bez dalšího bližšího vysvětlení. Fenomén druhu je však něčím, co si rozsáhlejší vysvětlení zaslouží, a to i přesto, že – slovy Charlese Darwina – *nebyla zatím nalezena uspokojivá definice druhu, i když – mluvíme-li o druhu – všichni přírodovědci zhruba vědí, o čem je řeč.*



Předně je třeba říci, že jakkoli je definice druhu nesnadná, je důležité v tomto směru vyvíjet intelektuální úsilí. S konceptem druhu totiž pracuje prakticky celá ekologická a evoluční biologie, a je nezbytný i při kontaktu s veřejností, v politice a právu. Druhy navíc potřebují také jména – o ty se stará **taxonomie**, která rovněž potřebuje nějaká vodítka k tomu, co může druhem nazvat (více o taxonomii najdete v **brožuře 59. ročníku BiO**). Co je to tedy druh? Ať už budeme k celé věci přistupovat jakkoliv, váže se pojem druh vždy k nějaké skupině jedinců organismů; jedná se o **množinu organismů**. Tato množina se vyznačuje jednou velmi důležitou charakteristikou: prvky množiny druhu spolu obvykle sdílejí výrazně více než s prvky množin jiných druhů – s organismy vně množiny. Představte si, že bychom všechny jedince všech organismů (nebo jiné jednotky daného organismu tam, kde nelze jednotlivé jedince

nějak uspokojivě vymezit) zakreslili jako body v grafu (**obr. 1.3**). Hodnoty na osách by vysvětlovaly rozmanitost mezi organismy – všechny možné charakteristiky, kterými se organismy liší, by na osách byly zjednodušeny do dvou číselných stupnic. Pokud bychom si tedy množinu všech organismů na světě představili jako množinu takovýchto bodů v ploše grafu, nepozorovali bychom rovnoměrné ani náhodné rozdělení jednotlivých bodů. Pozorovali bychom, že většina bodů (organismů) tvoří nějaké shluky. Uvnitř těchto shluků si jsou organismy podobnější než s kterýmkoli organismem vně shluku. Těmto pomyslným shlukům můžeme říkat druhy.

V případě některých organismů může být těžší druh vymezit, obecně jsou však druhy více či méně skutečně existující biologické entity. Druhy jedné **evoluční linie** pak budou tvořit jakýsi shluk shluků, protože si jsou blíže příbuzné. Evoluční linie jsou pochopitelně také svébytné entity – množiny všech potomků různých společných předků. Problematický však může být způsob, jakým jednotlivé linie (a jejich části) pojmenováváme, tedy jak se poprat s různými shluky shluků. Zkuste si to sami: do kolika „rodů“ byste rozdělili druhy na **obr. 1.3**? Byl by to jeden, dva, nebo dokonce více? A co čeledi, řády, kmeny – kolik jich vidíte na obrázku? Názor na to, jaké různým evolučním liniím organismů přiřadit další taxonomické kategorie, se může lišit mezi jednotlivými výzkumníky, a je často spíš věcí tradice. Slova jako čeleď nebo řád slouží jako užitečná pomůcka pro chápání rozmanitosti organismů v rámci nějaké

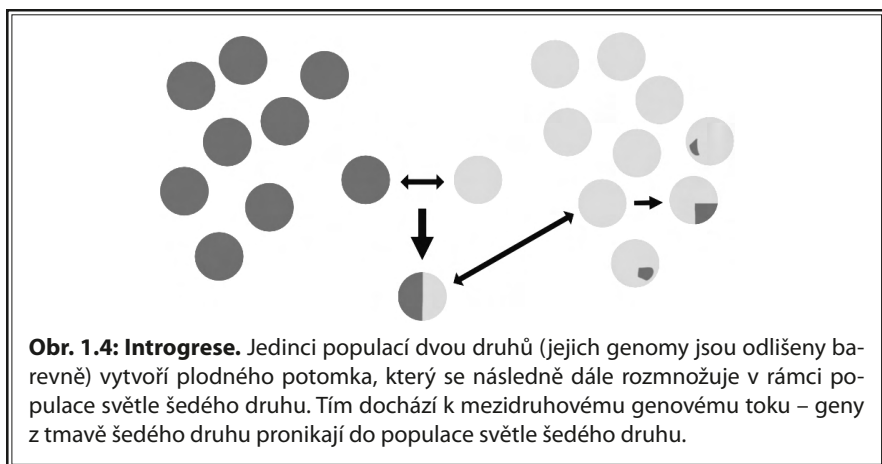
skupiny, a hodí se jako klíč k pojmenování jednotlivých evolučních linií. Kategorie, jako jsou čeledi, řády nebo kmeny napříč celou rozmanitostí organismů nejsou srovnatelného stáří, nemají srovnatelné množství druhů ani srovnatelnou morfologickou disparitu. Jen pro příklad: řády u savců jsou většinou linie, které vznikly na přelomu druhohor a třetihor, zatímco řády hmyzu jsou většinou linie vzniklé v prvohorách. Úroveň, na které u savců popisujeme rozmanitost pomocí pojmu řád, zhruba odpovídá úrovni, na které u hmyzu popisujeme rozmanitost pojmem podčeď. Debata o tom, zda má být nějaká evoluční linie označena „ještě čeledí“ nebo „už nadčeď“ jsou tedy úsměvné, a především naprosto zbytečné, protože rozhodnutí, čemu říkat „čeď“ je naprosto odvislé od preference člověka. U druhů tomu tak ovšem není – v jejich případě se snažíme u různých organismů vždy pracovat s podobnou, více či méně srovnatelnou úrovní: podchytit a pojmenovat skupiny, které se jako druhy chovají a jeví.

Co to ale znamená „chovat se jako druh“? Jak druh poznat? Naše snaha o jednoduché a elegantní pochopení přírody je ve snaze definovat pojem druhu zpravidla rychle rozdracena tvrdou realitou celé té obtížně kvantifikovatelné, špatně zobecnitelné, a vůbec k vědeckému bádání nepřátelské přírody. Existují různé úhly pohledu, jak se na druh dívat – různé **definice druhu** se totiž lépe hodí pro různé skupiny organismů. Jak ale napsal Darwin – žádná z definic druhu, a že se jich už na diskusním poli biologie objevilo, neplatí univerzálně.

Jednou z nejznámějších definic druhu, která je velmi široce rozšířena a s úspěchem platí u mnoha nápadných organismů, je **biologická definice druhu**. Za tzv. **biologický druh** lze označit skupinu jedinců, kteří vzájemným křížením mohou produkovat plodné potomstvo. Biologická definice se tedy na druhy dívá pohledem rozmnožování: jedinci, kteří se mohou s úspěchem křížit, patří do stejného druhu. Taková definice druhu dává velký smysl s ohledem na to, jak druhy u mnoha skupin organismů zpravidla vznikají: izolací populací jedinců, mezi kterými nezávislou evolucí časem vznikne **reprodukčně-izolační bariéra** zabráňující křížení a výměně genů mezi druhy. Co může takovou reprodukčně-izolační bariérou být? Prakticky cokoli, co zabráňuje evolučnímu úspěchu potomstva, tedy snižuje pravděpodobnost, že potomstvo se bude dále rozmnožovat. Pokud je reprodukčně-izolační bariéra vytvořena úplně, je tato pravděpodobnost snížena na nulu: potomstvo vůbec nevznikne a genový tok, tedy výměna genů mezi druhy, je tak zcela přerušena. Reprodukčně-izolační bariéry mohou vznikat v různých fázích procesu vzniku potomstva. Asi nejznámějším příkladem reprodukčně-izolačních bariér mezi blízkce příbuznými druhy jsou **postzygotické bariéry**, tedy situace, kdy může dojít ke vzniku potomků, kteří se však dále rozmnožují s velkými obtížemi nebo vůbec. Takovéto bariéry existují například mezi některými kočkovitými šelmami: pářením tygra a lva může vzniknout potomek zvaný „ligr“, který nese znaky obou rodičovských druhů. Není ale schopen další reprodukce a jeho genom se nemůže přenést do dalších generací. Obdobně jsou na tom hybridy koní a oslů – mula a mezek. U řady druhů pak postzygotická bariéra zamezí

vzniku potomka úplně. Sice dojde k oplození, ale embryo se dále vyvíjet nemůže, nebo vznikne neživotascopný jedinec. Reprodukčně-izolační bariéry však často fungují už v dřívějších fázích rozmnožovacího procesu, kde rovnou zamezují oplození. Takovým bariérám říkáme **prezygotické**, protože se týkají procesů, které předcházejí vzniku zygoty. Mezi prezygotické bariéry můžeme řadit třeba nekompatibilitu pohlavních buněk, která vede k neschopnosti spermií jednoho druhu oplodnit vajíčko jiného. Extrémním případem prezygotických bariér jsou pak bariéry **prekopulační**, které přímo zamezují kopulaci jedinců obou druhů. Ty mohou být způsobeny přímo fyzickou nemožností kopulace (třeba z důvodu různé velikosti a tvaru jedinců), ale také třeba neochotou k páření či dobou, kdy se jedinci různých druhů vyskytují.

Pro mnohé organismy ovšem biologická definice druhu není vůbec aplikovatelná, protože jejich jedinci se mezi sebou vůbec nekříží. Řeč je o nepohlavně se množících organismech: *křížení* přeci znamená, že na tvorbě nového jedince (potomka) se podílí více předků. U organismů, které pohlavní proces nemají, tomu tak ale není, každý nově vzniklý jedinec má jen jednoho rodiče. Podle biologické definice druhu by tedy byl u asexuálních organismů samostatným druhem každý jedinec. Přesto asexuální organismy také vypadají, že nějaké „druhy“ mají – také se u nich nějak udržují množiny jedinců, kteří jsou si mezi sebou podobnější než s ostatními. I mezi nimi navíc existují mechanismy umožňující genový tok. Biologická definice druhu však mnohdy selhává i u pohlavně se množících organismů, protože mnoho druhů může vytvářet plodné hybridy. U řady druhů je to dokonce poměrně běžné. V evoluci jsou velmi důležitým jevem **introgrese**, tedy události, při kterých dochází k přenosu genetické informace (genovému toku) z jednoho druhu do druhého v důsledku hybridizace. Mezidruhovým křížením tedy vznikne plodný potomek, který se dále kříží s jedinci jednoho rodičovského druhu. Tím dojde k toku některých genů z populace jednoho druhu do populace jiného (**obr. 1.4**). Biologická definice druhu je tedy velmi užitečná, ale naráží na řadu omezení.



**Obr. 1.4: Introgrese.** Jedinci populací dvou druhů (jejich genomy jsou odlišeny barevně) vytvoří plodného potomka, který se následně dále rozmnožuje v rámci populace světle šedého druhu. Tím dochází k mezidruhovému genovému toku – geny z tmavě šedého druhu pronikají do populace světle šedého druhu.

Velmi zajímavým důsledkem hybridizace, ke kterému také někdy dochází, je pak přímo vznik dalších druhů. Tomu se říká **speciace hybridizací** a příklady takto vzniklých druhů jsou známé třeba u některých rostlin (např. u evropských jahodníků nebo severoamerických slunečnic) či v komplikovaných systémech jihoamerických motýlů rodu *Heliconius*. Při speciaci hybridizací dojde k tomu, že potomek vzniklý křížením jedinců dvou druhů se chová jako jedinec úplně jiného, třetího druhu. Je plodný, a zároveň nemá tendenci křížit se s jedinci některého z rodičovských druhů; mnohem raději si k reprodukci vybere jiného zástupce toho „svého“ – dalšího z hybridů obou rodičovských druhů. Výsledkem je nový druh, který odpovídá biologické definici: tendenci křížit se jen s dalšími hybridy vzniká reprodukčně-izolační bariéra. Existují však systémy, které jsou ještě složitější. Vedle speciace hybridizací vznikají někdy v populacích, kde se opakovaně kříží více druhů, také tzv. **hybridogenetické komplexy**. U nich se setkáváme s opakovaným vznikem třetí, hybridní entity, která se následně znovu kříží s rodičovskými druhy. Mezi známé příklady hybridogeneze patří třeba komplexy zelených skokanů rodu *Pelophylax*.

Alternativní přístup k definování druhů nabízí **fylogenetická definice druhu**. Ta se na druhy dívá pohledem fylogeneze: druh definuje jako monofyletickou evoluční linii – konkrétně tu nejmenší možnou, u které ještě dává fylogenetika jako taková smysl, tedy je zde nepravděpodobné, že by mohlo dojít ke splynutí některé větve s jinou. To velice často funguje a fylogenetické druhy se z logiky věci často dobře překrývají s biologickými druhy: když mnoho jedinců několika druhů podrobíte fylogenetické analýze, na výsledném fylogenetickém stromě jednotliví jedinci vytvoří shluky (klastry) odpovídající biologickým druhům. Když mezi druhy netečou geny, je evoluce každého druhu odlišná a postupem (evolučního) času se mezi nimi prohlubují rozdíly. Fylogenetická definice druhu ale zásadně selhává v případech, kdy z nějakého druhu nedávno vznikl druh jiný. Pokud dojde ke speciaci oddělením nějaké menší části populace od velkého celku, vznikne nový druh z fylogenetického hlediska „uvnitř“ toho rodičovského. Někteří jedinci rodičovského druhu tedy budou příbuznější jedincům nového druhu než některým jedincům toho svého, rodičovského. Důvodem je, že v malé oddělené populaci byla menší genetická variabilita než napříč celým rodičovským druhem. Časem samozřejmě dojde k tomu, že se rozdíly mezi oběma druhy prohloubí natolik, až od sebe budou zcela odlišené (nastane tzv. *lineage sorting*, třídění linií) a problém zmizí. Vzhledem k rychlosti evoluce to ale může trvat velmi dlouho a mnoho složitých druhových komplexů v současné přírodě se tak zrovna nachází ve fázi, kdy některé druhy nejsou monofyletické (**rámeček 1.A**). Odpovídají ale biologické definici druhu (nemohou mezi sebou produkovat plodné potomstvo) a jsou třeba odlišitelné i morfologicky. Fylogenetická definice druhu však naráží i na opačný problém. Typickým příkladem jsou situace, kdy se zástupci nějakého druhu vyskytují v několika izolovaných populacích – třeba na více malých ostrovech. Tím, že se v malých izolovaných populacích jedinci kříží téměř pouze mezi sebou (genový tok mezi populacemi je velmi oslabený), jsou tyto populace geneticky uniformní a vlivem náhodných evolučních procesů také navzájem odlišné. Proto se

ve fylogenetické analýze budou jevit jako samostatné evoluční linie a bude možné je na základě fylogenetické definice druhu prohlásit za samostatné druhy. Biologicky jimi však nebudou – nemusejí mezi nimi totiž existovat žádné reprodukčně-izolační bariéry, a v případě, že by došlo k propojení populací, by se populace začaly znovu normálně křížit. Zde tedy naráží na své hranice fylogenetická definice druhu.

Již jsme zmínili důležitý fakt, že druhy jsou často morfologicky odlišitelné – **jdou poznat**. Právě tato skutečnost je asi to nejnápadnější, co přivádí každého pozorovatele přírody na myšlenku, že existují druhy: jedinci uvnitř druhu jsou si vzhledově velmi podobní, a v těch samých znacích se odlišují od jedinců jiných druhů. Na této skutečnosti staví **morfologická definice druhu**. Morfologické druhy, tzv. *morphospecies*, se vyznačují právě vnitřní morfologickou podobností a vnějšími rozdíly. To se dobře měří, a pomocí nejrůznějších morfometrických metod se s tím i velmi snadno počítá. Omezení morfologické definice druhu jsou však zřejmá. U mnoha druhů existuje velká morfologická variabilita, takže někteří jedinci mohou vypadat jako zástupci naprosto odlišných druhů, přestože to klidně mohou být sourozenci. Příkladem je třeba eusociální hmyz (např. mravenci, termity nebo včely a vosy), který vytváří v rámci svých společenství **kasty** (různé vojáky, dělnice, královny apod.). Kdybychom nevěděli, že mravenci tvoří kasty, a našli jen náhodou vojáka a dělnici stejného druhu mravence, nepoznali bychom, že jsou stejného druhu. Přitom by byli – a kdyby pocházeli ze stejného hnízda, byli by to dokonce sourozenci. Obdobný fenomén lze pozorovat i u řady organismů, které eusociální hnízda netvoří. U mnoha ryb, brouků nebo ptáků například různí samci využívají odlišné rozmnožovací strategie, kvůli čemuž se od sebe liší svým vzhledem. Někdy naopak bývá těžké morfologicky rozlišit druhy, které jsou biologicky i fylogeneticky jednoznačně zcela odlišné. Občas se totiž stane, že speciace se z nějakého důvodu na morfologii projeví jen minimálně, ve výjimečných případech dokonce vůbec. Takové tzv. **kryptické druhy** obvykle pomůže rozlišit až genetická analýza. Velmi často se jedná o relativně mladé druhy, které se sice nekříží (odpovídají biologické definici) a jsou i fylogeneticky oddělené, ale ještě mezi nimi nevznikly velké morfologické rozdíly. Někdy se také druhy odlišují jinými, obtížněji pozorovatelnými znaky než těmi morfologickými. Mnohé cikády se například liší pouze stridulací (tedy tím, jaký vydávají zvuk). Fylogeneticky i biologicky jde o „dobré“ druhy, ovšem morfologicky je poznat nelze. Morfologická definice druhu také selhává u organismů, které mají velmi jednoduchou tělní stavbu a příliš morfologických znaků na nich nenajdeme, jako jsou například některé hlístice nebo třeba vložkovci. Rozlišit druhy na základě morfologické definice tedy často pomáhá, ale u mnoha organismů *morphospecies* skutečným druhům neodpovídají. Práce s morfologickými druhy má přesto naprosto klíčový význam pro biologii: právě rozlišováním *morphospecies* můžeme s druhy efektivně pracovat při výzkumu přírody, třeba je počítat v rámci ekologických studií.

Podobný přístup jako morfologická definice se dá aplikovat i na genetické úrovni, kde je rovněž s úspěchem možné druhy srovnávat na základě podobnosti (genetické

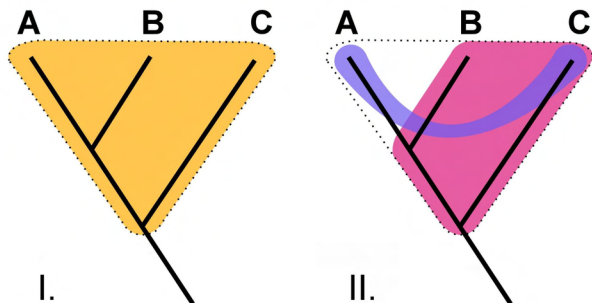
vzdálenosti). Toho využívá genetická delimitace (vymezení) druhů, která se spolu s morfologií a fylogenetikou hojně užívá v rámci taxonomických studií. Velký význam má ale znovu hlavně v ekologických studiích nebo například při studiu mikrobiomů. Zde všude totiž můžeme s úspěchem použít tzv. **metabarcoding**. Co to je? Už jsme si řekli, že díky genetickým rozdílům jsou druhy poznatelné nejen morfologicky, ale i na základě studia DNA. Při metabarcodingu se extrahuje DNA ze vzorku obsahujícího mnoho jedinců organismů, která se následně sekvenuje. Výsledné sekvence DNA se v počítači podrobí analýze, která pozná, které sekvence jsou si dost podobné na to, aby je bylo možné prohlásit za druhy. Výsledek umožňuje spočítat, kolik bylo ve vzorku druhů, a zároveň srovnáním sekvencí s genetickými databázemi určit, o jaké druhy šlo (viz též **rámček 1.B**).

**1.A FYLOGENETICKÝ RYCHLOKURZ.** (*K. Bezányiová*) Máme-li se bavit o bi-odiverzitě, nevyhne se zmínce o vztazích mezi skupinami organismů. Organismy jsou si všechny navzájem **příbuzné** – každá dvojice známých organismů na Zemi spolu sdílí nějakého posledního společného předka. Příbuzenské vztahy mezi organismy se zpravidla znázorňují prostřednictvím **fylogenetických stromů**. Jednotlivé větve fylogenetických stromů (tzv. **klady**) pak často nesou jména. Skupiny organismů, které nesou jména, nazýváme též **taxony**. Například součástí taxonu ptáci (*Aves*) je taxon sovy (*Strigiformes*). Dřevožraví švábi rodu *Cryptocercus* jsou sesterským taxonem druhově výrazně bohatšího taxonu, a to termitů (*Isoptera*). Dnes se snažíme, aby každý taxon tvořil kompaktní celek, tedy aby zahrnoval jak společného předka, tak všechny jeho potomky. Těmto přirozeným taxonům říkáme **monofyletické** (též holofyletické), viz též **Obř. 1.A.1** s oranžovým monofylem zahrnujícím druhy A, B a C (část I.). Ne vždy však pracujeme s těmito kompaktními celky – setkat se tak můžete i s nepřirozenými, tzv. **parafyletickými** taxony, které zahrnují společného předka, ale pouze část jeho potomků. Na obrázku jde o růžovou část II., ze které vydělujeme druh A. V realitě pak jde často o taxony, kde část potomků vypadá natolik jinak, že jejich příbuznost není rozpoznána a do taxonu tak nejsou zahrnuti – z dinosaurů takto vypadali ptáci, ze švábů zase termiti. Parafyletických taxonů se dnes snažíme vyvarovat. Pokud už o nich píšeme, uvádíme jejich česká i vědecká jména v uvozovkách. V uvozovkách píšeme i jména **polyfyletických** taxonů – ty jsou nesmyslnými seskupeními organismů (**Obř. 1.A.1 II.**, fialově) na základě podobných znaků, které vznikly **konvergentně**, tedy nezávisle na sobě. Polyfylem tak je např. taxon sdružující všechny organismy s křídly nebo s modrými flíčky na těle. Dále v textu se setkáte také s pojmy týkajícími se objevení určitých znaků v evoluci. Zásadní je vědět, že znaku, který se u určitého monofyla objeví coby **evoluční novinka** (např. čelisti u čelistnatých obratlovců) říkáme **apomorfie**. Naopak

...

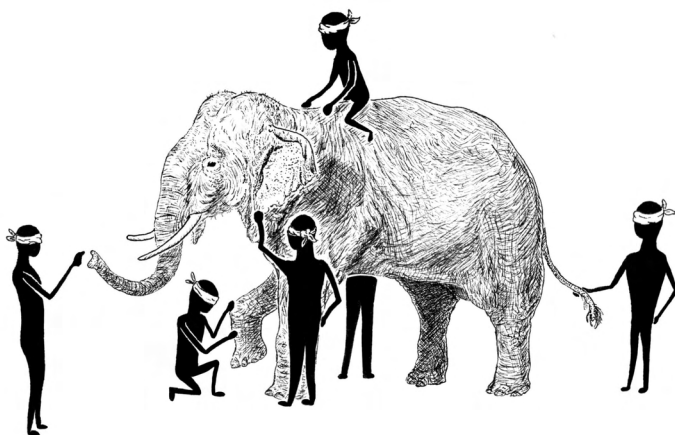
...

znaky, které se v evoluci objevily již dříve, označujeme jako **pleziomorfie**. Jde o pojmy relativní; čelisti jsou apomorfií čelistnatců, z hlediska ptáků či žab jde však o dávnou pleziomorfii. Více detailů pro zájemce v **brožurách 50. a 59. ročníku BiO**.



Obr. 1.A.1

Existuje mnoho způsobů, jak se dívat na fenomén druhu a druhy definovat. Pokud jsou od sebe druhy dostatečně evolučně vzdálené, platí pro ně zpravidla všechny tyto definice. Evoluce je však neustále probíhajícím procesem a druhy v přírodě neustále vznikají, což může trvat značně dlouho. Žádná z definic druhu proto, jak jsme si ukázali, neplatí univerzálně. Jak tedy poznat, které množiny jedinců tvoří druhy? Žádná definice druhu sice neumožňuje rozpoznat všechny existující druhy, je však možné se poznání druhové rozmanitosti aspoň přiblížit kombinací více přístupů. Toho využívá **integrativní taxonomie**. Slovo integrativní odkazuje na snahu propojit různé přístupy k poznání a pochopení biodiverzity. Moderní taxonomické práce často obsahují mnoho metod, na základě kterých přicházejí s robustní systematikou druhů: zkoumají morfologii, genetiku i fylogenetické vztahy mezi jedinci. Velmi elegantně fenomén druhu popisuje staroindické *Podobenství o šesti slepých a slonu* (**obr. 1.5**). V tomto podobenství se šest slepých lidí dotýká slona. Jeden ze slepců se drží jeho ucha, další chobotu, třetí nohy, čtvrtý ocasu, další boku, poslední pak na slonu sedí. Protože jsou slepi, nikdo z nich slona nevidí a neví tedy, jak celý vypadá. Jediným zdrojem informací o slonu je pro každého ze slepců hmat – proto si pod pojmem *slon* každý představuje to, čeho se na něm dotýká. Ani jeden z nich tedy slona v celé jeho komplexitě nechápe, přesto je každý držitelem kousku pravdy – slon skutečně *je* ta hrubá kůže boku, silný chobot, široké a tenoučké ucho i cosi pohyblivého a teplého, na čem lze sedět. Slepci se o tom, co je to slon, hádají, protože si navzájem nerozumí. Navíc jsou každý celkovému pochopení slona velmi daleko. Mají však šanci, přijmou-li skutečnost, že každý se slona dotýká na jiném místě. Společně tak dojdou k lepšímu pochopení, jak celý slon vypadá. V našem případě je slonem z podobenství právě druh. Snaha o nalezení univerzální definice druhu připomíná rozhovor mezi slepci, kteří se



**Obr. 1.5: Podobnosti o šesti slepcích a slonu jako ilustrace debaty o definici druhu.** Každý ze slepců se slona dotýká na jiném místě, což mu dává se slonem specifickou zkušenost. Přestože všechny výroky slepců o slonu jsou pravdivé, žádný ze slepců není schopen sám celého slona relevantně popsat.

dotýkají slona. Každá z definic druhu je správná i chybná zároveň, vždy odráží jen část komplexity fenoménu druhu a biologické diverzity. Integrativní taxonomie je rozhovorem mezi slepci, který umožňuje propojit data z různých přístupů a pohledů. Ta mohou být někdy protichůdná, ale právě díky rozmanitosti přístupů může výzkumník tyto různé informace integrovat do vzájemného kontextu a krkolomné ohrádky definic opustit vstříc lepšímu pochopení biologické diverzity.

### 1.3 Proč biodiverzita existuje a jak vzniká?

Jednoduchá otázka vzniku rozmanitosti živých organismů trápila lidstvo po staletí. Předvědecké myšlenkové systémy zpravidla odvozují původ organismů od různých nadpřirozených či esoterických jevů. Dědictvím antiky byla po většinu historie evropské a islámské vzdělanosti teorie samoplození, která předpokládala, že organismy vznikají neustále samovolně z neživé hmoty. Tuto teorii formuloval ve 4. století př. n. l. řecký učenec Aristoteles, který předpokládal, že mnohé organismy opakovaně vznikají z neživé hmoty (dřeva, prachu či starých hadrů) procesem tzv. abiogeneze, tedy onoho samoplození. Aristotelovy myšlenky pak v různé formě přetrvávaly v křesťanské Evropě i na muslimském Blízkém východě po tisíciletí, a to až do překvapivě nedávné doby – roku 1668 je vyvrátil italský přírodovědec Francesco Redi, ale definitivně (pochopením, že původci infekčních nemocí jsou mikroorganismy) je sprovodil ze světa až Louis Pasteur v 19. století. Vědecká vysvětlení existence a rozmanitosti organismů se v Evropě začala postupně objevovat během 17. století pod vlivem probíhající epochy osvícenství. Mnozí učenci 17. století díky výzkumu zkamenělin došli k závěru, že v minulosti na světě žily jiné organismy než dnes, a pohrávali si

i s myšlenkou, že život se na Zemi v čase dynamicky mění. Od těchto myšlenek byl již jen krok k vysvětlení původu a dynamiky biodiverzity pozorováním současné přírody, ke kterému došlo v 19. století. Velkou zásluhu na pochopení vzniku biodiverzity mají jednak britští přírodovědci Charles Darwin a Alfred Russel Wallace, kteří objevili princip selekce a vysvětlili jím, že organismy se s časem proměňují, a dále brněnský mnich Gregor Mendel, který experimenty s rostlinami hrachu objevil a formuloval základní principy klasické genetiky. Základy současného poznání dynamiky živého světa pak definitivně upevnily klíčové objevy molekulární genetiky ve 20. století. Dveře výzkumu biodiverzity a pochopení jejího původu tak byly naplno otevřeny až v minulém století.

**1.B DNA BARCODING A AUTOMATICKÉ URČOVÁNÍ ORGANISMŮ.** Když koncem 80. let minulého století začala být pomalu pro běžné biology dostupná sekvenace DNA, otevřely se dveře tomu, aby bylo možné na základě sekvencí DNA poznávat a určovat druhy. Přírodovědce to tehdy na nějaký čas rozdělilo na dva nesmiřitelné tábory. „Progresivní“ vědci v tom viděli velké zjednodušení biologického výzkumu. Teoreticky by na určování druhů mohly stačit jen stroje. Mnozí „klasičtí“ přírodovědci však začali mít velký strach, že jejich služeb přestane být zapotřebí. Už žádná praxe a dlouhé úsilí v poznávání organismů!

Dnes, po několika desetiletích, žijeme v době, kdy se studium DNA pro účely určování organismů používá rutinně. Jak celý proces funguje? Existují úseky DNA (**lokusy**), které se u mnohých organismů „tak akorát“ odlišují napříč druhy, a navíc se dobře analyzují. Takový lokus může tedy sloužit jako „čárový kód“ (angl. *barcode*), který umožní poznat, o jaký druh se jedná. Proto se metodě určování a rozlišování organismů na základě DNA říká **DNA barcoding**. Jaké lokusy se pro barcoding používají? U živočichů se nejčastěji sahá po některých mitochondriálních genech, jako je cytochrom c oxidáza podjednotka I (*cox1*) nebo cytochrom B (*cytb*), u rostlin se zase často používají plastidové geny, u mnohých jednobuněčných eukaryot pak jaderné ribozomální geny (třeba *18S*) a u bakterií ribozomální podjednotka *16S*. Jak celý proces v praxi funguje? Příslušný lokus se osekvenuje. Sekvence se následně srovnají s již známými sekvencemi organismů v databázích. Všechny sekvence DNA, které jsou součástí publikovaných vědeckých prací, se totiž ukládají do veřejně dostupných datových úložišť na internetu. Mezi ty největší patří americký GenBank či evropská databáze BOLD, která je přímo určena pro barcoding. Probíhají rovněž velké mezinárodní projekty (třeba projekt Barcoding of Life), které se snaží, aby byly známy sekvence barcodů od co největšího počtu druhů. U mnoha organismů barcoding napomáhá správnému vymezení druhů a pomáhá přiřadit k sobě různá vývojová stadia (třeba larvy a dospělce). Užitečný je však i v ekologii a kvantitativních analýzách, třeba právě

•••

•••

při metabarcodingu. Vedle toho se barcoding hodí i v aplikovaných oborech, jako je např. kriminalistika – umožňuje třeba poznat, z jakého organismu pochází malý kousek tkáně.

Barcoding samozřejmě není neomylná metoda – existuje mnoho skupin organismů, u kterých barcoding z různých důvodů selhává. V případě využití mitochondriálních genů je třeba velmi častý problém s tím, že mitochondrie mohou mít jinou evoluci než jaderné genomy, a nemusejí tak odrážet evoluci samotných organismů. Přesto se z barcodingu postupem let stala kvalitní a robustní metoda, která má po zohlednění všech rizik velmi bohaté využití v biologii. Na první pohled by se tedy mohlo zdát, že v dávném sporu zvítězili „progresivní“ přírodovědci. Není to však úplně pravda. Barcoding i sekvenace DNA jsou tu s námi, ale stejně tak nevymřeli ani „klasičtí“ přírodovědci, kteří organismy určují na základě svých zkušeností a podle klíčů. Sekvenovat DNA je přeci jen celkem nákladné, metoda není vždy spolehlivá a určit organismus „člověkem“ je tak zpravidla pořád mnohem efektivnější. Z barcodingu se tedy stala jen jedna z mnoha dalších metod, které rozšiřují organismální biologii. Dnes ale žijeme v době, kdy se „klasičtí“ biologové začínají o svou práci bát znovu. Do biologie se totiž, stejně jako do všech ostatních oborů lidské činnosti, začíná ve velkém dostávat využití **umělé inteligence**. Předzvěsti jsou aplikace pro automatické určování rostlin, jako je třeba známý PlantNet. AI však už dnes dovede věci, které lidem unikají. Nedávný výzkum s účastí českých vědců například zjišťoval, zda umělá inteligence rozezná správně podle fotografií jednotlivé druhy zlatohlávků rodu *Oxythyrea*. Člověk dovede druhy bez problému rozlišit podle morfologie a zbarvení spodní strany těla, při pouhém pohledu na svrchní stranu ale lidé zlatohlávky poznat nedovedou. Pokud se AI model natrénuje na dostatečném počtu fotografií svrchních stran těla správně určených zlatohlávků, spolehlivě pozná neurčené jedince jen podle fotografie svrchní strany. Na co se robot na broucích dívá, se vědcům zjistit nepodařilo – víme však, že to dovede. Na rozdíl od nás. Zvoní tedy „klasičtí“ biologii definitivně hrana? Ačkoliv se to může na první pohled zdát, možná je na místě opatrný optimismus. „Dělnickému určování“ jako službě zemědělcům, ekologům či jiným výzkumníkům možná časem opravdu odzvoní. Organismy zkrátka z obrázků poznají roboti. To však neznamená, že budou ohroženi specialisté, kteří dovedou organismy nejen mechanicky sbírat, určovat či sekvenovat, ale kteří dovedou a chtějí o biodiverzitě též přemýšlet. Věda totiž není jen o páli, paměti a mechanických schopnostech. Stojí hlavně na otevřené mysli, intuici, schopnosti a ochotě promýšlet nepoznané a dát se inspirovat – a hlavně na lidské touze po poznání a pochopení reality. Roboti však mohou být pro člověka na cestě k poznání převratným a užitečným nástrojem.

## *Biologická evoluce*

Díky těmto objevům posledních dvou staletí dnes víme, že vznik biologické rozmanitosti není třeba vysvětlovat nadpřirozenými jevy, ale je elegantně vysvětlitelný procesem **biologické evoluce**. Důvodem existence biologické evoluce je pár jednoduchých vlastností organismů. Je velmi pozoruhodné, že lidem trvalo několik tisíciletí si těchto jednoduchých souvislostí všimnout, popsat je, vyjádřit a promyslet.

V prvé řadě je důvodem existence evoluce sama skutečnost, že organismy se rozmnožují. Na rozdíl od neživých struktur, jako jsou třeba kameny, planety nebo hvězdy, neexistují organismy jako jednorázově, dlouhodobě trvající struktury, které někdy vzniknou, někdy zaniknou, a s jejich zánikem zmizí ze světa i jejich specifické vlastnosti. Samotní jedinci sice mají relativně krátké trvání (od zrození do smrti), ovšem na rozdíl třeba od planet jsou organismy schopny **reprodukce**. I přesto, že jednotliví jedinci umírají, jejich vlastnosti, vzhled i další charakteristiky na světě přetrvávají, protože se přenášejí do jejich potomků. Potomci totiž od svých předků **dědí své vlastnosti**. První myslitelé, kteří pochopili základní mechanismy biologické evoluce (jako třeba Charles Darwin) nevěděli, jakým mechanismem organismy své vlastnosti po předcích dědí. Díky rozvoji molekulární biologie dnes víme, že se tak děje především prostřednictvím dědičné informace (zapsané v molekulách **nukleových kyselin**, tedy hlavně **DNA**), obsažené v genomu. Genetická informace, fyzicky tvořená molekulami nukleových kyselin, se přenáší z jedné generace na druhou, tj. „žije“, přetrvává, i přestože fyzická těla organismů umírají (**rámček 1.C**).

Nositeli vlastností organismů jsou tedy **geny**. Napříč generacemi se geny mohou všemožně proměňovat, a také mohou u různých organismů měnit své působení vlivem toho, s jakými dalšími geny se v jednotlivých organismech sejdou. Tím, že se geny přenášejí mezi generacemi, mohou v čase přetrvávat velmi dlouho – chovají se tedy jako základní jednotky živého světa a evoluce. Organismy tedy mají různé vlastnosti, které jim propůjčují jejich geny. Žijí a investují do svých těl, dokud nezahynou – jejich vlastnosti mohou ale přetrvat v dalších organismech, pokud se jejich geny přenesou do dalších generací. Zde se skrývá odpověď na otázku, proč se vlastně organismy tolik snaží rozmnožit se a proč se často říká, že poslání genů do další generace je tak důležité. Organismy doopravdy nijak „nemusí“ ani „nepotřebují“ poslat své geny dál – ale vlastnosti těch, kteří své geny dál nepředali (ať už nemohli nebo nechtěli), tu s námi zkrátka už nejsou. Organismy tak v evoluci vystupují jako jakési nosiče genů – struktury, které se kolem molekul dědičné informace v přírodě utvořily, protože molekuly uvnitř organismů se dobře udržují a šíří. **Teorie sobeckého genu** nám tak doslova ukazuje, jaký je biologický „smysl života“ – organismy existují, protože v sobě mají informační molekuly, které mají tendenci se rozmnožovat a existovat v co nejdelším čase. V rámci víry či filozofie lze dále zkoumat a rozvíjet další důvody naší existence a existence světa, pro samotné fyzické vysvětlení existence organismů však teorie so-

beckého genu stačí.<sup>2</sup> Jaký je ale důvod, proč je organismů tolik? Proč existuje taková rozmanitost živých forem, to *nekonečné, nesmírně obdivuhodné a překrásné*?<sup>3</sup>

Výše už jsme opakovaně zmínili, že organismy se rozmnožují. Replikace organismů z jedné generace na druhou ale není dokonalá. Potomci, i když třeba vznikají nepohlavně jako klony svých předků, nejsou vždy jejich naprosto dokonalými kopiemi. Proč tomu tak je? Už jsme si řekli, že vlastnosti organismů jsou jako informace, jakýsi „předpis“, zaznamenány v molekulách DNA v genomu. Aby mohlo dojít k rozmnožení (třeba k dělení buňky), je nutné nejdřív rozmnožit samotný genom – vytvořit kopii, která se stane genomem potomka. Musí tedy dojít k fyzickému zkopírování, vzniku druhé molekuly DNA, která bude kopií té rodičovské. A právě zde, v tomto procesu, se nachází pověstné „jádro pudla“ – mechanismus, jakým vzniká rozmanitost živých organismů. Při kopírování (replikaci) genomu totiž dochází k chybám, **mutacím**, a dceřiná molekula DNA je trochu odlišná od své předlohy.<sup>4</sup> Někdy se stane, že mutace změní vzhled a vlastnosti (tzv. **fenotyp**) organismu, a ten se tak svým celkovým vzhledem a vlastnostmi odlišuje od svých předků. Když má jeden organismus mnoho potomků, může se stát, že jeho potomci budou mít různé vlastnosti; vznikne mezi nimi rozmanitost. I ta má ovšem svá důležitá omezení. Představte si, jak by asi mohl vypadat takový *naprosto ideální* organismus, schopný perfektně se vypořádat se všemi typy prostředí a vztahů. Takový organismus by musel být tak trochu „všemohoucí“ – nést co největší množství různých alternativních vlastností. Z běžného pozorování přírody ale víme, že takový organismus neexistuje. Je-li třeba nějaký živočich velký a těžký, přináší mu to řadu výhod. Jsou však věci, o kterých si může nechat jen zdát. Velký a těžký živočich typu slona pravděpodobně nebude schopen naučit se létat. Velké zvíře se také jen tak někde neschová. Je zde tedy řada (ekologických) omezení, tzv. **constraints**. Některé vlastnosti se s ní zkrátka vylučují. To se týká celé řady dalších znaků, které jsou navzájem neslučitelné – organismus může „vsadit“ jen na jeden z nich, nikdy však na oba protichůdné znaky zároveň. Žádná vlastnost organismu tedy není všespásná – neexistují dokonalé znaky, které by přinášely jen výhody

---

<sup>2</sup>Evoluční teorie (tedy teorie, vysvětlující mechanismus vzniku rozmanitosti živých organismů) v sobě nenesou nějaké popření existence nadpřirozena, Boha či nějakého transcendentního principu. Místo toho vysvětlují fyzické příčiny a procesy, které stojí za jeho existencí a rozmanitostí. Na otázku „proč existujeme“ ve filozofickém slova smyslu přírodní vědy neodpovídají, ani si tuto otázku nekladou. Neznamená to, že je špatným nápadem si ji položit, ale je dobré neplést ji s otázkou, jak vznikli lidé, lední medvědi, létající ryby a SARS-CoV-2.

<sup>3</sup>Výrok „nekonečné, nesmírně obdivuhodné a překrásné“ je poetickým překladem spojení „endless forms most beautiful“ z pera Charlese Darwina. Vývojový biolog Sean B. Carroll si jej vypůjčil jako název své knihy, ve které v roce 2005 popularizoval tehdy nový obor **Evo-Devo**, tedy **evoluční vývojovou biologii**.

<sup>4</sup>Zde popsaný mechanismus mutací a evoluce je samozřejmě pro popularizační účely extrémně zjednodušený, jeho cílem je vysvětlit novým zájemcům o biologii základní podstatu procesu evoluce. K mutacím může samozřejmě docházet i mimo replikaci (třeba kvůli vysokoenergetickému záření, které může pozměnit strukturu DNA), a diverzita vzniká i na mnoha vyšších úrovních komplexity – rekombinací v rámci pohlavního procesu, duplikací jednotlivých genů (vznikem tzv. paralogů) nebo třeba (i opakovanou) duplikací celého genomu – polyploidizací. Pokud někoho z vás téma vzniku nových znaků a evoluce genomu zajímá blíže, můžete pátráním po podstatě biodiverzity strávit jako evoluční biologové celý život.

a s jejich přítomností by nebyly spojeny žádné nevýhody. Tomu se v evoluční biologii, ale i v ekonomii, říká **trade-off**. Díky těmto fenoménům nežijeme ve světě, kde by všechny organismy konvergovaly (přibližovaly se) k jedné ideální sadě stejných vlastností. Místo toho se evoluce u různých linií ubírá různými směry: vznikají různé **evoluční strategie**.

A jsme doma – na základě jednoduchých vlastností organismů, které může každý pozorovat (rozмноžují se a jejich potomci nejsou jejich dokonalými kopiemi, ne všechny vlastnosti organismů jsou navzájem kompatibilní a žádné vlastnosti nejsou dokonalé) jsme vysvětlili podstatnou část biologické rozmanitosti. V našem popisu evoluce však ještě něco důležitého schází. Aby byl úplný, musíme do něj přizvat jednoho zdánlivě nezvaného hosta. Je jím smrt.

Mnohé vlastnosti, které mohou organismy mít, jsou přímo neslučitelné se životem. Pokud by se člověk narodil bez srdce, nebo pokud by došlo ke vzniku buňky s nefunkčním genem třeba pro RNA polymerázu, nebyl by jejich život možný. Část biologické rozmanitosti, která může vzniknout, je tak předem odsouzena k zániku a neexistenci. Ani soubor znaků, které organismu umožňují žít, však není zárukou, že se mu to podaří a že se mu podaří se rozmnožit. Někdy jsou jeho vlastnosti v podmínkách, kde žije, nevýhodné – má moc krátkou srst, aby odolal mrazu, příliš malé květy, kterých si nevšimne opylovač, moc dlouhý ocas, za který ho snadno chytí predátor, nebo příliš málo vyvinuté pohlavní znaky, aby si jej všimla samička a byla ochotna mít s ním potomky. V přírodě navíc existuje neustálý souboj o zdroje – všechny organismy tedy existují v prostředí neustálé soutěže, ve které se musí vejít do relativně úzké, a navíc stále se proměňující cestičky. Vybočení z úzkého prostoru umožňujícího přežití má za následek smrt nebo nerozmnožení se. A protože cílem živých organismů je předat své geny do dalších generací, z evolučního hlediska se nerozmnožení rovná smrti. Právě skutečnost, že organismy jsou neustále tříbeny okolním prostředím i vzájemnými vztahy, představuje jeden z hlavních motorů evoluce.

### **1.C WEISMANNOVA BARIÉRA, NESMRTELNÁ BUNĚČNÁ LINIE A ZÁRODEČNÉ CHROMOZOMY.**

Mezi nejúspěšnější mnohobuněčné linie eukaryot patří živočichové, rostliny, a také třeba různé chaluhy, houby, hlenky či zlativky. Mnohobuněčných linií vzniklo zkrátka v evoluci hodně. V tomto rámečku se však omezíme především na dvě nejznámější mnohobuněčné linie: živočichy a rostliny. U obou těchto skupin, jakož i u mnoha dalších, vznikla mnohobuněčnost nezávisle na sobě (**konvergentně**) – společný předek živočichů a rostlin byl jednobuněčný eukaryotický organismus. Způsob fungování mnohobuněčného těla živočichů a rostlin je tedy značně odlišný. Velké množství živočichů se například nedovede příliš úspěšně množit rozdělením těla na více částí. Sice takoví živočichové také existují (třeba ploštěnky nebo hvězdice), ale u naprosté většiny živočichů platí, že když jejich tělo rozsek-

•••

•••

nete na dvě poloviny, organismus zemře. U rostlin tomu tak ale není – ty je možné běžně dělit a z každého kusu rostliny může s úspěchem vyrůst nový jedinec. Teoreticky je to dokonce možné téměř z každé rostlinné buňky, protože rostlinné buňky jsou tzv. **totipotentní** – mohou z nich vzniknout jakékoli specializované buňky rostlinného těla. U mnohých živočichů (třeba u savců) je ale totipotence buněk často velmi omezena. I u nich ale buňky, ze kterých mohou vyrůst všechny živočišné tkáně, přeci jen najdeme – jsou to pohlavní buňky, **gamety**. Během embryogeneze živočichů se velmi rychle určí, které buňky dají vzniknout gametám. Buňky této tzv. **germinální (zárodečné) linie** se během vývoje dělí, aby nakonec v pohlavních orgánech prošly meiózou a staly se z nich haploidní gamety – spermie a vajíčka. Zbylé buňky embrya, tzv. **somatická linie**, dají vzniknout všemu ostatnímu, co v těle živočicha kromě pohlavních buněk je, meiózou nikdy neprojdou a gamety se z nich nikdy nestanou. Osud somatické a germinální linie buněk se v této rané fázi embrya navždy radikálně odděluje. Zatímco germinální buňky se pokusí přenést svůj genom do další generace, somatické buňky jim v tom pomáhají – ale molekuly DNA, které v sobě mají, se do další generace nikdy nepřenesou. S tím je spojen velmi důležitý jev – pokud v průběhu ontogeneze dojde v somatické linii k nějaké **mutaci**, tato mutace nemá šanci dostat se do další generace. Pokud dojde k nějaké mutaci v germinální linii (třeba vlivem poškození vajíčka UV zářením), tato sice neovlivní zdraví jedince, ale do další generace se může přenést, a to se všemi důsledky. Toto zásadní odlišení buněk živočichů na germinální a somatickou linii se nazývá **Weismannova bariéra**. U rostlin je situace jiná, hlavně kvůli neukončenému vývoji (viz **kap. 5.2**). Řekli jsme si, že rostlinné buňky jsou obecně totipotentní, mohou z nich tedy vznikat různé typy buněk. Platí to i pro vznik pohlavních buněk. Pohlavní orgány rostlin – samčí i samičí – vznikají z běžných somatických buněk. V raném vývoji rostliny k žádnému oddělení somatické a germinální linie nedochází; všechny rostlinné buňky jsou teoreticky schopny meiózy a mohou se z nich stát gamety. V praxi je samozřejmě tento fenomén poněkud omezenější – z buňky palisádového parenchymu se v reálném těle rostliny pylové zrnko běžně nestane. Teoreticky to ale možné je – a pokud budete například pěstovat africkou fialku z kousku listu, je docela dobře možné, že se z dceřiných buňk palisádového parenchymu časem pylové zrnko doopravdy stane. Rostliny tedy Weismannovu bariéru nemají, a z evolučního hlediska z toho pro ně plyne velmi zajímavý jev: mutace, ke kterým dojde z nějakého důvodu v rámci těla rostliny, se mohou přenést do pohlavních buněk. Pokud dojde například uvnitř pupenu k mutaci, která způsobí zmenšení listů, vznikne rostlina, která bude mít na jedné větvi menší listy. Když na této větvi vyrostou květy, budou v nich pohlavní buňky nesoucí onu nově vzniklou mutaci. V těle živočicha

•••

•••

však genom somatických buněk žádnou šanci na přenos do potomků nemá – pokud třeba ve vašem prstu dojde k nějaké mutaci, tato mutace nebude zděděna vašimi dětmi. Do další generace se přenesou jen genom germinální linie, která tak jako věčná buněčná linie skrz vajíčka a spermie existuje napříč generacemi živočichů, a těla vytvořená somatickými buňkami využívá jako nástroj, který ji udržuje naživu.

U některých živočichů se dokonce germinální linie odlišuje od somatické i svým genomem, a také karyotypem – počtem chromozomů. V posledních letech vyvolal ohlas například výzkum českých biologů zaměřený na tzv. **zárodečné chromozomy** (*germline-restricted chromosomes*). To jsou speciální chromozomy, které se vyskytují jen v pohlavních buňkách, resp. v buňkách germinální linie mnohých živočichů. Známé jsou hned u několika skupin, třeba u mihulí, některých motýlů, a také u pěvců. Zatímco v germinální linii tyto chromozomy najdeme, v somatických buňkách jsou hned v rané fázi ontogeneze řízeně odstraněny, a to procesem tzv. **programované DNA eliminace**. Když se vědci pozorně na zárodečné chromozomy podívali, ukázalo se, že kromě řady nefunkčních kopií (které zde zůstaly jako „rudiment“ evoluce a nemají žádný větší význam) nese zárodečný chromozom ptáků funkční kopii jaderného genu *Cpeb1*, který možná v dávných dobách hrál důležitou roli při vzniku živočišné mnohobuněčnosti. Mohlo by tedy jít o tzv. hlubokou homologii: u dávného předka živočichů mohl gen *Cpeb1* pomáhat při udržení jednoduše mnohobuněčného těla, zatímco u současných organismů se může nově uplatnit v raných fázích vývoje embrya – a k tomu se může hodit funkční kopie navíc. V somatické linii je kopie následně odstraněna, ale aby se mohla znovu přenést do mladého embrya, je zachována na zárodečném chromozomu v oné „věčné“ existující germinální linii.

Nová vlastnost, která u organismů vznikne, může svým nositelům přinést výhodu (a umožnit jim lépe a více se množit), anebo nevýhodu (sníží jejich schopnost reprodukce). To, zda se stane jedno, nebo druhé, vždy záleží na kontextu, v jakém daný organismus žije. Některé znaky jsou výhodné a jejich nositelé se tak rozmnožují více, jiné jsou nevýhodné a jejich nositelé se rozmnožují méně nebo vůbec. Velmi často se můžete setkat se zjednodušením o „přežití nejsilnějších“. Z předchozího vysvětlení však plyne, že tomu tak není. V evoluci totiž nejde ani tak o něčí „přežití“, ale o úspěch přenosu genetické informace do další generace. Všimněte si také, že to, do jaké míry se jedinci rozmnoží, nemusí nutně souviset s tím, kdo je nejlépe vybaven pro dlouhodobé přežití. To, že jedinec dlouho žije, je jistě výhodou, ale úspěšné rozmnožení mu to nezajišťuje. Prostředí, ve kterém organismy žijí, je navíc dynamické a komplexní, a k úspěšnému rozmnožení často vedou různé alternativní cesty. Míra toho, jak moc se genetická informace nositele úspěšně přenesou do dalších generací, se nazývá **biologická zdatnost (fitness)**. Příroda tedy neupřednostňuje ty „nejsilnější“,

ale ty „nejzdatnější“, přesněji pak biologicky nejzdatnější: v dalších generacích jsou zkrátka více zastoupeny genotypy, jejichž nositelé měli v předchozích generacích vysokou fitness. V horizontu delšího času a více generací to způsobuje, že některé vlastnosti se mezi organismy udržují (a jejich projev dokonce sílí), zatímco jiné vlastnosti ze světa mizí, a to i se svými nositeli, kteří své geny do dalších generací neposílají. Tomuto jevu říkáme v evoluční biologii **selekce**. Selektce představuje jeden z nejdůležitějších mechanismů, které stojí za existencí biologické rozmanitosti.

Smrt však na organismy a jejich geny číhá i v situacích, kdy selektce nepůsobí. Existuje mnoho znaků, které mohou organismy mít, ale jejich rozmanitost nijak neovlivňuje schopnost organismů rozmnožovat se. Genomy jsou navíc plné úseků, které žádné znaky netvoří – jsou zde, aby porůznu pomáhaly molekulám DNA ve stabilitě či prostě proto, že ničemu neškodí a nebylo tak třeba je z genomu odstranit. Mnohdy o možné funkci těchto úseků nevíme vůbec nic. O všech těchto znacích a úsecích v genomu říkáme, že jsou **selektivně neutrální** – nepůsobí na ně selektce. Pro lepší pochopení toho, co je to selektce, však zvolíme opačné vysvětlení – selektivně neutrální znaky neovlivňují, kolik bude mít jejich nositel potomků.<sup>5</sup> I tyto selektivně neutrální znaky jsou však v nebezpečí, že zmizí ze světa, a to **náhodou**. Náhoda je jev, který dovede způsobit, že některé znaky se prosadí na úkor jiných (viz **rámček 1.D**). V evoluční biologii říkáme změnám zastoupení znaků vlivem náhodných procesů **genetický drift** nebo jen **drift**.

Variabilita v živé přírodě vzniká náhodou, a to ve formě mutací, a zaniká či se prosazuje buďto rovněž náhodou (drift), anebo podle toho, zda přináší svému nositeli výhodu nebo nevýhodu (selektce). Vznik evoluční biologie se datuje právě do období, kdy Charles Darwin a Alfred Russel Wallace během svých pozorování přírody pochopili, že na organismy působí selektce, a že v dlouhém časovém měřítku selektce vysvětluje, proč vznikají u organismů **adaptace** – vlastnosti, které jim umožňují efektivně existovat ve specifických podmínkách a zaujímat různé strategie. „Zákon džungle“ i děsivě slepá náhoda, ony hnací motory evoluce, jsou přitom hrozivé a nelítostné – živý svět je zároveň světem smrti.

### *Evoluce a extinkce organismů*

Mutace, selektce a drift, které jsme si představili v předchozí kapitole, probíhají na té nejjemnější časové škále napříč generacemi organismů. Těmto jevům říkáme **mikroevoluce**, a zkoumáme je zpravidla na úrovni jednotlivých jedinců a populací. V delším časovém horizontu jemné síly mikroevoluce vedou ke vzniku druhů (**speciáci**). Evoluční fenomény na vyšší než druhové úrovni se pak označují jako **makroevoluce**.

---

<sup>5</sup> Slovní spojení „na znak působí selektce“ může vzbuzovat dojem, že selektce je nějaký vnější činitel, který působí na organismy – organismy si žijí, a jednou za čas přijde pohroma ve formě tzv. selektce, která vymaže nositele nevýhodných vlastností. Tak tomu ale není, selektce není žádná přírodní síla. Je to označení skutečnosti, že nositelé některých vlastností se díky těmto vlastnostem rozmnožují více než nositelé jiných, takže část vlastností mizí ze světa, zatímco jiné se šíří. Takhle jednoduché to je.

Rozrůznění druhů a evolučních linií může trvat dlouho, ale také může být velmi rychlé. Vždy záleží na okolnostech, za kterých evoluce probíhá. Rychlé **radiace** (vznik většího množství nových linií) jsou typické pro situace, kdy je pro vznik nových linií hodně prostoru. Nejen prostoru ve smyslu místa – ale ve smyslu evolučně-ekologickém: hodně volných, nevyužitých zdrojů, chybějící nebo slabé abiotické tlaky prostředí. Pokud bychom použili ekologický slovník, mluvili bychom o volných **ekologických nikách**. Takové volné ekologické niky vznikají zpravidla ve dvou situacích: při vzniku nového místa, které dosud není obsazeno organismy (třeba nově vyzdvížené pohoří či nově vzniklý ostrov), anebo naopak při uvolnění prostředí odstraněním organismů (vymřením – **extinkcí**). Když příhodné podmínky pro radiaci nastanou a objeví se organismus, který daný „volný prostor“ obsadí, často se začnou dít velké věci: evoluci nic neomezuje, a tak je velice rychlá.

### **1. D UDĚLEJTE SI VLASTNÍ DRIFT.** Jak velký vliv může mít na evoluci náhoda?

Zkuste si genetický drift vymodelovat. Stačí vám k tomu neprůhledný sáček a barevné kuličky. Můžete tak učinit buď fyzicky (se skutečnými korálky), anebo virtuálně prostřednictvím umělé inteligence, která vše vymodeluje za vás. Pokus je jednoduchý: do neprůhledného sáčku vložte 5 modrých, 5 zelených, 5 červených a 5 žlutých kuliček. Dobře je zamíchejte a do sáčku se nedívejte. Nyní máte v sáčku 20 kuliček, každá barva je zastoupena rovnoměrně. Pojdme se podívat, zda se poměr změní, když necháme kuličky „rozmnožit se“ do další generace. Jak na to? Vytáhněte vždy jednu kuličku, podívejte se a zaznamenejte, jakou má barvu, a vložte ji zpět do sáčku. Táhněte opakovaně celkem 20x. Následně se podívejte, jaký je nový poměr jednotlivých barev, který jste získali pomocí tahání. Změnil se? Vysypte kuličky ze sáčku a vytvořte novou „populaci kuliček“, přičemž každou barvu vložte do sáčku v počtu, v jakém jste ji vytáhli v předchozím kole. Celý postup následně třeba 10x opakujte – a nakonec si vývoj zastoupení jednotlivých barev vynesete do grafu.

Pro virtuální modelování tohoto experimentu jej zkrátka (nejlépe anglicky) přepište jako zadání; jazykový model vám z něj vytvoří skript v programovacím jazyce, spustí jej, a vykreslí výsledek. My jsme použili AI model DataAnalyst od společnosti OpenAI, který je dostupný na webovém rozhraní jazykového modelu ChatGPT. Do modelu DataAnalyst jsme 6. května 2025 zadali následující prompt:

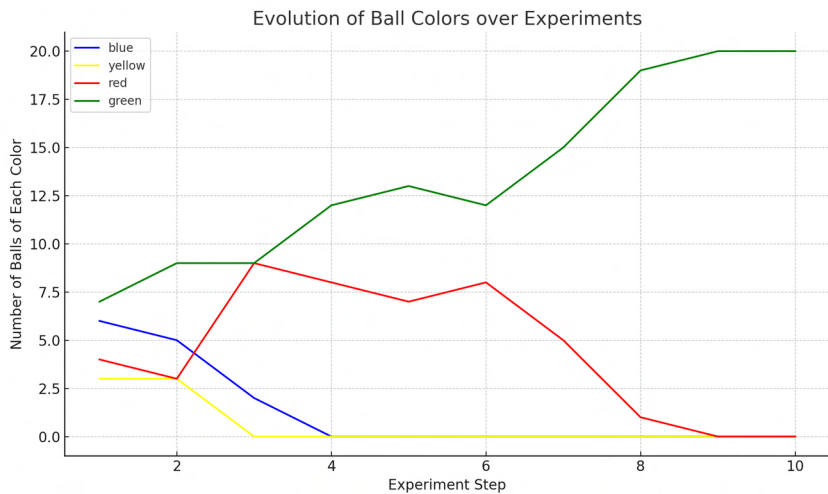
„In a bag, there are 20 balls: 5 blue, 5 yellow, 5 red, and 5 green. Perform 20 random selections of 1 ball (take the ball out of the bag, see which color it is, and put it back into the bag). After 20 repeats, make a new bag with 20 balls but the numbers of each color shall respect the numbers each color was pulled out during the experiment. Then, perform the experiment 9 more ti-

•••

•••

mes. Make sure you really select randomly; you don't see which color you are pulling out. Print out a graph to see how the number of each color changes in time: x = steps of the experiment; y = number of balls. Use the respective colors in the graph."

Schválně, co vyjde vám. My jsme na první pokus dostali následující graf:



Všimněte si, jak dramaticky se zastoupení barev měnilo. Už po prvních třech generacích vyhnula kvůli driftu (náhodou) žlutá, a hned ve čtvrté generaci ji do propadlišť dějin následovala modrá. Červené se nějakou dobu dařilo celkem dobře, ale v devátém kroku zmizela také. Ve výsledné populaci zůstala jen zelená barva. Říkáme, že došlo k **fixaci** pouze jedné barvy. Pokus můžete zkusit různě modifikovat – v počítači se to dělá dobře. Můžete zkusit modelovat třeba rychlost driftu v různě velkých populacích, selekci proti některé z barev, nebo naopak mutace a vznik nových variant během experimentu. Snadno se také modeluje **efekt hrsla láhve**, tedy extrémní zesílení driftu vlivem náhlého zmenšení velikosti populace. Evoluční biologie může být legrace i pro ty z vás, kteří se spíš než o organismy zajímají o teoretické fungování systémů.

PS: Dobře se ještě jednou podívejte na graf. Pročpak jsou na ose y popsány desetinné hodnoty, jako je 12,5? Nebylo by, milý robote, lepší, kdyby byla osa popsána celočíselnými hodnotami, protože jiných hodnot data v experimentu dosahovat nemohou? Jak vidno, minimálně v horizontu příštích týdnů se náhrady učitelů za roboty o lepší didaktické kvalitě bát nemusíme.

S rychlými radiacemi se setkal i Charles Darwin, když na plavbě lodi Beagle navštívil souostroví Galapágy v Tichém oceánu. Všiml si, že ostrovy jsou osídleny řa-

dou druhů ptáků, každý z nich je specializovaný na jiný životní styl a podle toho také vypadá. Hmyzožravý druh vypadá jako sýkorka s ostrým zobákem, pták, který žere velké ořechy, zase jako dlask se silným, tlustým zobákem, a tak dále. Všichni tito ptáci byli ale krom životního stylu, velikosti zobáku a velikosti těla velmi podobní – všichni byli zařazeni mezi „pěnkavy“ – dnes se jim říká **pěnkavky**.<sup>6</sup> V Darwinovi to vzbudilo podezření – to je ale náhodička, že na ostrovech uprostřed oceánu žije několik druhů velmi podobných pěnkavek, které se ale hodně liší tvarem zobáku a životním stylem. Na svou dobu tento jev vysvětlil odvážnou hypotézou: všechny galapážské pěnkavky jsou potomky jednoho společného předka.

Před dávnými časy, když se Galapágy vynořily z mořských vln, na nich ještě nežili žádní ptáci. Vzdušné proudění nebo třeba náhodná bouře tam jednoho dne z daleké jihoamerické pevniny zanesly několik ptáků – předchůdců současných pěnkavek. Na ostrovech nebyla žádná konkurence. Byly zde rostliny, které plodí ořechy – ale žádný dlask; spousta hmyzu – ale žádná sýkorka; plno malých semen – ale žádná pěnkava, zvonek nebo vrabec. Na potomky několika ptáků, kteří ostrovy osídlili, tak začala rychle působit evoluce: jedincům s větším zobákem se začala dobře žrát větší semena: čím větší měl potomek náhodou zobák, tím lépe se do velkých semen dostal. Objevily se tak linie, ve kterých se zobák zvětšoval, až najednou vznikla celá populace ptáků se zobákem podobným dlaskovi. Totéž se stalo u ptáků, kteří se živili spíš hmyzem, drobnými semeny a dalšími zdroji potravy. Zdrojů byl dostatek, vždy ale bylo výhodné orientovat se hlavně na jeden z nich – v místě, kde existují ptáci s velkým a ptáci s malým zobákem nebylo výhodné mít „střední“ zobák, protože jeho nositel byl pro konzumaci velkých semen i pro konzumaci hmyzu vybaven hůře, než jeho specializovanější konkurenti. Pamatujete si ještě na trade-off a constraints z předchozí kapitoly? Zde se k nim znovu vracíme. Zafungovala tedy selekce zvyhodňující specialisty. Potomci vzniklí pářením „uvnitř“ každé ze specializací (tj. větší zobák s větším zobákem, menší zobák s menším) měli větší šanci na přežití a rozmnožení než potomci vzniklí pářením „napříč“ liniemi. Spolu s řadou dalších evolučních mechanismů tak začala selekce vytvářet reprodukčně-izolační bariéry, které časem vedly ke vzniku jednotlivých druhů. Z malé populace, zanesené na ostrovy porывem větru, vznikla během krátké doby spousta různých druhů, které na ostrově obsadily různé volné ekologické niky. Takto si Darwin představoval vznik rozmanitých druhů pěnkavek na Galapágách. Dnes víme, že je celá situace výrazně složitější. V případě pěnkavek hrála velkou roli izolace jednotlivých druhů na různých ostrovech – některé formy vznikly nezávislou evolucí vlivem toho, že jednotlivé malé ostrovní populace se nemohly snadno mísit. Dnes navíc víme, že samotná selekce proti „nespecifickým“ variantám by ke speciaci nestačila. Ptáci musí ještě preferovat páření s jedinci s podob-

---

<sup>6</sup> Darwin si původně skutečně myslel, že na Galapágách našel dlaska, sýkoru a další rozličné ptáky. Po návratu do Anglie jeho materiál revidoval ornitolog John Gould, který je všechny zařadil mezi „pěnkavy“. To v Darwinovi vzbudilo podezření, že všechny druhy vznikly nedávno ze společného předka. Dnes jsou „Darwinovy pěnkavy“ řazeny do čeledi tangarovitých (Thraupidae) a víme, že pravým pěnkavám nejsou blíže příbuzné. Přízvisko „pěnkavy“ se u nich však stále dá použít.

ným fenotypem (se stejným zobákem). Pokud by tomu tak nebylo, a ptáci si vybírali partnera jiným způsobem, vznik jednotlivých druhů by byl výrazně pomalejší či rovnou nemožný, protože vliv pohlavního výběru by byl silnější než selekce na vznik potravních specializací. Vysvětlení rychlého rozrůznění druhů v prostoru plném prázdných ekologických nik, tzv. **adaptivní radiace**, je tedy o něco složitější. To však dělá celý fenomén ještě zajímavějším.

Slovo „radiace“ označuje vznik většího množství druhů v rámci jedné evoluční linie. Jako „adaptivní“ označujeme tuto radiaci proto, že při ní dochází k **adaptaci** na různé ekologické podmínky – protože jich je uvolněno hodně, vzniká hodně druhů. Dnes známe vedle slavných Darwinových pěnkavek mnoho dalších případů adaptivních radiací. Velmi zajímavý příklad adaptivních radiací můžeme zkoumat v afrických jezerech u ryb cichlid (Cichlidae). Mnohá africká jezera jsou v leccem podobná ostrovům v oceánu – jsou to takové „vodní ostrovy“ na pevnině. Východní Afrika leží na samostatné zemské desce, která se pomalu odděluje od zbytku Afriky. V linii, kde se odděluje, vzniká tzv. Velká příkopová propadlina, ve které leží velká jezera – Tanganika, Malawi a Viktoriino. V době krátce poté, co se jezera naplnila vodou, v nich samozřejmě nežily žádné ryby. Když došlo k jejich kolonizaci cichlidami, následovala rychlá adaptivní radiace, při které vznikla řada velmi odlišných druhů – ryby žijící v hejnech ve volné vodě, dravé ryby, stejně jako ryby žijící při pobřežních vodách. K podobným radiacím dochází i v kráterových jezerech, vzniklých jako pozůstatek sopečné činnosti.

K radiacím samozřejmě v evoluci dochází i za mnohem běžnějších podmínek, než jsou ty typické pro adaptivní radiace. Mnohdy dojde ke vzniku nějaké evoluční výhody, která umožní nějakému druhu osídlit velký areál, uspět v konkurenci, a následně speciovat vlivem geografické izolace. Geografická izolace představuje obecně jeden z hlavních mechanismů, které vedou ke vzniku oddělených populací a postupem času i ke speciaci. Někdy se zkrátka stane, že vlivem geografických okolností dojde k rozdělení populace nějakého druhu na více oddělených menších populací. Typickým příkladem takového jevu může být třeba vzestup mořské hladiny, který vede k zaplavení nízko položených oblastí pevniny. Výše položené oblasti dřívější pevniny se následně stanou ostrovy, které jsou od sebe odděleny mořem. Někdy také může být populace rozdělena třeba vznikem řeky, která území osídlené jedním druhem rozdělí na dvě, vyvrátněním pohoří, anebo třeba změnou klimatu, která způsobí, že populace druhu, který byl dříve rozšířen v nižších polohách, musí vystoupit výše do hor, takže dojde k izolaci jednotlivých populací v různých pohořích. Ať už jsou geografické okolnosti vedoucí k rozdělení populace jakékoli, výsledky jsou podobné: pokud trvá izolace jednotlivých populací dostatečně dlouho, mohou se z nich vlivem genetického driftu i lokálních adaptací časem stát různé druhy – dojde k tzv. **alopatrické speciaci**. Velmi častým jevem, ke kterému při alopatrické speciaci dochází, je **vikariance** – vznik blízce příbuzných druhů, které žijí velmi podobným způsobem v odlišných oblastech. Druhy vzniklé vikariací si zpravidla bývají velmi podobné a obývají obdobně

niky. Vikariance bývají velmi časté například v Evropě, jejíž historii v posledních státiích a milionech let poznamenaly všemožné katastrofické události (hlavně glaciály spojené s ochlazením, odlesněním a vysušením krajiny), které opakovaně vedly k rozpadům areálů druhů na menší populace v evropských pohořích a na středomořských poloostrovech. Mezi známé příklady evropských vikariantů patří například druhové komplexy buků (*Fagus*), slepýšů (*Anguis*), ježků (*Erinaceus*) a vran (*Corvus*).

Rozpad většího areálu na více menších však není jediným geografickým mechanismem, který vede ke speciaci. Mnohdy se stává, že dojde k oddělení menší izolované populace z okraje nějaké velké. Třeba tak, že pár jedinců je větrem či mořským prouděním náhodou odneseno na izolovaný ostrov. Někdy se zase stane, že lokální adaptace umožní malé populaci proniknout do nějakého nového ekosystému, třeba osídlit vrcholky hory s jiným klimatem. Pak může dojít k **peripatrické speciaci** – vzniku druhu oddělením menší populace z okraje té větší. Velké populace jsou ale k omezení toku genů náchylné i samy o sobě. Představte si, že se nějaký druh vyskytuje na opravdu velkém území, třeba od střední Evropy až po tichomořské pobřeží Ruska. Zároveň si představte, že se jedná o druh organismu, který nevniká kdovíjakou schopností pohybovat se na dlouhé vzdálenosti (není to třeba pták nebo velký savce). Areál z Evropy napříč celou Asií je doopravdy velký, takže je velmi pravděpodobné, že jedinci, kteří žijí například v Česku, se daleko spíše budou křížit s dalšími jedinci ve svém okolí, než aby vykonali strastiplnou pouť za rozmnožením třeba na střední Sibiři. Populace našeho modelového druhu je sice kontinuální, takže nějaký genový tok napříč celým areálem existuje. Jedinec z Česka se zkrátka může rozmnožit s jedincem z Ukrajiny, ten zase s jedincem ze západu Ruska, ten pro změnu s jedincem z centrální Sibiře, a ten zas s jedincem z pacifického pobřeží. Tok genů z jedné strany areálu na druhou je z principu možný, a v nějaké míře se také děje. Jeho míra ale bude diametrálně menší, než je míra sdílení genetické informace mezi jedinci ve střední Evropě. Pro speciaci může takovýto rozdíl v genovém toku v dlouhodobém měřítku stačit. Pokud se navíc v různých částech areálu, třeba v Evropě a na pacifickém pobřeží, objeví nějaké lokální adaptace (odrážející třeba místní klima), může být efekt snížení genového toku ještě dále umocněn selekcí. V rámci kontinuálního areálu se tedy časem může objevit nějaký nový druh vlivem omezení genového toku: může dojít k **parapatrické speciaci**. Omezením, které brání genovému toku, může být právě třeba vznik lokálních adaptací, ale také třeba jen vzdálenost sama o sobě. V textu o Darwinovi a jeho pěnkavkách jsme pak hovořili ještě o dalším mechanismu speciace: takovém, kdy ke vzniku druhů vůbec nedojde na geografické bázi, ale z jiných důvodů. Druhy v takovém případě vznikají souběžně v rámci jednoho areálu – nedochází ke vzniku regionů, které jsou obývány různými druhy, ale ke vzniku různých druhů, které obývají společně stejný region. Tomu říkáme **sympatrická speciace** a krom selekce za ní mohou stát i různé změny v životní strategii, jako například změna živné rostliny u býložravého hmyzu, změna opylovače u rostlin, nebo změna hostitele u parazitů.

**1.E 100+1 NELÉTAVÝCH NOSATCŮ: RADIACE VŠECH RADIACÍ.** Některé skupiny organismů jsou zajímavé tím, že u nich došlo k extrémním radiacím – v rámci jedné evoluční linie zde vzniklo daleko více druhů, než je běžné. Mnoho příkladů hyperradiací najdeme třeba mezi nelétavými brouky. Brouci jsou relativně malí, tvoří proto celkem velké populace – na jednotku plochy se jich zkrátka hodně vejde. Když jsou nelétaví a málo se pohybují, mohou u nich také izolací jednotlivých populací snadno vznikat nové, životaschopné druhy. Mnohé skupiny nelétavých brouků obsahují desítky, někdy dokonce stovky druhů – stačí se podívat třeba na obrovskou rozmanitost velkých střevlíků rodu *Carabus* nebo nelétavých mandelínek rodu *Timarcha*. A někdy vzniknou těch druhů tisíce, jako v případě nelétavých nosatců rodu *Trigonopterus*, kteří se vyskytují v jihovýchodní Asii a v Austrálii. Cesta za prozkoumáním jejich kolosální diverzity započala německým výzkumem brouků na ostrově Nová Guinea. Badatelé zde brouky nejen sbírali a určovali, prováděli také DNA barcoding. Ve vzorcích našli krom jiného hmyzu také nelétavé nosatce rodu *Trigonopterus*, roztomilé, zavalité brouky, o kterých bylo známo, že jejich rozmanitost bude o dost větší, než kolik jich je dosud popsanych. Když se na ně výzkumníci podívali, ukázalo se něco naprosto neskutečného: na každé lokalitě bylo nalezeno hned několik druhů, které si prokazatelně nebyly blízce příbuzné. Naopak, jejich sekvence DNA ukazovaly, že jsou si velmi vzdálené; a když se badatelé podívali na samotné brouky, ukázalo se, že se velmi liší i svým vzhledem. Byly to tedy „dobré druhy“ – šlo je poznat na první pohled. Čísla byla ohromující – třeba na jedné lokalitě se podařilo najít 51 druhů rodu *Trigonopterus*, z toho 48 bylo dosud nepopsaných. Implikace z takového objevu byla zřejmá: pokud jedna novoguinejská lokalita vydá 51 druhů a rod *Trigonopterus* žije od Austrálie a Oceánie po Čínu, badatelé nejspíš narazili na skupinu organismů s naprosto extrémní druhovou diverzitou. A skutečně – o rozmanitosti rodu *Trigonopterus* svědčí už jen názvy dalších článků, které autoři v průběhu následujících let publikovali: „*Sto tři nových druhů rodu Trigonopterus ze Sulawesi*“, „*Sto jedna nových druhů rodu Trigonopterus z Nové Guineje*“ – kdyby bylo dalmatinů tolik, co druhů trigonopterů, mohla by Cruella z jejich kožichů vyrábět námořní plachty. Kde se taková rozmanitost vzala? Díky pokroku v evoluční genomice i dlouholetému úsilí badatelů dnes máme celkem dobrou představu o evoluci a radiaci trigonopterů. Genomická analýza více než tisíce druhů napříč celým Indopacifikem ukázala, že k radiaci rodu *Trigonopterus* nedošlo přes noc. Nejstarší linie vznikly v Austrálii už v paleogénu, před asi 40 miliony lety. Odtud se trigonopterové velmi pomalu šířili do Asie i Tichomoří. Sice jim to nešlo moc dobře, ale miliony let jsou dost dlouhá doba na to, aby postupně osídlili Novou Guineu, Sundské ostrovy, Filipíny i asijskou pevninu. Dostali se i na vzdálenější ostrovy v Pacifiku, o kterých

•••

•••

se pořádně nevědělo, zda byly vůbec někdy spojeny s pevninou. Jak to trigonopterové dokázali? Jejich evoluční historie vysvětlila, že klíčové pro jejich šíření byly dávné třetihorní pevninské mosty a ostrovy, které dnes už vůbec neexistují a pozůstatky po nich dávno zmizely v mořských hlubinách. Díky kombinaci geologických dat s poznatky o evoluční historii trigonopterů však



**Obr. 1.E.1:** Nosatec *Trigonoater vanderkampi*, jeden z tisíců existujících druhů obřího rodu.

dnes víme, že tyto dávné země existovaly a kde zhruba byly – a také, že na nich žili a radiovali nelétaví nosatci. Výsledky výzkumu se dobře shodují s výzkumy geologické historie indopacifických souostroví, a doplňují je tam, kde geologické poznatky scházejí. Stovky a tisíce nelétavých brouků se staly svědky proměn tichomořské krajiny během třetihor a čtvrtohor. Informace o třetihorních pevninách zmizely i z geologické paměti Země, vzpomínky na ně ale zůstaly zachovány v obrovské rozmanitosti trigonopterů a v jejich genomech. Díky evoluční biologii tak nelétaví nosatci vyprávějí dávný příběh ztracených ostrovů a pevnin, a umožňují pochopit spleť historii, která vedla až k současnému stavu přírody a její obrovské rozmanitosti.

Některé organismy mají vlastnosti, které speciaci různým způsobem urychlují, doslova „speciují snadno“ – jednoduše u nich dochází ke vzniku nových druhů. Čím to může být způsobeno? Třeba neschopností šířit se. Pokud se nějaký organismus nedovede moc dobře pohybovat, vytváří mnoho izolovaných populací. Geny mezi populacemi nemohou volně proudit prostě proto, že jedinci, uvnitř kterých geny jsou, se mezi populacemi nevyměňují. Výsledkem pak může být, že i na malém prostoru dojde k rozsáhlé radiaci a vznikne mnoho druhů s malými populacemi, rozšířených na drobných areálech. Takoví tzv. **mikroendemiti** pak mohou být oříškem a výzvou pro taxonomický výzkum. Velmi charakteristicky se tento jev týká nelétavého hmyzu (rámeček 1.E).

Největší radiace organismů však nejsou specifické pro žádné místo, ani se netýkají blízké příbuzných a podobných druhů. Týkají se velkých makroevolučních škál – a hlubokých evolučních linií, které byly v dlouhém časovém horizontu výrazně úspěšnější než jiné. Za úspěchem nejbohatších linií organismů, jako je třeba hmyz, stojí celá řada jevů. Velký význam v evoluci života hrály nejrůznější klíčové **evoluční inovace**, které umožnily organismům vypořádat se s problémy a být úspěšnější. Mezi tyto klíčové evoluční inovace patří třeba vznik fotosyntézy nebo eukaryotické buňky.

I další klíčové události evoluce a historie Země měly zásadní vliv na složení současné biodiverzity. Velký význam pro úspěch (a tedy i radiaci) u mnoha skupin organismů má například **koevoluce**, tedy evoluce ovlivněná vzájemnými vztahy mezi jednotlivými organismy. Právě koevoluce stojí třeba za velkou rozmanitostí parazitů, a zároveň velkou rozmanitostí jejich životních strategií. Stejně tak je koevoluce v pozadí velké rozmanitosti hmyzu vázaného na rostliny jako fytofágové nebo opylovači.

Dalším zásadním fenoménem v evoluci života a formování biodiverzity jsou také **extinkce**, tedy vymírání organismů. Na úrovni malých škál jsme extinkce již zmínili. Na velkých časových i prostorových škálách pak extinkce rovněž mají klíčový význam – větší katastrofy vedoucí k vymírání organismů umožňují určitý „reset“ biodiverzity v tom smyslu, že vedou k náhlému uvolnění ekologických nik, které mohou najednou obsadit nové organismy. Po extinkcích zpravidla dochází i k rychlé evoluci nových životních forem organismů. V historii Země občas nastanou katastrofické události, které vedou k rozsáhlejším extinkcím (hromadným vymíráním) organismů na globální úrovni. Po nich však obvykle velmi rychle (v řádu jednotek milionů let) dochází k obsazení uvolněných nik novými organismy. Nejznámějším hromadným vymíráním organismů v historii Země je vymírání na konci druhohor (před cca 66 miliony let), které bylo způsobeno srážkou Země s vesmírným tělesem v kombinaci se zesílením vulkanické aktivity. Následné dlouhé zhoršení globálního klimatu vedlo k vyhytnutí prakticky všech velkých živočichů, zejména pak neptačích dinosaurů a velkých mořských plazů, a řady menších (často mořských) živočichů, jako byli třeba hlavoňožci amoniti (**rámček 1.F**). Během mladších třetihor ekologické niky velkých živočichů rychle obsadily jiné organismy, většinou savci. Úplně největším hromadným vymíráním v historii Země však bylo vymírání na konci prvohor, zhruba před 250 miliony lety. Hlavním důvodem tehdejšího vymírání byla extrémní vulkanická činnost, a také další jevy, jako třeba to, že veškerá souš byla tehdy tvořena pouze jedním obrovským kontinentem Pangeou. Existence obrovského kontinentu způsobovala velké vysušení klimatu vlivem kontinentality – velká část plochy Pangey byla pokryta vnitrozemskými pouštěmi, kde se vysoké biodiverzité tolik nedaří.

Jak tedy vypadá současná pozemská biodiverzita? Představte si, že by přiletěla expedice mimozemšťanů, kteří by se podívali, jaké zde dominují organismy. Výsledkem by bylo zjištění, že na Zemi je velká rozmanitost forem života a existuje mnoho velmi starých evolučních linií. Naprostá většina druhů organismů patří do několika málo z nich. Konkrétně by přišli na to, že většinu druhů makroskopických organismů tvoří rostliny a živočichové, a že naprostá většina druhů živočichů patří do čtyř velkých řádů hmyzu s proměnou dokonalou (**kap. 4.3**). Objevíli by i další linie organismů bohaté na druhy – třeba houby nebo prokaryota. Každopádně by v hlavách (či analogických orgánech) mimozemských badatelů vyvstala otázka, jak to, že některé skupiny mají násobně více druhů než ostatní? Odpověď na tuto otázku není snadná. V dalších kapitolách si přiblížíme různé linie organismů a podíváme se, co formovalo rozmanitost těch velmi úspěšných.

## 1.F PTAČÍ FYLOGENEZE A RYCHLÉ RADIACE. (O. Pelánek)

Vzpomínáte na děsivě listivé „velociraptory“ z filmu *Jurský park*? Ve skutečnosti šlo o rod *Deinonychus*, blízké příbuzné ptáků. A ano, ptáci jsou žijícími dinosaury. Jurskoparské raptory ale nechme stranou a zaměřme se na samotnou evoluci dnešních ptáků. Na jejich příkladu si blíže představíme téma rychlých radiací, které v evoluci obvykle nastávají ve chvíli, kdy se organismům naskytne možnost obsadit širokou škálu nových ekologických nik. Ptáci byli rozrůzněni už v křídě. Kolem brontosaurů a tyranosaurů poletovaly až tisíce druhů nejrůznějších opeřenců. Donedávna uznávaná hypotéza říká, že tento druhohorní rozkvět ptáků náhle ukončilo masové vymírání před 66 miliony let pravděpodobně vyvolané dopadem planety na Yucatánský poloostrov. V důsledku této katastrofy vymřela, společně se všemi ostatními dinosaury, i naprostá většina ptáků. Předpokládalo se, že přežilo jen několik drobných všežravých pozemních druhů, které měly díky svému stylu života největší šanci zvládnout post-asteroidní „nukleární“ zimu. V následujících milionech let pak došlo k explozivní radiaci ptáků, při níž se našich několik málo přeživších v krátkém časovém úseku rozrůžnilo na mnoho linií, které položily základ úctyhodné diverzitě třetihorních ptáků včetně dnes žijících cca 11 000 druhů. Mnohé ekologické formy, které se objevily už v druhohorách – od stromových hmyzožravců a plodožravců po dravce a mořské ptáky – musely vzniknout znovu, často vícekrát nezávisle. Nedávné studie však tento scénář zpochybňují a naznačují, že domnělá rychlá radiace ptáků po masovém vymírání může být jen artefaktem datace. Ptáci se mohli, podobně jako savci a hmyz, začít rychle rozrůžňovat už během křídly v souvislosti s rozvojem kvetoucích rostlin, a masové vymírání na ně nemuselo mít zásadní dopad. Evoluční příběh ptáků tak zůstává nedořešen.

Ptáci jsou každopádně ukázkovým modelem **konvergentní evoluce**. Molekulární fylogenetika ukázala, že dravci krahujcovití (orli, supi, káňata a další) nejsou blíže příbuzní dravcům sokolovitým (sokol, poštolka, karančo...), ale mají blíž k sovám a potenciálně dalším skupinám včetně šplhaviců. Naproti tomu sokolovití dravci jsou příbuzní pěvcům a papouškům. Z druhého, novověkých kolibříci (kteří patří společně s rorýsy mezi svišťouny) nejsou evolučně blízcí starověským strdimilům (kteří patří mezi pěvce), navzdory společným znakům, jako je nektarivorie a jí přizpůsobený prodloužený zobák (**Obř. 1.F.1**). Mořští ptáci se také stali mořskými minimálně dvakrát – severské alky včetně papuchalků (příbuzní racků a bahňáků) jsou tučňákům (z příbuzenstva albatrosů a buňňáků) evolučně značně vzdáleny. Naopak vyšly najevo překvapivě příbuzenské vztahy mezi skupinami, u nichž bychom to na základě vzhledu či způsobu života nečekali – například mezi plameňáky a potápkami (které naopak nejsou blíže příbuzné ekologicky velmi podobným

...

•••

potáplicím), nebo kolibříky a lelky. Občas pak mezi ptáky najdeme druhy, které jsou jedinými pozůstalými z některé prastaré linie a nemají mezi současnými ptáky žádné bližší příbuzné (například listožravý hoatzin nebo novokaledonský kagu). Celkově lze ptáky (Neoaves) charakterizovat jako skupinu, která pravděpodobně prošla dávnou rychlou radiací.



**Obr. 1.F.1: Ukázky morfologických konvergencí u ptáků.** Vlevo pěvec strdimil temný (*Leptocoma calcostetha*), vpravo svištoun kolibřík ohnivobradý (*Panterpe insignis*).

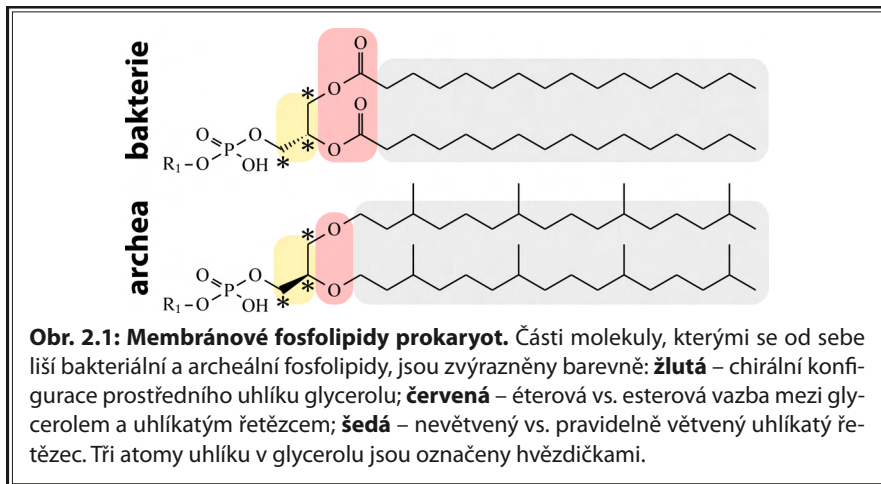
Rychlé radiace představují pro evoluční biology značnou výzvu. Krátké časové rozestupy mezi jednotlivými speciacemi znamenají, že se mezi liniemi nahromadí jen minimum genetických změn, což výrazně ztěžuje – a někdy znemožňuje – spolehlivou rekonstrukci evolučních vztahů. Situaci dále komplikují hybridizace mezi příbuznými druhy. Existuje však několik triků, jak některé z limitací překonat. Klasickými přístupy jsou získání většího množství informací (typicky genomických dat), zohlednění odlišné evoluce jednotlivých genů, kombinování molekulárních a morfologických znaků, využití ultrakonzervovaných elementů pro studium dávných událostí či přechod od stromů k sítím, které lépe zachycují mezidruhovú hybridizace. Zajímavou metodou je využití retrotranspozonů. Retrotranspozony jsou parazitní sekvence DNA, které samy sebe kopírují a náhodně vkládají na nová místa v genomu. Vložené retrotranspozony jsou často stabilní – pokud se vyskytují na stejném místě u dvou druhů, je téměř jisté, že pochází od společného předka. Retrotranspozony tak lze kategorizovat jako přítomné (1) nebo nepřítomné (0), což dává snadno analyzovatelnou informaci o příbuzenských vztazích. Retrotranspozony se ukázaly jako silný nástroj pro rekonstrukci evoluční historie – například potvrdily, že kytovci jsou blízcí příbuzní hrochů a patří mezi sudokopytníky, a pomohly objasnit fylogenezi afrických cichlid, snad nejextrémnějšího příkladu rychlé adaptivní radiace.

- *Co je biodiverzita:* **Biodiverzita** popisuje jak rozmanitost druhů, tak i jiných aspektů živých systémů: genetickou rozmanitost, fylogenetickou rozmanitost, diverzitu morfologických znaků (tzv. disparitu), rozmanitost ekologických strategií i vazeb mezi organismy.
- *Biodiverzita a plocha:* Druhová diverzita organismů významně závisí na ploše. Na malé ploše se vyskytuje méně druhů než na velké, počet druhů však s plochou neroste lineárně. Rozložení biodiverzity na Zemi dále souvisí se zeměpisnou šířkou – blíže rovníku je biodiverzita vyšší a směrem k pólům klesá (**latitudinální gradient biodiverzity**). Dále biodiverzitu ovlivňuje lokální klima, interakce s dalšími druhy, rozmanitost prostředí nebo geologická a klimatická historie území.
- *Druh a jeho definice:* Při popisu rozmanitosti organismů běžně pracujeme s pojmem **druh**. Žádná definice druhu není uspokojivá napříč všemi organismy. **Biologická definice druhu** považuje za druhy takové populace organismů, které mohou tvořit plodné potomstvo mezi sebou, ale nikoli s příslušníky jiných populací. **Fylogenetická definice** zase definuje druhy jako monofyletické skupiny (jednotlivé evoluční linie). Druhy lze také rozpoznávat pomocí studia morfologie či genetické vzdálenosti organismů. Tvrzení, že skupina organismů je druhem, představuje vědeckou hypotézu. Není tedy pouze otázkou definice.
- *Biologická evoluce:* Biodiverzita je generována mechanismy **biologické evoluce**. K té dochází, protože organismy jsou schopny předávat svou genetickou informaci do dalších generací. Nedovedou to však dokonale: dochází k **mutacím**. Některé z nich vedou ke vzniku výhodných znaků, které se šíří lépe než jiné (**selekce**), jiné mohou z populace zmizet nebo v ní převládnout náhodou (**drift**).
- *Jak evoluce generuje biodiverzitu:* Ne všechny vlastnosti se organismům hodí ve všech typech podmínek a interakcí. To, jaké vlastnosti jsou výhodné, se s časem a místem mění. S každou výhodnou vlastností jsou zároveň spojeny nějaké nevýhody (**trade-off**). Organismy také nemohou mít všechny dostupné vlastnosti a stát se „superorganismy“, protože různé vlastnosti se navzájem vylučují (**constraints**). Díky tomu evoluce generuje velké množství různých forem, které zaujímají rozmanité evoluční strategie.
- *Speciace a extinkce:* Pro vznik druhů (specií) je zpravidla zapotřebí určitá izolace populací. Snížením vzájemné výměny genů mezi populacemi dochází k nezávislé evoluci v každé z nich, která časem vede ke vzniku **reprodukčně-izolačních bariér**. Když se populace znovu setkají, špatně se jim tvoří plodné potomstvo. Častým důvodem izolace populací jsou geografické bariéry, ale ke vzniku druhů může dojít i bez nich, třeba přeskokem na jinou ekologickou strategii. V evoluci hrají velkou roli také **extinkce**, tedy vymření druhů. Jejich význam spočívá například v tom, že uvolňují ekologické niky, které mohou být následně obsazeny novými organismy.

## 2. BIODIVERZITA PROKARYOT

### 2.1 Domény prokaryot a jejich hlavní rozdělení

Nejmenší (nižší jednotky mikrometrů), nejjednodušší (DNA volně v cytoplasmě, to celé oddělené od prostředí membránou), nejstarší (3–4 miliardy let) – to jsou prokaryotní buňky. Diverzitu všech známých prokaryot můžeme rozdělit do dvou domén zvaných archea (Archaea) a bakterie (Bacteria).<sup>7</sup>



#### Archea

Na fylogenetickém stromu života jsou archea (Archaea, dřívější název „archebakterie“ se již nepoužívá, potenciální české překlady typu „staruše“ se naštěstí neobjevily) jasně oddělena od své sesterské bakteriální domény. Protože se prokaryota svými morfologickými parametry (rozměry, tvarem a ultrastrukturou buněk) navzájem příliš neliší, nezbyvá než hledat mezidoménové rozdíly především ve vlastnostech molekul mikrobů. **Membránové fosfolipidy** archeí se skládají z hydrofobního řetězce vzniklého spojením pětiuhlíkatých izoprenů (proto jsou periodicky větvené), který je spojený éterovou vazbou s glycerolem. U bakterií (a eukaryot) jsou většinou nevětvené lipidy spojené s glycerolem esterovou vazbou a jsou napojeny na prostřední, chirální uhlík glycerolu „z opačného směru“ (**obr. 2.1**).

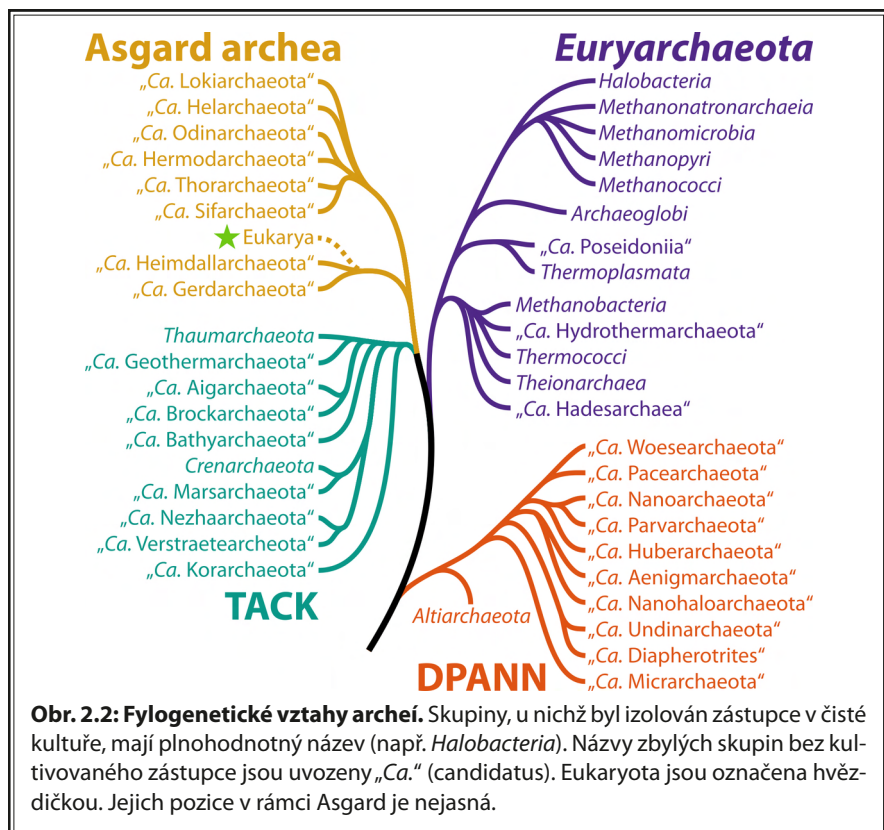
Další zásadní mezidoménové rozdíly najdeme v **transkripčním aparátu** (proteínovém komplexu RNA polymerázy, RNAP). Archeální RNAP obsahuje kromě univerzální sady proteinů (např. katalytických podjednotek, které přímo polymerují RNA) několik dalších podjednotek. Rovněž způsob, jakým dochází k tzv. iniciaci

<sup>7</sup>Než se pustíte do této kapitoly, autor doporučuje k přečtení **kap. 4 a 5 brožury 50. ročníku BiO**, které mohou pomoci v orientaci v tématu.

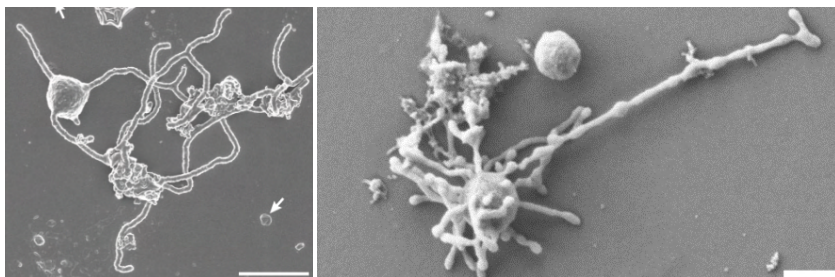
transkripce, je u archeí zcela odlišný od bakterií. V obou ohledech je archeální transkripce velmi podobá eukaryotní.

Naše znalosti o diverzitě archeí prodělaly v 10. letech 21. století explozivní rozvoj; mimo jiné byly objeveny superskupiny DPANN a Asgard. Ačkoliv jsou v mnoha biotopech početné, jejich existence do té doby zůstávala skrytá, protože se **nedají samostatně kultivovat** v laboratoři. Jejich objev byl umožněn až rozvojem pokročilých technik čtení genetické informace izolované z životního prostředí, tzv. metagenomiky. Na rozdíl od běžného postupu (kultivace mikroba z prostředí → přečtení sekvence jeho DNA) zde byla nejprve určena sekvence, samotní mikrobi pak byli cíleně „loveni“ až posléze (například pod mikroskopem metodou *fluorescence in situ hybridization*, FISH). Veškeré dosud známé zástupce domény Archaea můžeme rozdělit do čtyř „superskupin“: *Euryarchaeota*, TACK, DPANN a Asgard (**obr. 2.2**).

Důsledkem pokroku ve znalostech jejich biodiverzity se původní opatrné podezření z 90. let, že by archea mohla být **přímým předkem eukaryot**, změnilo v jistotu. U archeí superskupiny Asgard, v rámci níž eukaryota vznikla, byly totiž nalezeny pro-



**Obr. 2.2: Phylogenetické vztahy archeí.** Skupiny, u nichž byl izolován zástupce v čisté kultuře, mají plnohodnotný název (např. *Halobacteria*). Názvy zbylých skupin bez kultivovaného zástupce jsou uvozeny „Ca.“ (candidatus). Eukaryota jsou označena hvězdičkou. Jejich pozice v rámci Asgard je nejasná.



**Obr. 2.3: Morfologie Asgard archeí.** Vlevo: *Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum*; vpravo: *Candidatus Lokiarchaeum ossiferum*.

teiny do té doby považované za výlučně eukaryotní (tzv. signaturní proteiny). Jedná se o desítky proteinů, které v eukaryotní buňce zajišťují většinou koloběh membrán (modelace, pohyb a splývání váčků) a hospodaření s proteiny (degradace, transport přes membránu). Vzhledem k nedávnému objevu archeí ze skupiny Asgard a velmi obtížné experimentální práci s nimi zatím o funkci „jejich“ eukaryotických signaturních proteinů téměř nic nevíme. Bude zajímavé zjistit, zda (a pokud ano, jak) se jejich role v buňkách u archeí liší od eukaryot. Jediní dva zástupci skupiny Asgard, které se dosud podařilo kultivovat v laboratoři (i když jen ve směsné kultuře), mají na svých buňkách „panožkovité“ výběžky, což ukazuje na dynamiku membrán podobnou eukaryotním buňkám (**obr. 2.3**).

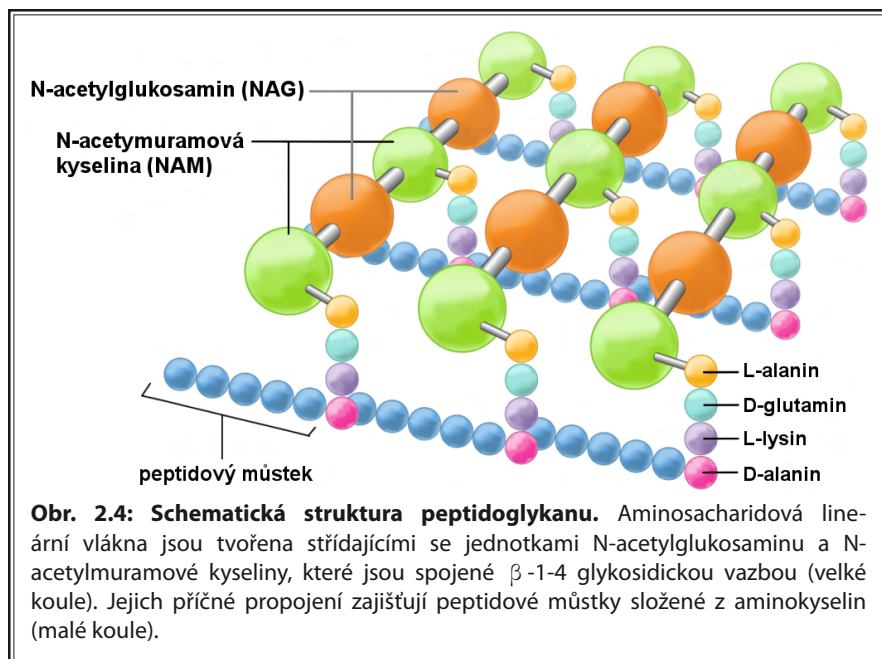
Z hlediska „životního stylu“ jsou archea poměrně různorodá a v hrubém ohledu se podobají bakteriím, s nimiž často sdílejí biotopy (třeba lidské tlusté střevo). Často se u nich setkáme s **extremofilii**, tj. adaptací na někdy až velmi extrémní fyzikálně-chemické podmínky prostředí (teplota, osmolarita, pH, často v kombinaci – blíže viz **brožura 57. ročníku BiO**). V rámci živých organismů na Zemi je pro archea unikátní **metanogeneze** (redukce  $\text{CO}_2$  na metan v anaerobních podmínkách), klíčový proces v planetárním koloběhu uhlíku – metan a  $\text{CO}_2$  jsou významné skleníkové plyny. Naopak, fotosyntéza u archeí chybí, ač je široce rozšířená u bakterií (u halofilních archeí se však vyskytuje podobný proces založený na bakteriorhodopsinu, více v **brožurě 51. ročníku BiO**). Na rozdíl od bakterií, kde byly popsány stovky fyto- a zoopatogenních druhů, zatím **neznáme patogenní zástupce archeí**.

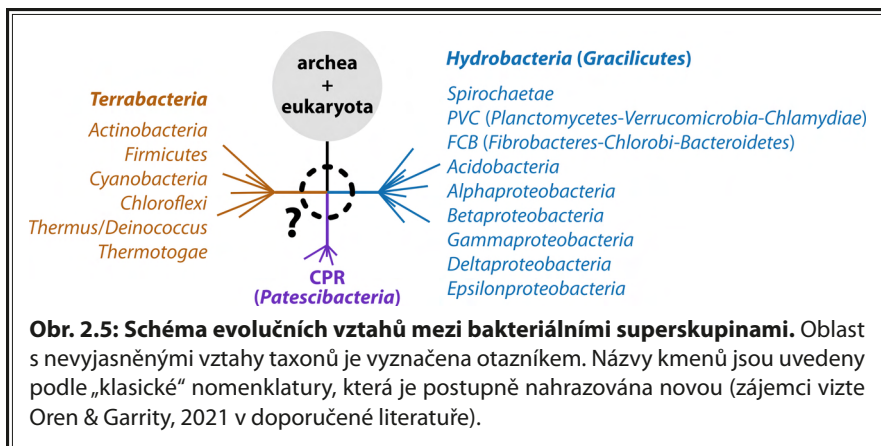
### *Bakterie*

Kromě již zmíněných membránových fosfolipidů a transkripčního aparátu se bakterie od archeí liší jednou molekulární **apomorfii** (evoluční novinkou), a to organickou polymerní látkou zvanou **peptidoglykan** (murein). S peptidoglykanem se setkáme u všech skupin bakterií. U žádných jiných organismů se nevyskytuje (pouze některá metanogenní archea mají strukturálně podobný pseudomurein). Je to složitý polymer skládající se z aminosacharidů a peptidů (**obr. 2.4**), a stejně jako ostatní polymery buněčných stěn (celulóza u rostlin, chitin u hub) udílí buněčné stěně pevnost – jeho

hlavní funkcí je ochrana buňky před osmotickou lyzí (prasknutí membrány vlivem rozdílného osmotického tlaku hyperosmotické cytoplazmy a hypoosmotického vnějšího prostředí).

Podobně jako u archeí můžeme veškerou diverzitu bakterií rozdělit do několika superskupin. Jakousi obdobou Asgard a DPANN archeí je monofyletická superskupina CPR (Candidate Phyla Radiation) neboli *Patescibacteria*. Tito mikrobi také unikali pozornosti před érou sekvenování metagenomické DNA, ačkoliv jsou v ekosystémech široce rozšířeni a jejich diverzita je obrovská – opět za to mohla jejich nekultivovatelnost. Laboratorně rozmnožit se podařilo jen několik zástupců, a to vždy společně s hostitelskými mikroorganismy (bakterie, archea i eukaryota), na jejichž povrchu symbioticky žijí. Superskupina *Terrabacteria* je ohromně bohatá co do počtu taxonů všech úrovní. *Terrabacteria* v sobě sdružují evolučně nejstarší linie bakterií, ale přesné vztahy mezi nimi zůstávají nejasné. Podle některých fylogenetických analýz *Terrabacteria* zahrnují i superskupinu CPR (jiné verze fylogenetických stromů ji naopak vyčleňují samostatně). Část studií dokonce naznačuje, že třetí bakteriální superskupina *Hydrobacteria* (s jistotou monofyletická) a *Terrabacteria* nejsou sesterskými taxony a umísťují *Hydrobacteria* dovnitř *Terrabacteria*! Bez ohledu na fylogenetiku platí, že taxonomickou diverzitou a bohatstvím životních stylů (habitaty, metabolismy) jsou *Hydrobacteria* a *Terrabacteria* srovnatelné. Nejvýznamnější nižší taxony (kmeny) v rámci superskupin jsou vyznačené na **obr. 2.5**.





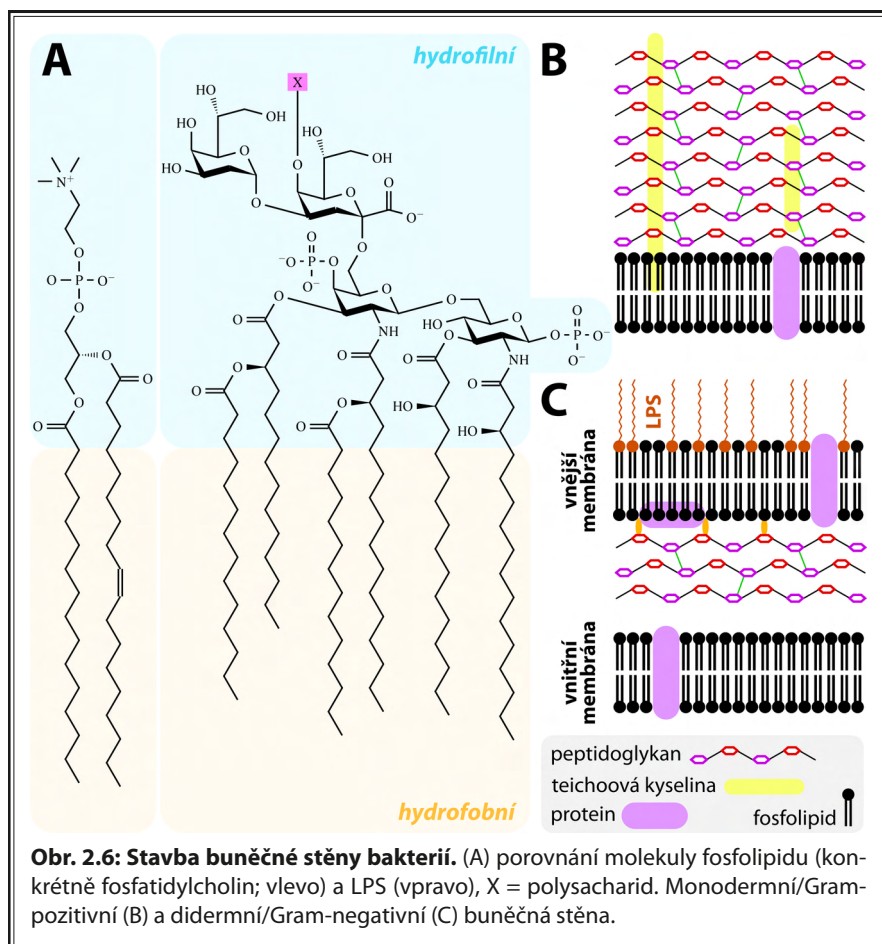
Z hlediska stavby buněčné stěny můžeme všechny bakterie rozdělit do dvou skupin. **Monodermní** bakterie mají nad cytoplazmatickou membránou jen „jednu kůži“ – tlustou vrstvu peptidoglykanu. Oproti tomu jsou **didermní** bakterie obaleny dvěma membránami: nad peptidoglykanem, který je přítomen v tenké vrstvě, se nachází ještě vnější membrána. Ta má unikátní stavbu. Její vnitřní list je tvořen fosfolipidy, podobně jako u cytoplazmatické membrány. Vnější list může také obsahovat fosfolipidy, ale vždy se v něm vyskytují **lipopolysacharidy (LPS)**, což jsou strukturně unikátní biomolekuly, známé jen z bakterií (podobně jako peptidoglykan). Na rozdíl od fosfolipidů netvoří polární „hlavičku“ LPS glycerol, ale dvojice aminocukrů, na které je napojeno několik zbytků mastných kyselin. Na aminocukry je dále navázán řetěz dalších sacharidů (**obr. 2.6**). Protože molekula LPS je amfipatická (má hydrofilní a hydrofobní část) stejně jako fosfolipidy, funguje vnější membrána didermních bakterií, ač je svým složením hybridní, stejně jako membrána plazmatická. **Složení buněčné stěny monodermních a didermních bakterií je zodpovědné za jejich rozdílné barvení dle Grama (rámeček 2.A).**

Bakterie superskupiny CPR jsou monodermní, *Hydrobacteria* jsou didermní a u zástupců *Terrabacteria* najdeme oba typy uspořádání buněčné stěny. Zcela výjimečná jsou mykoplazmata a jejich příbuzní z taxonu *Mollicutes* (patří mezi *Terrabacteria* do kmene *Firmicutes*), které jako jediné bakterie ztratily peptidoglykan a buněčnou stěnu tedy nemají vůbec (žijí uvnitř hostitelského organismu, tedy v prostředí s vysokou vnější osmolaritou). Mezi odborníky se stále vede živá debata, zda předek bakterií byl monodermní, nebo didermní, a nezdá se, že by jeden názor výrazně převažoval. Nicméně, podle univerzálního evolučního principu vzniká složitější uspořádání z jednoduššího, didermní bakterie by potom byly odvozené – získaly v evoluci další membránu (navíc s unikátním, hybridním složením). Původnímu charakteru monodermie u prokaryot by mohla nasvědčovat i skutečnost, že archea jakožto sesterská doména prokaryot jsou v naprosté většině monodermní.

## 2.2 Diverzita bakterií

### *Metabolismus a životní styl*

Pro bakterie je charakteristické obrovské bohatství **typů metabolismů**, což je důsledkem tvrdé kompetice o omezené množství metabolických substrátů v přirozených prostředích. Jinými slovy – ať si představíte jakoukoliv chemickou reakci mezi organickými a/nebo anorganickými látkami v přírodě, která **poskytuje energii** (tj. je exergonická), s vysokou pravděpodobností najdete prokaryotního mikroba, který tuto reakci katalyzuje a uvolněnou energii využívá pro své biosyntetické děje. Pravděpodobně se jedná o „dědictví“ z dob před miliardami let, před vznikem eukaryot, kdy Země obývala jen prokaryota a panovala mezi nimi extrémní konkurence. Z hlediska metabolické diverzity jsou nejbohatšími bakteriálními taxony kmeny



*Firmicutes* (součást *Terrabacteria*) a  $\alpha$  -,  $\beta$  -,  $\gamma$  -,  $\delta$  - a  $\epsilon$  -*Proteobacteria* (součást *Hydrobacteria*).

Kromě zisku energie je stěžejní funkcí bakteriálního metabolismu zajistit **syn-  
tému základních biomolekul** pro funkci buňky (tzv. anabolické reakce). Vzhledem k už zmíněné vysoké konkurenci se volně žijící bakterie nemůže spoléhat na stálý přísun těchto látek z prostředí a je typicky schopna si nasyntetizovat všechny potřebné organické látky sama. K těmto základním organickým látkám řadíme:

- 20 proteinogenních aminokyselin (stavební kameny proteinů)
- 5 bází a z nich odvozené nukleotidy (stavební kameny nukleových kyselin – DNA, RNA)
- 7 kofaktorů enzymů – „vitamíny skupiny B“
- fosfolipidy, ev. LPS (stavební kameny membrány)
- sacharidy a jejich deriváty (stavební kameny buněčné stěny a nukleových kyselin)

Jako zdroj uhlíku – jakási „vstupní látka“ pro syntézu buněčných biomolekul – funguje u heterotrofních bakterií nějaká organická látka (často polymerní povahy), kterou je buňka schopna získat z prostředí a prostřednictvím tzv. **katabolických reakcí** převést na jednodušší látky, které pak slouží jako substráty pro biosyntézy. V případě autotrofních bakterií je vstupní látkou anorganický  $\text{CO}_2$ , který si bakterie redukcími reakcemi (např. v Calvinově cyklu) převede na potřebné organické látky. Vzhledem k všudypřítomnosti  $\text{CO}_2$  nejsou autotrofní bakterie zpravidla limitovány nedostatkem uhlíku (stejně jako autotrofní zelené rostliny, jejichž „plýtvavý“ vztah k uhlíku se manifestuje např. shazováním listů na zimu). Jiná je situace u heterotrofních bakterií, které vyžadují organické látky v prostředí. Jedna buňka je typicky schopná katabolicky zpracovat stovky různých organických molekul. Tyto látky často pocházejí od rostlin, hub a dalších organismů, u nichž plní strukturální, zásobní nebo třeba obrannou funkci. Opět se zde projevuje kompetice mezi mikroby – čím „exotičtější“ látku bakterie umí katabolizovat, tím menší je pravděpodobnost, že o danou látku bude soupeřit s ostatními členy společenstva. Diverzita katabolismu je tedy důsledkem **selektivního tlaku** na efektivní využívání spektra dostupných látek. Pro příklady nemusíme chodit daleko. Ač se herbi-, fungi-, insekticidy a další „-cidy“ do ekosystémů dostaly až působením člověka, bakterie si záhy vyvinuly způsoby, jak se na nich „napást“, a dnes se v obdělávaných půdách běžně vyskytují. *Ideonella sakaiensis* se přímo živí PET lahve, *Bacillus thuringiensis* mikrotroenovými pytlíky z PE. (A to jsou jen dvě úspěšně kultivované bakterie. Skutečná diverzita mikrobů degradujících plasty je jistě mnohem vyšší).

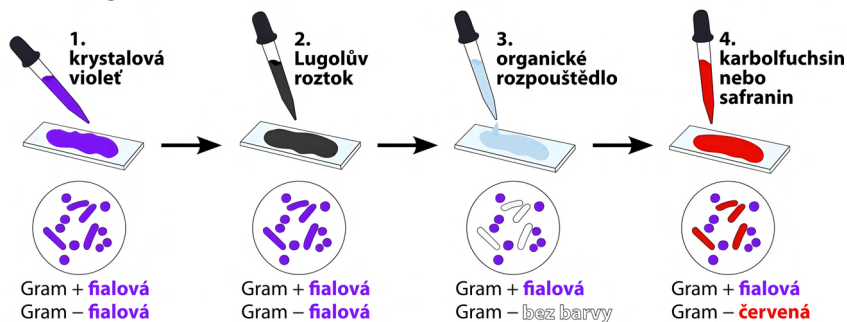
### *Patogenní bakterie*

Výše uvedené obecné charakteristiky platí pro volně žijící (typicky půdní nebo vodní) bakterie a obecně reprezentují **evolučně původní stav**. Se vznikem mnohobuněčných organismů, především rostlin a živočichů, se prokaryotům otevřela nová eko-

**2.A GRAMOVO BARVENÍ.** Každý vysokoškolský student biologie (a mnozí středoškolští) slyšel o Gramově barvení bakterií, málokdo ale dokáže přesně vysvětlit, proč se bakterie barví dvěma různými způsoby. Při této klasické barvicí technice se **monodermní bakterie barví Gram-pozitivně** (tj. modře/fialově) a **didermní bakterie Gram-negativně** (tj. růžově/červeně). Postup Gramova barvení sestává ze čtyř kroků:

- 1. Krystalová (genciánová) violet.** Mocný pigment, který barví všechny části bakteriální buňky (buněčná stěna, cytoplazma) fialově.
- 2. Lugolův roztok.** Přítomný jód tvoří molekulární komplexy (shluky, sraženiny) s krystalovou violetí, zvýrazňuje fialovou barvu.
- 3. Organické rozpouštědlo (ethanol/acetone).** Vymývá krystalovou violet.
- 4. Safranin/karbofuchsin.** Barví biomolekuly růžově/červeně.

Parametrem, který rozhoduje o výsledku barvení, je **tloušťka peptidoglykanové vrstvy**. Její vliv se projevuje v kroku 3 (odbarvování). U monodermních bakterií funguje peptidoglykanová buněčná stěna jako bariéra: jednak proti vstupu rozpouštědla do cytoplazmy, jednak mechanicky zadržuje barevné komplexy uvnitř buňky (buněčná stěna samotná se odbarvuje u všech bakterií). Tenká vrstva peptidoglykanu u didermních bakterií tuto funkci nemá a vnější membrána také ne – obě jsou dobře přístupné pro rozpouštědlo i barevné komplexy, čímž umožňují jejich odplavení. Sekundární červený pigment (krok 4) pak „dobarví“ odbarvené didermní bakterie. Ze znalosti těchto principů pak můžeme odvodit, jak se budou eukaryotické buňky barvit podle Grama. Organismy s tlustou buněčnou stěnou (houby, rostliny) se budou jevit jako Gram-pozitivní, protože jejich mohutná buněčná stěna funguje při barvicím postupu analogicky té u monodermních bakterií. Naopak buňky bez výrazné buněčné stěny – prvoci (např. améby, trichomonády) a lidské buňky (např. buňky epitelů, bílé krvinky) – budou v klinických preparátech vypadat Gram-negativně.



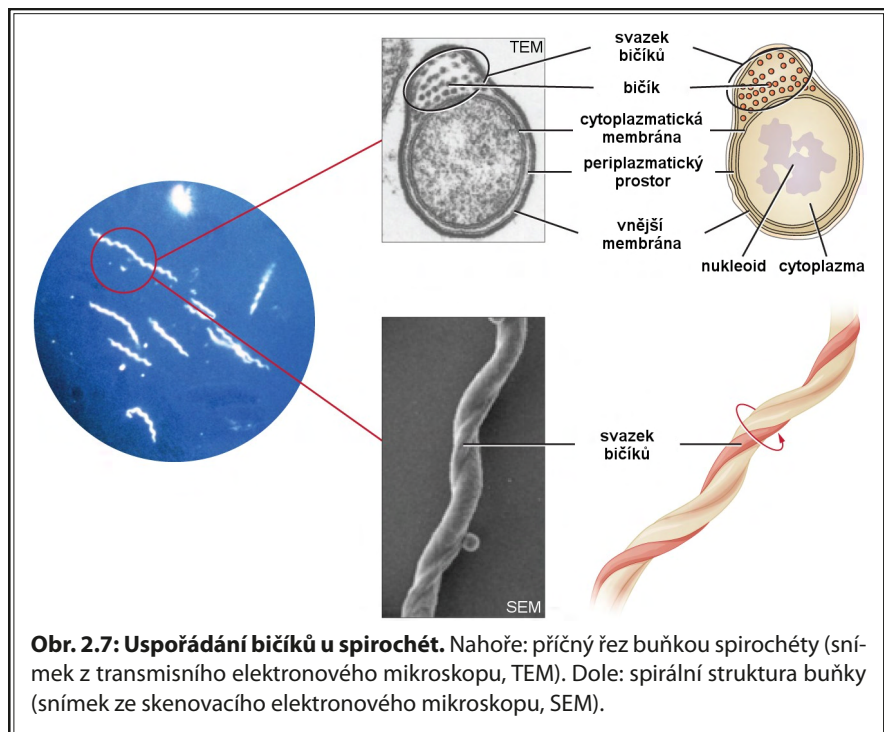
logická nika. Mnoho bakterií se hostiteli nakonec přizpůsobilo natolik, že nejsou schopné stabilní existence mimo jeho tělo – hovoříme o **obligátní** asociaci („těsném spojení“) s hostitelem. K takovým událostem došlo v evoluci nesčetněkrát napříč bakteriální diverzitou. Takto vznikly například druhy, které obydí lidské tělo a mohou za určitých podmínek způsobit závažné infekce člověka (více v **brožurě 54.–55. ročníku BiO**): *Neisseria meningitidis* a *N. gonorrhoeae* (*Betaproteobacteria*), *Haemophilus influenzae* (*Gammaproteobacteria*), *Streptococcus pyogenes* a *S. pneumoniae* a *Staphylococcus aureus* (*Firmicutes*). To je samozřejmě jen zlomek z celkové diverzity bakterií existenčně závislých na hostitelích – hodnota tohoto zlomku přibližně odpovídá tomu, jak malou část z diverzity živočichů tvoří druh *Homo sapiens* (všechny tyto druhy jsou specifické pro člověka, u jiných živočichů se primárně nevyskytují). Pro ilustraci: celá druhově bohatá čeleď *Pasteurellaceae* (kam patří zmíněný *H. influenzae*) je obligátně asociovaná s endotermními živočichy. Někteří její zástupci v druhohorách velmi pravděpodobně kolonizovali neptačí dinosaury a spolu s nimi i vymřeli.

Adaptace na hostitelský organismus má zásadní dopad na vlastnosti bakterie a lze ji dobře demonstrovat na slizničních mikrobech obligátně asociovaných s obratlovci (mezi něž patří všichni lidští patogeni uvedení výše). Životní prostředí sliznic je z principu poměrně „předvídatelné“ (stálá teplota, definované spektrum tělu vlastních organických molekul, často v dostatečném množství). Slizniční bakterie proto mají, v porovnání s těmi volně žijícími, výrazně redukovanou jak biosyntetickou kapacitu (základní molekuly – aminokyseliny, vitamíny – jsou v tělních tekutinách přítomné), tak spektrum zdrojů uhlíku, které jsou schopné katabolizovat (lze se spolehnout, že daná látka bude stabilně přítomna v sekretech sliznic). Z výše uvedených důvodů mají slizniční bakterie **výrazně chudší genetickou výbavu** a menší genomy než bakterie environmentální, a to zhruba o polovinu (2–3 miliony párů bází vs. 5–6 miliony párů bází, tj. 2000–3000 vs. 5000–6000 genů). Extrémnější redukci své genetické kapacity vykazují **obligátně intracelulární bakterie**, které rostou a množí se pouze v cytoplazmě hostitelské buňky. Vnitrobuněčné prostředí je tak stálé a plné potřebných látek (včetně ATP, které bakterie z cytoplazmy hostitele bezostyšně kradou), že si tyto bakterie vystačí s pouhou asi tisícovkou genů (1 milion párů bází). Logickým vedlejším důsledkem specializace na intracelulární množení je až jistá „degenerace“ takových bakterií. Zatímco slizniční bakterie, pokud jim poskytneme dostatečně nutričně bohaté agarové médium na Petriho misce, zpravidla vytvoří kolonie, obligátně intracelulární bakterie neporostou – pro jejich kultivaci musíme využít tkáňové kultury živočišných buněk nebo třeba kuřecí embrya (v tomto ohledu se podobají virům, za které byly ostatně historicky považovány). Z lidských patogenů do této kategorie patří např. rody *Chlamydia* (*PVC*) a *Rickettsia* (*Alphaproteobacteria*) – původci pohlavně přenosné chlamydiózy a skvrnitého tyfu.

Cenou, kterou bakterie žijící v hostiteli platí za hojnost živin, je pochopitelně neustálý útok jeho **imunitního systému**. Ten je přímou existenční hrozbou u slizničních

mikrobů, oproti tomu je relativně nevýznamný pro bakterie žijící v obsahu tlustého střeva. Hlavně slizniční mikrobi proto, na rozdíl od svých environmentálních příbuzných, produkují obrovskou paletu molekul, které imunitní funkce inhibují. Pro jakýkoliv teoretický způsob, jak narušit funkci imunitního systému, najdeme u těchto bakterií reálný příklad. Namátkou: lze štěpit protilátky (imunoglobuliny) nebo proteiny komplementu proteázami, zabít fagocyty (např. jim proděravět membránu), inhibovat produkci cytokinů (mediátorů imunitní odpovědi) nebo vybuzením jejich překotné produkce („cytokinová bouře“) způsobit chaos v imunitní systému. Dále je možné se před imunitním systémem různým způsobem zneviditelnit (mechanismy viz **brožura 54.–55. ročníku BiO**). Typická slizniční bakterie má takových mechanismů dohromady až desítky, což jí umožňuje poměrně dobře existovat v hostiteli imunitě navzdory.

Ač různých metabolismů a životních stylů najdeme u bakterií mnoho, typicky se vyskytují napříč bakteriální diverzitou. Jen výjimečně lze najít bakteriální kmen, jehož všechny zástupce by bylo možné identifikovat „pouhým okem“ (tj. podle mikroskopických charakteristik). Z kmenů uvedených na **obr. 2.5** jsou takovými pouze spirochéty (z *Hydrobacteria*) a sinice (z *Terrabacteria*), proto si o nich povíme víc (ostatní prokaryota prominou – třeba se na ně dostane někdy v příštích letech).



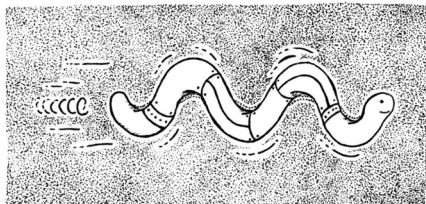
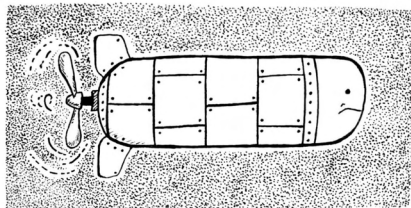
**Obr. 2.7: Uspořádání bičků u spirochét.** Nahoře: příčný řez buňkou spirochéty (snímek z transmisního elektronového mikroskopu, TEM). Dole: spirální struktura buňky (snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu, SEM).

## Spirochéty

U mnoha bakterií najdeme **bičíky** – vláknité útvary sloužící k aktivnímu pohybu buňky. Ty se strukturou a mechanismem pohybu výrazně liší od eukaryotních bičíků, jaké pozorujeme např. u spermií. Bakteriální bičík má na rozdíl od eukaryotního pevný tvar: je spirálně stočený a rotuje kolem podélné osy. Buňce tím udílí přímočarý pohyb podobně jako rotace lodního šroubu pohání loď (otáčení bičíku je poháněno protonovým gradientem mezi vnější a vnitřní stranou cytoplazmatické membrány). Spirochéty mají jako jediné bakterie bičíky ukryté mezi vnitřní a vnější membránou. Tato tzv. endoflagela vycházejí z cytoplazmatické membrány na koncích (pólech) buňky a pokračují jako svazek podél celé buňky, kterou obtáčí (**obr. 2.7**).

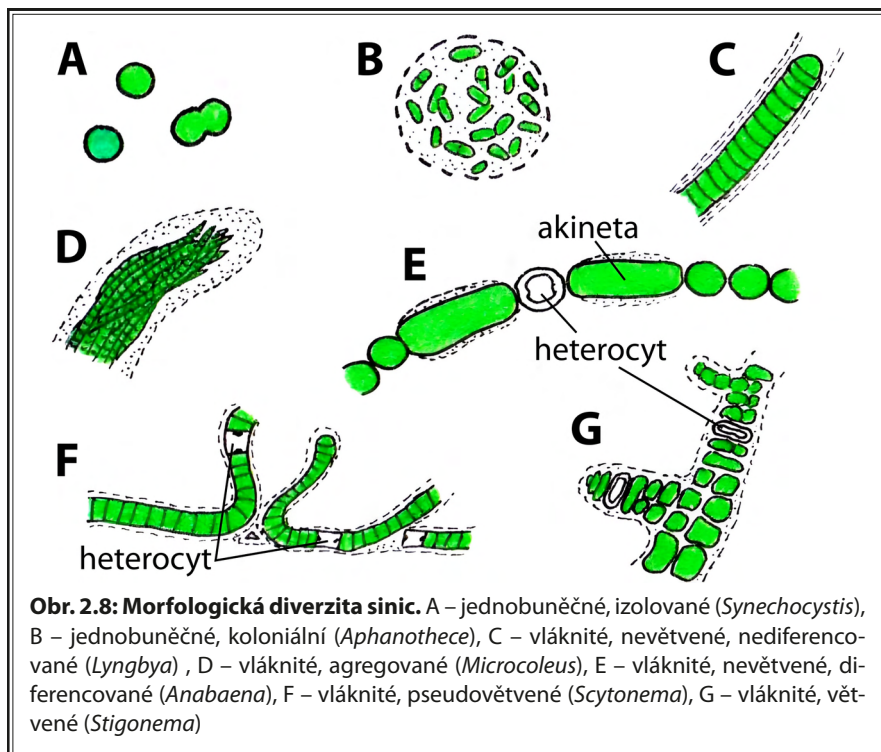
Důsledkem tohoto uspořádání je, že se celá buňka pohybuje rotačně-posuvným pohybem – podobně, jako se vývrtka pohybuje korkovou zátkou. Tento „tělní plán“ umožňuje spirochétám pohybovat se viskózními (vazkými, „hustými“) roztoky, které kladou pohybujiícím se objektům velký odpor. Představme si běžnou bakterii (s externím bičíkem) jako ponorku poháněnou lodním šroubem a spirochétu jako ponorku stejné velikosti bez lodního šroubu, zato ve tvaru vývrtky. Pokud by se tato plavidla pohybovala v písku, lodní šroub by běžnou ponorku do pohybu nevedl (pouze by „mlel“ naprázdno). Když se však začne otáčet celá spirální ponorka, „provrtá“ si cestu vpřed. Pro tento typ pohybu je vysoká viskozita prostředí dokonce podmínkou: spirochéta vyžaduje jistý odpor prostředí, aby se o něj mohla při svém posouvání „opírat“. Ve zředěných roztocích se proto pohybovat nemůže.

Díky tomu spirochéty prosperují v **prostředích s vysokou viskozitou**. Není proto překvapením, že většina jejich zástupců byla izolována z **těl živočichů**, kde často žijí na sliznicích. Nejznámějšími patogeny člověka jsou *Treponema pallidum* (syfilis), *Borrelia burgdorferi* (Lymeská borelióza) a rod *Leptospira*. Leptosiry způsobují Weilovu nemoc – vleklé horečnaté a zánětlivé onemocnění, které může postihnout i mozek. Bakterie se vyskytují primárně u hlodavců (možná jste slyšeli legendu o volně skladovaných plechovkách, jejichž povrch počůrali hlodavci a konzument po vypití nápoje zemřel na leptospirózu – popis geneze tohoto hoaxu zájemci naleznou v doporučené literatuře na konci brožury). K přenosu na člověka dochází vodou kontaminovanou výkaly hlodavců, typicky po povodních, kdy voda vyplaví zemědělskou půdu, hospodářská stavení a sklepy – v září a říjnu 2024 se o leptospirách po dlouhé době zase psalo ve zprávách.



## Sinice

Apomorfii **cyanobakterií neboli sinic** je **oxygenní fotosyntéza**. Kromě těchto bakterií se s ní setkáte také u všech skupin fotosyntetických eukaryot (rostliny, různé „řasy“) – i u nich nicméně fotosyntézu zajišťuje potomek endosymbioticky pohlcené sinice. Oxygenní fotosyntéza se vyvinula z molekulárního aparátu evolučně původní anoxygenní fotosyntézy (která se vyskytuje u mnoha bakterií napříč systematickou diverzitou) přidáním fotosystému II, který katalyzuje fotolýzu vody a vznik molekulárního kyslíku. Vznik sinic, resp. produkce kyslíku jakožto odpadního produktu, měl zásadní vliv na podobu života na Zemi (viz **brožura 50. ročníku BiO**). Vstupní „suroviny“ pro oxygenní fotosyntézu (oxid uhličitý, voda, světlo) jsou prakticky nevyčerpatelné, což sinicím v porovnání s volně žijícími heterotrofními bakteriemi, které jsme si popsali výše, poskytuje výraznou výhodu. Navíc přibližně polovina z diverzity známých sinic má schopnost **fixovat** vsudypřítomný **vzdušný dusík** do amonné formy (diazotrofie), která je přímo využitelná pro biosyntézy; tento proces je velmi energeticky náročný, což pro sinice, které fotosyntézou zachycují velké množství energie, není limitující. Buňka tedy není závislá na organických látkách z prostředí ani na dusíkatých sloučeninách. Limitujícím faktorem pro růst mnoha sinic je proto **fosfor** (základní stavební prvek nukleových kyselin a membrán) – k jejich nekont-



rolovatelnému bujení, tzv. vodnímu květu, dochází právě vlivem znečištění fosforem (z odpadní vody nebo průmyslových hnojiv).

Zatímco typická bakterie je jednobuněčná, u sinic pozorujeme tendenci tvořit složitější životní formy: většina známých sinic tvoří vláknité kolonie (náznak mnohobuněčnosti). U mnoha vláknitých druhů najdeme morfologicky **diferencované buňky (obr. 2.8)**. **Akinety** jsou buňky odolné vůči nepříznivým faktorům prostředí (především sucho) a jejich funkce (přežití, částečně i šíření) jsou podobné jako u spor hub nebo bakterií. Specializované **heterocy(s)ty** zajišťují fixaci vzdušného dusíku. Tento proces je inhibován molekulárním kyslíkem, který ovšem fotosyntéza sinic produkuje. Heterocy(s)ty proto neprovozují oxygení fotosyntézu. Jsou „živeny“ sousedními fotosyntetizujícími buňkami vlákna (před průnikem kyslíku jsou chráněny ztlustlými obalovými vrstvami) a na oplátku jim poskytují asimilovaný dusík.

**2.B DYSMIKROBIE.** (M. Janouch) Otázka diverzity organismů se nás každého týká blíže, než je možná na první pohled zřejmé. Poruchy skladby našeho vlastního (zejména střevního) mikrobiomu<sup>a</sup>, tzv. **dysmikrobie**, mohou vést k řadě velice nepříjemných, až smrtelných stavů. Proč? Naše mikrobiota má několik skupin funkcí, kterými pomáhá k udržení zdraví člověka – funkce **blokační** (1 – čísla odpovídají číslům v obrázku níže – brání růstu jiných mikroorganismů, včetně škodlivých), **imunoregulační** (2, vzájemné ovlivňování s hostitelovým imunitním systémem, na obrázku níže jako „im.“) a **metabolické** (3, zpracovávání různých látek, typicky z potravy, a produkce jiných látek). Naopak sama mikrobiota je utvářena naší stravou (důležitý faktor je zejména obsah vlákniny), prodělanými nemocemi, imunitou (která dokáže „určit“ zastoupení některých mikrobů), hygienou nebo užívanými léky (zejména antibiotiky). Některé z těchto interakcí si ukážeme na příkladech nemocí, které jsou často způsobeny problémy lidského mikrobiomu.

**Pseudomembranózní kolitida** (pablánový zánět tlustého střeva) je zánět způsobený velkým nárůstem bakterie *Clostridioides difficile*. Vyvolává poškození střevní stěny a úporné průjemy. Cestu mu otevírá podání antibiotik, která zdecimují původní mikrobiotu a uvolní tak *C. difficile* místo. Nejčastěji se šíří v nemocničním prostředí. Bohužel je poměrně častý a někdy smrtelný. Kromě podání cílených antibiotik lze pacientovi značně ulevit i **transplantací stolice** – do tlustého střeva pacienta se (většinou hadičkou jedním či druhým směrem) zanesou mikrobiota zdravého dárce a často zastaví agresivní množení *C. difficile*. Lze tak vlastně léčit zvýšením diverzity.

Některé **záněty pochvy** vznikají naopak při narušení nadvlády několika málo druhů rodu *Lactobacillus*. Tyto bakterie dokáží udržovat pH vaginy nízké, což brání přerůstání všemožných jiných bakterií a kvasinek (rody *Gardnerella*, *Mobiluncus*, *Candida* apod.). Využívají při tom i glykogen, který cíleně vy-

•••

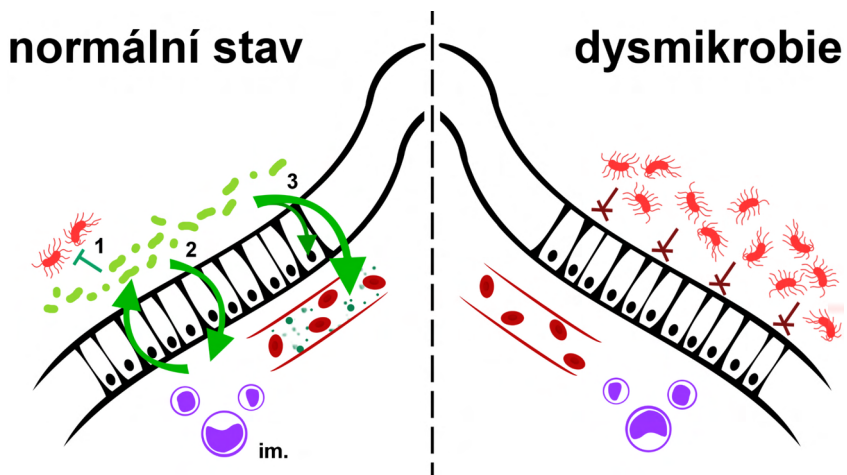
...

lučuje vaginální sliznice. Glykogen laktobacily rozkládají hlavně na kyselinu mléčnou. Pokud je zabijeme antibiotiky, případně (třeba po menopauze) jim nedodáváme dostatek glykogenů, nemůžeme s touto bariérou počítat a někdy nastoupí velmi nepříjemné problémy.

**Soor** neboli moučnivka je infekce zapříčiněná neregulovaným množением kvasinek (rodu *Candida*) v dutině ústní a jejich invazí do sliznice. Často se objeví při podlomení imunity (některými protizánětlivými léky, infekcí HIV apod.) nebo narušení pestrého ústního mikrobiomu antibiotiky. Leckdy přirozeně přítomné kvasinky tak nic nedrží na uzdě.

Můžete si všimnout, že při nemocích pozorujeme nižší diverzitu druhově bohatších nik (střev a úst) a naopak vyšší diverzitu druhově chudších nik (pochva). Tento trend je naznačen i u problémů jícnu, žaludku nebo dýchacích cest a popisuje ho tzv. „hypotéza přednastavení mikrobiální diverzity“ (*microbial diversity setpoint hypothesis*). Není však všeobecně přijatá – toto pole se stále ještě bouřlivě vyvíjí. Neříká také, zda je změna mikrobiální diverzity příčinou nebo následkem choroby.

Lidský mikrobiom má opravdu ohromnou plejádu dalších funkcí, zmínili jsme poruchy jen některých z nejdůležitějších. Výrazně promlouvá třeba do ukládání energie, kazivosti zubů, kožních problémů a pravděpodobně i mentálního zdraví. Zájemcům o větší podrobnosti můžeme doporučit např. přednášky České mikrobiomové společnosti.

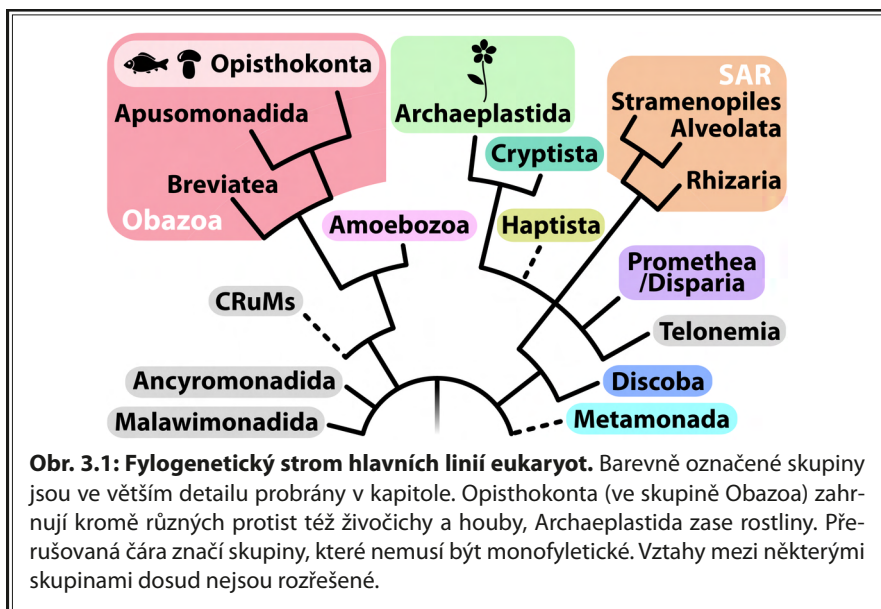


<sup>a</sup>Mikrobiom – celé mikrobiální společenstvo, geny a biomolekuly v nějakém prostředí. Mikrobiota – všechny mikroorganismy v mikrobiálním společenstvu; některé zdroje uvádí ještě pojem mikrofóra, který je v současnosti zvolna opouštěn.

### 3. BIODIVERZITA EUKARYOT: PROTISTA A HOUBY

#### 3.1 Pestrost a přehled vybraných linií protist

**Eukaryota** představují rozmanitou skupinu organismů. Spadají sem jak dobře známé skupiny, jako jsou rostliny, živočichové a houby, tak mnoho dalších linií často jednobuněčných organismů, které tradičně nebylo snadné zařadit do systému. Tyto organismy se historicky různě seskupovaly a rozdělovaly, mj. na pohyblivé, zvířátkům podobné prvky a fotosyntetizující řasy. Šlo o volně definované kategorie různého obsahu a nejistých hranic. (Co když se něco pohybuje a fotosyntetizuje, třeba krásnoočko? Co když řasa druhotně ztratila schopnost fotosyntézy?) Jindy byl pojem **prvok** nadřazený ostatním pojmům a označoval v zásadě libovolný jednobuněčný eukaryotický organismus. Problém však je, že v některých těchto „prvočích“ liniích se objevují různé formy mnohobuněčnosti. Rostliny, živočichové a houby tedy nejsou jediné linie eukaryot, kde se s mnohobuněčností setkáme. Kromě tělního plánu mohl pojem prvok označovat i příslušníky taxonů Protozoa či Protista (zde též protisté či protisti). Ani jeden z těchto taxonů však není monofyletický, jak se můžete přesvědčit na **obr. 3.1** – šlo by o parafyletický taxon, ze kterého bychom vydělovali právě živočichy, houby a rostliny a případně různé „řasy“, které také nejsou jedním monofylem. Co s tím? Obrnit se trpělivostí a brát v potaz, že jde o pojmy se složitou historií. Dnes se obvykle používá slovo **protist** pro libovolného eukaryota, který není živočich, houba či rostlina. Jde tedy o sběrný pojem, podobně jako například označení



„bezobratlý“. Slovo prvok může být synonymem slova protist, nebo může označovat jen vybrané protisty.

Sekvenování DNA a fylogenomické studie ukázaly, že protista dominují diverzitě eukaryot – odhady hovoří o statisících až milionech druhů. Molekulární analýzy také odhalily, že některé skupiny tradičně považované za prvoky ve skutečnosti patří jinam: hmyzomorky (Microsporidia) jsou dnes řazené k houbám a z ryboborek (Myxozoa) se vyklubali druhotně zjednodušení parazitičtí žahavci, tedy živočichové. Naopak mnohé skupiny byly historicky považovány za houby (mj. kvůli tvorbě spor a plodniček), avšak molekulární analýzy ukázaly jejich odlišné evoluční vztahy. Jde například o řasovky (Oomycota), které zahrnují významné patogeny rostlin, nebo různé hlenky, o kterých si povíme dále.

Většinu popsaných protist můžeme rozdělit do několika hlavních vývojových linií (též zvaných superskupiny), se kterými se seznámíte v tomto přehledu. Jde o **Amoebozoa**, jim sesterská **Obazoa** (zde se zaměříme zejména na **Opisthokonta**, kam patří také houby a živočichové; mimo Opisthokonta jsou dalšími skupinami obazoi ještě Breviatea a Apusomonadida), **Metamonada**, **Discoba**, **SAR** (Stramenopiles + Alveolata + Rhizaria), **Archaeplastida**, **Haptista**, **Cryptista** a ještě jednu menší skupinu. Na různé fotosyntetické skupiny a na celou skupinu Archaeplastida si blíže v posvítíme v **kap. 5**.

### *Amoebozoa*

Název **Amoebozoa (měňavkovci)** pochází z označení měňavek, tedy améb. Slovo „améba“ vychází z řeckého *amoibé* („změna“), což odkazuje na neustálou proměnlivost tvaru a určitou „neforemnost“ těchto buněk. Obvykle vytvářejí tupé lalokovité panožky, jimiž se pohybují a obklopují potravu.

Mezi Amoebozoa patří známé **měňavky a hlenky**. Měňavky bývají běžně vidět pod mikroskopem – například *Amoeba proteus* dorůstá i 1 mm, takže ji lze spatřit i pouhým okem jako mléčné bílou nepravidelnou skvrnu pomalu lezoucí po sklíčku. Některé obří mnohojaderné měňavky (např. *Chaos carolinense*) mohou mít i několik milimetrů. Za „rekordmany“ však můžeme označit některé hlenky: v jistých stadiích života vytvářejí mnohojaderné plasmodium, které se chová jako jeden organismus a může být makroskopické. Například slizovka tříslóva (*Fuligo septica*) vytváří jasné žluté povlaky o ploše až několika čtverečních metrů.

Většina měňavkovec jsou volně žijící heterotrofové – živí se pohlcováním mikroorganismů nebo organických zbytků pomocí panožek. Najdeme je v půdě, ve sladké i slané vodě, v mechu, opadu apod. Některé druhy vstoupily do těsného vztahu s jinými organismy. Například obří měňavka *Pelomyxa palustris* z bahnitých rybníků postrádá plnohodnotné mitochondrie a život si „zařídila“ pomocí vnitrobuněčných symbiotických bakterií. Jiné měňavky zase v symbióze hostí řasy (zelené nebo zlativky) uvnitř svých buněk, takže částečně získávají energii z fotosyntézy. U hlenek dochází k zajímavé formě spolupráce mezi buňkami téhož druhu – jednotlivé amébky

se v určité fázi shlukují v jediný mnohobuněčný útvar, aby vytvořily výtrusnice a dokončily životní cyklus.

Někteří měňavkovci přešli na parazitický způsob života a mohou způsobit vážné choroby. Nejznámější je **měňavka úplavičná** (*Entamoeba histolytica*), původce měňavkové úplavice. Nemoc se projevuje těžkými průjmy (s krví a hleny) a může dojít i k prostoupení střešní stěny a rozsevu měňavek po těle vedoucímu ke vzniku abscesů (dutin vyplněných hnisem) v játrech a dalších orgánech. Mezi volně žijícími měňavkami najdeme i **oportunní patogeny**: např. rod *Acanthamoeba* může způsobit zánět rohovky především u uživatelů kontaktních čoček či vážný zánět mozku u oslabených jedinců.

### *Opisthokonta*

Název **Opisthokonta** znamená v řečtině „zadní bičík“ – vznikl z *opistho-* („vzadu“) a *kontos* („tyč“, v tomto smyslu bičík). Tato skupina kromě protist zahrnuje i **živočichy (Metazoa)** a **houby (Fungi)**, kterým věnujeme více prostoru dále. Společným znakem je stavba pohyblivých buněk: mají zpravidla 1 bičík umístěný na zadním konci buňky dle směru pohybu, jímž jsou tlačeny vpřed. To je rozdíl oproti jiným eukaryotům, kde buňky často mají bičíky tažné, tj. buňka se pohybuje za bičíkem. Z protist sem řadíme **trubénky** (Choanoflagellata) – drobné bičíkaté organismy opatřené věnečkem mikroskopických výběžků (mikroklků) kolem bičíku. Trubénky jsou považovány za sesterskou skupinu živočichů. Některé žijí v koloniích, což naznačuje možnou evoluční cestu k prvním mnohobuněčnosti. Další zajímavou skupinou jsou plísnivky (Ichthyosporea), mikroskopické organismy často parazitující na rybách a obojživelnících. Tito paraziti byli dříve považováni za houby, ale nyní víme, že jde o odštěpenou větev blízkou živočichům. Naopak mezi houby dnes často řadíme i někdejší hádanku prvoků – hmyzomorky (Microsporidia). Jde o vnitrobuněčné parazity živočichů (u lidí např. *Encephalitozoon* vyvolává průjmy a postižení orgánů u imunodeficientních pacientů). Hmyzomorky jsou schopny vytvářet odolné spory s výstřelitelným vlákénkem pro průnik do hostitelské buňky. Protože byly dříve považovány za prvoky, jejich výzkumu se stále věnují protistologové a nikoliv mykologové. O mikrosporidiích si řekneme více v **kap. 3.2** u hub.

### *Metamonada*

Jméno **Metamonada** lze volně přeložit jako „pozměněné monády“, což odkazuje na prastaré označení „monáda“ pro jednoduché jednobuněčné organismy. Metamonády jsou jednobuněční bičíkovci adaptovaní na **anaerobní prostředí** – typicky střešní trakt živočichů nebo bahnitě sedimenty, kde není kyslík. Mají silně redukováné mitochondrie zvané hydrogenosomy (produkují ATP a uvolňují vodík) nebo mitosomy (zbytkové organely bez metabolické funkce). Hydrogenosomy ani mitosomy obvykle nenesou žádnou genetickou informaci. (O úpravách mitochondrií viz též **brožura 50. ročníku BiO, rámeček 6.A**. Ve stejném rámečku naleznete také informace o tzv. kinetoplastu trypanozom a jejich blízkých příbuzných.)

Nejnámějšími zástupci jsou **diplomonády** (Diplomonadida) a **parabasiliidi** (Parabasalia). Diplomonády jsou osově symetrické a všechny buněčné orgány mají zdvojené – jejich typickým zástupcem je **lamblie střevní** (též **giardie**, *Giardia intestinalis*). Má hruškovitý tvar, zespodu přísavný disk a osm bičíků; nápadná jsou dvě jádra vedle sebe (vypadají jako velké „oči“). Žije v tenkém střevě lidí a dalších savců, kde způsobuje giardiózu – průjmové onemocnění provázené křečemi. Cysty lamblíí se šíří vodou a v prostředí vydrží i několik týdnů. U lamblie střevní, stejně jako u mnoha dalších jednobuněčných parazitů, bylo pozorováno tzv. antigenní střídání – v průběhu infekce se u populace parazitů mění jejich povrchové bílkoviny („převlékají kabát“), aby tak unikli imunitě hostitele. Mezi Parabasalia patří např. **bičenka poševní** (*Trichomonas vaginalis*) způsobující u lidí pohlavní nemoc trichomoniázu. U žen obvykle vyvolává zánět pochvy projevující se páchnoucím výtokem a zarudnutím děložního hrdla. Muži často fungují jako bezpříznakoví přenašeči. Výjimečně u nich může dojít k zánětu prostaty a nadvarlat. Bičenky (konkrétně *Trichomonas gallinae*) jsou také zodpovědné za tzv. krmítkovou nákazu zrnožravých ptáků, zejména zvonků. Další druhy bičenek parazitují u dobytka či drůbeže a působí značné ekonomické ztráty. Mnozí zástupci jsou však víceméně neškodní obyvatelé střev a můžeme považovat za komenzály. Existují dokonce i bičenky, které opustily své hostitele a vrátily se zpět k životu ve volné přírodě. Zajímaví jsou také obří mnohobičíkatí zástupci žijící mutualisticky ve střevě termitů, např. *Trichonympha*. Evolučně starší termiti je potřebují k trávení celulózy. Další skupinou metamonád jsou **oxymonády** (Oxymonadida), mezi nimiž se nachází jediný eukaryotický organismus, který nemá žádný pozůstatek mitochondrie – *Monocercomonoides exilis* obývající střevo hlodavců. Metamonády jsou tedy jakýmsi extrémem ve světě eukaryot – dokáží žít bez kyslíku i bez organel, které považujeme za typické pro komplexní eukaryotickou buňku.

### *Discoba*

Název **Discoba** je odvozený od typického znaku – diskovitých mitochondriálních krist. Dalším společným znakem je častá přítomnost dvou funkčních bičíků, obvykle jednoho dlouhého a jednoho kratšího. Patří sem zejména **Euglenozoa** a **Heterolobosea**. Mezi Euglenozoa patří převážně volně žijící krásnoočka (Euglenoidea) blíže příbuzná parazitickým trypanozomám (*Trypanosoma*) a leishmániím (*Leishmania*, též ničivky), které patří mezi Kinetoplastea. Heterolobosea zastupuje např. *Naegleria* či některé tzv. akrasidní hlenky.

Některá krásnoočka jsou dravými heterotrofními bičíkovci, např. krásnoočkožravá *Peranema*. Jiná získala chloroplasty díky sekundární endosymbióze (viz **kap. 5**, chloroplasty pocházejí ze zelené řasy) a ztratila schopnost fagocytovat, např. krásnoočka zelená (*Euglena viridis*). Z fotosyntetických krásnooček je dále zajímavá *Rapaza viridis*. *Rapaza* má plastid a dokáže fagocytovat. Její plastid navíc pochází z jiné zelené řasy – u krásnooček tedy máme dva různé typy plastidů. *Rapaza* si navíc musí své plastidy doplňovat pohlcováním zelené řasy rodu *Tetraselmis*. Tyto plastidy v ní přežívají relativně dlouhou dobu, ale čas od času si *Rapaza* musí nachytat nové. Krás-

noočko krvavé (*Euglena sanguinea*) pokrývá v letním období rybníky tenkou krvavě rudou blankou a produkuje toxiny, které mohou působit úhyny vodních živočichů.

Mezi Euglenozoa patří i rod *Trypanosoma*. **Trypanozomy** parazitují u obratlovců, kde mohou působit závažné nemoci. Některé africké trypanozomy přenášené mouchami tse-tse (*Glossina*) vyvolávají spavou nemoc, zatímco *Trypanosoma cruzi* je původcem Chagasovy choroby v Latinské Americe a jejími vektory (přenašeči) jsou krevsajcí ploštice (Triatominae). Zatímco africká spavá nemoc je nyní již víceméně minulostí, Chagasova choroba postihující vnitřní orgány je spíše na vzestupu. Trypanozomy se vyhýbají imunitní odpovědi hostitele střídáním antigenních povrchových proteinů v průběhu generací (obdobně jako lamblie). Příbuzné **leishmanie** (*Leishmania*) přenášené dvoukřídlými flebotomy (Phlebotominae, patří mezi koutule) způsobují leishmaniózy – onemocnění projevující se kožními vředy nebo poškozením vnitřních orgánů. Stejně jako u všech ostatních krevních protist, i zde platí, že **definitivním hostitelem** (kde probíhá sexuální rozmnožování) je bezobratlý vektor, zatímco **mezihostitelem** je obratlovec.

Do skupiny Heterolobosea patří měňavkovitý organismus schopný transformovat se v bičíkovec a zpět – *Naegleria fowleri*. Obývá teplé vody a u člověka vyvolává primární amébovou meningoencefalitidu (PAM) – velmi vzácné, rychle probíhající smrtelné onemocnění. Největší světová epidemie PAM se odehrála v 60. letech minulého století v Ústí nad Labem, kde se v plaveckém bazénu během dvou let nakazilo 16 mladých lidí a všichni zemřeli. V roce 2023 se vědcům z Biocevu u Prahy podařil významný krok v léčbě této velice rychlé nemoci – dokázali vyléčit myši nakažené *N. fowleri*.

*SAR: Stramenopiles, Alveolata, Rhizaria*

Skupina **SAR** (též **Sar**) sdružuje tři velké vývojové větve: **Stramenopiles, Alveolata a Rhizaria**. Toto seskupení bylo potvrzeno fylogenomickými studiemi a pojmenováno podle prvních písmen těchto skupin. SAR zahrnuje **množství různorodých jednobuněčných i mnohobuněčných eukaryot**, od různých řas přes dravé i býložravé prvoky až po parazity.

**Stramenopiles** (též Heterokonta): Název pochází z latiny: *stramen* (sláma) a *pilus* (vlas/chlup), doslova „slaměné chlupy“. Vyjadřuje přítomnost typických trásnitých chloupků na povrchu jednoho ze dvou bičíků těchto organismů. Označení Heterokonta pak znamená „různé bičíky“, neboť druhý bičík bývá kratší a bez chloupků. Mezi nejznámější stramenopila patří **rozsivky** (*Bacillariophyceae*). Rozsivky jsou jednobuněčné řasy s ornamentovanou schránkou z oxidu křemičitého, skládající se ze dvou částí do sebe zapadajících jako víko a dno Petriho misky. Jejich schránky se hromadí jako rozsivková zemina (diatomit, křemelina) využívaná technicky (filtrace, leštění), ale i antiparaziticky, např. proti blechám. Další skupinou stramenopil jsou **zlativky** (*Chrysophyceae*), drobné sladkovodní řasy zlatožluté barvy. Opomenout nelze také **chaluhy** (*Phaeophyceae*) – mnohobuněčné mnohametrové hnědé řasy. Na tyto fototrofní skupiny se blíže podíváme v **kap. 5. Z heterotrofních stra-**

menopil jsou významné **řasovky** (Oomycota), například plíseň bramborová (*Phytophthora infestans*), která způsobila nechvalně proslulý hladomor v Irsku a následnou masovou migraci Irů do Ameriky. Řasovky jsou zodpovědné i za mnoho dalších významných onemocnění rostlin (např. vřetenatka réвовá), ale i živočichů – např. *Aphanomyces astaci* je původcem račího moru, který decimuje naše původní druhy raků. Mezi stramenopila patří i některé **slunivky** (např. rod *Actinophrys*) – kulovití dravci s tenkými paprskovitými panožkami vyztuženými mikrotubuly.

Název **Alveolata** je odvozen od latinského *alveolus* – „dutinka“. Jejich buňky totiž mají těsně pod cytoplazmatickou membránou další membránou ohraničený měchýřek či jejich soustavu (alveolus, v množném čísle alveoly). Alveoly tvoří podpůrnou kostru buňky a mohou v nich být ukládány další struktury, např. „pancířové“ pláty obrněnek z celulózy. Do alveolát se řadí tři velké skupiny: **nálevníci** (Ciliophora), **výtrusovci** (Apicomplexa) a **obrněnky** (*Dinoflagellata*).

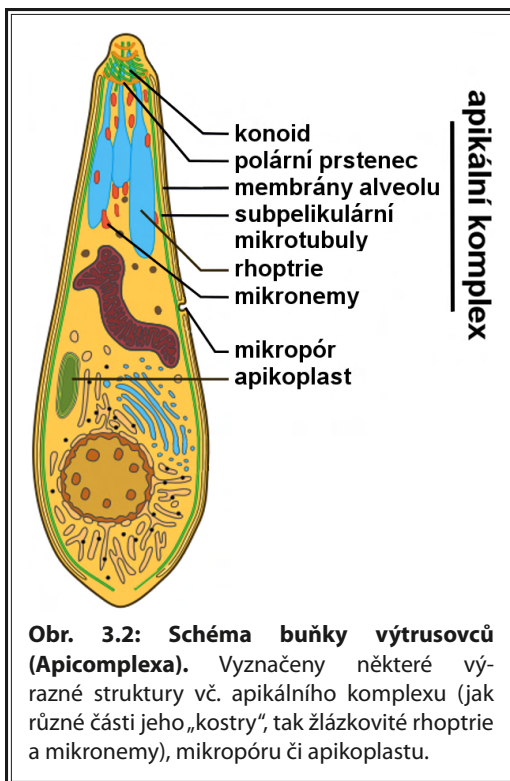
Buňky **nálevníků** (Ciliophora, Ciliata) nesou množství **brv (cilií)** budících dojem chlupatosti. Brvy jsou uspořádány v řadách, které slouží k pohybu i k manipulaci s potravou. V buňce jsou zpravidla dvě jádra: malý generativní **mikronukleus** (sloužící pro pohlavní rekombinaci) a velký **makronukleus**, který řídí běžný metabolismus. Makronukleus obsahuje mnoho kopií užitečných (přepisovaných) částí genomu a vzniká vždy nově z mikronukleu množstvím amplifikací a úprav (např. u trepky se genom „nastříhá“ na malé funkční kousky a některé nepotřebné sekvence se vyřadí). Při procesu **konjugace** nálevníků dochází k výměně genetické informace mikronukleů mezi dvěma jedinci přes cytoplazmatický můstek – je to sex bez rozmnožování, neboť každý jedinec si nakonec upgraduje svůj mikronukleus spojením vlastní a přijaté DNA. Mezi známé nálevníky patří **trepky** (*Paramecium*), pěstované v senném nálevu (odtud název nálevníci). Mohou dorůstat až 0,3 mm. Ještě větší je plazivenka (*Spirostomum*) – hadovitý nálevník až 3 mm dlouhý a viditelný pouhým okem jako mléčně bílá pohyblivá se pidičárečka častá v bentosu rybníků. Trumpetovitý nálevník **mrskavka** (*Stentor*), často zbarvený zeleně či zelenomodře díky symbiotickým řasám, je také vidět pouhým okem. Nálevníci jsou převážně volně žijící predátoři (žijí se bakteriemi, řasami, jinými prvoky), ale známe i komenzály, parazity a mutualisty. Například **bachorci** žijí v předžaludcích přežvýkavců, kde pomáhají trávit celulózu – kráva jich má ve svém bachoru miliardy, a tak se vlastně živí odchovanými nálevníky a bakteriemi. K parazitickým nálevníkům patří např. kožovec ryb (*Ichthyophthirius multifiliis*), původce nemoci ryb zvané „krupička“.

**Výtrusovci (Apicomplexa)** jsou převážně vnitrobuněční paraziti živočichů včetně člověka. Na vrcholu buňky mají tzv. **apikální komplex** (odtud jejich jméno), strukturu určenou pro průnik do hostitelské buňky (**obr. 3.2**). Řada z nich má rovněž **apikoplast**, který je silně pozměněným, fotosyntézy neschopným plastidem odkazujícím na dávnou minulost, kdy byli ještě volně žijící fototrofové (nejbližší známí příbuzní Apicomplexa jsou fototrofní Chromerida z korálových útesů). Apikomplexa mají složité životní cykly zahrnující několik fází a často i dva hostitele. Nechvalně pro-

slulí jsou původci **malárie**, různé druhy **zimničků** (nejznámější je rod *Plasmodium*). Všechny napadají červené krvinky svých hostitelů: savců, ptáků a plazů. Savčí zimničky přenášejí výhradně komáři rodu *Anopheles* (anofelové), ale například původce ptačí malárie, která po zavlečení na Havajské ostrovy vyhubila nemalé množství místních druhů šatovníků (*Drepanidinae*), přenášejí komáři rodu *Culex*. Lidská malárie se projevuje periodickými horečkami, hemolýzou krve a poškozením orgánů. Malárie stále patří mezi největší zabijáky – ročně na ni zemře kolem půl milionu lidí.

Dalším populárním výtrusovcem je **kocidie *Toxoplasma gondii***. Definitivním hostitelem jsou kočkovité šelmy, ale mezihostitelem se může stát téměř jakýkoli endotermní obratlovec (endotermie viz **kap. 4**). U člověka toxoplasmóza probíhá obvykle skrytě, ale může být nebezpečná pro pacienty s oslabenou imunitou nebo plod těhotných žen. *Toxoplasma* dokáže ovlivnit chování svého hostitele – infikovaní hlodavci do jisté míry ztrácejí strach z pachu kočky, čímž se zvyšuje šance jejich ulovení a přenos parazita do definitivního hostitele. Mezi další Apicomplexa patří i vysoce hostitelsky specifické kocidie, např. rod *Eimeria* způsobující kocidiózu králíků nebo drůbeže. Hromadinky (*Gregarina*) jsou jen částečně vnitrobuněční, jednohostitelští výtrusovci parazitující u bezobratlých, např. ve střevě hmyzu. Další samostatnou linií výtrusovců je kryptosporidium (*Cryptosporidium*), které můžeme najít ve střevě či dýchací soustavě různých obratlovců. Ač vypadá, že sedí zvenčí na hostitelských buňkách, nachází se těsně pod cytoplazmatickou membránou a proto jej označujeme za epicelulárního parazita.

Nyní opustíme Apicomplexa, ještě však zůstaneme ve skupině Alveolata. **Obrněnky (*Dinophyta, Dinoflagellata*)** mívají buňky kryté celulózními destičkami. Zároveň jsou na buňce patrné dvě rýhy – podélná a příčná, v nichž leží vždy po jednom bičíku. Příčný bičík způsobuje rotaci buňky a podélný její posun vpřed. Z toho



**Obr. 3.2: Schéma buňky výtrusovců (Apicomplexa).** Vyznačeny některé výrazné struktury vč. apikálního komplexu (jak různé části jeho „kostry“, tak žlázkovité rhoptrie a mikronemy), mikropóru či apikoplastu.

pramení název *Dinoflagellata* („vířiví bičíkovci“). Výrazným znakem obrněnek je též **dinokaryon**, velké jádro, jehož chromozomy bývají kondenzované v průběhu celého buněčného cyklu. Přibližně polovina obrněnek fotosyntetizuje (plastidy mají často z ruduch), jiné jsou heterotrofní nebo parazitické. Z ekologického hlediska jsou nesmírně významné – tvoří značnou složku mořského planktonu. Jiné žijí symbioticky uvnitř těl korálových polypů – tzv. **zooxantely** (např. rod *Symbiodinium*, termín zooxantela však může označovat i jiné fotosyntetizující symbionty mimo obrněnky) – dodávají korálům fotosyntézou vyrobené živiny a podmiňují existenci korálových útesů. Pokud koráli zooxantely ztratí (vlivem teplotního stresu), dochází k **bělení korálů** a jejich úhynu. Některé druhy obrněnek produkují silné **toxiny**, blíže v **kap. 5**. Další obrněnky mají nakročeno k mnohobuněčnosti. Např. rod *Haplozoon*, parazitující ve střevě mořských kroužkovic z čeledi Maldanidae, má „tělo“ rozdělené na několik oddílů (kompartmentů) – některé slouží k přichycení k hostiteli, jiné k rozmnožování a další získávají potravu. *Blastodinium*, parazit střeva mořských korýšů, je mnohobuněčné jen v některých částech svého životního cyklu.



**Obr. 3.3: Schránka mřížovce v podání Ernsta Haeckela.**

Zbývá nám poslední skupina SAR, **Rhizaria**. Název vychází z řeckého *rhizo-* („kořen“), protože organismy této skupiny vytvářejí často jemné kořinkovité panožky. Většina rhizárií jsou mořští heterotrofové; výjimkou jsou fotosyntetická *Chlorarachniophyta*, a také schránkatá měňavkovitá *Paulinella chromatophora* – jediný současný známý organismus s primárním plastidem (vzniklým ze sinice) mimo Archaeplastida. Její buňky vždy obsahují dva ledvinovité chromatofory – plastidy, které vznikly endosymbiózou před cca 60 miliony let. Pro porovnání: plastid Archaeplastida pochází z linie kolem jiné sinice a je starý asi 1,6 miliardy let.

Výraznou skupinou jsou mořští **dírkonosci (Foraminifera)** vytvářející pevné **schránky** s otvory (*foramen* = otvor), jimiž procházejí jejich panožky. Schránky jsou nejčastěji z uhličitanu vápenatého, někdy z aglutinovaných (stmelených) zrníček písku. Mají často komůrkovitou stavbu – při růstu dírkonosci přidávají nové a nové komůrky do spirály. Jejich odolné schránky dobře fosilizují a geologové podle nich datují vrstvy (tzv. vůdčí fosilie). Hlubokomořští dírkonosci ze skupiny Xenophyphorea žijí v oceánských hlubinách, kde vytvářejí až dvacetimetrové (!) schránky a představují tak jedny z největších známých jednobuněčných organismů. V moři najdeme i další skupinu rhizárií, **mřížovce** (dříve ve skupině Radiolaria, tato se však ukázala nemonofyletická), kteří tvoří nádherné **vnitřní kostry** z oxidu křemi-

čitého. Tyto kostry mají různou podobu – koule, jehlice, mřížky, ostny – jejich krásu zachytil Ernst Haeckel ve svých ilustracích (**obr. 3.3**). Mřížovci často žijí v symbióze s řasami. Odumřelé schránky mřížovců klesají ke dnu a vytvářejí hlubokomořské radiolaritové usazeniny. Mají bohatý fosilní záznam a rovněž slouží geologům jako biostratigrafické značky. Různorodá Rhizaria pak najdeme ve skupině Cercozoa obsahující měňavkovité i bičíkaté organismy, a také již zmíněná fotosyntetická *Chlorarachniophyta*. Jejich chloroplasty vznikly sekundární endosymbiózou se zelenou řasou a obsahují **nukleomorf**, redukované jádro pohlcené řasy. V Cercozoa najdeme také houbám podobné organismy parazitující u rostlin nebo parazitické *Haplosporidium pinnae*, které v současné době stojí za vymíráním velkých mlžů kyjovek (*Pinna nobilis*) ve Středomoří.

### *Haptista*

**Haptista** jsou poměrně nově navrženou (a možná nemonofyletickou) skupinou, která zahrnuje dvě menší linie: fototrofní *Haptophyta* a občas fototrofní tzv. centrohelidní slunivky (Centrohelida). Název *Haptophyta* vychází z řeckého *háptō* („přichytit, dotknout se“) a *nema* („vlákno“) a odkazuje na **haptonema** (**obr. 5.13B**), vláčekno na buňce, které slouží k přichycení nebo například lovu kořisti.

*Haptophyta* jsou převážně jednobuněčné řasy mořského planktonu. Mají dva bičíky a haptonemu. K nejznámějším zástupcům patří **kokolitky** – drobné kulovité řasy obalené destičkami z uhličitane vápenatého, tzv. kokolity. Kokolitky se masově vyskytují v oceánech. Nejhojnější kokolitkou je *Gephyrocapsa huxleyi* (dříve *Emiliania huxleyi*), jež může vytvářet **gigantické vodní květy** o ploše stovek tisíc km<sup>2</sup> viditelné z vesmíru. Hraje řadu důležitých ekologických rolí, blíže **kap. 5**. Na zástupce haptofyt můžeme narazit i ve sladkých vodách. Např. drobné zlatavé *Prymnesium parvum*, které produkuje silný toxin. Přemnožení této řasy způsobuje masové úhyny vodních živočichů. V poslední době byl takový vodní květ označen za možnou příčinu katastrofálního úhynu ryb v řece Odře v roce 2022.

**Slunivky** (Centrohelida) mají kulovité buňky s vystupujícími paprsky (axopodiiemi). Živí se fagotrofně na úkor menších protist, které zachytí na svých paprscích. Nejsou tak známé jako jejich protějšky mezi Rhizaria či Stramenopiles (tělní plán „slunivka“ vznikl v evoluci opakovaně), nicméně fosilní nálezy naznačují, že existovaly už v prvohorách.

### *Cryptista*

Jméno **Cryptista** je odvozeno z řeckého *kryptós* („skrytý“). Odráží skutečnost, že zástupci této skupiny dlouho unikali pozornosti nebo „skrývali“ svou identitu a byli řazeni do rozličných skupin. Cryptista zahrnují především **skrytěnky** (*Cryptophyta*) a několik příbuzných linií drobných heterotrofních protist. Skrytěnky jsou jednobuněčné, většinou fotosyntetizující řasy žijící ve sladkých i slaných vodách. Jejich plastid pochází ze sekundární endosymbiózy a podobně jako u chlorarachniofyt z Rhizaria obsahuje **nukleomorf**. Jsou významnou složkou planktonu v zimních a jarních

obdobích – snášejí chladnou vodu a slabé osvětlení. Zároveň jsou jakousi „superpotravinou“ pro filtrátory díky obsahu nenasycených mastných kyselin.

Mezi převážně heterotrofní Katablepharida, sesterskou skupinu skrytěnek, patří mořská *Hatena arenicola*, která, podobně jako princezna Koloběžka I., je řasa-neřasa. Ve svých buňkách drží endosymbiotickou řasu rodu *Nephroselmis* se zvětšeným plastidem a degradovanými ostatními organelami. Když se *Hatena* rozdělí, *Nephroselmis* se nerozdělí, a tak jedna z dceřiných buněk zůstává bez plastidu, dokud si ho sama znovu neuloví. Jde tedy o jakýsi mezičlánek na cestě k získání plastidu.

### *Promethea/Disparia*

Na poslední malé superskupině si můžeme demonstrovat živost fylogeneze eukaryot. V době, kdy končila práce na tomto textu, byly dvě superskupiny (Hemimastigophora a Provora), které až nedávno vydaly svá genetická tajemství, sloučeny do jedné. K tomuto výsledku dospěly paralelně minimálně dvě skupiny vědců – jedna, jejíž výzkum byl publikován v létě 2025, navrhuje pro novou superskupinu název *Promethea*. Druhý výzkum, na kterém se podíleli čeští protistologové, je ještě ve stadiu **preprintu**, tedy verze rukopisu před hotovým recenzním procesem. Tento výzkum navrhuje pro superskupinu název *Disparia*. Ve stejném rukopisu se autoři zároveň věnují nově popsanému a evolučně zajímavému rodu *Solarion*, příbuznému jiného, již déle známého protista, kterým je prapodivná *Meteora sporadica* – tvor s velmi extravagantním způsobem pohybu, který plave „kroula“ pomocí výrůstků na bocích buňky. Konkrétní pozice rodu *Meteora* mezi eukaryoty byla dlouho nejistá (tzv. *incertae sedis*), avšak nyní snad již zakotvila v nové superskupině *Promethea/Disparia*.

S popisem nových druhů i dalšími analýzami vztahů mezi liniemi můžeme očekávat, že strom eukaryot ještě dozná změn a upřesnění. Přehled v této kapitole by vám měl poskytnout základní orientační body umožňující, abyste se neztratili ani v budoucnu, když se něco mírně přeskupí. Užitečná tak může být i pouhá pasivní znalost výše popsaných skupin.

Závěrem lze konstatovat, že protista (eukaryota mimo rostliny, živočichy a houby) tvoří ohromný „mikrokosmos“ života, kde najdeme nepřeberné množství forem a překvapivých strategií. Klasifikace protist se v posledních dekádách zcela změnila na základě genetických dat: od různých umělých skupin jsme se posunuli k mapování fylogenetického stromu eukaryot, v němž jsou hlavními větvemi právě výše popsané linie. Tyto linie se od sebe oddělily snad už před více než miliardou let a každá z nich experimentovala s odlišnými cestami – ať už jde třeba o vznik mnohobuněčnosti nebo různé endosymbiózy. Protisti ovlivňují celý ekosystém Země – produkují kyslík, recyklují živiny, tvoří usazené horniny, ale působí i onemocnění či uvolňují toxiny. Protistologie tak není jen okrajovou disciplínou, ale klíčem k pochopení evoluce a fungování života na naší planetě v plné šíři. Proto si protista zaslouží pozornost širší veřejnosti se zájmem o biologii – jsou malí, ale mocní a fascinující svými schopnostmi.



větších skupiny hub (**obr. 3.4**) a patří mezi ně většina nejznámějších hub. Hlavním morfologickým rozdílem mezi nimi je odlišný způsob produkce pohlavních spor. Zatímco u vřeckovýtrusých se spory tvoří ve **vřecku (ascus)**, tedy ve specializované buňce připomínající kapsu, u stopkovýtrusých spory vyrůstají na stopkách z buňky zvané **basidie**. Termín „**kvasinka**“ označuje obecně jednobuněčné houby, které spolu netvoří monofyletický taxon. Pro některé houby je kvasinková forma pouze přechodným stadiem a jsou pak schopny tvořit vlákna. Například kvasinka *Schizosaccharomyces pombe*, která je oblíbeným modelovým organismem, patří do skupiny vřeckovýtrusých hub Taphrinomycota společně s plicním patogenem *Pneumocystis*. Kvasinky rodu *Candida* a *Saccharomyces* patří v rámci vřeckovýtrusých do skupiny Saccharomycotina. Kvasinkové stadium mají třeba i některé rzi, které patří do hub stopkovýtrusých. Podobně je na tom i lidový taxon „**plíseň**“. Ten označuje v podstatě jakoukoli vláknitou houbu bez ohledu na její skutečné systematické zařazení.

#### *Houby jako rozkladači (saprotrofové)*

Naprostá většina druhů hub je schopna **rozkládat** složité organické molekuly na jednodušší. Důležité je, že kvůli přítomnosti buněčné stěny nejsou houby schopné fagocytovat. Zatímco jednodušší molekuly je možné přijmout skrz buněčnou stěnu a zpracovat uvnitř buňky, velké molekuly je třeba zpracovat vně. Proto je nutné enzymy štěpící např. celulózu (hlavní složku buněčných stěn rostlin, a tedy i dřeva) sekretovat ven z buňky. Houby dokáží svými enzymy štěpit i velmi odolné materiály, jako je například lignin (nepravidelná polyfenolická struktura v buněčné stěně rostlin tvořící velkou část dřeva, viz **kap. 5**). Klíčovým enzymem při štěpení chemicky odolných materiálů jsou peroxidázy, enzymy schopné tvořit kyslíkové radikály, které potom napadají uhlíkaté sloučeniny a oxidují je na lépe zpracovatelné. Kyslíkové radikály jsou obecně velmi „**drsné**“ chemikálie, zodpovědné například za odbarvení vlasů při kontaktu s peroxidem vodíku. V extrémních případech byly dokonce ně-



**Obr. 3.5: Hnědá a bílá hniloba dřeva.** Typy hniloby se liší chemicky podle toho, které molekuly je schopná daná houba zpracovávat a které zůstávají. U hnědé hniloby zůstává primárně lignin, u bílé primárně celulóza.

kteře druhy z rodu *Penicillium* úspěšně testovány na schopnost rozkládat uhlí (lignit). I v tomto případě hrály hlavní roli peroxidázy. Velmi dobré schopnosti rozkládat organické molekuly jsou testovány pro případné využití v biotechnologiích, například pro degradaci organického znečištění.

Houby hrají v přírodě klíčovou roli při degradaci dřeva (**obr. 3.5**). V zásadě existují tři strategie, jakými je možné dřevo degradovat. Často jako první dřevo napadají houby měkké hniloby, které degradují celulózu a hemicelulózu. Z ligninu jsou schopné degradovat pouze postranní řetězce. Dalším způsobem degradují dřevo houby **hnědé hniloby**, které se ligninu vyhýbají a rozkládají pouze celulózu, hemicelulózu a pektiny. Houby s nejsilnějším enzymatickým aparátem jsou schopné rozkládat i lignin, ale pouze v přítomnosti celulózy. Lignin totiž není příliš energeticky vydatný a jeho samotným rozkladem by se dalo uživit jen těžko. Takto vzniká **bílá hniloba dřeva**.

Dalším nepříliš dobře rozložitelným materiálem je keratin, protein obsažený v kůži, vlasech apod. Ačkoli se jedná o protein, není kvůli velmi pevné sekundární struktuře příliš dobře štěpitelný klasickými proteázami. Například pepsin v lidském žaludku si s ním příliš dobře neporadí. Některé houby však mají specializované proteázy, které jim umožňují tento protein efektivně využít. Existují i druhy hub, které jsou schopné využívat uhlík ve formě uhlovodíků. Jedním z nich je například „kvasinka“ *Candida kerosene*. Tato houba může způsobovat i potíže v letecké dopravě, pokud se usadí v nádrži na palivo.

Řada velkých hub je silně vázaná na konkrétní chemismus půdy a obsah živin, můžeme se tak setkat s druhy, které rostou pouze na kyselém, zásaditém, či dusíkem bohatém substrátu. Extrémním případem jsou pak houby rodu *Hebeloma* – řada z nich vyrůstá především na místech, kde zemřelo nějaké zvíře a do půdy se tak uvolnilo velké množství živin. Jiné druhy vyrůstají z nor a latrín drobných savců.

O vhodný substrát musí houby často bojovat, jednak mezi sebou a jednak s bakteriemi. Za tímto účelem produkují houby celou řadu sekundárních metabolitů. Některé z nich našly využití i v medicíně, nejznámějším je bezesporu antibiotikum penicilin, produkovaný rodem *Penicillium*. Bojiště „mikrobiální války“ můžete často vidět i v přírodě, například v mrtvém dřevě lze pozorovat různá „teritoria“ oddělená tmavou bariérou. Tmavá barva je způsobena zvýšenou koncentrací melaninu. Tato látka je poměrně obtížně rozložitelná a potlačuje růst ostatních hub a bakterií. V každém „teritoriu“ pak může probíhat jiný typ hniloby dřeva.

Specifickou ekologickou skupinou hub jsou tzv. **endofyti**. Tyto houby se vyznačují tím, že rostou v pletivech živých rostlin a vlastně tam až tak nic moc nedělají. V řadě případů se jedná o saprotrofy, kteří nejsou konkurenčně příliš schopní a tak čekají, až část rostliny odumře, aby ji mohli kolonizovat jako první.

### *Houby jako paraziti*

Jak už to tak bývá, ohromná diverzita životních cyklů a morfologických adaptací je spojená s parazitickým způsobem života. Některé parazitické houby během evoluce dokonce ztratily saprotrofní schopnosti a místo postupného rozkladu tkání svého (mezi)hostitele z něj vysávají živiny zaživa.

**Rzi** jsou pojmenované podle své oranžové barvy, která připomíná oxidy železa. Řada druhů, např. rez travní (*Puccinia graminis*) nebo rez hrušňová (*Gymnosporangium sabinae*) mají **hostitele** a **mezihostitele**. Na hostiteli probíhá pohlavní rozmnožování, na mezihostiteli pouze nepohlavní, podobně jako u jiných parazitů. U rzi travní je hostitelem dřšťál obecný (*Berberis vulgaris*), mezihostitelem poté různé druhy travin, především obilí. Zjištění, že je dřšťál hostitelem rzi travní, vedlo k jeho cílenému vymýcení z velké části krajiny. Zajímavé je, že při pohlavním rozmnožování tvoří řada druhů rzi na listech v podstatě analogy květů – nápadné novotvary, které produkují sladkou šťávu s jejich spory. Hmyz, který šťávu olizuje, poté přenáší spory mezi různými jedinci. Někdy mohou „květy“ rzi také nápadně vonět (např. u rzi srpkové, *Puccinia sii-falcare*). Mezi rzi ve smyslu Pucciniomycotina patří také květní sněti (*Microbotryum*). Tyto druhy způsobují, že místo prašníků na květu vyrůstají kupky spor. Konkrétní rostlině je tak vlastně znemožněno rozmnožování a sněť ji doslova vykastruje. Spory jsou poté roznášeny opylovači na další rostliny. Houba také manipuluje rostlinu, aby vytvářela více květů. Typickým příkladem je *Microbotryum dianthorum*, které roste na hvozdíčích (*Dianthus*).

Život „pravých“ snětí (Ustilaginomycotina) je v zásadě velmi podobný, opět se jedná o většinou rostlinné patogeny. Mají dvě stadia, kvasinkové a vláknité. Ekologicky se od rzi liší mimo jiné tím, že o schopnost saprotrofie nepřišly úplně. Kvasinkové stadium je schopné přežívat v ekosystému jako saprotrof. Vlákňité stadium naopak pomocí haustorií vysává rostlinná pletiva. Infekce snětí se často projevuje výrazným zvětšením (hypertrofií) napadených orgánů. Například u snětí kukuřičné (*Ustilago maydis*) dochází k hypertrofii zrn, která potom časem prasknou a vypustí tak houbové spory dále. Napadené orgány často nacházejí kulinařské využití, jelikož je v nich spousta živin a různé aromatické látky (**obr. 3.6**). Parazitů rostlin je mezi houbami ještě více, jejich strategie jsou ovšem podobné skupinám popsáným výše, není tedy pro účely této brožury nutné je jmenovat.

Na závěr můžeme zmínit ještě strategii na pomezí saprotrofie, parazitismu a predace: saproparazity, kteří postupně zabíjejí svého hostitele a následně se živí na jeho mrtvých tkáních. Tuto strategii mají například václavky (*Armillaria*). Jejich mycelium prorůstá od jednoho stromu k druhému a postupně likviduje jeho kořenový systém, což nakonec vede ke smrti celého stromu. Václavky potom dále rozkládají dřevo bílou hnilobou. Špičky (*Marasmius*) zase vypouštějí do půdy kyanovodík, který využívají k poškozování kořenů rostlin ve svém okolí, které potom rozkládají.

U živočichů se pak můžeme setkat roztřepenkami (Laboulbeniomycetes), specializovanými parazity hmyzu, s charakteristicky kyjovitým tvarem stélky. Svými haus-



**Obr. 3.6: Sněť kukuřičná (*Ustilago maydis*).** Tento druh sněti nachází kulinařské využití především latinskoamerické kuchyni, proto se jí někdy říká „mexický kaviár“.

torii pronikají do hemolymfy hostitele a berou si z ní živiny potřebné pro svůj růst. Některé druhy žijí pouze ve vnějším povrchu hmyzu a hlouběji nepronikají. Hostiteli příliš neškodí ani jedna ze zmíněných strategií. Velmi běžným druhem je *Hesperomyces harmoniae*, který tvoří sotva milimetr velké žlutavé přívěsky na povrchu invazních sluníček asijských (*Harmonia axyridis*).

Celá řada parazitických hub je ovšem o poznání drsnější. Dobře prostudované jsou housenice (rod *Ophiocordyceps*). Tyto houby jsou známé svou schopností vytvářet hmyzí, zejména mravenčí, „zombie“, které donutí vylézt na stoněk, pevně se zakousnout a poté houba vypustí své spory. Při závěrečném zakousnutí už nejspíš ani nedochází k využití nervů hostitele, ale houba aktivuje svaly v čelisti pomocí vlastních neurotransmiterů. Podobným způsobem fungují mnohem běžnější houby ze skupiny Entomophthoromycota (součást Zoopagomycota), např. *Entomophthora muscae*, jejíž spory jsou schopné penetrovat kutikulu hmyzu (obr. 3.7). Během krátké doby houba postupně zkonzumuje většinu orgánů (začnou od těch méně důležitých, jako je třeba tuková tkáň) až se nakonec nebohá moucha posadí, vyrostou z ní hyfy a uvolní se spory.

Na příkladu půdní houby *Beauveria bassiana*, která je entomopatogenní a využívá se i komerčně v biologickém boji, lze pak poukázat na jeden problém taxonomie hub. Tato houba se projevuje jako bílá „plíseň“ na hmyzu a množí se pouze nepohlavně. Při podrobnější analýze bylo ovšem zjištěno, že se jedná o nepohlavní linii jiné entomopatogenní houby z rodu *Cordyceps*, která se vyskytuje v Asii. Samozřejmě existuje více takových případů, a často tak máme jeden druh houby s vícero jmény, protože jednou bylo popsáno pohlavní stadium (tzv. **teleomorfa**) a jednou nepohlavní (**anamorfa**).

Až šíleně zní způsob, jakým funguje *Massospora cicadina*. Tato houba napadá především americké velké cikády. Do jejich těla po napadení sekretuje katinon (stimulant chemicky podobný pervitinu) a psychedelikum psilocybin. Takto „zdrogo-

vané“ cikády potom létají krajinou, zkusí se pářit s ostatními (i když už se jim v podstatě rozpadly kopulační orgány) a roznáší tak spory.



**Obr. 3.7: Moucha napadená houbou *Entomophthora muscae*.** Bílá barva zadečku je způsobena hmyzími, které vyrostly z mouchy, kterou houba postupně zkonzumovala.

Do hub bývají v některých případech řazeny také dvě velmi redukované parazitické skupiny, a to **hmyzomorky (Microsporidia, mikrosporidie)** a **rozelidi (Rozellomycota)**. Mikrosporidie jsou vnitrobuněční paraziti, kteří napadají různé druhy živočichů, velmi často hmyzu (proto hmyzomorky), ale také obratlovců. Při kontaktu jejich spory s hostitelskou tkání dojde k vymrštění speciálního penetračního vlákna, které umožní proniknout do buňky a infikovat ji. V buňce poté vzniká plasmodium, tedy mnohjaderný útvar vzniklý dělením jader bez dělení buňky. Rozellomycota na rozdíl od všech ostatních hub (včetně mikrosporidií) postrádají chitinovou buněčnou stěnu. Jedná se rovněž o endoparazity, tentokrát různých druhů hub a řasovek, především v půdě a ve vodě. *Rozella allomycis* je například parazitem půdních hub z rodu *Allomyces* (Blastocladiomycota). Skrz buněčnou stěnu proniká

do jejich cytoplazmy, kde fagocytuje různé orgány. Podobným způsobem parazitují také **afelidie (Aphelida)**. Jejich zoospory najdou ve vodním sloupci řasu, penetrují její buněčnou stěnu a pak postupně rostou a fagocytují obsah cytoplazmy. Fylogenetické zařazení afelidií v rámci hub není ještě úplně vyjasněné. Buďto patří do příbuzenstva hmyzomerek a rozelidů, nebo se jedná o skupinu na bázi hub v užším slova smyslu (běžová skupina na **obr. 3.4**). Do této skupiny patří například druhy z rodu *Aphelidium*, obligátní paraziti mořského i sladkovodního fytoplanktonu (např. zelené řasy řetízkovky, *Scenedesmus*).

Houbové patogeny se nevyhýbají ani obratlovcům. Z ochrannářského hlediska jsou velkým problémem dva druhy z rodu *Batrachochytrium*, které napadají obojživelníky. Jeden druh napadá především žáby, druhý především ocasaté. Snadné šíření (mimo jiné prostřednictvím chovů a obchodu) těchto hub způsobilo vyhynutí nebo ohrožení už několika stovek druhů obojživelníků (viz **kap. 4**). Jako každý správný chytridiomycet má i *Batrachochytrium* pohyblivé zoospory, které jsou schopné na vzdálenost pár centimetrů najít obojživelníka a zavrtat se mu do kůže, kde se potom začnou rozrůstat. Houba je schopná infikovat také americké raky (*Procambarus*).

I u lidí se lze setkat s houbovou infekcí. Většinou se jedná o saprotrofní druhy, které jsou schopné degradovat téměř cokoli, co se jim nebrání. U zdravých lidí tak

houbové infekce nejsou příliš nebezpečné, ale pro lidi s oslabenou imunitou (např. infikované HIV) mohou být život ohrožující. K nejčastějším patogenům patří „kvasinka“ *Cryptococcus* a různé „plísně“, například rod *Mucor* nebo kropidlák (*Aspergillus*). Pro ilustraci, podle lékařských odhadů trpí chronickou plicní aspergilózou až 3 miliony lidí. Ve vzácných případech může infekce vyvolávat i klanolístka obecná (*Schizophyllum commune*), jinak velmi běžná houba bílé hniloby dřeva. Velká část houbových infekcí se odehrává v plicích, jelikož se houbové spory šíří především vzduchem. „Kvasinka“ *Candida albicans* je běžnou součástí lidského mikrobiomu, ale v případě oslabení organismu je schopná vyvolat nepříjemnou infekci. Podobně je na tom také vřeckovýtrusá houba *Pneumocystis jirovecii*, která je pojmenována podle své schopnosti růst v plicích (druhové jméno odkazuje na významného českého vědce Otto Jirovce). Druhou velkou skupinou lidských patogenů jsou dermatofyty, houby způsobující kožní onemocnění (mykózy). Asi nejznámější jsou vřeckovýtrusé houby z rodu *Trichophyton*. Tyto houby se živí především keratinem v povrchové vrstvě kůže. Hyfy prorůstající kůží stimulují imunitní systém a způsobují tak zánět. Existují jak vyložené lidské druhy, tak druhy, kterými se člověk může nakazit od zvířat.

Nepřekvapivě existují i druhy hub, které napadají jiné houby. *Syspastospora parasitica* napadá výše zmíněné houby z rodu *Beauveria/Cordyceps*, které jsou samy o sobě parazity. Nedohub zlatovýtrusý (*Hypomyces chrysospermus*) zase napadá především plodnice hřibovitých hub. Ty se pak jeví jako „plesnivé“, rychle se rozpadají a navíc jsou kvůli přítomnosti nedohuba slabě jedovaté. O něco zajímavější je jeho příbuzný *H. lactifluorum*, který se v angličtině nazývá *lobster mushroom*, a to díky své schopnosti přeměnit plodnice hostitele (holubinkovité houby) ve sterilní útvary s barvou připomínající vařeného humra. Částečně parazitické mohou být i velké houby jako jsou hříby. Hřib příživný (*Pseudoboletus parasiticus*) je částečně ektomykorhizní, zároveň ale také napadá plodnice pestřce obecného (*Scloderma citrinum*), z nichž poté vyrůstají vlastní plodnice hříbu (obr. 3.8).

#### *Houby jako predátoři*

Pak jsou tu ovšem také druhy, které lze považovat za skutečné predátory. Několik skupin drobných hub vyvinulo řadu různých struktur, od lepkavých hyf až po stahovací oka, do kterých mohou chytat háďátka, která náhodou lezou kolem. Háďátka



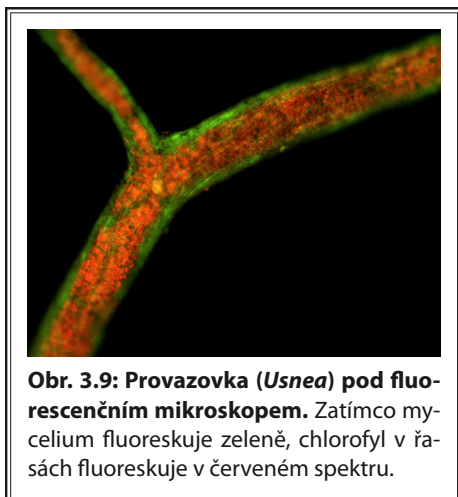
**Obr. 3.8: Hřib příživný (*Pseudoboletus parasiticus*).** Plodnice tohoto hříbu vyrůstají z plodnic pestřce obecného (*Scloderma citrinum*).

poté usmrtí a zkonzumují. U druhu *Pochonia chlamydosporia* je známo, že hádátka usmrcuje ketaminem. Přilepšovat si lovem drobných hlístic jsou schopné také některé další houby, především hlívy (*Pleurotus*). U lakovky *Laccaria bicolor* byl zaznamenán „lov“ chvostoskoků; při vypuštění chvostoskoků na Petriho misku s tímto druhem byla za dva týdny většina chvostoskoků nalezena mrtvá a prorostlá hyfami. U jiných druhů hub zůstali chvostoskoci naživu. Přesný mechanismus lovu bohužel není znám.

### *Houby jako mutualisté*

Můžeme se setkat také s velkou skupinou hub, která v evoluci dospěla k mutualismu s jinými organismy. Jednou z nejviditelnějších „spoluprací“ jsou **lišejníky**. Stélka lišejníku je tvořená houbou a fotobiontem (**obr. 3.9**).

Houby patří většinou mezi vřeckovýtrusé (ale mohou být i stopkovýtrusé), fotobionti jsou buďto jednobuněčné zelené řasy nebo sinice. Fotobiont poskytuje cukry, houba zase poskytuje ochranu a vodu. Při mikroskopickém pohledu to vypadá, že je řasa v lišejníku v podstatě uvězněna. Skutečně umí růst i bez něj, ale nutno říci, že by sama nezvládla tak extrémní podmínky. Houba v lišejníku navíc syntetizuje celou řadu chemikálií, které celé společenstvo brání před predátory. Kombinace houby a fotobionta tedy umožňuje vznik velmi odolného společenství, které je schopné přežít i v místech, kde by jiné organismy neměly příliš mnoho šancí (holé skály, koruny stromů apod.). Možná vás napadlo, jak se takový lišejník množí. Není to až tak překvapivé, na lišejníku prostě vyrostou drobné smotky houbových hyf s fotobionty, které se potom jako drobný prach šíří větrem.



**Obr. 3.9: Provazovka (*Usnea*) pod fluorescenčním mikroskopem. Zatímco mycelium fluoreskuje zeleně, chlorofyl v řasách fluoreskuje v červeném spektru.**

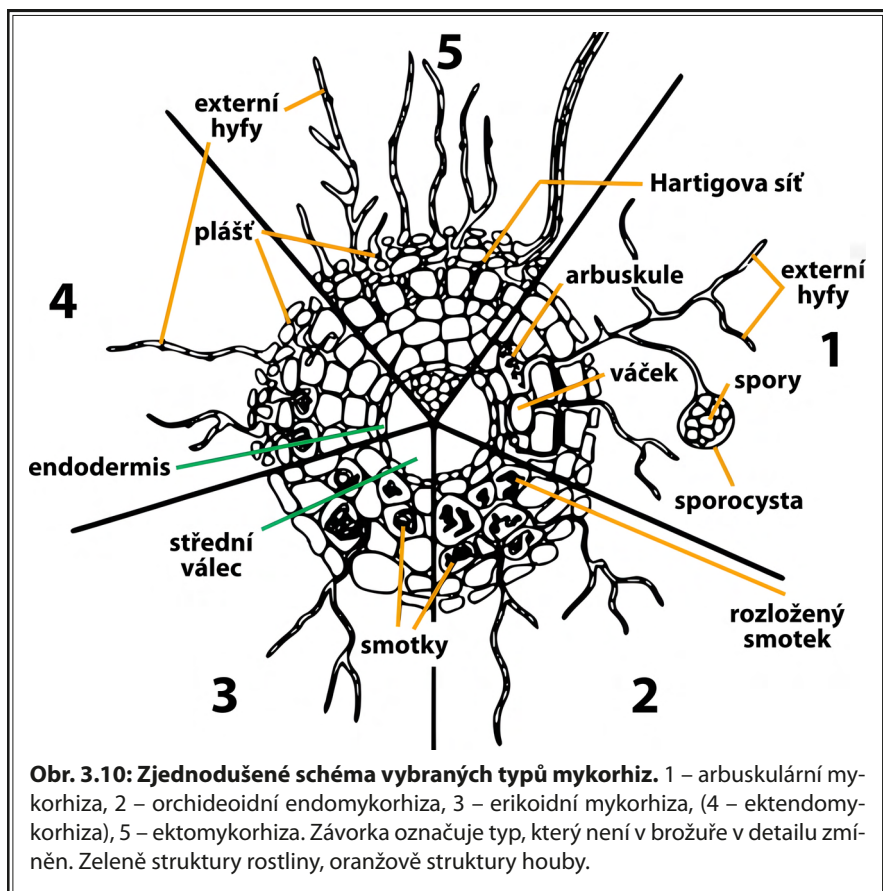
Nedávno byl popsán ještě jeden podobný druh soužití zvaný alkobióza. Ten se odehrává především na dřevě a na kůře, kde vznikají společenstva řas a kornatcovitých hub. Opět dochází k přenosu uhlíkatých látek z řas do hub. Velmi zvláštním lišejníkům podobným případem je také houba *Geosiphon pyriformis*. Tato houba totiž patří mezi Glomeromycota (viz dále). Ve svých buňkách může mít sinici z rodu *Nostoc*, která slouží jako fotobiont.

Jedním z nejdůležitějších a nejrozšířenějších vztahů na Zemi je bezesporu **mykorrhiza** – mutualistický vztah mezi houbou a rostlinou. Houba je napojená na buňky kořenů a dodává rostlině minerální živiny a vodu, rostlina dodává houbě uhlíkaté látky, jako jsou cukry a prekurzory lipidů. Houby se pro tento účel skvěle hodí, jelikož mají velmi tenké hyfy, které jsou schopné prorůst i velmi drobné póry v půdě a na

jít v nich potřebné živiny. Do určité míry je rostlina schopna si bez houby vypomoci kořenovými vlásky, ale ty nejsou zdaleka tolik efektivní. Zároveň houba tvoří bariéru proti vstupu infekce do kořene. To, co může na první pohled vypadat jako přátelské soužití, je spíše tvrdý obchod. Houba i rostlina většinou pečlivě kontrolují, zda druhý dodrží „smlouvu“ a v případě nedostatků prostě přestanou dodávat „zboží“ a najdou si jiného partnera.

Mykorhizu tvoří až 80 % procent druhů rostlin. Rozeznáváme několik základních typů, které se liší morfologicky (**obr. 3.10**), ekologicky a v řadě případů i taxonomicky. Zatímco u rostlin se schopnost tvořit mykorhizu vyvinula už při přechodu na souš, u hub vznikla několikrát nezávisle na sobě. Nejstarší a nejrozšířenější je **arbuskulární mykorhiza**. Houby, které ji tvoří, mají vlastní taxon Glomeromycota a jsou mezi houbami velmi zvláštní skupinou. Nemají totiž žádné saprotrofní schopnosti a jsou tak plně závislé na tom, co „vymění“ s rostlinami. I ostatní živiny (fosfor, dusík apod.) přijímají pouze v anorganické formě, musí je tedy z organické hmoty „vytěžit“ někdo jiný. Společenstva arbuskulárně mykorhizních rostlin tak jsou především na místech s rychlým rozkladem organické hmoty (louky, tropické lesy apod.). Glomeromycota jsou navíc také velmi tolerantní vůči nedostatku kyslíku, a tvoří tak mykorhizu i s vodními a mokřadními rostlinami. Další typem mykorhizy je **ektomykorhiza**. Tento typ je nejrozšířenějším v lesích mírného pásu. Na rozdíl od ostatních typů mykorhizy neprorůstají hyfy pod buněčnou stěnu rostlinných buněk, pouze je obrůstají. Pod mikroskopem je tak kolem buněk kořene k vidění tzv. „Hartigova síť“. Hlavní ektomykorhizní stromy jsou jehličnany a bukovité (*Fagaceae*) – např. dub (*Quercus*), buk (*Fagus*). Ektomykorhizní houby netvoří jednu taxonomickou skupinu, ale rekrutují se z řad půdních vrčkovýtusých a stopkovýtusých, které jsou schopny rozkládat organickou hmotu, a tím pádem „těžit“ dusíkaté látky pro výměnu s rostlinami. Do této skupiny patří učebnicové druhy, jako jsou hříby (*Boletus*), muchomůrky (*Amanita*), ryzce (*Laccaria*), holubinky (*Russula*) apod. V chladných a na živiny chudých lesích je možné najít druhy, které vytváří v půdě velmi husté mycelium, které sekretuje velké množství peroxidu vodíku a rozloží téměř vše, co je v okolí. Takto mohou fungovat např. lošáky (*Sarcodon*). Pro vřesovcovité rostliny (*Ericaceae*) je typická **erikoidní mykorhiza**. Tyto rostliny rostou především ve velmi stresujících podmínkách, kde panuje velké sucho, nebo naopak mokro (mokřady, písčiny, vrcholky hor, tundra...). Houby vytvářející erikoidní mykorhizu opět netvoří jednu taxonomickou skupinu. Tyto houby také dokáží přežít jako saprotrofové bez své rostliny, disponují totiž velmi silným enzymatickým aparátem. Díky tomu jsou také velmi dobré v hledání živin v mrtvé organické hmotě.

Vztah s houbami je klíčový pro celou čeleď vstavačovitě (*Orchidaceae*, **kap. 5.3**). Tyto rostliny mají tak drobná semena, že neobsahují téměř žádné zásobní látky pro klíčení. Vznikající rostlinka proto potřebuje podporu od saprotrofní houby, která jí potřebné živiny dodá. Houby pak lze nalézt v kořenech orchideje po zbytek jejího života. Nutno říci, že ale příliš štědrá není. Zatímco u jiných rostlin se po fixaci objevuje



uhlík v houbě během pár hodin, u orchidejí může jít klidně o týden a více. Experimenty na toto téma byly navíc poněkud problematické, takže je otázka, jestli orchidej na houbě spíše neparazituje.

I živočichové jsou schopni využívat extrémních degradačních schopností hub. Celá řada druhů, které se živí rostlinným materiálem, má k dispozici mutualistické houby, které jim pomáhají potravu strávit. V bachoru přežvýkavců tak můžeme najít anaerobní chytridiomycety ze skupiny Neocallimastigomycota. Řada hmyzu je pak závislá na různých druzích saprotrofních hub, které cíleně pěstuje. Termiti ze skupiny Macrotermitinae si ve svých hnízdech pěstují houby z rodu *Termitomyces* příbuzné našim líhám (*Lyophyllum*). Termiti houbám přináší své výkaly, které obsahují velkou část nestrávené rostlinné hmoty. Houby jsou pak schopné degradaci dokončit a staršími částmi mycelia se opět živí termiti. Jednou za čas lze pozorovat poměrně velké plodnice, jak vyrůstají z termitišť. Pro africké domorodce jsou tyto houby důležitou složkou kultury a medicíny. Podobným způsobem fungují mravenci střihači (rod

*Atta*). Ti zase pěstují hnojníky z rodu *Leucocoprinus* (dříve známé jako *Attamyces*), kterým přinášejí listy rostlin a opět se pak živí myceliem. Příbuzní mravenci z rodu *Apterostigma* využívají zase houby z rodu *Myrmecopterula*, která je příbuzná našim štětináčkům (*Pterula*).

Velkou skupinou hmyzu, která využívá houby, jsou také tzv. **ambróziovní brouci**. Jedná se o některé nosatce z podčeledí Scolytinae (kůrovcoví) a Platypodinae (jádrohloďovití). Na rozdíl od nejznámějšího kůrovce – lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), žijí tyto druhy ve dřevě. Dřevo se tráví o poznání hůře než lýko a neobsahuje příliš mnoho živin, takže brouci nechávají opět tu nejtěžší práci na houbách. Vykoušou si ve dřevě jenom pár komůrek, které postupně poroste houba, kterou nesou v mykangiích (speciálních útvarech na těle sloužících k transportu houbových spor). Houba postupně degraduje jednodušší složky dřeva a koncentruje živiny na stěnách chodbiček ve svých konidiích, kterými se živí larvy i dospělci. Houba benefituje nejvíce z toho, že nemusí spoléhat na náhodu, ale je zanesena rovnou na vhodné místo. Dřevokazné houby, především outkovky (*Cerrena*) a pevníkovce (*Amylostereum*) využívají k trávení dřeva také blanokřídlí – pilořitky (Siricidae). Samice zanáší do dřeva při kladení inokulum dřevokazné houby, které se postupně rozroste. Larva potom ovšem nepožírá samotné mycelium, ale vrtá v jeho těsné blízkosti, kde je dřevo „předtrávené“. I nejznámější dřevožraví brouci tesaříci (Cerambycidae) mají symbiotické houby, ty však žijí přímo v jejich střevech, kde pomáhají opět s degradací ligninové složky dřeva.

Saprotrofních schopností hub využívá od dávných dob také člověk. Nejznámější je bezesporu kvasinka pивní (*Saccharomyces cerevisiae*), jejíž schopnosti zlepšují lidem život už po tisíce let. Hojně využívané jsou také houby z rodu *Penicillium*. Především druhy *P. camemberti* a *P. roqueforti* jsou konkurenčně schopné a více méně neškodné, takže dokáží skvěle ochránit sýr před nežádoucími mikroorganismy. Při výrobě japonského rýžového vína (saké) se využívají dokonce dva druhy hub. Nejprve se využije kropidlák rýžový (*Aspergillus oryzae*), který škrob v rýži naštípe na jednoduché sacharidy, které poté zpracují kvasinky pивní.

### *Radiotrofie?*

Pokud si myslíte, že vás po přečtení této kapitoly už nic nepřekvapí, tak před pár lety se v médiích objevila zpráva, že některé druhy hub jsou schopné **radiotrofie**, využívání energie z částic vzniklých radioaktivní přeměnou. Je sice celkem dobře popsané, že houby jsou schopné vydržet velké množství radiace, mimo jiné díky zvýšené produkci **melaninu**, což je fotoprotektivní pigment, který máme i my v kůži. Samotné tvrzení o radiotrofii se však v současných studiích ukázalo jako velmi nadsazené a nejspíš neplatné. Podobně jako u dalších fantastických tvrzení nejen o houbách si musíme počkat, co přinesou další výzkumy.

- *Prokaryota*: Prokaryota můžeme rozdělit na dvě domény, **archea** a **bakterie**, lišící se zejména v detailech molekul, z nichž se skládají jejich buňky. Archea skupiny Asgard sdílí některé unikátní proteiny s eukaryoty – důvodem je prostý fakt, že eukaryota jsou odvozena z této evoluční větve archeí.
- *Archea*: O archeích získáváme více informací až v posledních letech díky pokročilým genetickým metodám. Většinu archeí se dodnes nepodařilo kultivovat. Jejich životní styly jsou poměrně rozmanité, mnohé jsou extrémofilní. Žádná známá archea nejsou patogenní.
- *Bakterie*: Charakteristickou makromolekulou bakterií je **peptidoglykan** tvořící buněčnou stěnu. Ta může být jediným silným obalem na povrchu bakterií, nebo může být relativně tenká a překrytá vnější membránou s lipopolysacharidy. Tloušťka peptidoglykanové stěny rozhoduje o **barvení dle Grama**: první jmenované bakterie se barví Gram-pozitivně, druhé Gram-negativně.
- *Funkční diverzita bakterií*: U bakterií nalézáme ohromnou diverzitu životních stylů a metabolismů, což souvisí se silnou konkurencí a selekčním tlakem na využívání různých látek. Najdeme zde i různé fotosyntetické linie včetně sinic. Mezi bakteriemi najdeme jak mnoho mutualistů a komenzálů dalších organismů (tvořících součást jejich mikrobiomu), tak patogenů.
- *Eukaryota s důrazem na protista*: V rámci eukaryot jsou dobře známými liniemi živočichové, houby a rostliny. Nalezneme zde však mnoho dalších linií eukaryot různých velikostí i tvarů. Tyto linie souhrnně označujeme **protista**. Nejde však o monofyletický taxon. Coby hlavní linie eukaryot dnes rozlišujeme Amoebozoa, Obazoa (zahrnující Opisthokonta, kam patří mj. houby a živočichové), Metamozoa (zahrnující Opisthokonta, kam patří mj. houby a živočichové), Metamozoa, Discoba, SAR (Stramenopila, Alveolata, Rhizaria), Archaeplastida (zahrnující rostliny), Haptista, Cryptista a k tomu několik menších skupin. Diverzita různých linií protist je nepřehledná, s mnoha různými evolučními novinkami či například opakovanou evolucí mnohobuněčnosti. V přírodě zastávají protista rozličné role a významně ovlivňují ekosystémy.
- *Houby*: Různé ekologické role hrají také houby, mj. jako rozkladači (i obtížně rozložitelných materiálů) nebo specializovaní paraziti rostlin, živočichů i jiných hub. Významné jsou i jejich mutualistické vztahy s rostlinami (mykorhiza), živočichy (pomoc s trávením zejména celulózy) nebo s řasami a sinicemi (spojení v lišejníky).

---

## 4. BIODIVERZITA EUKARYOT: ŽIVOČICHOVÉ

---

### 4.1 Nepřeberná diverzita živočišných druhů a forem

„Nyní ani nikdy v budoucnu nebude mít jeden člověk možnost osobně pozorovat vše, co je popsáno na následujících stranách.“<sup>8</sup>

Tak začíná Waldo L. Schmitt předmluvu svého textu o koryších v knize o bezobratlých. V roce 1931, kdy kniha vyšla, jich pochopitelně bylo popsáno méně než dnes. V současnosti je pro vědu popsáno více než 70 tisíc žijících druhů koryšů (ve smyslu „Crustacea“, tj. „koryších“ koryšů). Na přelomu 20. a 21. století se ukázalo, že jeden extrémně druhově bohatý taxon s více než milionem popsaných druhů je vnitřní větví koryšů (Pancrustacea, chcete-li všekoryšů).<sup>9</sup> Tímto taxonem, jenž drží z hlediska živočišné biodiverzity jednoznačně prvenství, jsou šestinozí (Hexapoda: hmyz, chvostokoci a méně známé hmyzenky a vidličnatky). Pan Schmitt by se asi nenadál, jak se možnost poznat všechny koryše za jeden lidský život stane ještě nedosažitelnější, než si myslel. V této kapitole se proto nepokusíme přiblížit vám veškerou živočišnou diverzitu, protože se nám to nemůže povést. Na úvod si jen zkusíme naznačit, kolik jakých živočišných druhů tu s námi v současnosti žije. (Pro ilustraci zde padne poměrně hodně čísel. Neučte se je nazpaměť, v průběhu času se stejně mění.) Již tuto část budeme prokládat různými medailonky méně známých živočišných skupin, od kterých se toho však můžeme mnoho naučit nebo které nějak zajímavě fungují. Následně se podíváme na to, jak vypadá a vypadal taxonomický systém živočichů a jak to souvisí zejména s vývojem biologii jednotlivých skupin.

Žijících druhů **živočichů (Metazoa)** je hodně – momentálně tvoří zhruba tři čtvrtiny všech popsaných eukaryot (cca 1,5 milionu ze 2 milionů druhů). Již bylo řečeno, že hmyz tvoří přes milion popsaných druhů. Samotný kmen **členovců (Arthropoda)**, kam spadají právě koryši vč. šestinohých, ale také stonožkovci či klepítkatci, obsahuje více než 80 % žijících živočišných druhů. Pokud k členovcům připočítáme další dva velké živočišné kmeny, **měkkýše (Mollusca)** a **strunatce (Chordata, kam spadají i obratlovci)**, sečetli jsme více než 90 % žijících živočišných druhů (**obr. 4.1**). I proto se na tyto tři skupiny zaměříme ve větším detailu dále. Zbylá živočišná diverzita je rozdrobená do více než dvou desítek kmenů (**ráměček 4.A**), a to značně nerovnoměrně. Najdeme zde jak kmeny obsahující přes 10 nebo 20 tisíc druhů: ploštěnce (Platyhelminthes), hlístice (Nematoda), kroužkovce (Annelida), žahavce (Cnidaria), a příhodně sem i houbovce (Porifera), kteří se 10 tisícům druhů rychle blíží, tak i kmeny s několika málo popsanými druhy.

---

<sup>8</sup> „It is not now nor will it ever be given to one man to observe all the things recounted in the following pages.“ Smithsonian Scientific Series, volume 10 (Shelled Invertebrates of the Past and Present).

<sup>9</sup> Synonymem Pancrustacea jsou též Tetraconata. Celá skupina by se mohla označovat také jako Crustacea (bez uvozovek, tj. značíme, že jde o monofyletický taxon). Názvy Pancrustacea/Tetraconata jsou však již zžitě.

**4.A KMENY A PODKMENY.** Jednotlivé kategorie jako kmen, podkmen, třída, řád, nadřád, čeleď a podobně se v biologii označují jako **ranky** nebo **taxonomické kategorie**. Jak jste se již dozvěděli v **kap. 1**, občas se hodí z hlediska jazykového (proto se dále dočtete např. o třídách měkkýšů), nejde však o žádné snadno porovnatelné jednotky, které by nám říkaly něco o biodiverzitě. Na jednu stranu se tak od jejich používání upouští a některé taxony jsou v současnosti bez ranku, na druhou stranu můžeme i v dnešní době narazit na debaty o tom, jaká skupina spadá do jaké kategorie. Důvody jsou obvykle spíše kosmetické – kmen zní honosněji než podkmen. Např. strunatci jsou dlouhodobě chápáni jako samostatný kmen se třemi podkmeny (kopinatci, pláštěnci a obratlovci), dle některých názorů by však každý z nich měl být povýšen na kmen. Změna ale nijak neovlivní to, jak strunatci fungují nebo jaká je jejich fylogeneze. Nabízí se tak shakespearovské: „Co sejde na jméně? I kdyby růži nazvali jinak, bude vonět stejně.“



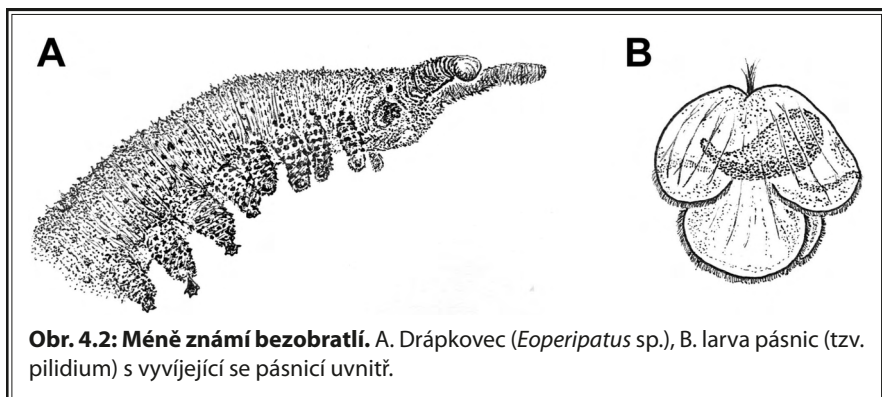
Samotné počty druhů jsou však jen dílkem skládačky poznání živočišné diversity. Vyšší množství druhů rozhodně neznamená, že je např. celkový počet jedinců nebo biomasa dané skupiny vyšší než biomasa nějaké druhově méně bohaté skupiny. Stejně tak počet druhů sám o sobě neříká nic o tom, jak je ta či ona skupina významná ekologicky – většina živočišných druhů je bezobratlá, obratlovci (60 tisíc druhů, cca 4 % živočišné biodiverzity) se však významnou měrou podílejí na utváření mnoha ekosystémů (a sami slouží jako ekosystémy pro mnoho bezobratlých). Žahavců je ještě méně než obratlovců, ale nebýt jich, tak neexistují korálové útesy hostící mnoho další biodiverzity. Podobně jsou na tom i další **ekosystémoví inženýři**, např. mravenci či termiti, kteří zdaleka nejsou největšími hmyzími skupinami. A pochopitelně množství druhů příliš neodpovídá tomu, jak moc je skupina známá lidem<sup>10</sup> nebo kolik pozornosti jí je věnováno. Živočichům důležitým z medicínského či hospodářského hlediska (domestikovaná zvířata, škůdci) a těm, kteří se nám z nějakého důvodu líbí, se dostává pozornosti výrazně více.

<sup>10</sup>Např. ostnokožce (či alespoň ježovky nebo hvězdice) lidé bezpochyby znají coby obyvatelé moří, ač jde o skupinu druhově relativně chudou.

Popularitu skupiny může zvyšovat i její fylogenetické postavení a význam pro evoluční výzkum. Příkladem budiž **drápkovci (Onychophora)**, v současnosti jediný čistě suchozemský kmen živočichů. U nás se s drápkovci nesetkáte, obývají pouze tropy a mírný pás jižní polokoule. Připomínají jemně ojiněné housenky s dlouhými masitými tykadly a kuželovitými nožičkami (**obr. 4.2A**). Navzdory roztomilému vzhledu však jde o drsné dravce vyzbrojené ostrými čelistmi, slinami, které lepí kořist, a také schopností vystříkovat rychle tuhnoucí lepivá vlákna. Zajímavé je i jejich rozmnožování – oplození je buď vnitřní, nebo samci odkládají spermatofoxy (balíčky spermií) na povrch těla samice. Specializované buňky samice pak pod spermatoforem poruší tělní stěnu a spermie se hemolymfou dostanou k vaječnicům. Většina druhů je živoroďa, a u části z nich se vyvinula **placenta**. (Existence placenty zdaleka není jen výsadou placentálních savců, jak uvidíte napříč touto brožurou.) Březost může trvat až 15 měsíců; déle než u většiny savců. Drápkovce však neproslavila diverzita morfologických a fyziologických podivností, ale jejich sesterská skupina – členovci. Výzkum se tak zaměřuje zejména na drápkovčí nervovou soustavu a vývojovou biologii pro srovnání s členovci. Velmi podobným magnetem na vědeckou pozornost jsou také kopinatci (Acrania), kteří byli dlouho považováni za sesterskou skupinu obratlovců (viz dále). V případě drápkovců a kopinatců má tato pozornost i určitou nevýhodu – ač jde o skupiny, které mají mnoho unikátních **odvozených znaků** po stamilionech let samostatné evoluce, máme často snahu se na ně dívat jako na **primitivní**, tedy na organismy nesoucí evolučně staré znaky a sloužící jako jakési „zrcadlo minulosti“ členovců nebo obratlovců. Alespoň však díky „slavným příbuzným“ máme tyto organismy lépe prostudované, než kdyby jejich příbuznými byly např. mechovky (Ectoprocta).

Podobný efekt slavných příbuzných se kupodivu příliš netýká **pásnic (Nemertea)**, jiného menšího kmene, který spadá do poměrně blízkého příbuzenstva měkkýšů a kroužkovců (a méně známých mechovek). Důvodem je možná i to, že jejich příbuznost byla pořádně rozpoznána až nedávno, jak si ukážeme dále. Pásnice mají ploché červovité tělo v řádu jednotek milimetrů až desítek metrů. Obývají jak moře, tak sladké vody a půdu. Typická pásnice je dravec aktivně vyhledávající potravu.<sup>11</sup> K zachycení kořisti jim slouží dlouhý vychlípitelný proboscis (chobot), který je v klidu sbalen ve speciální dutině. Tato dutina je zároveň naplněná tekutinou, která může pod tlakem svalů proboscis vychlípit naruby podobně, jako když si např. obracíte naruby rukáv svetry. Ani reprodukční chování pásnic kupodivu nepřitáhlo větší pozornost, ač mají extrémně dobré schopnosti regenerace a obecně jsou silně plastické – vývoj některých zahrnuje obrvenou larvu, přičemž mladá pásnice se sestaví uvnitř této larvy z několika vchlípených kusů tkáně. Malá pásnice pak prorazí stěnu larválního těla a zbytky larvy často sežere (**obr. 4.2B**). Kupodivu pásnice nejsou jediní živočichové, u kterých hotový živočich vzniká jen z malé části larvy – příkladem podobné

<sup>11</sup> Existují však i druhy parazitující nebo komenzálně žijící v jiných organismech. Např. pásnice rodu *Malacobdella*, které obývají plášťovou dutinu mlžů, se živí fytoplanktonem a dalšími částicemi vyfiltrovanými hostitelem.



**Obr. 4.2: Méně známí bezobratlí.** A. Drápkovec (*Eoperipatus* sp.), B. larva pásnic (tzv. pilidium) s vyvíjející se pásnicí uvnitř.

katastrofické metamorfózy budiž některé ježovky a ostatní **ostnokožci (Echinodermata)**.

Vraťme se však od malých pásnicích vetřelců zpátky k biodiverzitě. Až dosud jsme se bavili o popsané diverzitě rozdělené podle taxonů. Pokud bychom se podívali na **ekologické skupiny**, tedy na organismy, které sdružuje podobný životní styl, zjistili bychom, že extrémní množství živočišné biodiverzity tvoří **paraziti** (včetně parazitoidů, parazitů zabíjejících hostitele). Např. jeden z odhadů hovoří až o 300 tisících druhů helmintů (různých červovitých parazitů) parazitujících v obratlovcích. Pro srovnání, to je zhruba stejné množství jako počet známých druhů krytosemenných rostlin. Je však otázka, jak relevantní podobné srovnávání je; jiné odhady založené na názoru odborníků hovoří o zhruba čtvrtinových číslech a zřejmě ještě nějakou dobu potrvá, než budeme schopni diverzitu parazitů odhadnout s vyšší mírou přesnosti. Obecně je totiž problém, že velké množství současné biodiverzity parazitů i volně žijících organismů zůstává nepopsané.<sup>12</sup>

Fakt, že jsme ještě zdaleka nepoznali veškerou diverzitu, demonstruje i to, že nepopisujeme jen nové druhy, ale i předtím nepoznané varianty tělních plánů, na základě kterých jsou často ustaveny vyšší taxony. U živočichů takto došlo v posledních desetiletích k popsání tří nových kmenů: korzetek (Loricifera, popsány 1983), vířníkovců (Cycliophora, 1995, navzdory jménu nejsou blízcí příbuzní známých vířníků, Rotifera) a oknozubek (Micrognathozoa, 2000, ty naopak mají k vířníkům velmi blízko).<sup>13</sup> Jde sice o zvířátka mikroskopická, ale ne nutně vzácná. Např. (dlouho) jediný oknozubčí druh, *Limnognathia maerski*, byl sice původně objeven v prameňích na ostrově poblíž Grónska, následně se jej však povedlo nalézt i na ostrovech

<sup>12</sup>Organismů je hodně a preferenčně se zkoumají některé skupiny z dobře přístupných míst. Situaci komplikuje i současné „vymírání“ taxonomů. Obecně je ale asi celkem rozumné předpokládat, že nezanebatelná část živočichů jsou bezpáteříni paraziti, a to zejména asi paraziti hmyzu. Zájemce o více parazitů pak odkazujeme na **brožury 38. a 58. ročníku BiO**.

<sup>13</sup>Není bez zajímavosti, že na popisu všech tří se podílel jeden člověk, dánský biolog Reinhardt Møbjerg Kristensen, jinak též odborník na želvušky (*Tardigrada*).

u Antarktidy a také v Evropě. Oknozuby tedy pravděpodobně obývají řadu míst, jen je zatím nikdo nenašel. Navíc v době vzniku této brožurky byly některé populace popsány jako nový druh. Ještě nápadnější ukázkou přehliženě diverzity jsou vírníkovci, které měla řada lidí doslova pod nosem a přesto si jich nevšimla. Vírníkovci totiž provádějí většinu svého komplikovaného životního cyklu s několika larvami na povrchu těla humrů využívaných pro kulinářské účely. Po popsání v 90. letech se přišlo na to, že vírníkovci byli pozorováni minimálně o tři desetiletí dříve, drobným shlukům malých živočichů však nikdo tehdy nepřikládal větší význam.

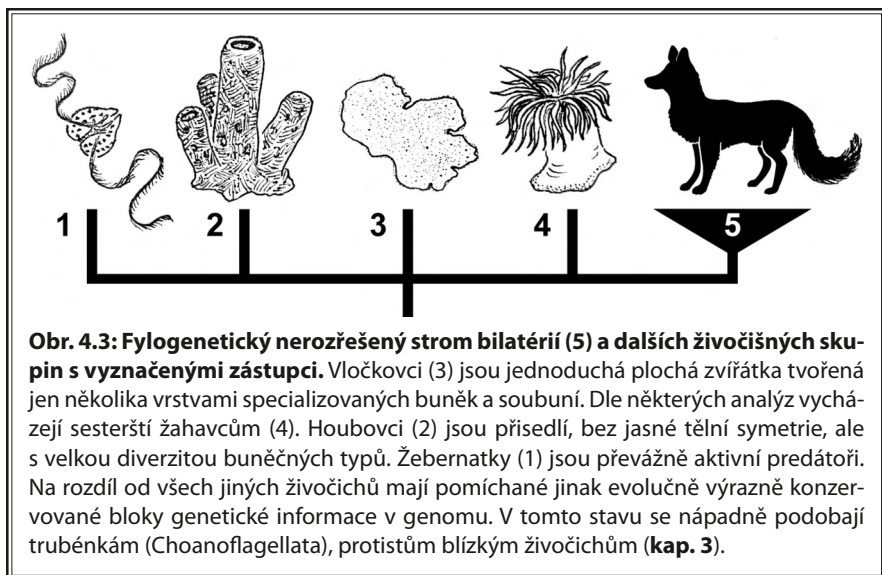
Do období objevů nejnovějších živočišných kmenů zároveň spadá i počátek revoluce v našem chápání fylogeneze živočichů. Na vině však nebyly nové kmény, ale rozvoj a aplikace molekulární fylogenetiky. (Ty ostatně můžou i za onu novou oknozubku nebo za rozdíly mezi taxonomickým systémem prezentovaným zde a v **brožuře 50. ročníku BiO** z roku 2015.) Neplatí však, že by molekulární fylogenetika byla všespásná – záleží, jaké geny (či kusy genomů) se analyzují a jak. Navíc třeba dále zmíněným žebernatkám řada genů chybí a můžeme u nich získat různé výsledky, pokud analyzujeme stejná data různými pokročilými metodami.

Popis fylogenetických vztahů mezi živočišnými skupinami se před molekulárními metodami opíral o morfologické znaky. Pravděpodobně nejnápadnějším a dodnes platným je rozdělení živočichů podle toho, zda se u nich vyskytuje dvoustranná tělní symetrie, tj. jestli můžeme živočichy rozdělit na víceméně zrcadlovou pravou a levou polovinu. **Dvoustranně souměrní živočichové (Bilateria)** tvoří velké monofylum zahrnující většinu živočišných kmenů s výjimkou čtyř: **houbovců (Porifera)**, **žebernatek (Ctenophora)**, **vločkovců (Placozoa)** a **žahavců (Cnidaria)**. Tato čtveřice jistě není monofyletická, konkrétní vztahy mezi kmény ale nejsou uspokojivě dořešeny. Palčivou otázkou je zejména to, zda jsou všem ostatním živočichům sesterské žebernatky, nebo houbovci, v obou případech skupiny velmi svérázné (**obr. 4.3**). Poměrně stabilně vychází, že žahavci mají blíže k bilateriím než k houbovcům.

Jak ale dále rozdělit Bilateria? Kde vůbec začít hledat morfologické znaky, které nám pomohou odhalit vztahy mezi ploštěnkou, vážkou, ježovkou, klokanem, žízalou a mnoha dalšími? Nabízí se povrchní podobnost organismů – např. na základě článkování těla se dříve myslelo, že by k sobě měli patřit členovci a kroužkovci, přičemž drápkovci pro svůj mírně červovitý a zároveň nohatý vzhled představovali jakýsi „mezičlánek“ mezi těmito dvěma skupinami. Podobně u sebe často dříve končily různé červovité organismy, např. ploštěnci a pásnice. (Celkem pochopitelně: pokud by se vám v našich vodách podařilo nalézt malou pásnici pásemničku sladkovodní, *Protoma graecense*, snadno byste ji mohli zaměnit za ploštěnku.) Podobné znaky se však později ukázaly jako zavádějící. Zároveň morfologických znaků není nikdy dost. Pro navýšení počtu dostupných znaků se tak často sáhlo k průběhu embryonálního a larválního vývoje. Celým embryonálním vývojem se zde zabývat nebudeme (více detailů

viz **brožura 53. ročníku BiO**), některé pojmy je však důležité vyjasnit, mj. proto, že odkazy na ně dodnes najdeme v názvech některých taxonů.

Důležitou událostí v embryonálním vývoji živočichů je **gastrulace**. Při procesu gastrulace se embryo (v této fázi zvané gastrula) začne přeskládat – vchlípením svých částí, migrací buněk a podobně. Jednu takovou schematickou gastrulu můžete vidět na obrázku (**obr. 4.4**). Zásadní je, že v gastrule takto vzniknou oddělené skupiny buněk. Těmto skupinám říkáme **zárodečné listy**. Zárodečným listem, který je na povrchu embrya, je **ektoderm**, ze kterého obvykle vznikají různé povrchové struktury, a také nervová soustava, která se z povrchu embrya později zanoří dovnitř. Protipólem ektodermu, tedy vrstvou, která vystýlá dutinu vchlípenou dovnitř embrya, je **entoderm (endoderm)**. Z něj vzniká velká část trávicí soustavy a jejích výchlepek. (U obratlovců tedy například plynový měchýř nebo plíce. Zkuste se zamyslet, z jakého zárodečného listu budou vznikat vzdušnice hmyzu.) Třetím zárodečným listem, který se různými způsoby dostává mezi ektoderm a entoderm, je **mezoderm**. Z něj následně vzniká svalovina a další pojiva, cévní soustava, pohlavní žlázy apod. Berte toto rozdělení spíše orientačně; různé struktury mohou vznikat kombinací různých zárodečných listů nebo mohou mít různý původ. (Případně situaci dále komplikuje složitější vývoj živočicha – viz katastrofická metamorfóza pásnic výše.) U obratlovců se od vznikající nervové trubice navíc odděluje **neurální lišta**, populace buněk, které se rozlezou po těle a vytvoří mj. pigmentové buňky, Schwannovy buňky, mnoho buněk, ze kterých vznikají neurony, nebo buňky tvořící některé kosti či chrupavky. (Týká se typicky kostí hlavy, mnoho jiných kostí vzniká z mezodermu.) Když tedy na ulici



potkáte psa se zkrácenou čelistí, povislýma ušima a bílým flíčkem na čele, hleďte za tím z velké části neurální lištu.

Vzhledem k tomu, že neurální lišta vzniká na rozhraní nervové soustavy a povrchu těla, je považována za odnož ektodermu. Na druhou stranu z ní vzniká tak ohromné množství různých buněčných typů a struktur (velká část hlavy, pravděpodobně také silné kostěné pancíře dávných obratlovců), že někteří autoři považují neurální lištu za čtvrtý zárodečný list. Často se však dál mluví jen o třech zárodečných listech. I proto se bilatériím dříve říkalo Triblastica, tedy „trojlístí“. Naopak u žahavců, žebernatek a vložkovců – houbovce nikdo moc neřešil – se vycházelo z předpokladu, že mají pouze dva zárodečné listy (chybí jim mezoderm). Říkalo se jim proto „Diblastica“. Jednoduchá představa byla taková, že když se podíváme např. na nezmaru, povrch jeho těla tvoří ektoderm, zatímco výstelku jeho lácky entoderm. Problém však je, že nezmar není nejlepším reprezentantem žahavců (**rámeček 4.B**) a celá představa je zjednodušená. U některých žebernatek či žahavců byly již poměrně dlouho známé buňky, které aktivitou svých genů odpovídaly spíše mezodermu. Detailní pohled na aktivitu genů u sasanek následně odhalil, že většinu jejich lácky tvoří ve skutečnosti mezoderm (**obr. 4.4**). Název „Diblastica“ – který ani předtím neoznačoval monofyletickou skupinu – tak ztratil i svůj funkční význam. Je tedy lepší se jeho používání vyvarovat.

Podobně již na smetišti dějin skončilo taxonomické dělení bilatérií na základě uspořádání mezodermu. Značná pozornost se totiž věnovala tomu, jestli mezoderm vyplňuje tělo živočicha v podobě více či méně kompaktní hmoty zvané **mezenchym**, nebo vystýlá a ohraničuje dutinu, ze které se nedá dostat ani k ektodermu, ani k entodermu. Této dutině se říká **coelom** (vyslovuje se s c na začátku, tedy „célom“). Přítomnost či nepřítomnost coelomu a případné porovnávání jeho údajných homologií se dlouho používaly pro určování příbuznosti, dnes však víme, že tyto struktury mají různý původ a pro odvozování příbuznosti se nehodí. Např. ač jsou ploštěnci odvo-



zenou skupinou živočichů, coby acelomátní (ti bez coelomu) byli chápáni jako evolučně primitivní. Tato pověst se jich drží dodnes. Původně byly k ploštěncům řazeny i pásnice. Záhy však taxonomové přišli na to, že pásnice, ač „ploštěnkoidní“ a vyplněné mezenchymem, mají i coelom: jednak je to ta dutina, ve které je uložen chobot, jednak je to uzavřená cévní soustava. Fylogeneticky šlo o oříšek, který, jak již víme, nemá na základě coelomu cenu řešit. Z hlediska fungování živočichů je však dobré o coelomech vědět – čistě acelomátní tělní plán pravděpodobně značně omezuje velikost těla či životní styl. Např. vznik coelomu v podobě cévní soustavy u pásnic umožnil lepší rozvod látek po těle<sup>14</sup> a zároveň uvolnil prostor pro svalovinu potřebnou při aktivním lovu. Obecně pak platí, že coelom typicky najdeme u větších živočichů nebo u těch, kteří ryjí v zemi a využívají coelom natlakovaný tekutinou coby hydrostatickou kostru.

Kromě coelomu se pozornost u bilaterií zaměřovala a stále zaměřuje také na osud **blastoporu**, štěrbiny, přes kterou při gastrulaci dochází k přesunům buněk dovnitř embrya. Často jde o místo, kde se následně stýká ektoderm s vchlípeným entodermem. Učebnicová představa je taková, že váček vchlípeného entodermu pak prorůstá dále embryem, až se dotkne jeho stěny, se kterou se spojí. Výsledkem je pak jakási roura (budoucí trávicí trubice), která je otevřená na obou koncích. A právě osud těchto dvou „děr“ – blastoporu a druhého otvoru – se může lišit. Pokud z blastoporu vznikají ústa a z druhého otvoru řít, mluvíme o **prvoústosti (protostomii)**. Pokud je to obráceně a ústa vznikají až z druhého prolomeného otvoru, jde o **druhoústost (deuterostomii)**. Bilateria se tak dělila na dvě monofyla, **prvoústé (Protostomia)** a **druhoústé (Deuterostomia)**. (K tomu, kdo do těchto skupin patří, se ještě vrátíme.) Problém však je, že učebnicové pojetí dobře neodráží realitu. Např. málo známí hlavatci (Priapulida), kteří spadají mezi prvoústé, jsou více učebnicově druhoústí než většina druhoústých. Z podobného důvodu řada různých potížistů dlouho cestovala systémem sem a tam. Asi nejnápadnější byl tento problém u ploutvenek (Chaetognatha), drobných a silně jedovatých mořských dravců tvaru torpéda, kteří, ač funkčně druhoústí, snad již nadobro zakotvili mezi prvoústými. Problémy dělali i ramenonožci (Brachiopoda), přísedlá schránkatá zvířátka s filtračním aparátem, která dnes spolu s dalšími filtrátory (chapidlovkami /Phoronida/, mechovkami /Ectoprocta/ a mechovnatci /Entoprocta/) náleží do příbuzenstva měkkýšů, kroužkoců a pásnic v rámci prvoústých. Zde byl největším zádrhelem fakt, že mezi ramenonožci najdeme jak druhy prvoústé, tak druhoústé. Obecně platí, že striktní prvoústost a druhoústost je v přírodě vzácná, a zejména v rámci prvoústých je diverzita toho, jak ústa a řít vznikají, velmi velká. Až dosud jsme zamlčeli **amfistomii**, tedy „obouústost“ při které se blastoporus přehradí uprostřed a vzniknou z něj jak ústa, tak řít. (Děje se tak například u drápkoců, některých kroužkoců či hmyzu.) Navíc není nijak vzácné, že se různé

---

<sup>14</sup>A snad i možnost dorůstat větších délek. Nejdelší nalezená pásnice pásmovka velká (*Lineus longissimus*) údajně měřila až 55 m. Je však možné, že byla pouze protažená. Skromnější odhady tak hovoří „jen“ o 30 m.

**4.B VOLBA REPREZENTANTŮ.** Chceme-li poznat nějakou skupinu organismů, obvykle skončíme u toho, že se – alespoň ze začátku – zaměříme na pár vybraných zástupců. Pokud se daný organismus dal sehnat prakticky za rohem a snadno se prezentoval ve výuce, byl to příjemný bonus. Typickým zástupcem žahavců (nejen) v našich učebnicích se snad proto stal nezmar (*Hydra*). Jde však o volbu nešťastnou vzhledem k tomu, že jde o žahavce značně odvozeného, se zjednodušenou tělní stavbou, ale zároveň s poměrně složitým zárodečným vývojem. Proto se dnes častěji sahá spíše po modelových korálnatcích, např. sasance rodu *Nematostella*, u které došlo k výše zmíněnému objevu mezodermy. Podobný problém s reprezentanty se týká i dalších skupin. Např. **kroužkovci (Annelida)** se obvykle představují na žížale, ač je to zhruba stejné, jako bychom coby typického zástupce savců uváděli narvala. Některé kroužkovčí znaky pochopitelně jdou zobecnit, jiné příliš ne. Máme pak tendenci zapomínat, že pro řadu jiných linií kroužkovců je naopak běžné mít různé výraznější tělní přívesky nebo hlavu vyzbrojenou tykadly, makadly, chapadly či kusadly. Vzácné nejsou ani různé choboty, složené či jednoduché oči nebo výrazné žábry. Všechny tyto struktury jde navíc dále modifikovat – zmiňme např. jemně dělená makadla rournatců (Sabellidae) sloužící k dýchání i filtraci potravy. Diverzita forem a životních stylů kroužkovců je pak extrémní; najdeme zde všechno možné od parazitických plazmodiovek (Orthonectida) tvořených jen několika málo buňkami přes aktivní dravce, prorývače a probírače sedimentů i přisedlé filtrátory až po mohutné hlubokomořské riftie (*Riftia*), které si v sobě pěstují chemosyntetické bakterie krmené sloučeninami síry. Spadají sem též rypohlavci (Echiura) či parazitický lilijovci (Myzostomida) dříve považováni za samostatné kmeny. Zvláštní jsou také sylidky (Syllidae). Mj. zahrnují stromečkovitě větvené formy (např. rod *Ramisyllis*), ale také druh *Megasyllis nipponica*, který si při rozmnožování doslova „postaví hlavu“. Podobně jako někteří jiní kroužkovci, i tento druh odhazuje část svého těla naplněnou pohlavními buňkami, které se později uvolní a dojde k oplození. U *Megasyllis* však této části před oddělením na předním konci narostou oči a tykadla a vytvoří se i jednoduchý mozek. Celá rozmnožovací část po osamostatnění aktivně odplave pryč.

otvory uzavírají a pak zase otevírají nebo vznikají někde jinde. Celá situace je tedy výrazně komplikovanější, než se může zdát z učebnic.

Názvy taxonů Protostomia a Deuterostomia tedy již neodráží to, jaký typ stomie jednotliví živočichové mají. Platnost taxonů tento fakt nijak neovlivňuje a dělení bilaterií na Protostomia a Deuterostomia se používá dodnes. Deuterostomia jsou z této dvojice výrazně menší skupinou; zahrnují strunatce (Chordata), polostrunatce (Hemichordata, tedy mořské žaludovce a křídložábříky, mezi které spadají i graptoliti, známé prvohorní fosilie) a ostnokožce (Echinodermata). Polostrunatci společně

s ostnokožci tvoří monofylum zvané Ambulacraria. Protostomia pak zahrnují většinu zbývajících kmenů. Ty můžeme rozdělit do dvou monofyletických skupin: **Ecdysozoa** a **Spiralia**. Ecdysozoa zahrnují živočichy, kteří provádějí **ekdyzi**, tedy svlékání kutikuly. Spadají sem členovci, drápkovci a želvušky, dále pak hlístice a také parazitičtí strunovci (Nematomorpha) a poté několik menších kmenů (hlavatci, korzetky či drobné rypečky, Kinorhyncha). Do skupiny Spiralia (někdy též Lophotrochozoa) pak spadají zbývající menší i větší kmeny včetně měkkýšů, kroužkovců, ploštěnců či vířníků. Vnitřní vztahy spirálií dosud nejsou plně vyřešeny.

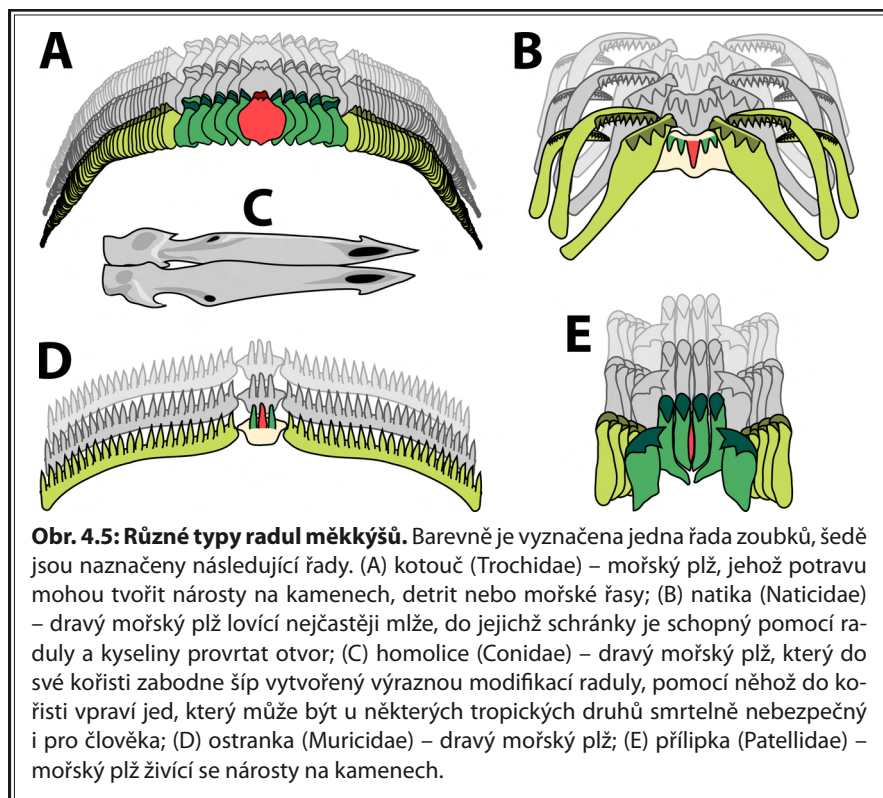
Existuje však ještě jedna skupina bilatérií, která zaslouží zmínku, zejména proto, že má potenciál výše nastíněné rozbít. Touto skupinou je kmen **Xenacoelomorpha**, zahrnující mlžojedy (Xenoturbellida) a praploštěnce (Acoelomorpha). V obou případech jde o placatá nebo červovitá zvířátka, která jsou strukturně zajímavá mj. tím, že jim řada struktur (např. některých orgánových soustav) chybí nebo existuje jen přechodně. V minulosti proto byla Xenacoelomorpha považována za divné ploštěnky. Dnes vycházejí buď sesterská všem ostatním bilatériím, nebo spadají dovnitř Deuterostomia, kde často vycházejí sesterská Ambulacraria (tedy ostnokožcům + polostrunatcům). Problém však je, že v řadě prací, kde se Xenacoelomorpha druzí s Ambulacraria, najednou vycházejí parafyletická Deuterostomia. Jinými slovy: strunatci (Chordata) najednou odskakují kamsi bokem. Protostomia ve všech těchto případech vycházejí jako dobré monofylum. Zřejmě se stále v rámci živočišného systému máme na co těšit jak na úrovni čtyř bazálních kmenů (houbovců, žebernatek, vložkovců a žahavců), tak bilatérií, v rámci nichž bude třeba nějak urovnat Xenacoelomorpha, Ambulacraria, strunatce a Protostomia.

## 4.2 Měkkýši

Měkkýši (Mollusca) představují druhý nejpočetnější kmen živočichů s více než 100 000 recentními druhy. Není proto divu, že na zástupce této skupiny můžeme narazit takřka kdekoli – od hlubokomořských příkopů přes holé skalní stěny až po železniční násypy. Spolu se širokou škálou nejrůznějších obývaných habitatů můžeme u měkkýšů pozorovat i nepřeborné množství rozmanitých morfologických adaptací a životních strategií – od droboučkových druhů nepřesahujících 1 milimetr po největší známé bezobratlé živočichy, od přisedlých filtrátorů po aktivní predátory. V této kapitole se vám pokusíme představit alespoň malou část jejich rozmanitosti.

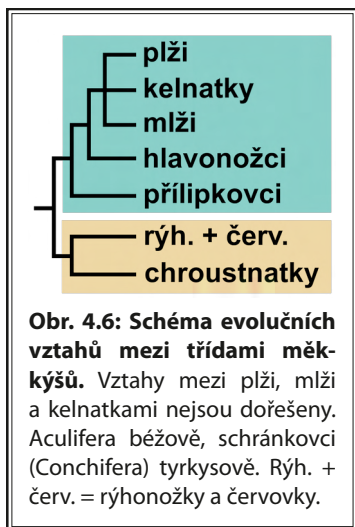
Než se do toho pustíme, je potřeba alespoň krátce zmínit, co takto různorodou skupinu naopak spojuje. Nebudeme zde dopodrobna rozebírat všechny apomorfie měkkýšů, uvedeme si jen ty, které pravděpodobně sehrály významnou roli v diverzifikaci měkkýšů. Jednou z nejvýznamnějších evolučních novinek měkkýšů je **radula** sloužící k příjmu a zpracování potravy. Vyskytuje se u zástupců všech tříd měkkýšů s výjimkou mlžů, kteří ji druhotně ztratili společně s redukcí celé hlavy. Jedná se o chitínovou pásku obvykle s velkým počtem drobných zoubků uspořádaných v řadách, která po celý život jedince na jedné straně postupně degraduje, zatímco na druhé dorůstá. Konkrétní tvar, počet a případná mineralizace zoubků různými anorganickými

látkami pak do značné míry odráží typ přijímané potravy (viz **obr. 4.5**). Díky tomu může radula jednotlivým druhům sloužit jako škrabka na oškrabávání různých nárostů z kamenů či kůry stromů, struhátko na okrouhávání listů rostlin, pinzeta na vybírání potravy ze sedimentu, rašple na prodávání schránky jiných měkkýšů nebo třeba jedový šíp k rychlému usmrcení kořisti. Předpokládá se, že radula sehrála v evoluci měkkýšů klíčovou roli, a to zejména otevřením široké škály potravních nik. Dalším a zcela určitě nejznámějším společným znakem měkkýšů je schopnost vytvářet struktury z uhličitanu vápenatého, ať už se jedná o celistvou jedno- nebo dvoudílnou schránku, jednotlivé destičky, nebo drobné jehličky či šupinky. Vzhledem k výrazným rozdílům v charakteru, uspořádání a vzhledu těchto vápenatých struktur u různých tříd měkkýšů se jimi budeme podrobněji zabývat v příslušných částech následujícího textu. Pro zajímavost zde ještě zmíníme, že plž *Chrysomallon squamiferum* k vytvoření vnějších struktur využívá kromě uhličitanu vápenatého i sulfidy železa. Ty u některých populací tohoto druhu tvoří svrchní vrstvu ulity a zároveň jsou součástí šupin pokrývajících pokožku nohy. Použití takto neobvyklého materiálu, který v exoskeletu žádného jiného živočicha nebyl dosud nalezen, nejspíše souvisí s extrémním prostře-



**Obr. 4.5: Různé typy radul měkkýšů.** Barevně je vyznačena jedna řada zoubků, šedě jsou naznačeny následující řady. (A) kotouč (Trochidae) – mořský plž, jehož potravu mohou tvořit nárosty na kamenech, detrit nebo mořské řasy; (B) natika (Naticidae) – dravý mořský plž lovící nejčastěji mlže, do jejichž schránky je schopný pomocí raduly a kyseliny provrtat otvor; (C) homolice (Conidae) – dravý mořský plž, který do své kořisti zabodne šíp vytvořený výraznou modifikací raduly, pomocí něhož do kořisti vpraví jed, který může být u některých tropických druhů smrtelně nebezpečný i pro člověka; (D) ostranka (Muricidae) – dravý mořský plž; (E) přílipka (Patellidae) – mořský plž živící se nárosty na kamenech.

dím v okolí hlubokomořských hydrotermálních průduchů, které tento druh obývá. Podobně jako jiní živočichové, kteří zde žijí, mu s výživou pomáhají chemoautotrofní endosymbiotické bakterie. Předpokládá se, že hlavní funkcí tvorby a zabudování sulfidů železa do schránky a šupin je ukládání odpadní síry produkované těmito bakteriemi.



Kdo všechno mezi měkkýše patří? Celkem osm tříd měkkýšů podle současných poznatků dělíme na dvě monofyletické skupiny (viz obr. 4.6). První z nich (skupina Aculifera) sdružuje třídy bez kompaktní schránky – červovky, rýhonožky a chroustnatky. **Červovky (Caudofoveata)** a **rýhonožky (Solenogastres)** jsou skupiny s více či méně protáhlým červovitým tvarem těla, jejichž kutikula je vyztužená drobnými vápnitými šupinkami či jehličkami, které jsou produkovány pokožkovými buňkami. Obě tyto skupiny jsou druhově poměrně málo početné, nicméně jsou rozšířené v oceánech a mořích celého světa. **Červovky** tráví většinu svého života zahrabané v sedimentu, z něhož pomocí pinzetkovité raduly vybírají detrit nebo drobné organismy, kterými se živí. Mořské

dno obývají i **rýhonožky**, které získaly své české jméno podle silně osvalené nohy umístěné v prohlubni táhnoucí se po spodní straně těla. Ta je uzpůsobená ke šplhání po korálech, jejichž polypy se rýhonožky živí, vyštourávajíc je z jejich vápnitých příbytků pomocí hřebinkovité raduly. Poslední třídou skupiny Aculifera jsou **chroustnatky (Polyplacophora)**, čítající asi 1000 recentních druhů. Jak jejich vědecké jméno napovídá, tělo chroustnatek svrchu kryje vícero (u recentních druhů vždy osm) uhličitánových destiček, které mohou být částečně nebo zcela překryté pláštěm. Tyto destičky jsou protkány sítí smyslových kanálků, v nichž se u některých chroustnatek nacházejí světločivné buňky a několik rodů zde má vyvinuté i oči. Jejich čočky jsou tvořené stejným materiálem jako destičky – aragonitem, pročež jsou zcela unikátní, neboť jde o jediné známé čistě anorganické čočky u recentních živočichů. S chroustnatkami se můžete běžně setkat v přílivové zóně skalnatých pobřeží, ale vyskytují se na dně moří i v hloubkách několika kilometrů. Pomocí přísavkovité nohy lezou po kamenech či jiném podkladu a ožirají nejrůznější nárosty. Běžná velikost chroustnatek je několik centimetrů. Pravým obrem této skupiny je pak chroustnatka obrovská (*Cryptochiton stelleri*), která dosahuje velikosti až 40 cm a hmotnosti více než 2 kg.

Zbývající třídy měkkýšů, u kterých se vyvinula celistvá jedno-, případně dvou-  
dílná schránka, řadíme do skupiny schránkovci (Conchifera). Pravděpodobně ba-

zální třídou schránkovců jsou **přilipkovci (Monoplacophora)**, relativně drobní měkkýši s čepičkovitou schránkou, kteří byli dlouhou dobu považováni za vymřelou prvohorní skupinu. Zlom nastal v roce 1952, kdy zaoceánská expedice *Galathea* vylovila z hloubky 3 570 m poblíž Kostariky 10 živých přilipkovců, což byla událost, která je dodnes zoologickým významem srovnávána s objevem latimérie (byť její hlavní protagonist je o něco méně atraktivní a známý). Tento první objevený recentní druh dostal na počest expedice jméno *Neopilina galathea*. Od té doby bylo obvykle ze značných hloubek různých světových oceánů a moří popsáno přibližně 30 žijících druhů. Nicméně pravdou zůstává, že období největší slávy již mají přilipkovci za sebou a při prozkoumávání mořských ekosystémů se s nimi téměř jistě nepotkáte. Až proto na skalách v přílivové zóně objevíte měkkýše s čepičkovitou schránkou, neradujte se, že jste objevili živoucí fosilii, a vězte, že máte co do činění se zástupcem přílipek (Patellogastropoda) – bazální skupiny plžů, která má s přilipkovci společný jen ten tvar schránky a sedm písmen v českém jméně.

Stejně tak i zlaté časy druhové rozmanitosti **hlavonožců (Cephalopoda)** jsou již minulostí. Zatímco z fosilního záznamu je popsáno asi 10 000 druhů hlavonožců, jejich současná diverzita je více než desetkrát nižší. Potkat je však i dnes můžeme v mořích celého světa od mělčin po temné hlubiny, a to jak na dně, tak volně plovoucí v jakékoli části vodního sloupce. Někteří kalmaři (skupina Ommastrephidae) jsou schopni v případě potřeby i vyskakovat nad vodní hladinu a plachtit až několik desítek metrů vzduchem. Až na výjimky se jedná o aktivní predátory, kteří jsou mimo radulu k lovu vybaveni i zobanovitými čelistmi. Většina hlavonožců s vnější schránkou již vymřela – koncem křídý takto skončila éra emblematických amonitů, jejichž obří schránky zdobí chodby mnohých muzeí. Jedinými přeživšími hlavonožci s vnější schránkou je několik málo druhů loděnek. U dalších druhů se setkáváme jen s vnitřní schránkou, která může mít různou podobu. U olihni, krakatic a jejich příbuzných nabývá formy tenké průhledné destičky (gladius, mečík), u sépií má podobu známé sépiové kosti, což je druhotně zvápenatělý mečík. U spirálovce stočeného (*Spirula spirula*) můžeme najít spirální vnitřní schránku sloužící k regulaci vztlaku. Chobotnice a jejich nejbližší příbuzní mají schránku zcela redukovanou. U jednoho druhu chobotnice – argonauta pelagického (*Argonaut argo*) – však došlo k sekundárnímu vzniku vnější schránky tvarem připomínající loď bájných argonautů. Tu nacházíme pouze u samic a slouží jako kočárek pro odchování mláďat.

Hlavonožci se sice nemohou srovnávat s plži či mlži v druhové bohatosti, zato drží prvenství ve velikosti nejen mezi měkkýši, ale mezi všemi bezobratlými. Dlouho se tímto titulem honosila známá krakatice obrovská (*Architeuthis dux*) s hmotností ke 300 kg a délkou téměř 15 metrů. V roce 2007 přebrala štafetu nejtěžšího bezobratlého samice kalmara Hamiltonova (*Mesonychoteuthis hamiltoni*) vážící bezmála půl tuny. Zůstává však otázkou, jak obrovské kalmary dosud mořské hlubiny skrývají. Zatímco chytit plně vzrostlou krakaticu obrovskou není zas taková vzácnost, ulovené dospělce kalmara Hamiltonova bychom spočítali na prstech jedné ruky. Při odhadu

maximální velikosti se musíme spolehnout na rozměry zobanovitých čelistí nalezených v žaludcích vorvaňů – ty ukazují na existenci jedinců vážících až 700 kilogramů. Sluší se nicméně podotknout, že fantaskní představy krakenů přesahujících délkou 50 metrů můžeme s klidem odkázat do říše verneovek a námořnických báchorek. Tyto pofidérní odhady se zpravidla zakládají na měření průměru otisků přísavek nalezených na tělech vorvaňů a následně extrapolaci délky útočící krakatice. Velikost jizev se však může během růstu kytovců značně zvyšovat, případně mohou být otisky přísavek zaměněny za jizvy způsobeny úplně jiným organismem, třeba mihulí.

**Kelnatky (Scaphopoda)** získaly své české jméno podle tvaru schránky některých druhů, který připomíná hodně zmenšený sloní kel. Na rozdíl od sloního klu je však schránka kelnatek po celé délce dutá a otevřená na obou koncích, takže skrze ni může kolem kelnatčího těla proudit voda. Kelnatky žijí na dně moří, kde kotvičkovitou nohou prorývají substrát. Dlouhými chapadélky (tzv. kaptakuly) vybírají ze sedimentu potravu, kterou z velké části představují dírkonošci. Jejich pevné schránky kelnatky snadno prostrouhnou pomocí raduly fungující podobně jako mlýnek na pepř.

S žádnou z doposud zmiňovaných skupin měkkýšů se v naší přírodě nesetkáme, neboť se nedokázaly vymanit z mořského prostředí – to se zadařilo až **mlžům (Bivalvia)**. Téměř všech 30 tisíc zástupců této třídy se živí filtrací detritu z okolní vody pomocí žaber. S tím souvisí rozsáhlé přestavby těla, především výše zmiňovaná redukce celé hlavy včetně nepotřebné raduly. I když se většina druhů mlžů může aktivně pohybovat pomocí svalnaté nohy nebo reaktivního pohybu opakovaným zavíráním a otevíráním lastury, některé druhy na pohyb zcela rezignovaly. Příkladem jsou slávky, ústřice, kyjovky nebo slávičky žijící v dospělosti přisedle, což se často projevuje v asymetrickém tvaru schránky. Jiné druhy žijí uvnitř substrátu, kterým může být nejen sediment dna, ale třeba i dřevo nebo vápencový útes. Zatímco šášeň lodní (*Teredo navalis*), vrtající ve dřevě, měla v minulosti na svědomí potopení nejednoho korábu, datlovky vrtavé (*Lithophaga lithophaga*) byly pro člověka vždy vyhledávanou pochoutkou, a neuchránil je ani život ve skalních útrobách. Jejich lov (nebo spíš těžba?) je dnes ve většině středomořských států zakázán.

S přechodem na pasivní způsob života se však mlži nemuseli nutně vzdát své pohyblivosti. Podobně jako u většiny ostatních vodních měkkýšů žijí larvální stadia mlžů ve vodním sloupci jako součást planktonu, a šíří se tak na nová stanoviště. Zástupci sladkovodního řádu Unionida, kam řadíme známé škeble, velevrby a perlorodky, se navíc naučily stopnout si „rybí taxi“. Jejich parazitické larvy (glochidia) se po opuštění těla matky přichytávají na kolem plovoucí ryby, nejčastěji k jejich žábřám, kde se živí tkání hostitele. Po určité době odpadají, zahrabávají se do substrátu a vrací se ke spořádanému mlžimu životu.

**Plži (Gastropoda)** představují druhově nejpočetnější třídu měkkýšů s více než 70 000 druhů. Zároveň se jedná o jedinou skupinu tohoto kmene, která kromě sladkovodních a mořských habitatů osídlila i souš. Při osidlování souše, ke kterému došlo mnohokrát nezávisle na sobě u různých skupin plžů, sehrála naprosto zásadní roli je-

jich schránka. Ta obvykle zajišťuje hned několik důležitých funkcí. Umožňuje úpon svalů, poskytuje ochranu proti predátorům a mimo vodní prostředí zabraňuje vyschnutí. Pro měkkýše s neustále vlhkým tělíčkem, ze kterého se odpařuje voda v podstatě stejnou rychlostí jako z volné vodní hladiny, se jedná o funkci naprosto zásadní. Tvar schránky, ať už spirálovitý, nebo čepičkovitý, stejně jako u dalších tříd měkkýšů navíc umožňuje neustálé postupné přirůstání schránky, a tedy kontinuální růst živočicha. Díky tomu v životním cyklu měkkýšů chybí zranitelná stadia v období bezprostředně po svleku, kdy je živočich snadnou kořistí predátorů, jako je tomu u jiných taxonů s exoskeletem.

Základním tvarem, ze kterého jsou také odvozeny ulity většiny druhů plžů, je spirála. Ta se může stáčet po, nebo proti směru hodinových ručiček. Podle toho rozlišujeme schránky pravotočivé, respektive levotočivé (**obr. 4.7**), přičemž směr stáčení je v rámci jednotlivých druhů překvapivě jednotný. Točivost schránky se totiž odráží v uspořádání celého těla, včetně pozice pohlavních orgánů. Kvůli tomu se pravotočivý jedinec obvykle nemůže úspěšně pářit s jedincem levotočivým, čímž mezi nimi vzniká reprodukční bariéra, vedoucí buďto k bezdětnosti aberantního (nestandardně točivého) nešťastníka, nebo vzácně i ke vzniku nového druhu (o neobvyklých mechanismech dědičnosti točivosti schránky se můžete více dočíst v loňské **brožuře 59. ročníku BiO**). Je s podivem, že mezi plži drtivě převládají druhy s pravotočivou ulitou, ale těžko říct proč – snad dílem náhody.

Spirálovitá stavba ulity může dát vzniknout nepřebernému množství tvarů změnou jen několika málo parametrů, jako je tvar průřezu závitů, rychlost změny tohoto průřezu na jednu otáčku kolem osy, roztaženost závitů od osy a podobně. Tím je možné získat velmi rozličné tvary schránek od špičatých protáhlých závornatek přes kulaté páskovky až po placaté okružáky. Čím je tvar ulity jednotlivých druhů určen? Jedna z nevýhod ulity je, že nepůsobí jenom jako ochrana, ale často i jako celkem výrazná zátěž. Tvar ulity je pak jeden z faktorů, který může tuto nevýhodu o něco zmírnit posunutím těžiště do vhodného místa. Výhodné umístění těžiště, a tedy i tvar ulity, se přitom liší podle toho, kde a jak se plž nejčastěji pohybuje. Zejména záleží na tom, zda



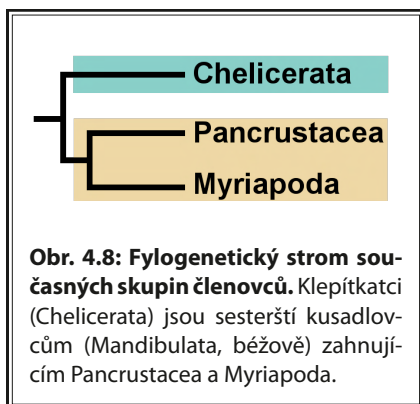
**Obr. 4.7: Levotočivá (vlevo) a pravotočivá (vpravo) ulita.** Točivost schránky snadno určíme v postavení schránky, které je zobrazeno na obrázcích – ústím směrem k pozorovateli a vrcholem směřujícím vzhůru. Pokud se ústí schránky v této pozici nachází napravo od osy otáčení ulity, jedná se o schránku pravotočivou. U levotočivé schránky se ústí ulity v tomto postavení nachází naopak nalevo.

plž leze po vertikálním, nebo horizontálním povrchu. Při pohybu či odpočinku na kolmém povrchu, ať už se jedná o skalní stěnu nebo kmen stromu, je zásadní držet těžiště co nejbližší podkladu. Že je pozice těžiště důležitá, si můžete snadno ověřit na vlastní kůži třeba na lezecké stěně. Z toho důvodu mívají skalní nebo arborikolní (stromové) druhy schránky velmi často hodně úzké a protáhlé (jako výše zmiňované závornatky), nebo hodně placatě se zkoseným ústím, což jim umožňuje nosit schránku téměř přitisklou k podkladu. Po okraji schránky řady druhů plochých skalních plžů se navíc táhne ostrá hrana (tzv. kýl), který zlepšuje mechanickou odolnost schránky vůči nárazu. Typickým příkladem druhu s takovouto schránkou, který můžete potkat na českých skalách, je skalnice kýlnatá (*Helicigona lapicida*), která podle obývaného habitatu a tvaru schránky získala i své české jméno. Naproti tomu pro druhy, které častěji obývají horizontální povrchy, je méně energeticky náročné nést schránku kulatou, případně zploštělou. To se však změní, když se plž vydá pod povrch do hrabanky nebo přímo do země. Pak se opět vyplatí úzká protáhlá schránka, která se dá snadno protáhnout úzkými prostory. Ve vodním prostředí odpadá problém s těžištěm schránky, protože voda nadnáší a tím částečně kompenzuje její hmotnost. Rozmanitosti tvarů a velikostí ulit mořských druhů se tak nekladou téměř žádné meze.

I přes optimalizaci tvaru schránky se nikdy nelze zcela zbavit úskalí a nevýhod, které s sebou její vlastnictví přináší. Leda... že bychom se zbavili schránky samotné. K tomu opravdu nezávisle u několika skupin mořských i suchozemských plžů došlo. Ztráta schránky s sebou přináší řadu výhod, jako je zlepšení pohyblivosti, možnost využití úzkých štěrbin jako úkrytů, ale i zbavení se závislosti na zdroji vápníku a tím pádem rozšíření škály obývaných habitatů. Vzpomeňte na zástupy slimáků a plžáků pochutnávajících si na kloboučích hříbků ve smrkovém podrostu. Ztrátu vápenatého brnění si „naháčí“ kompenzují silnou vrstvou nechutného slizu (plzáci, slimáčci, plžice), schopností autotomie (někteří nahožábří plži) nebo arzenálem zahavých buněk „ukradeným“ své žahavčí kořisti (nahožábří plži skupiny Aeolidina).

### 4.3 Členovci

Pokud vám dosavadní text připadal jako stručné shrnutí jinak obrovské rozmanitosti organismů, nyní se rozjedeme rychlostí japonského vysokorychlostního vlaku. Mezi členovce patří většina organismů na světě (aspoň tedy těch popsáných eukaryotických) a rozmanitost jejich forem je větší, než by se mohlo na první pohled zdát. Současní členovci se dělí na několik velkých skupin (**obr. 4.8**). Zástupci mnoha z nich žijí ve vodě a společný předek členovců byl vodní, většina druhové rozmanitosti členovců



**Obr. 4.8: Fylogenetický strom současných skupin členovců.** Klepítkatci (Chelicerata) jsou sesterští kusadlovcům (Mandibulata, běžově) zahrnujícím Pancrustacea a Myriapoda.

však v současnosti existuje na souši. Většina členovců sdílí důležité společné znaky, na základě kterých je možné homologizovat jednotlivé tělní struktury a pochopit jejich evoluci. Pradávní členovci měli nepřímý vývoj přes planktonní larvu, mnoho skupin pak tento způsob vývoje ztratilo. To však neznamená, že je jejich vývoj nějak jednoduchý – často u nich sekundárně vzniklo množství zajímavých larválních stádií a velmi složité životní cykly. Tělo členovců je pokryto pevnou **kutikulou** z chitinu (více si o ní povíme níže). Členovci mají **článkované tělo**, přičemž každý článek může nést jeden pár článkovaných končetin (tzv. tělních přívěsků). **Tělní přívěsky** členovců byly u pradávného předka členovců nejspíše kráčivými končetinami, postupem času se však různě proměňovaly a daly vzniknout všemu možnému, od kusadel po snovací bradavky. První tělní článek členovců (akron) a poslední tělní článek (telson) bývají někdy označovány jako „nepravé“, protože v ontogenezi vznikají odlišným způsobem než ostatní články. Odlišují se také tím, že jimi původně neprochází trávicí trubice – ta začíná až za akronem a končí před telsonem. Třeba štíři mají telson i dnes dobře vyvinutý – je to onen článek s jedovým bodcem na konci těla. Řitní otvor štíra ale najdeme o článek dříve. Mnohé skupiny členovců pak telson úplně ztratily a akron splynul s ostatními články v rámci složitých hlavových struktur.

Splývání článků je obecně důležitým znakem členovců. Zpravidla mají totiž článkované tělo rozdělené na velké funkční celky, tzv. **tagmata**. Třeba hmyz má tři tagmata – hlavu, hruď a zadeček. Tělní tagmatizace umožnila členovcům vznik řady komplexních struktur a řadu výhod, které přispěly k jejich úspěchu. Vezměme si takový hmyz: jeho hlava nese hlavní smyslové orgány (oči a tykadla) a ústní ústrojí. Její články jsou těsně srostlé, takže není skoro poznat, že je tvořena více články. Hruď nese orgány pohybu: tři páry končetin a křídla. A pak je tu zadeček, který obsahuje většinu vnitřních orgánů, a také genitálie. Rozmanitost tagmatizace těla členovců je však, jak si ukážeme dále, mnohem vyšší. Tím, že je tělo členovců všemožně tagmatizováno, často na první pohled zaniká důležitá informace – které končetiny jsou u různých skupin homologické, tedy, které končetiny u různých skupin členovců vznikly ze stejného tělního článku. Obzvláště důležité to je především pro pochopení evoluce hlavových partií členovců, které bývají nejvíce přeměněné. Zde se do popředí dostává důležitá věc: členovci mají **gangliovou nervovou soustavu**. Co to znamená? Tělem členovce prochází nervová páska, která v každém tělním článku vytváří právě jeden pár uzlin – ganglií. Pokud v evoluci členovců nějaké články splynuly v jeden, poznáme to právě podle počtu ganglií, která se zde nacházejí. Díky gangliím můžeme poznat třeba právě to, jak jsou si navzájem homologické končetiny a hlavové přívěsky u jednotlivých skupin členovců (**rámček 4.C**).

Takoví jsou tedy ve velké zkratce členovci. Když se podíváme na jejich fylogenetický strom, zjistíme, že členovci se dělí na dvě velké skupiny: klepítkatce (Chelicerata) a kusadlovice (Mandibulata). Kusadlovice dále rozdělujeme na stonožkovce (Myriapoda) a (vše)korýše (Pancrustacea).

### *Diverzita a evoluce hlavních linií členovců*

Kromě recentních linií členovců existuje celá řada skupin, které již vymřely. Jedna skupina vymřelých členovců je notoricky známá, a sluší se jí aspoň krátce zmínit. Řeč je o **trilobitech (Trilobita)**, kteří představovali dominantní prvek mořské fauny prakticky po celé období prvohor. Jejich tělo bylo zřetelně tagmatizované na hlavu, trup a pygidium (zadeček). Měli velké množství kráčivých končetin, komplexní ústní ústrojí a jeden pár složených očí. Evoluce trilobitů je velmi dobře zmapovaná a skvěle se nám dochovala i jejich různá vývojová stadia. Díky tomu dobře víme, jak trilobiti rostli, jak se rozmnožovali, a nedávný úspěšný výzkum českých paleontologů dokonce na základě studia jejich trávicí soustavy ukázal, čím se živili. Proč toho o trilobitech víme tolik? Hlavně proto, že byli hodně obrnění – jejich tělní pokryv byl velmi tvrdý, takže se nám skvěle zachovaly nejen fosilie celých trilobitů, ale i jejich svleček, které se v moři obtížně rozpadaly a snadno se stávaly součástí sedimentů. Tím, že svlečky dobře fosilizují, se navíc zvyšuje celkový počet zkamenělin, které mohou vzniknout – jeden jedinec totiž může zanechat hned několik zkamenělin, protože se během života několikrát svléká. I přes enormní úspěch v prvohorách se však trilobiti nedochovali do současnosti. Jejich úspěch začal opadat se vznikem dravých ryb a paryb, pro které nebyl problém proniknout pevnou schránkou trilobitů. Definitivní tečku za jejich historií pak udělalo hromadné vymírání na konci prvohor.

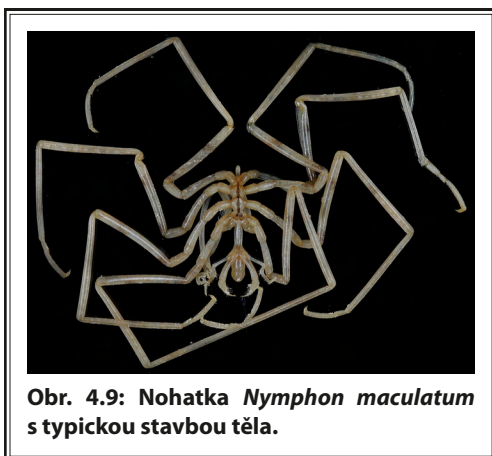
**Klepítkatci (Chelicerata)** už se současnosti dožili, a to velmi úspěšně. Tato skupina, zahrnující hned několik velmi rozmanitých evolučních linií, se vyznačuje důležitou morfologickou charakteristikou: najdeme u nich dva páry hlavových končetin. Prvním párem jsou **klepítka (chelicery)**, druhým párem pak **makadla (pedipalpy)**. U různých skupin klepítkatců došlo k dynamické evoluci forem těchto končetin: vznikla z nich mohutná klepeta, jedové bodce i jemné nožky s hmatovou funkcí. Mezi klepítkatce patří dvě až tři velké linie, z nichž jedna až dvě jsou mořské (podobně jako společný předek členovců), a jedna je suchozemská. Mezi mořské klepítkatce patří **nohatky (Pycnogonida)**, což jsou velmi podivné organismy s redukovaným tělem a extrémně dlouhými nohama (**obr. 4.9**). Na hlavě mají nohatky zvláštní ústní aparát složený z chobotky (proboscis) a dvou párů přeměněných končetin (tzv. chelifora a makadela) a další dva páry končetin (tzv. ovigery a 1. pár nohou). Celkový počet dalších nohou je u jednotlivých druhů i jedinců variabilní. Nohatky žijí pouze v moři, kde se živí dravě; naši veřejnosti nejsou příliš známé, přestože jejich diverzita je relativně vysoká – je známo přes tisíc druhů. Mezi klepítkatce se nohatky nadobro usídlily až s použitím moderních genomických metod. Do té doby v některých analýzách vycházely i jako sesterská skupina všech ostatních členovců. Dnes je nejpravděpodobnější, že se jedná o sesterskou skupinu ostatních klepítkatců: klepítkatci se tedy dělí na nohatky a všechny ostatní.

Krom nohatek mezi žijící klepítkatce patří ještě jedna vodní skupina – **ostrorepi (Xiphosura)**. Na rozdíl od ostatních klepítkatců mají složené oči, a také velmi silnou kutikulu. Současná rozmanitost ostrorepů je velmi malá (existují jen čtyři recentní

druhy), velmi dobře ale fosilizují, takže známe celou řadu vymřelých zástupců. Ačkoli žijí v moři, rozmnožují se na rozhraní vody a souše – vajíčka kladou na písčité pláže, kde se líhnou larvy. Ty se následně vydávají zpět do moře. Kromě biologických pozoruhodností mají ostrorepi důležité místo v biotechnologii. Jejich hemolymfa (tělní tekutina) má díky obsahu imunitních buněk využití v lékařské diagnostice (mj. k detekci lipopolysacharidů Gram-negativních bakterií; **kap. 2**, blíže v **brožuře 49. ročníku BiO**). Proto jsou ostrorepi hojně loveni. Po extrakci části hemolymfy mohou být znovu vypuštěni do přírody, avšak část z nich tento proces nepřežije – i proto je snaha hledat syntetické alternativy. Fylogenetická pozice ostrorepů je značně nejasná. Tradičně bývali řazeni mezi klepítkatce jako samostatná stará vývojová linie. V mnoha analýzách na základě molekulárních dat skutečně vycházelo, že ostrorepi jsou sesterskou skupinou pavoukoců – nejrozmanitější skupiny klepítkatců, která má většinu zástupců na souši. Nejmodernější analýzy, založené na pečlivém výběru mnoha stovek lokusů napříč genomy klepítkatců, však ukazují, že by ostrorepi mohli být hluboko uvnitř klepítkatců – sesterskou skupinou jedné z několika nezávislých linií roztočů. Na definitivní potvrzení této hypotézy si asi budeme muset ještě počkat, v současnosti se však spíše zdá, že ostrorepi skutečně patří dovnitř pavoukoců.

### Pavoukoci (Arachnida)

jsou v současnosti povětšinou suchozemští. Předkové různých skupin pavoukoců však vystoupili na souš několikrát nezávisle. Pavoukoci mají (až na výjimky) osm kráčivých končetin a tělo rozdělené na (zpravidla) dvě tagmata – **hlavohruď** a **zadeček**. Hlavohruď nese kromě kráčivých končetin ještě už zmíněné dva páry přeměněných končetin při ústním ústrojí – klepítka (chelicery) a makadla (pedipalpy). U některých skupin (třeba u pavouků a solifug) mají makadla hlavně smyslovou funkci (podobně jako tykadla, která klepítkatci nemají),



**Obr. 4.9:** Nohatka *Nymphon maculatum* s typickou stavbou těla.

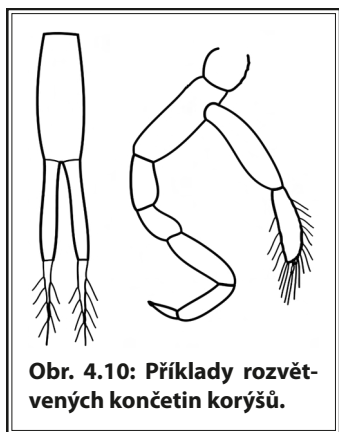
u štírů a štírků naopak makadla napomáhají při lovu a příjmu potravy – a vypadají jako velká klepeta. Klepítka naopak často jako „klepeta“ vůbec nevyjadají – třeba u pavouků mají podobu zahnutých háček či bodců. Naopak třeba u sekáčů, ale také u štírů či solifug, si chelicery zachovávají původní klepetovitý vzhled – jsou tzv. **chelátní**. Mnozí pavoukoci produkují jedy, což souvisí s tím, že se většinou jedná o predátory. Pavouci disponují jedovou žlázou v chelicerách, štírci mají jedové kanálky vyvedeny v makadlech a štíři zase jedový bodec na konci zadečku. Největšími skupinami pavoukoců jsou jednak pavouci, a jednak **roztoči** – ti však netvoří jednu ucelenou (monofyletickou) skupinu, ale dvě, které si vzájemně nejsou příbuzné. Fe-

nomén „roztoče“ tedy vznikl dvakrát nezávisle a vyznačuje se velmi specifickou tělní stavbou. Roztoči bývají zpravidla velmi drobní (mnozí nedosahují ani 1 milimetru a svou velikostí je převyšují i mnozí nálevníci), čemuž odpovídá i stavba jejich těla, které bývá velmi zjednodušené. Hlavohruď mnohdy kompletně srůstá se zadečkem a na kompaktním těle mizí stopy po původním článkovaném uspořádání. Přímou hlavovou partii (nesoucí chelicery a pedipalpy) se nazývá gnathosoma, zatímco zbytek těla, včetně části s kráčovými končetinami, se nazývá idiosoma. Dýchání někdy probíhá plicními vaky či vzdušnicemi, často však celým povrchem těla. Mnozí roztoči jsou parazitičtí, další se živí různými organickými zbytky, jsou komenzály na tělech jiných živočichů nebo i predátory. Velký ekologický význam mají třeba pancířníci (Oribatida), kteří žijí v listové opadance a mnozí z nich hrají klíčovou roli v rozkladu organické hmoty a koloběhu prvků.

**Pavouci (Araneae)** jsou další nápadnou skupinou klepítkačů. Až na naprosté výjimky jsou to predátoři, často disponující zajímavými strategiemi lovu kořisti (například stavbou sítí z **hedvábí**, které je vůbec pozoruhodným vynálezem členovců). Pro usmrcení kořisti používají ve většině případů jed, který je produkován jedovými žlázami v chelicerách. Ty u pavouků, jak jsme si už řekli výše, prošly zajímavou přeměnou. Trochu připomínají kusadla, liší se však podstatnými detaily – jednak jsou složeny z více článků (kusadla jsou tvořena jen jedním), jednak se mohou pohybovat nezávisle (kusadla se mohou otevírat a zavírat vždy jen synchronizovaně).

Klepítkači jsou velmi rozmanitou skupinou, hlavní část diverzity členovců však leží v dalších skupinách. Sesterskou skupinou klepítkačů jsou **kusadlovci (Mandibulata)**, kteří sestávají ze dvou velkých skupin: stonožkovců a korýšů. Jedinou velkou skupinou členovců, která je výlučně suchozemská a všichni mořští zástupci už vymřeli, jsou **stonožkovci (Myriapoda)**. Patří mezi ně především dvě velké skupiny – stonožky (Chilopoda) a mnohonožky (Diplopoda). Krom toho mezi stonožkovce patří ještě pár drobných, krypticky žijících skupin. Stonožkovci se ve většině charakteristik podobají hmyzu (přestože si s ním nejsou blízké příbuzní, jak ukázaly molekulární a podrobné anatomické výzkumy: **rámeček 4.D**). Stonožky jsou obvykle dravé a většina druhů je jedovatá – jedové žlázy mají vyvedeny do tzv. kusadlových nožek, což je přeměněný první pár nohou. Mnohonožky se živí rozličnou potravou, často různým detritem, a také jsou jedovaté – svůj jed (často kyanovodík) ale produkuje žlázami na těle na obranu před predátory.

**4. C ČÍM PAVOUK CHODÍ, TÍM HMYZ ŽERE.** V základním textu jsme si vysvětlili, že v každém článku těla členovců se nachází jeden pár ganglií, a že může nést jeden pár končetin. Tak tomu bylo u pradávných předků členovců. V evoluci však mnohé původní články těla členovců srostly, spojily se, a vznikly z nich komplexní struktury, jako jsou různé hlavy, hlavohrudi, hrudi či zadečky. Mnohdy původní struktura článků v morfologii dávno zmizela, a my tak na první pohled nepoznáme, z kterých tělních článků jednotlivé struktury vznikly. Přitom je to velmi důležité, protože homologizace jednotlivých částí těla členovců je nezbytná pro pochopení jejich evoluce. Naštěstí má srovnávací morfologie v této věci velkou výhodu – každý tělní článek prapůvodního těla členovce obsahoval právě jeden pár ganglií. Prapůvodní členovec zkrátka začínal prvním (hlavovým) článkem, a jednotlivé další články od prvního tak lze počítat podle ganglií: jednotlivé tělesné struktury na těle členovců lze tedy homologizovat tak, že se podíváte na nervovou soustavu, a spočítáte, z kolikátého ganglia je inervován který pár přívěsků. Podle toho následně můžete zjistit, kolikátému článku odpovídá na pradávném členovčím těle který pár končetin, a tak zjistit, které struktury na těle různých členovců si vzájemně odpovídají. Vezměte si třeba takový hmyz: hlava hmyzu se skládá z několika srostlých článků, a nese celou řadu přívěsků, které původně vznikly z kráčivých končetin (tykadla, kusadla, makadla, čelisti apod.). Když se podíváte na nervovou soustavu, zjistíte, že v hlavě hmyzu lze rozlišit jednotlivá ganglia pocházející z původních článků. První pár ganglií (protocerebrum) žádné končetiny neinervuje, druhý pár ganglií (deutocerebrum) inervuje tykadla. Třetí pár opět žádné končetiny neinervuje, čtvrtý pár pak inervuje kusadla. Kdybychom stejným způsobem prozkoumali pavouka, zjistili bychom, že jeho hlavohrud' je podstatně jednodušší. První pár ganglií opět žádné končetiny neinervuje, druhý pár už inervuje chelicery, zatímco třetí pár inervuje pedipalpy (makadla) a čtvrtý pár už první pár kráčivých končetin. Co z toho plyne? Tykadla hmyzu vznikla z těch samých končetin, ze kterých u pavoukovic vznikly chelicery. Končetiny, ze kterých u pavoukovic vznikly pedipalpy, hmyz úplně ztratil. U ostatních koryšů však zůstaly zachovány, a tvoří druhý pár tykadel. Bohužel zde tak dochází k jistému terminologickému zmatku, který vznikl z tradice v době, kdy se ještě o homologických končetin nic nevědělo. První pár koryších tykadel se nazývá *antenuly*, zatímco druhý pár se nazývá *anteny*. U hmyzu najdeme jen jeden pár tykadel (odborně se mu říká anteny), který je ale homologický právě koryším antenulám. Končetiny, které se u hmyzu přeměnily na kusadla, pak u pavoukovic zůstaly kráčivé – takže pavouci kráčí pomocí stejných struktur, jakými hmyz přijímá potravu. Každý pár končetin zkrátka v evoluci mohl nabýt různých podob, a díky dynamické morfologické evoluci se obdobné struktury vyvinuly u různých členovců různým způsobem.



**Obr. 4.10: Příklady rozvětvených končetin koryšů.**

Naprostojrozmanitější skupinou členovců jsou **koryši (Pancrustacea)**. I u této skupiny platí, že většina zástupců žije na souši – většinu druhů koryšů totiž tvoří hmyz. „Nehmyzi“ koryši však obvykle žijí ve vodě, hlavně v moři – a i zde nabývají obrovského množství forem. Koryši mají obvykle nepřímý vývoj, disponují tedy celou řadou nejrozměnějších planktonních larev. Jistě jste o mnoha z nich někdy slyšeli, anebo třeba přímo některé mikroskopovali (známé jsou třeba tzv. naupliové larvy nebo otrněná krabí larva zoea). Tělo mnoha koryšů je rovněž tagmatizované, třeba u rakovců rozlišujeme hlavu (cephalon), pereion a pleon. Na pereionu („hrudi“) i na pleonu („zadečku“) se nachází množství končetin – pereipodů a pleopodů. Běžné jsou tyto končetiny **rozvětvené** – z jednoho článku mohou vycházet dva další články (**obr. 4.10**). U koryšů tak končetina často plní více funkcí, jedna větev končetiny raka například slouží k pohybu, zatímco druhá větev nese žábry a slouží k dýchání. Na hlavě mají koryši složené oči, a také **dva páry tykadél** – antenuly (tykadla I. páru) a anteny (tykadla II. páru). Koryšů existuje nepřehledná diverzita forem a rozhodně nevypadají všichni tak, jak vypadají rakovci (tedy raci či krevety). Mnozí koryši jsou drobní a žijí jako plankton (třeba buchanky a perloočky), někteří zástupci jsou zcela suchozemští (třeba stínky) nebo částečně suchozemští (někteří krabi). Koncept „kraba“ je vůbec ominózní záležitostí koryšů. Podobně jako u roztočů, i u koryšů totiž koncept „kraba“ v evoluci vznikl opakovaně – a to velmi opakovaně, skutečně mnohokrát nezávisle na sobě. Proces opakovaného vzniku morfologické stavby těla typu „krab“ má dokonce v biologii koryšů svůj pojem, říká se mu **karcinizace**, tedy doslova „zkrabění“. Existuje také celá řada parazitických koryšů. Někteří žijí jako ektoparazité na tělech vodních živočichů, třeba kapřivci, kteří se přisávají na ryby a sají jim krev. V mořích pak existuje celá řada tzv. „velrybích vší“, což jsou rozmanití koryši, ektoparazité mořských savců. Parazitické strategie koryšů ovšem mohou být ještě bizarnější. Parazitický koryš rodu *Cymothoa* například v larválním stadiu vniká do úst ryb, které postupně zbaví jazyka a přichycen v ústech sám následně jazyk nahradí. Zcela extrémním případem parazitismu je pak případ kořenohlavce rodu *Sacculina*. Ten v larválním stadiu vypadá jako celkem normální mládě koryše – ale jen do chvíle, než se dostane do těla hostitele, kterým bývají různí krabi. Zde se promění v podivnou vláknitou strukturu, ne nepodobnou houbě. Proroste tělo celého kraba a vykastruje ho, ovšem nezabije. Krab žije dál a většina jeho energie směřuje do výživy parazita. *Sacculina* je natolik podivný organismus, že trvalo vědeckým velmi dlouho, než studiem larválních stadií zjistili, že se jedná o koryše. Zájemce o další parazitické koryše odkazujeme na **brožuru 58. ročníku BiO**. O dalších koryších – hmyzu a jeho nejbližších příbuzných – si povíme v následujícím textu.

#### 4.D ZKÁZA VZDUŠNICOVCŮ: NEJVĚTŠÍ PŘEKVAPENÍ MOLEKULÁRNÍ FYLOGENETIKY.

Na první pohled můžete na fylogenetickém stromě členovců vidět, že jedna významná skupina členovců zcela chybí. Jsou to **vzdušnicovci (Tracheata)**, kteří občas pohříchu stále číhají v učebnicích biologie, připraveni kdykoliv zmást studenty. Před **pětatřiceti lety** by přitom nikoho ani ve snu nenapadlo, že tato krásně vymezená, úžasná skupina organismů vůbec neexistuje. Již v dřevních dobách biosystematiky si výzkumníci všimli, že hmyz (respektive šestinozí, Hexapoda, kam kromě hmyzu patří také blízce příbuzní chvostokoci, hmyzenky a vidličnatky) jsou si nesmírně podobní se stonožkovci. Obě skupiny jsou primárně suchozemské a nežijí v moři. Mají právě jeden pár tykadel. Dýchají důmyslným systémem vzdušnic, který přivádí vzduch přímo z povrchu těla do všech tkání a ke každé buňce. Sdílejí také složené oči a kousací ústní ústrojí složené z kusadel a horního pysku. Prostě vypadají, žijí a fungují prakticky úplně stejně. Proto byli společně řazeni do taxonu vzdušnicovců (Tracheata). Evoluční příběh vzdušnicovců dává perfektní smysl: společný předek vzdušnicovců vystoupil někdy v období siluru či devonu z moře na souš. Měl jeden pár tykadel, kusadla, složené oči a na každém tělním článku za hlavou kráčivé končetiny. Vyvinuly se u něj vzdušnice umožňující dýchat kyslík ze vzduchu. A potom se rozběhla evoluce: zatímco u stonožkovců zůstaly končetiny na většině tělních článků, u předků hmyzu se vyvinula další tělní tagmatizace (hrud' a zadeček), většina končetin zmizela a postupně se vyvinula křídla. Žádný výzkumník o vzdušnicovcích zkrátka neměl důvod pochybovat. Jak by ovšem řekl Tolkien: *všichni však byli podvedeni*. Neboť to celé bylo úplně jinak.

Všechno se změnilo v devadesátých letech, kdy do systematiky organismů začala ve velkém mluvit molekulární fylogenetika. Ta objevila celou řadu překvapivých příbuzenských vazeb mezi organismy, málokterá ale způsobila tak obrovský poprask, jako se tomu stalo u členovců. Na základě studia molekulárních znaků se totiž ukázalo, že šestinozí jsou – světe div se – vnitřní skupinou korýšů! Ano, přesně – těch korýšů, kteří dýchají žábrami, žijí v moři, mají dva páry tykadel a vůbec, prostě jako hmyz nevypadají. A ne, nejsou jejich sesterskou skupinou, jsou **vnitřní** skupinou korýšů, a jejich nejbližšími příbuznými jsou skoro neznámí bizarní korýši veslonožci (Remipedia) žijící v podmořských jeskyních. Novou skupinu, zahrnující hmyz a korýše, nazvali badatelé Pancrustacea (není bez zajímavosti, že za tímto názvem je česká stopa, vymysleli ho čeští zoologové Pavel Štys a Jan Zrzavý). Objev Pancrustacea způsobil velkou kontroverzi, ale všechny následující molekulární práce potvrdily, že přesně takhle to je. Žádní vzdušnicovci nejsou. Veškerá ta neuvěřitelná podobnost stonožkovců a hmyzu vznikla evoluční konvergencí, tedy dvakrát nezávisle na sobě.

...

•••

Molekulární fylogenetika v naprosté většině případů potvrdila předchozí úvahy o systematice organismů, které vycházely z morfologických studií. Často se také ukázalo, že některá skupina patří dovnitř jiné. Málodke se však stalo, že by se naprosto jednoznačná systematická skupina, o které nikdo nepochyboval, rozpadla na dvě nezávislé linie. Možná i proto se učitelům biologie vzdušnicovci tak těžko opouštějí. Je však třeba jít vpřed a vzdušnicovce nechat historii. Jako vždy, i zde totiž platí, že realita je mnohem úžasnější než fikce, ve které mnozí rádi setrvávají.

### *Klíčové evoluční inovace členovců a hmyzu*

Podívejme se nyní konečně na klíčové evoluční inovace, které vydláždily hmyzu (i dalším členovcům) cestu k úspěchu. Členovci patří do skupiny Ecdysozoa. Jejich charakteristickou vlastností je schopnost **ekdyze**, tedy svlékání. Co Ecdysozoa svlékají? Stejně jako mnozí ostatní živočichové, i Ecdysozoa mají **pokožku** – vrstvu epitelu na povrchu těla. Pokožka je však velmi citlivá a jemná tkáň, proto se u ekdysozoí objevila inovace, která umožňuje pokožku i celý organismus chránit od chemických i biologických útoků zvenčí: **kutikula**. Kutikula je pevná schránka, která je na povrch těla produkována právě pokožkou. Zajišťuje živočichům efektivní ochranu, ovšem tím, že je tvrdá, blokuje růst živočicha. Je to stejné, jako kdyby bylo tělo živočicha uzavřené v plechovce. Plechovka se může trochu natahovat, ale zvětšit se nemůže, rostoucímu tělu živočicha uvnitř tedy časem začne být malá – a právě v tu chvíli je třeba ji svléknout a vytvořit novou, větší. Podobně je tomu i u ostatních organismů ze skupiny Ecdysozoa. Ne, že by byly kutikuly u všech možných ekdysozoí stejné – třeba kutikula hlístic nebo strunovců vypadá úplně jinak než kutikula členovců. Spíše než z polysacharidů je tvořena proteiny, hlavně kolagenem, a třeba v případě strunovců jí mimořádnou pevnost dodává prostorové uspořádání vláken kolagenu. Skutečnost, že pokožka směrem ven z těla produkuje kutikulu, je však jednou z prvních dávných evolučních inovací, které nasměrovaly členovce k úspěchu.

Ve struktuře kutikuly členovců se uplatňují jak proteiny, tak strukturální polysacharidy. Mezi významné proteiny v kutikule patří **sklerotiny**, které napomáhají kutikule získat potřebnou pevnost. Pružnost naopak kutikule dodává **resilin**, který patří k vůbec nejpružnějším známým materiálům. Hlavní složkou kutikuly členovců je však mukopolysacharid **chitin**. Někdy je navíc kutikula ještě **inkrustována**, tedy vyztužena anorganickými látkami. Často to bývá uhličitan vápenatý, někdy, třeba v případě kladélek lumků, dokonce kovy. Vedle toho kutikula obsahuje celou řadu dalších významných látek. Její povrch (tzv. epikutikula) je například tvořen nejrůznějšími **vosky**, které kutikule dodávají odolnost proti vodě, a zároveň brání vyschnutí těla. Tyto a další tzv. **kutikulární uhlovodíky** mají často také komunikační funkci (jde o pachové látky).

Protože je kutikula často velmi pevná, umožňuje u mnoha skupin plnit také opernou funkci, slouží tedy jako **vnější kostra** (exoskelet). Různé kutikulární sklerity se pak v evoluci u mnoha skupin zanořily dovnitř do těla, kde vedly ke vzniku často velmi důležitých vnitřních koster (endoskeletů). Na kutikule také mohou vznikat nejrůznější zcela nové útvary, jako jsou všemožné ostny, výběžky, dýchací struktury, chlupy, křídla, šupinky – zkrátka kdeco nového, co rozšiřuje možnosti forem a životních strategií členovců. Kutikula je tedy typickým příkladem **exaptace** – znaku, který vznikl k nějakému účelu, ale později v evoluci posloužil k dalším rozmanitým účelům.

Ochranná funkce kutikuly umožňuje chránit členovce nejen před mechanickým poškozením, ale také před chemickými a fyzikálními vlivy prostředí. Díky tomu je kutikula skvělým nástrojem, který umožňuje organismům opustit vodní prostředí a vydat se na souš. Zde jsou samozřejmě mnohé podmínky velmi odlišné od moře – krom vyschnutí číhá na potenciální suchozemce UV záření, a také třeba extrémní teploty. Vyschnutí však pro přechod z vody na souš představuje největší problém – metabolismus je závislý na vodním prostředí, a kdokoli chce žít mimo vodu, musí najít způsob, jak toto vodní prostředí udržet aspoň ve svých tkáních. Komplexní tělní pokryv není jedinou možností, jak toho dosáhnout. Třeba takoví plži místo pevné kůže vynalezli způsob, jak si vodní prostředí nosit všude s sebou – produkují látky, které mění vodu ve sliz. Sliz vysychá pomaleji než kapalná voda, a umožňuje tak plžům se efektivně pohybovat a přežít na souši. Jsou však stále na vyschnutí velmi náchylní a není pro ně snadné žít v aridních podmínkách. To efektivně dovedou jen organismy s pevným tělním pokryvem, který je vodotěsný – jako je třeba kutikula členovců nebo kůže obratlovců. Spolu s existencí kráčivých končetin tak kutikula představuje důležitou výhodu, která umožnila členovcům výstup na souš.

V době, kdy členovci vystoupili poprvé na souš, nebyli sami, kdo se o něco takového pokusil. V období ordoviku a siluru na souš postupně vystupovaly také rostliny, a začátkem devonu je následovali i první obratlovci. Proč tak najednou? Je velmi pravděpodobné, že za náhlý trend výstupu na souš může extrémní přesycenost mořských ekosystémů organismy. Ve starších prvohorách existoval život jen v moři – žily zde nejspíš všechny organismy. Vývoj různých linií a forem organismů zde asi zprvu probíhal celkem pozvolna, v době asi před 530 miliony lety se ve fosilním záznamu náhle objevilo velké množství životních forem. Od té doby bylo v mořských ekosystémech značně rušno – stoupal tlak predátorů i boj o relativně omezené zdroje. Proto začaly organismy „hledat“ způsoby, jak z ekologicky přečpaného mořského prostředí uniknout. Velmi vhodným místem k „úniku“ se staly sladkovodní a suchozemské ekosystémy. Průnik do sladkých vod je pro mořské organismy složitý kvůli problémům s osmotickými jevy. O složitosti výstupu na souš jsme již hovořili. Přes všechny komplikace měly ale oba tyto ekosystémy jednu obrovskou výhodu: tlak predátorů zde chyběl.

Podivných ekosystémů, kam se dá uniknout z moře, je ale ještě víc. Když se podíváme na ty skupiny koryšů, které jsou blízce příbuzné hmyzu, na první pohled si

můžeme povšimnout, že i tyto linie často žijí v jiných prostředích, než je moře. Nejbližšími příbuznými šestinohých jsou **veslonožci (Remipedia)**, kteří žijí v naprosto obskurním prostředí: obývají podmořské jeskyně, do kterých prosakuje sladká voda z povrchu. V některých jeskyních se sladká a slaná voda skoro nemísí a kvůli rozdílné hustotě obou kapalin zde vzniká podivný ekosystém s rozhraním: blíže povrchu je čistě sladká, při dnu zase čistě slaná voda. Přežít v takovém prostředí je náročnější než přežít v moři – a právě sem tak kdysi před ekologickým tlakem mořského ekosystému asi unikli veslonožci. Únik z moře se povedl i dalším příbuzným šestinohých a veslonožců. Jsou to **lupenonožci (Branchiopoda)**, mezi které patří třeba žabronožky a listonozi, specializovaní obyvatelé krátkodobě existujících vodních ploch. Žijí v periodických tůňích, které na léto vysychají v lužních lesích, v pouštních jezírkách, která se jen čas od času při silných deštích naplní vodou, nebo třeba prostě v loužích na polích. Jejich vajíčka jsou součástí půdy a prachu, vítr je roznáší krajinou – a někdy se stane, že kolem nich vznikne louže. Pak se lupenonožci rychle líhnou, dokončují vývoj a kladou nová vajíčka dříve, než louže vyschne. Tato strategie z nich, poněkud paradoxně, dělá charakteristické vodní živočichy pro pouště, kde jiná než rychle vysychající voda po občasných deštích vůbec není. Hlavní výhoda této strategie je znovu v úniku před predací: ve vodních plochách, které vysychají, nemohou obvykle žít ryby, hlavonožci ani další postrachy dávných prvohorních moří. A skutečně – jak lupenonožci, tak veslonožci ve snaze uniknout z „přečpaného“ moře uspěli: přežili až dodnes, na rozdíl od spousty jiných linií mořských členovců, kteří v prvohorách vymřeli. Veslonožců je známo několik druhů, lupenonožců jsou po celém světě známy stovky druhů. A pak jsou tu šestinozi, kterým se ve starších prvohorách podařilo jako jedné z prvních skupin proniknout na prázdnou souš – do největší volné niky, jaká kdy na světě existovala. Dnes jsou jich tu miliony druhů.

Na souši je třeba nejen nevyschnout – je třeba se tam také neudusit. Suchozemští členovci tak museli vyvinout mechanismus, jak dýchat kyslík ze vzduchu. Nejjednodušším způsobem, jak toho docílit, je přeměnit k tomuto účelu žábry. To se podařilo suchozemským stejnonožcům (Isopoda), kam patří třeba stínky, a také řadě klepítkačů. Ti dýchají na souši pomocí **plicních vaků**, což jsou, zjednodušeně řečeno, komůrky uvnitř těla, ve kterých se neustále udržuje vysoká vlhkost. Plicní vaky si tak můžete zjednodušeně představit jako žábry, které organismus „zatáhl“ dovnitř těla, jako když při svlékání obrátíte naruby rukáv svetry. U stínek dokonce takto plicní vaky doopravdy vznikly – stejně jako žábry koryšů se nacházejí na kráčivých končetinách. Dýchání plicními vaky však není příliš efektivní, navíc musí členovci řešit, jak z plicních vaků dýchací plyny dostat do tkání. Všechny tyto problémy elegantně řeší mechanismus, který pro dýchání vzduchu u členovců opakovaně vznikl: **vzdušnice (tracheje)**. Vzdušnice jsou tenké trubice vystlané kutikulou, které v těle vedou do všech tkání. Ven ústí uzavíratelnými otvory (spirakuly), na koncích vzdušnic jsou pak tenoučké vzdušničky (tracheoly), které jsou vyplněny kapalinou a nacházejí se v přímém kontaktu s buňkami tkání. Do tekutiny v tracheolách difunduje kyslík ze vzdušnic, a buňky jej následně mohou z tracheol čerpat. Stejným způsobem, jen v opačném

směru, se do tracheol dostává i oxid uhličitý, který následně proudí vzdušnicemi ven z těla. Celý tracheální systém je geniální především v tom, že dovede fungovat autonomně bez pomoci svalů – vzduch proudí trachejemi díky fyzikálním silám a není k tomu třeba žádných dýchacích pohybů, které by spotřebovávaly energii. To neznamená, že by hmyz takové dýchací pohyby neměl – řada skupin hmyzu, obzvláště pak hmyz velkého vzrůstu, disponuje celou škálou dýchacích pohybů, které zefektivňují proudění vzduchu ve vzdušnicích. Pokud je však hmyz znehybněn, nedojde k jeho udušení, protože dýchací systém funguje dál.<sup>15</sup> Vzdušnice jsou natolik efektivní, že k jejich vzniku došlo u členovců mnohokrát nezávisle na sobě. Vyskytují se u velké části suchozemských linií členovců, přestože jejich předkové určité žádné vzdušnice neměli – má je většina pavouků, solifugy, někteří roztoči, a najdeme je také u stonožkovců. U jiných linií suchozemských koryšů (třeba u stínek) pak nacházíme tzv. pseudotracheje, které napomáhají dýchání plicními vaky. Krom členovců se pak vzdušnice vyskytují ještě u drápkovců.

Dýchat vzdušnicemi se tedy evidentně vyplatí. Přesto je s tím spojen jeden důležitý problém: vzdušnice omezují velikost těla. Čím větší je živočich, který vzdušnicemi dýchá, tím více vzdušnic (nebo větší průměr vzdušnic) je třeba k dostatečnému zásobení tkání kyslíkem. Objem vzdušnic potřebný k saturaci (nasycení) tkání kyslíkem však s růstem tkáně neroste lineárně, nýbrž rychleji. Dvakrát větší hmyz potřebuje více než dvakrát větší celkový objem vzdušnic, aby byly jeho tkáně saturovány kyslíkem. Hmyz tedy nemůže růst donekonečna, protože při dosažení určité velikosti už se do jeho těla potřebný objem vzdušnic jednoduše nevejde. Prvním místem, kde je to poznat, bývají obvykle nohy – vzdušnic, které se musí protáhnout skrz klouby nohou, je najednou tolik, že se tam už nevejdou svaly. Největší zástupci současného hmyzu, jako jsou obrovští brouci (třeba tesařík *Titanus giganteus*) a velké strašilky, dosahují hraničních velikostí, které tracheální systém umožňuje. Větší hmyz zkrátka být nemůže. Možná si nyní vzpomenete na obrovské prvohorní vážky, a říkáte si, jak to, že v pravěku mohl být hmyz o tolik větší. Důvodem je skutečnost, že v karbonu, kdy obrovský hmyz existoval, bylo v atmosféře Země více kyslíku. Zatímco současná atmosféra obsahuje asi 21 % kyslíku, v karbonu to bylo i přes 30 %. Je-li ve vzduchu více kyslíku, je vzduchu pro dostatečnou saturaci třeba do tkání dopravit menší celkové množství. Není tedy třeba tak velký objem vzdušnic. Proto mohl hmyz v karbonu dorůstat větších rozměrů.

Předkové hmyzu tedy za své výhody a úspěchy vděčí tomu, že se jim v klíčovém okamžiku dějin podařilo uniknout z ekologicky přeplněného mořského prostředí na souš. Tím ale jejich fascinující příběh teprve začíná. Skupin, které tehdy vystoupily na souš, je mezi členovci celá řada. Už jsme si ukázali, že se to povedlo nejen předkům

---

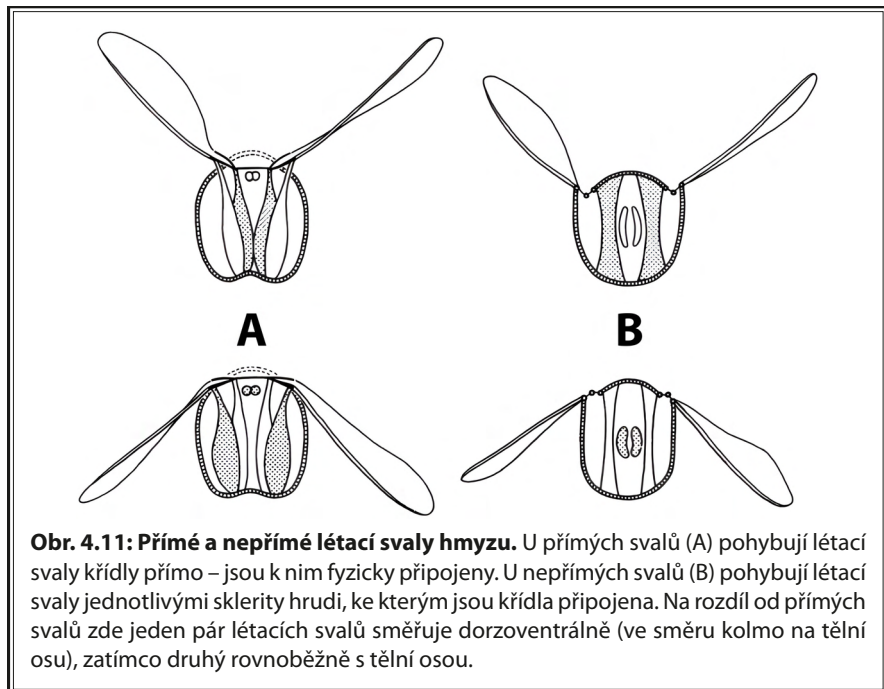
<sup>15</sup>Proto ostatně není možné usmrtit hmyz jedy, které paralyzují či ochabují svalstvo – zatímco obratlovci se po kontaktu s takovým jedem uduší, hmyz pouze ztrácí schopnost pohybu. Toho využívají například parazitoidi, jako jsou hrabalky (Pompilidae) či kutilky (Sphecidae). Hmyz či jiné členovce znehybní paralytickým jedem, a následně umístí do komůrky, kde se na znehybněném těle postupně živí larva. Drastický způsob obživy je umožněn právě tím, že znehybněný hmyz stále žije, a není jej tedy třeba nijak konzervovat.

hmyzu, ale i jiným korýšům, stonožkvcům i spoustě linií pavoukoců. Hmyz však na souši uspěl daleko více než tyto ostatní skupiny. Vyvinuly se u něj totiž další klíčové inovace – a mezi ty naprosto nejdůležitější patří schopnost létat.

Hmyz se od většiny ostatních skupin organismů odlišuje tím, že je schopen **aktivního letu**. Krom něj se dosažení aktivního letu podařilo v evoluci už jen několika skupinám obratlovců – ptákům (resp. dinosaurům), letounům a již vymřelým ptakoještěrům. Klíčovým znakem, který hmyzu umožňuje létat, jsou dva páry **křídel** umístěné na hrudi. Hruď hmyzu sestává ze tří článků, křídla nese prostřední a zadní článek. Ke vzniku křídel došlo v evoluci hmyzu jednou, a to u společného předka **křídlatého hmyzu (Pterygota)**. Dodnes existují i skupiny hmyzu, které jsou starší než tento společný předek, a jejich předkové tak křídla nikdy neměli – patří mezi ně třeba rybenky (*Zygentoma*) či chvostnatky (*Archaeognatha*). Aby mohl hmyz křídla efektivně používat, existuje uvnitř hrudi silné svalstvo, pomocí kterého hmyz křídly pohybuje; většina hmyzu si při pohybu křídly také pomáhá pružností kutikuly, což umožňuje energetickou úsporu i větší rychlost. U vážek (*Odonata*), jakož i řady fosilních prvohorních skupin, se na letu podílejí především **přímé létací svaly**. Přímě ke křídlům jsou v hrudi přichyceny svaly, které jimi pohybuji (**obr. 4.11A**). Jeden pár svalů se uvnitř článku stará o zdvih křídel, zatímco druhý o mávnutí směrem dolů. Když je jeden pár svalů zatížen, druhý je uvolněn a natahuje se – tím je zajištěna energetická efektivita letu. Přesto je takovýto let energeticky značně náročný, protože každé mávnutí křídlem vyžaduje setrvalou svalovou akci. Obrovský úspěch křídlatého hmyzu je tedy spojen se vznikem alternativního, uspořádání svalů křídel (**obr. 4.11B**). U většiny hmyzu nejsou svaly přímo přichyceny ke křídlům. Místo toho se upínají na stěny hrudi – jeden pár svalů je upnut kolmo na osu těla mezi břišním a svrchním hrudním skleritem, druhý pár je umístěn podélně, ve směru od hlavy k zadečku. Křídla přímo osvalena být nemusí, a pohyb tak zajišťuje jejich připojení k hrudním článkům. Tento způsob letu je výrazně efektivnější, protože krom vlastní síly svalů si hmyz pomáhá ještě pružností kutikuly. Ta dovede, když je rozkmitána, kmitat řádově rychleji, než jak rychle se umí stahovat svaly. Zapojení pružnosti kutikuly tedy umožňuje výrazné zvýšení rychlosti mávání křídly. Odvozené uspořádání navíc hmyzu dovoluje střechovité složení křídel (tedy položení křídel na tělo).

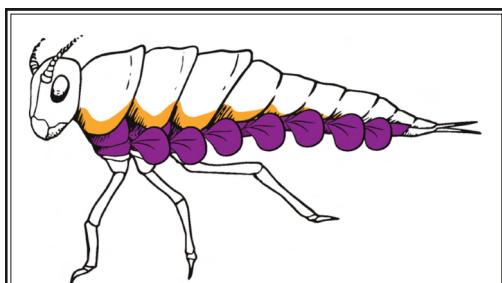
Jak křídla hmyzu vlastně vznikla? Je to možná velmi překvapivé, ale naprosto uspokojuje odpověď na tuto otázku i přes nejmodernější metody vědeckého bádání stále neexistuje. V minulosti existovaly dvě hlavní hypotézy vzniku hmyzího křídla, paranotální a exitová hypotéza. Podle **paranotální hypotézy** vzniku křídel se křídla vyvinula z bočních skleritů hrudních článků, tzv. paranotálních laloků. Na těle bezkřídleho hmyzu, jako jsou třeba rybenky, jsou paranotální laloky dobře vidět – jedná se o jakési výběžky na vrchní straně hrudních článků, které směřují do stran (**obr. 4.12**). Paranotální teorie předpokládá, že křídla vznikla právě z těchto výběžků. U dávných předků křídlatého hmyzu, kteří vypadali trochu jako rybenky, mohlo dojít k rozšíření a zvětšení těchto laloků, čímž vznikla rovná plocha na svrchní straně

hrudi. Tato plocha mohla sloužit jako křídlo kluzáku a umožnit dávnému hmyzu plachtivý pasivní let, třeba při seskoku nebo pádu z rostliny. Není bez zajímavosti, že některé současné rybenky mají paranotální laloky značně rozšířené a skutečně je k řízenému pádu využívají. Časem pak u předků křídlatého hmyzu došlo k ještě většímu prodloužení paranot, ke vzniku křídelní žilnatiny, a nakonec i ke vzniku křídelních kloubů a osvalení. Příběh vzniku křídelní žilnatiny na paranotálních lalocích je celkem dobře podpořen u vymřelého hmyzího řádu Palaeodictyoptera. Zástupci tohoto řádu měli dva páry normálních křídel, stejně jako současný hmyz. Krom toho však měli také široce rozšířené paranotální laloky na prvním hrudním článku – a tyto laloky byly opatřeny žilnatinou, podobně jako normální křídla. Palaeodictyoptera tedy vypadají, jako by měla šest křídel. Paranotální laloky se žilnatinou na předohrudí však byly u palaeodictyopter zcela přirostlé, není zde patrný žádný náznak vzniku čehokoliv, co by připomínalo klouby. Druhou významnou teorií vzniku hmyzího křídla je **exitová hypotéza**, kterou v 70. letech formulovala česko-kanadská entomoložka Jarmila Kukalová-Peck. Vzpomínáte si ještě na korýše, kteří mají rozvětvené končetiny? Jedna větev končetiny nese žábry, druhá slouží k pohybu. Exitová teorie předpokládá, že křídla původně vznikla z druhé větve kráčivé končetiny, z článku zvaného exit. Vzhledem k tomu, že hmyz patří mezi korýše, by taková možnost nebyla vyloučena; navíc je známo, že některé sklerity boční strany hrudi u hmyzu původně vznikly z prvních článků dávné článkované končetiny. K čemu mohla rodičí se křídla z kon-



**Obř. 4.11: Přímé a nepřímé létací svaly hmyzu.** U přímých svalů (A) pohybují létací svaly křídly přímo – jsou k nim fyzicky připojeny. U nepřímých svalů (B) pohybují létací svaly jednotlivými sklerity hrudi, ke kterým jsou křídla připojena. Na rozdíl od přímých svalů zde jeden pár létacích svalů směřuje dorzoventrálně (ve směru kolmo na tělní osu), zatímco druhý rovnoběžně s tělní osou.

četin původně být? Exitová hypotéza předpokládá, že druhá větev kráčivé končetiny se původně mohla změnit v jakési drobné křídélko, které mohlo pomáhat při pohybu. Vzhledem k tomu, že nejstarší linie křídlatého hmyzu mají vodní larvy, dospělci jejich paprpečků se mohli líhnout z larev na hladině podobně, jako dnes třeba komáři. Křídélka mohla sloužit jako nástroj rychlého pohybu po vodní hladině na souš. Exitová teorie se stala velmi populární poté, co se do výzkumu evoluce hmyzího letu vložila vývojová biologie a genetika. Ukázalo se totiž, že na vzniku křídel se významně podílejí geny homologické s těmi, které se uplatňují při vývoji báze končetin u koryšů i končetin jako takových u hmyzu. V posledních desetiletích však moderní metody umožňují přesně zjistit, kde se berou buňky, ze kterých křídla vznikají – a tyto studie ukázaly, že exitová teorie sama o sobě neobstojí. Na základě novějších studií spíše více či méně platí obě původní teorie – paranotální i exitová. Na vzniku křídel se totiž podílejí jak buňky původem z paranota, tak buňky, které dávají vzniknout končetinám. Paleontologické nálezy navíc spíše preferují paranotální teorii, neboť existuje řada fosilních nálezů hmyzu s výrazně rozšířenými paranotálními laloky. Nejnovější výzkumy pak naznačují, že vznik křídel by mohl být také spojen s žábry na těle vodních larev hmyzu, kterými disponují současné bazální skupiny křídlatých a byly běžné i u fosilních skupin. Na přesnější vysvětlení vzniku jedné z nejdůležitějších evolučních inovací, které kdy nějaké organismy získaly, si tedy budeme muset ještě počkat.



**Obr. 4.12: Paranotální a exitová (pleurální) teorie vzniku hmyzích křídel.** Oranžově je zakreslen okraj paranota (paranotální lalok), fialově „křídélka“ potenciálně vzniklá z exitů kráčivých končetin. Na zadečku s nimi mohou souviset i tracheální žábry vodních larev jepic.

Vznik křídel však nepřinesl hmyzu výhodu pouze díky schopnosti létat. Křídla se rovněž stala důležitou exaptací – znakem, který mohl po svém vzniku začít sloužit i k mnoha novým a odlišným účelům. Mnoho skupin hmyzu má křídla různě modifikovaná a přeměněná, což jim umožňuje inovativní životní strategie. U brouků například první pár křídel ztvrdl v pevné **krovky**, které zajišťují svému nositeli obranu. Podobně vytvrzená křídla najdeme i u ploščic, rovnokřídlých či švábů. U dvoukřídlých se

zase druhý pár křídel změnil v drobná **kyvadélka (haltery)** – orgány s primárně smyslovou funkcí, které jim umožňují efektivní orientaci v prostoru a vyvažování při rychlém letu. Obdobné orgány, avšak z prvního páru křídel, se nezávisle vyvinuly také u parazitického řádu řasníků (Strepsiptera). Spouště skupin hmyzu pak nově dveře evoluce paradoxně otevřela **redukce křídel** či přímo jejich ztráta. Týká se to třeba mnohých druhů vázaných na horské biotopy či žijících na zemi (hlavně v případě brouků). Další skupiny hmyzu zase o křídla přišly vzhledem ke svým

speciálním životním strategiím, jako je třeba parazitismus nebo jiný blízký vztah s dalšími živočichy. Tak tomu je třeba u blech nebo vši.

Už tedy máme suchozemský hmyz schopný dýchat vzduch i létat. Něco ale přece jen schází. Naprostá většina druhů hmyzu totiž patří jen do několika skupin. Ty největší hmyzí řády, obsahující většinu druhové rozmanitosti členovců i organismů vůbec, jsou čtyři. Někdy se jim také říká „**velká čtyřka**“ (*big four*): brouci (Coleoptera), blanokřídlí (Hymenoptera), dvoukřídlí (Diptera) a motýli (Lepidoptera). Všechny tyto skupiny spojuje v rámci hmyzu jedna velmi důležitá vlastnost: specifický způsob ontogeneze. Patří totiž (spolu s několika menšími skupinami) do evoluční linie **hmyzu s proměnou dokonalou (Holometabola)**. Co to je proměna dokonalá? Podívejme se ještě krátce na to, jakou má vlastně hmyz ontogenezi.

Hmyz obecně není schopen se rozmnožovat ve všech stádiích svého života. Schopnost rozmnožovat se má jedinec pouze ve stadiu **dospělce**, kterému se též říká **imago**. Ke stadiu imaga vede u různých skupin hmyzu různé složitá cesta. Společný předek hmyzu nejspíš neměl žádnou speciální, něčím podivnou ontogenezi. Spíše měl přímý vývoj: z vajíčka se líhla malá larva, která se svlékala a rostla až do pohlavní dospělosti. I po dosažení pohlavní dospělosti se pak až do smrti mohla dále svlékat a růst. Tento způsob vývoje hmyzu se označuje jako **ametabolie**, a v současnosti jej najdeme u primárně bezkřídlého hmyzu, třeba rybenek. U křídlatého hmyzu se však dospělí jedinci začali od larev odlišovat. Souvisí to jednak se vznikem křídel, jednak možná i s oddělením ekologických nároků larev a dospělců – zatímco larvy žily ve vodě, dospělci na souši. To přináší velkou výhodu, protože larvy a dospělci si nekonkurují o zdroje. Vznikla tedy **proměna nedokonalá** čili **hemimetabolie**. Hemimetabolní hmyz disponuje larvou, která se sice často podobá dospělci, ale může žít jiným způsobem (právě třeba ve vodě či v podzemí). Larva postupně roste a svléká se, až doroste do pohlavně dospělého jedince. Ten už se dále nesvléká (a tedy neroste), vznikají u něj funkční křídla<sup>16</sup> a může se rozmnožovat. Je třeba říci, že na proměně nedokonalé není ve skutečnosti vůbec nic „nedokonalého“. Je to naprosto úžasný typ ontogeneze, který umožnil vznik obrovské rozmanitosti hmyzu, včetně některých relativně velkých a úspěšných skupin, jako jsou třeba ploštice, křísi nebo rovnokřídlí. Hemimetabolní larva je stále relativně podobná dospělci, a u skupin, které mají suchozemské larvy, opět dochází k souboji larev a dospělců o zdroje. Klíčovou evoluční novinkou se tak u hmyzu stal vznik **holometabolie – proměny dokonalé**. Hmyz s proměnou dokonalou (Holometabola) tvoří jednu evoluční linii, která patří hluboko dovnitř diverzity hmyzu s proměnou nedokonalou. V evoluci tak proměna dokonalá vznikla jednou u společného předka všech holometabolních řádů, přestože určité náznaky holometabolie existují i u některých skupin s proměnou nedokonalou (třeba u trásněnek, Thysanoptera). Jak funguje proměna dokonalá, ví každý, kdo

<sup>16</sup>Výjimku z pravidla, že hotová křídla vznikají až u dospělých jedinců, představují jepice (Ephemeroptera), které mají dvě okřídlená stadia. Z posledního vodního larválního stadia se líhne tzv. subimago, které disponuje funkčními křídly a žije na souši. Subimago se následně znovu svléká do finálního stadia dospělce. Jepice jsou tak jediným hmyzím řádem, u kterého v současnosti najdeme dvě okřídlená stadia.

někdy četl Ferdu Mravence. Z vajíček se líhnou larvy, které se dospělcům příliš nepodobají. Nemají třeba základy křídel, a u některých skupin jsou redukované natolik, že postrádají třeba i hlavu. Takové larvy dovedou žít naprosto odlišným způsobem než dospělci. Aby se z nich dospělci stali, musejí po několika svlékáních projít stadiem **kukly**. Co to je? Nejprve si na rovinu řekněme, co to není – kukla **není obal, ve kterém se larva mění v dospělé**. Taková je totiž obvyklá představa veřejnosti o tom, jak kukla funguje – larva se „zakuklí“, tj. zaleze do kukly, a v ní pak dojde k jakési svátostné přeměně housenky na motýla, který kuklu opustí, když je hotov. Tak tomu není. Kukla je normální vývojové stadium hmyzu. Larva kolem sebe kuklu netvoří – kukla vzniká z larvy normálním svlékáním. Kukla už, na rozdíl od larev, disponuje základy křídel, a mnohdy se již celkem podobá dospělci, má ale jednu důležitou vlastnost: nepřijímá potravu. Jedná se totiž o klidové stadium, které umožňuje hmyzu přečkat všemožné nepříznivé podmínky a na čas uniknout od tlaku predátorů. Navzdory všeobecně rozšířeným představám však kukla není úplně statická. To, že nepřijímá potravu, ještě neznamená, že se nemůže třeba hýbat – například komáří kukly aktivně plavou ve vodním sloupci, kukly mnohých brouků se zase aktivně vykoušávají ven ze dřeva hostitelských stromů. Když je stadium kukly u konce, kukla se následně znovu svléká – a to za vzniku dospělého, který již má křídla, je pohlavně dospělý a dále neroste. Během stadia kukly dochází k bouřlivé přestavbě anatomie. Uvnitř těla dochází během stadia kukly k růstu spousty nové tkáně, která vzniká z tzv. **imaginálních terčů**. Mezi jednotlivými skupinami hmyzu je rozdíl v tom, kolik tkání musí z imaginálních terčů vzniknout – podle toho, které struktury už byly přítomny v těle larvy. Genitálie a křídla vznikají z imaginálních terčů vždy, zatímco třeba nohy nebo struktury hlavy se z nich tvoří u skupin, kde larva těmito znaky nedisponuje (třeba u mnoha dvoukřídlých). Naopak trávicí trubice zůstává během stadia kukly na svém místě, stejně jako mnoho struktur u skupin, které mají komplexně vyvinuté larvální tělo s nohama, kusadly či očima (jako jsou třeba brouci). Oblíbená poučka, že „uvnitř kukly se celé tělo rozpustí a znovu naroste“ je tedy rovněž chybná.

**4.E HMYZ DO NEPOHODY.** Šestinozí po svém výstupu na souš postupně osídlili i sladké vody. Dnes žijí prakticky ve všech suchozemských a sladkovodních ekosystémech. Osídlit zvládli i extrémní stanoviště. Řada dvoukřídlých se vyvíjí ve vodě mineralizovaných termálních pramenů. Moucha *Ephydra hians* zvládá vývoj v zasolených jedovatých tůních, jako je americké Mono Lake. Příbuzná *Helaeomyia petrolei* se vyvíjí v asfaltových jezerech, kde její larvy požírají jiný hmyz, který tam padá z okolí. U toho jim vůbec nevadí polykat spoustu asfaltu – jde o jediný známý hmyz, který se vyvíjí v ropě. Skuteční ropáci! Existují dokonce i popsání případy much, které zvládly dokončit vývoj na dietě sestávající čistě jen z průmyslové barvy. Naprostým přeborníkem v přežití je pak larva pakomára *Polypedilum vanderplanki*, která se vyvíjí v lou-

...

•••

žích na skalách v Etiopii. Při vyschnutí vody dovede přežít do stavu anabiózy, ve kterém přežije neskutečné věci. Pražení při 130 °C, pobyt v tekutém dusíku, extrémní dávky gama záření, vědcům se dokonce povedlo oživit larvy, které kdosi zapomněl více než deset let v laboratorní vysoušečce. Hmyz tedy nejsou žádné „sněhové vločky“ – naopak, mnohé druhy jsou vpravdě organismy do nepohody. Jedno místo však šestinozí přece jen ovládnout nedokázali. Na rozdíl od řady suchozemských obratlovců se jim nikdy nepodařil návrat do moře. I přes naprostou dominanci hmyzu v suchozemských ekosystémech jsou dnes mořští zástupci omezeni jen na pár druhů dvoukřídlých či brouků žijících v přílivové zóně moří, vši na mořských savcích, několik specializovaných druhů hmyzu v mangrovových porostech, a jednu čeleď ploštic (Halobatidae), které žijí obdobně jako bruslařky na vodní hladině otevřených moří. Ploštice rodu *Halobates* najdeme přímo uprostřed oceánu, stovky kilometrů od pobřeží. Vajíčka kladou na plovoucí předměty (třeba kusy dřeva, dobře jim ale slouží i plovoucí plastový odpad), a představují tak jediný volně žijící (neparazitický) hmyz otevřeného moře. Co hmyzu na moři tak nesedí? Těžko říci, určitě to ale nebude slaná voda. Jak jsme si už ukázali, mnohé druhy hmyzu přežijí v řádově slanější vodě, třeba v různých slaných jezerech. Hmyz se také dovede v mořské vodě vyvíjet v různých jezírkách a loužích v přílivové zóně. Přílivové louže přitom mohou být kvůli odparu vody i desetkrát slanější než samotné moře. Mnohem pravděpodobnějším důvodem, proč hmyzu návrat do moře nejde, je tak nejspíš znovu obrovská přesycenost ekologických nik v mořských ekosystémech. Organismy, kterým se podařil přechod ze souše do moře, jsou zpravidla velcí obratlovci. Do moře se dostali v době, kdy po různých vymíráních či jiných podobných událostech nebyla příliš obsazena právě nika pro velká mořská zvířata – ať už predátory nebo filtrátory planktonu. Menších živočichů je ale v moři pořád obrovské množství a málokdy je nějaké masové vymírání poškodilo natolik, že by se jejich mořské ekologické niky radikálně uvolnily. Hmyz se tedy nejspíš do moře nikdy nevrátil ze stejných důvodů, z jakých kdysi dávno jeho předkové moře opustili. Jaromír Nohavica ve své písni zpívá, že „v moři je místa dost“. Při pohledu na monumentální velikost oceánu si člověk skutečně snadno pomyslí, že do moře se musí vejít všechno, že v něm místo nikdy nemůže dojít. Výzkum biodiverzity však ukazuje, že tomu tak není. V moři není *místa dost*, je tam naopak pořádný nával – a pro hmyz tam už to místo zkrátka nezbývá.

Výhody, které holometabolie nabízí, jsou mnohé. Kromě už jmenovaného omezení konkurence larev a dospělců znesnadňuje dokonalá proměna činnost i parazitům a predátorům. Larvy a dospělci se liší tolik, že je těžké být specializován na obojí. Stadium kukly zase umožňuje přečkání nepříznivých podmínek, jako je sucho, zima nebo třeba požáry. To je výhodné nejen pro rozšíření ekologických nároků hmyzu, ale

skvěle se to hodí také pro přežití opravdu těžkých dob, jako jsou třeba různá globální vymírání. Však také hmyz s proměnou dokonalou žádně hromadně vymírání výrazněji nepoškodilo. Holometabolie tak definitivně předurčila jednu linii hmyzu stát se extrémně úspěšnou skupinou organismů.

Co však stojí za úspěchem „velké čtyřky“ – těch největších hmyzích řádů? Zde už bychom nějaké obecné trendy hledali jen těžko. Za obřím úspěchem těchto linií stojí mnoho různých dalších evolučních inovací a klíčových strategií – a prostor pro náš příběh o hmyzu se už na stranách brožury neúprosně krátí. Největším řádem z „velké čtyřky“ co do počtu popsanych druhů jsou brouci. Jejich klíčovou evoluční inovací jsou krovky, které umožňují ochranu těla. Kromě toho jsou ale také významnou exaptací: slouží jako nosič dalších obranných struktur, zbarvení sloužícího ke komunikaci i maskování, a mnoho dalšího. Jednou z největších skupin brouků jsou paradoxně drabčáci (Staphylinidae), kteří mají krovky zkrácené. Spojili totiž příjemné s užitečným – krátké krovky jim dovolují obratně se pohybovat v půdě či mezi kameny, ale plně vyvinutá křídla se jim pod ně stejně vejdu, takže ochranná funkce krovek zůstává nezměněna. Další obrovské linie brouků – mandelinky (Chrysomelidae) a nosatci (Curculionoidea) zase za svůj úspěch vděčí koevoluci s rostlinami. Jedná se totiž o specializované býložravce, kteří se často žijí jen jedním či několika málo druhy rostlin. Jejich obří radiace se datují do období konce druhohor a začátku třetihor, a částečně se tak překrývají s radiací krytosemenných rostlin. Ta byla ostatně důležitá i pro úspěch motýlů, protože většina druhů se v dospělosti žijí nektarem z květů. Spolu s mnoha druhy blanokřídlych a dvoukřídlych se tak jedná o specialisty s úzkým vztahem s rostlinami, kterým coby **opylovači** napomáhají s rozmnožováním a jsou jimi za to odměňováni potravou. Blanokřídli však za většinu svého úspěchu vděčí spíše opačné strategii – parazitismu. Většinu druhů blanokřídlych totiž tvoří **parazitoidi** – různí lumci, lumčici či chalcidky, zkrátka všechny ty „parazitické vosičky“, které svého hostitele nakonec zabijí. Parazitoidi jsou často specializováni na jeden či několik málo druhů živočichů – zpravidla jiných členovců. Proto je dost možné, že je parazitoidů mnohem více, než kolik jich známe. Ještě mnohem více, než kolik je brouků. Brouci jsou totiž mnohem prozkoumanější skupinou, než jsou parazitoidi blanokřídli. Přesto je neznámých druhů brouků stále obrovské množství, hlavně těch, kteří žijí skrytě v lesní hrabance, nebo těch, kteří žijí na tropických rostlinách. Rozuzlení, zda máme na světě více brouků, či blanokřídlych, tedy nejspíše jen tak nepřijde. A dvoukřídli? Ti vsadili na schopnost přežít prakticky v jakýchkoli podmínkách. Ze všech velkých hmyzích řádů mají snad nejširší škálu ekologických specializací a dovedou osídlit i naprosto nehostinné podmínky, kde ostatní hmyz těžko přežije (blíže **rámček 4.E**). Mnohé druhy jsou navíc také parazitické, některé jsou i býložravé a spousta dvoukřídlych se žijí na rostlinách jako opylovači, podobně jako to dělají motýli. A protože jsou „mouchy“ ještě méně prozkoumané než blanokřídli, kdo ví, kolik jich ještě bude objeveno. Příběh poznání hmyzu totiž zdaleka nekončí.

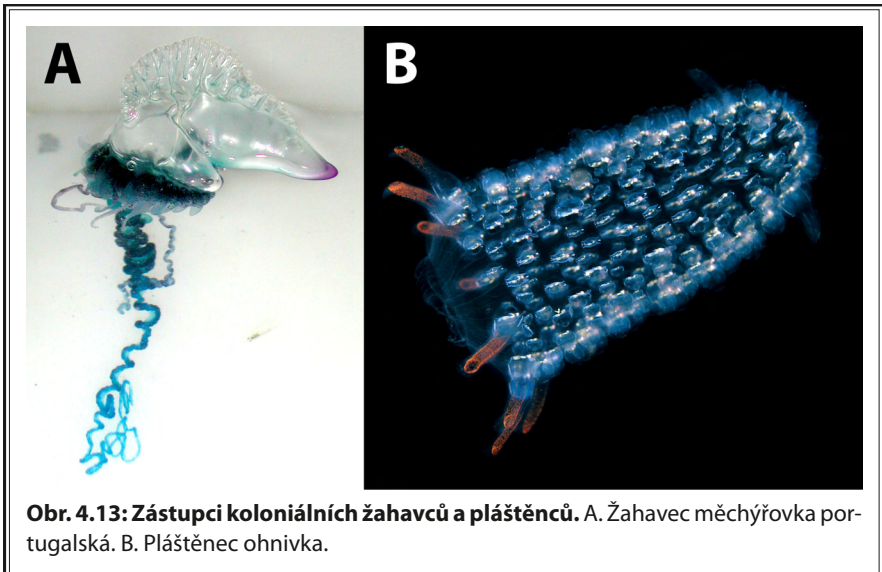
#### 4.4 Strunatci: kopinatci, pláštěnci a rybovití obratlovci

Posledním živočišným kmenem, na který se podíváme ve větším detailu, jsou strunatci (Chordata) zahrnující **obratlovce (Vertebrata)** a dvě menší skupiny jim příbuzných bezobratlých: **bezlebečné (Acrania)** a **pláštěnce (Tunicata, syn. Urochordata)**.

*Hledá se člen rodiny!*

Jaká skupina je obratlovcům evolučně nejbližší? Dlouho byli za sesterskou linii obratlovců považováni kopinatci (bezlebeční), protože jejich tělní plán vypadá podobně jako tělní plán ryb. Kopinatec je však názornou ukázkou toho, že podobnost nutně neznamená příbuznost.

Sesterskou skupinou obratlovců jsou ve skutečnosti pláštěnci, jejichž dospělci znaky společné (**pleziomorfní**) pro strunatce většinou pozbyli. Tělní plán mají značně zjednodušený a modifikovaný. **Chorda (struna hřbetní)** zůstává zachována v dospělosti jen u vršenek (Appendicularia), zatímco různé sumky („Ascidiacea“) a salpy (Thaliacea) ji mají pouze v juvenilních stádiích. Je to krásný příklad toho, jak může jít evoluce různými směry, kdy pláštěnci mohou připomínat daleko archaičtější skupiny živočichů, např. žahavce. Situaci, kdy dvě evolučně velmi vzdálené skupiny dojdou vývojem k podobné vlastnosti, nazýváme **konvergencí**. Co za to může? Selektce. Působením obdobných tlaků ze strany životního prostředí se různé organismy uchylují k podobným řešením. Těchto příkladů si dále ukážeme ještě celou řadu. U žahavců a pláštěnců je to krom zjednodušeného těla i rosolovitost, která je čini těžko požitelnými a zároveň kaloricky neatraktivními pro predátory. Společnou

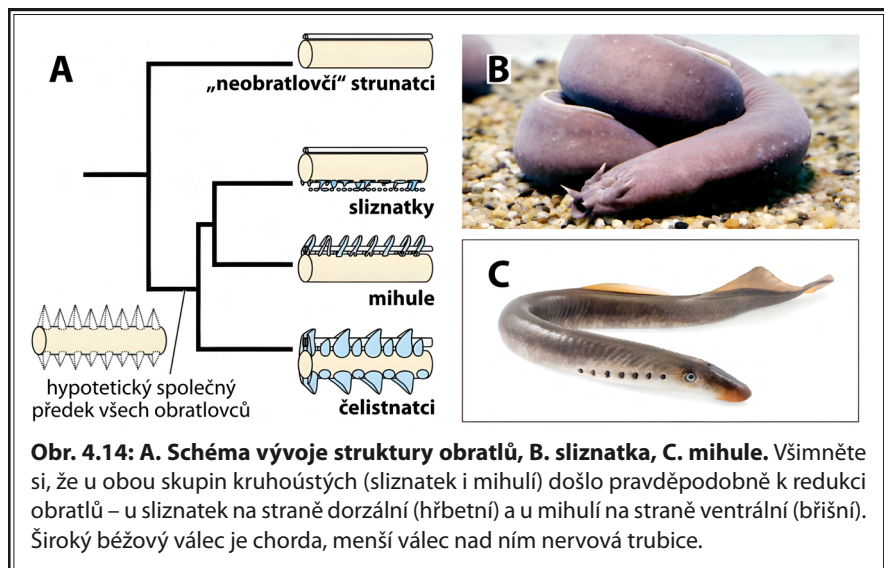


charakteristikou některých žahavců i pláštěnců je také přítomnost zooidů, specializovaných jedinců v rámci jedné kolonie, která tak působí jako jeden organismus. Pro konkrétní představu si můžete prohlédnout žahavce měchýřovku portugalskou (*Physalia physalis*) a pláštěnce ohnivky (*Pyrosoma*) na **obr. 4.13**.

Ani u obratlovců nebyly samotné základy rodokmenu dlouho jasné. Ustanovené byly skupiny sliznatky, mihule a čelistnatci, ale jejich vzájemné vztahy byly otázkou. Jedním z konceptů byla skupina Craniata, která z obratlovců vyčleňovala **sliznatky (Myxini)**. Proč? Protože nemají obratle. Aktuální závěry na základě molekulárních dat však řadí sliznatky do kruhoústých (Cyclostomata) spolu s **mihulemi (Petromyzontida)**. Kruhoústí jsou součástí obratlovců a sesterskou skupinou k čelistnatcům (Gnathostomata), kam řadíme všechny ostatní současné obratlovce. U některých sliznatek se nakonec našly i útvary vývojově shodné s obratli. Mihule také nemají složitosti srovnatelné obratle s dalšími obratlovci (**obr. 4.14**).

Vlastností, která dala sliznatkám jméno, je samozřejmě produkce slizu. V případě ohrožení vypustí každá z asi 100 žláz sliznatky směs glykoproteinů o objemu asi jedné kávové lžičky. Ve vodě se objem celé substance zvýší cca 10 000×. Jedná se o velmi efektivní ochranu proti dravým rybám: při otevření tlamy vytváří podtlak, a tak putuje oblak slizu přímo k ní. Možná vás nyní napadne otázka: Jak se z oblaku slizu dostane samotná sliznatka? Vlastním tělem udělá smyčku kolem vlastního těla. Tím, že pak touto smyčkou projede, ze sebe vyprodukovaný sliz stáhne. Sliznatky najdeme v mořích napříč světem, ale nevyskytují se ve sladké vodě.

Ve sladké vodě najdeme mihule. Některé zde žijí trvale, jiné tráví část života v moři, kde parazitují na rybách. Jsou vybaveny kruhovým ústním otvorem se sadou



rohovinových zoubků, které jim umožňují se k rybě přichytit a sát její krev spolu s rozmělněnou tkání. Takto se živí třeba mihule říční, která tak (stejně jako ostatní parazitické mihule) tráví dospělý život v mořích u břehů Evropy a do sladkovodních toků se vydává za rozmnožováním. Při tahu jí zakrňuje trávicí trakt a po tření dospělci hynou. Larvy, kterým se u mihulí souhrnně říká **minohy**, 3–4 roky žijí na dně a živí se organickými zbytky. Dospělé **mihule říční** poté táhnou do moře. Migrace pro rozmnožování z moře do sladkých vod se nazývá anadromní migrace. Vedle mihulí jsou známějšími protagonisty tohoto stylu života lososi a pstruzi. Nemigrují ale všichni, někteří jedinci v řekách zůstávají. Podobný proces stál možná za **vznikem neparazitických druhů** mihulí. U těch se plošně předpokládá vznik právě z jejich parazitických protějšků. Pro řadu z nich je jejich nejbližším příbuzným právě parazitický druh obývající stejný areál. Příkladem může být naše neparazitická **mihule potoční** (*Lampetra planeri*) a jí nejbližší mihule říční (*L. fluviatilis*), která bohužel v důsledku mnohačetného přehrazení Labe z Česka zmizela. Zůstala u nás jen nemigrující mihule potoční. Ta většinu vlastního životního cyklu stráví coby minoha. Po přeměně v dospělé nepřijímá potravu a po vytržení hyne.

### *Paryby, ryby a víc nic?*

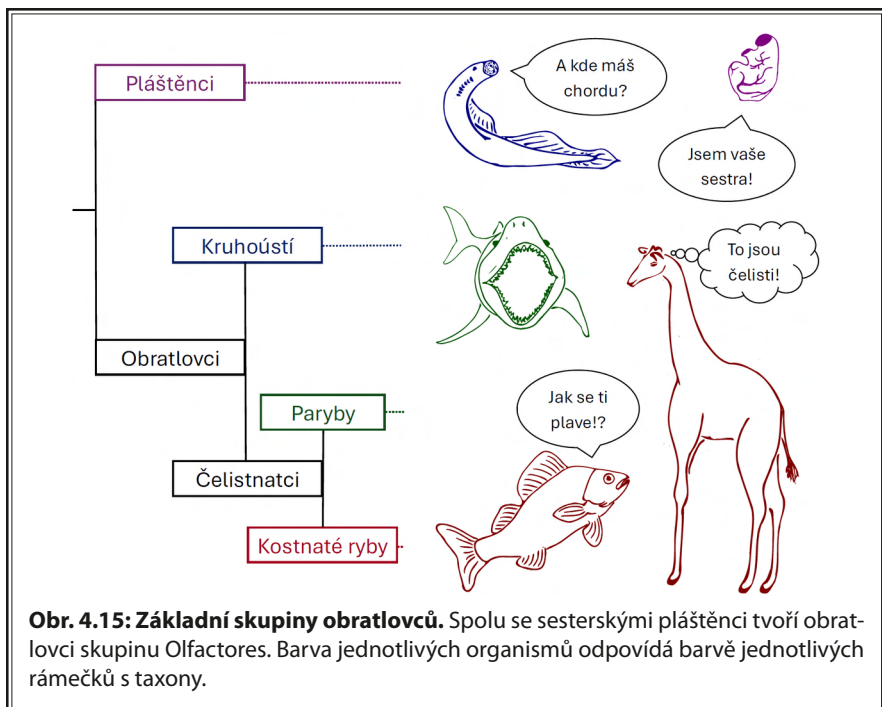
Všechny ostatní obratlovce najdeme ve skupině **čelistnatců (Gnathostomata)**. Charakteristický nový znak, který tuto skupinu definuje, je jasný už z názvu – čelista. Klíčová evoluční inovace, ultimátní nástroj, který svým nositelům zásadně rozšířil možnosti obživy. Vznikly přeměnou jednoho žaberního oblouku. Jak se lebka obratlovců dále vyvíjela, další žaberní oblouky byly postupně přeměněny a začleněny do lebky. Jak zanikaly žaberní oblouky, zanikaly i žaberní šterbiny, ačkoli u paryb a některých ryb zůstal odkaz na tuto anatomickou přestavbu v podobě **spirakula** – zpravidla drobného otvoru hned za hlavou. Najdeme jej u zástupců obou skupin čelistnatců: **paryb** (Chondrichthyes) a **kostnatých ryb** (Osteichthyes). Častější je ale mezi zástupci paryb, kterým pomáhá nasávat vodu, která je dále vypouštěna skrze žaberní šterbiny a tím jim spirakulum pomáhá dýchat. Dalo by se tak říci, že některé paryby šnorchlují vodu.

Vzhledem k tomu, že poměr počtu druhů mezi oběma základními skupinami čelistnatců je přibližně 60 : 1 ve prospěch kostnatých ryb, je kostnatým rybám v brožuře vyčleněno i přiměřeně více prostoru. To však neznamená, že paryby nemají co nabídnout! Skupina čítající necelých 1300 druhů se dělí na **příčnoústé (Elasmobranchii)** a **chiméry (Holocephali)**. Na první pohled chiméry od ostatních odlišuje tvar těla, kterému dominuje masivní hlava, od které se tělo rychle zužuje až do tenkého protáhleho ocasu. Výrazné oči napovídají, že obývají hlubší vody, kam dopadá velmi málo světla. Oproti tomu příčnoústí, kam spadají všechny ostatní současné paryby, obývají širokou škálu hloubek od prosluněných korálových vod až po místa pod 3000 m. Rozšířeným trendem v této skupině je dorzoventrální zploštění – zploštění z hřbetní a břišní strany. Tento trend najdeme rozvinutý v obou sesterských skupinách: u **rejnoků i žraloků**, kam spadá skupina zploštělých pilonosů nebo polorejnoků, ač by

jejich morfologie napovídala příbuznost s rejnoky, kteří taky otázku zplošřování vzali v rámci evoluce poctivě. Opět tak narážíme na ukázkový příklad konvergence, kdy se určitý znak vyvinul nezávisle u více skupin. Ne jinak tomu bylo i v případě živorodosti, kterou máme od malička spojenou se savci. Ve skutečnosti se živorodost objevuje napříč obratlovčími skupinami včetně řady zástupců příčnoústých paryb, a to dokonce i v případech na první pohled vypadajících dost krkolomně jako u kladivounů. Mláďata kladivounů vyživovaná placentou zformovanou ze žlutkového vácku mají v době porodu hlavičky velmi elastické, aby byla schopna opustit útroby matky. U některých žraloků dokonce narážíme na **nitroděložní kanibalismus**, kdy mohou vyvíjející se mláďata požírat neoplozená vajíčka i vlastní sourozence. Mezi žraloky najdeme také rekordmana v délce doby březosti. Zatímco slonice, rekordmanky mezi savci, nosí mláďe po dobu 22 měsíců, samice žraloka límcového třímá vajíčka po dobu až 3,5 let, kdy po naklazení se z nich rovnou líhnou mladí žraloci límcoví.

*Všichni jsme ryby...*

Zatímco název čelistnatci odpovídá charakteristické evoluční inovaci této skupiny, jejich další dělení už tak intuitivní není. Navzdory podobnosti tělních plánů je kapr příbuznější člověku než žralokovi či jakékoliv jiné parybě. Čtvernožci (Tetrapoda; obojživelníci, plazi včetně ptáků, savci) jsou vnitřní skupinou **kostnatých ryb**, skupině, která je sesterská **parybám (Chondrichthyes)**. Kostnaté ryby pak dělíme



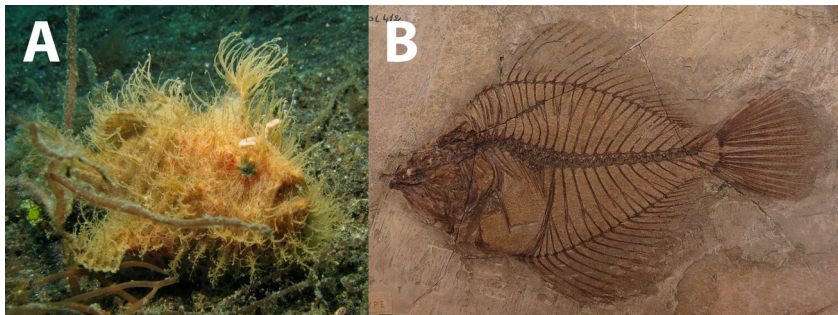
**Obr. 4.15: Základní skupiny obratlovců.** Spolu se sesterskými pláštěnci tvoří obratlovci skupinu Olfactores. Barva jednotlivých organismů odpovídá barvě jednotlivých rámečků s taxony.

na paprskoploutvé ryby (Actinopterygii), kam patří všechny současně žijící ryby kromě latimérii (*Latimeria*) a bahníků (Dipnoi). Druhou skupinou ryb jsou ryby svaloploutvé (též násadoploutvé, Sarcopterygii), kam patří i již zmíněná latimérie, bahníci a právě čtvernožci (**obr. 4.15**). Pojmem ryby se často rozumí primitivní (evolučně staří) obratlovci, přitom však ryby, které si asi většina z nás představí, patří do skupiny paprskoploutvých ryb o cca 200 milionů let mladší než čtvernožci. Paprskoploutvé ryby zůstaly věrné svému původnímu životnímu prostředí, kde u nich došlo ke specializaci na nejrůznější varianty vodních stanovišť. V této části bychom tedy rádi nabídli odlišný pohled na obratlovce, který na rozdíl od toho antropocentrického vnímá u obratlovců hydrodynamický profil těla jako zlatý standard. Koncept čtyř diferencovaných končetin a tvaru těla s různými výběžky pak můžeme brát jako rozmar, který si čtvernožci mohli dovolit díky přechodu na souš.

Příběh o tom, jak obratlovci ovládli pevninu, jste už pravděpodobně slyšeli. Ale co se v té samé době dělo pod hladinou? Většina dnešních paprskoploutvých ryb se od těch žijících před 400 miliony lety liší více, než byste možná čekali. Zatímco čtvernožcům se plicní vaky dál vyvíjely, většina paprskoploutvých ryb je pozbyla. Násadce „ploutví“ čtvernožců se zvětšily, paprskoploutvým rybám zanikly. Čtvernožci, stejně jako svaloploutvé ryby a společný předek obou rybích skupin, používají k pohybu párové ploutve. Paprskoploutvé ryby oproti tomu většinou využívají jako svůj hlavní pohon ocasní ploutev. Zkrátka paprskoploutvé ryby jsou úchvatnou skupinou živočichů obsahující přibližně polovinu druhů všech známých obratlovců a skýtající širokou paletu inovativních adaptací.

### *Rodokmen paprskoploutvých ryb*

Ještě předtím, než se zaměříme na příklady adaptací paprskoploutvých ryb, zastavme se krátce u jejich systému, ať je pro nás jednodušší se orientovat v následujících pasážích. Nejstarší žijící skupinou paprskoploutvých ryb, která morfologicky připomíná spíše svaloploutvé, jsou **bichiři (Polypteriformes)**. Mají plicní vaky, ploutve podobné svaloploutvým a taky zachované spirakulum (otvor po zaniklé žaberní šterbině). Velmi netradiční jsou jejich larvy s vnějšími žábami. Do druhé nejstarší skupiny paprskoploutvých ryb spadají jeseteři a veslonosi, kteří v průběhu evoluce ztratili osifikaci ve většině těla, kde tak tvoří kostru pouze chrupavka. Tomu napovídá i název taxonu: **chrupavčité ryby (Chondrostei)**. Další skupinou jsou mnoho-kostnaté ryby (Holosteí), kam patří **kostlíni (Lepisosteiformes)** s charakteristicky protáhlou lebkou a **kaprouni (Amiiformes)**. Všechny dosud zmíněné skupiny paprskoploutvých ryb čítají maximálně desítky druhů. Drtivou většinu diverzity, přibližně 35 tisíc druhů paprskoploutvých ryb, najdeme ve skupině **Teleosteí** (vzhledem k tomu, že český opis by byl kostnaté ryby, který už ale používáme pro vyšší taxon Osteichthyes sesterský parybám, budeme se držet i ve zbytku textu vědeckého jména), a to především ve dvou skupinách Otomorpha a Percomorpha. V následujících řádcích bychom vám rádi nabídli ochutnávku diverzity rybích adaptací zasazených do evolučního a ekologického kontextu.



**Obr. 4.16: Ukázky rybích tělních plánů.** A. Rozedranec (*Antennarius*). B. Fosilní ryba *Amphistium* příbuzná dnešním platýsům. Její zajímavostí je méně asymetrická hlava, než jak ji mají dnešní platýsi s přesunem očí.

### Na vzhledu záleží

Stejně jako na souši, i ve vodě je řada faktorů, které v průběhu evoluce působí na tvar těla jednotlivých druhů. Pro každou životní strategii jsou některé faktory významnější než jiné. Už při prvním pohledu na živočicha tak dokážeme odhadnout, jaký způsob života vede. Například při pohledu na rozedrance (*Antennarius*) je asi jasné, že se nejedná o aktivního plavce. Tento rod svůj usedlý způsob života dotáhl k naprosté dokonalosti. Svým zaválitým zjevem napodobuje okolní podklad a čeká, než se kořist přiblíží do bezprostřední blízkosti (**obr. 4.16A**). Poté učiní bleskový výpad a rychlým otevřením úst vytvoří podtlak, kterým kořist doslova nasaje. Pro maskování jsou některé druhy porostlé různými výrůstky a přizpůsobují svoje zbarvení podkladu. Někteří navíc lákají svou kořist červovitým výběžkem na hlavě. Barvoměna není u ryb nic vzácného, třeba plachetníci (*Istiophoridae*) mění krátkodobě barvu při konkrétních aktivitách – například při lovu nebo rozmnožování. Kromě **chromatoforů** (buněk s pigmenty) jim k tomu slouží i další specializované buňky, tzv. **iridiofory** obsahující krystalky guaninu odrážející světlo. Buňka tak funguje jako fotonický krystal propouštějící pouze světlo určité vlnové délky.

Dalšími specialisty pro život na dně jsou platýsi (*Pleuronectiformes*). Své jméno dostali podle ze stran silně zploštělého těla. Na dolních tocích řek nebo mořském šelfu leží dospělí platýsi na boku, často lehce zahrabaní, aby unikli pozornosti dravců. Obě oči mají umístěné na jedné (svrchní) straně těla. Mláďi však platýsi tráví ve volné vodě a rodí se s tradičním rozložením očí po obou stranách. Jedno oko se pak musí v průběhu ontogeneze přesunout na druhý bok. Společně s tímto přesunem změní ryba i svůj životní styl. Evoluční cestu k této podobě dokládají fosilní nálezy jedinců s pouze částečnou přestavbou hlavy (**obr. 4.16B**).

Jak rozedranci, tak platýsi obětovali svoji mobilitu, aby byli co nejméně nápadní. Velmi nápomocné jim je, že na dolních tocích řek a v prosluněných pobřežních vodách do značné míry odpadá nutnost vyrovnávat se s proudem. Rozedranec by se

svým zavalitým tělem musel vynaložit velkou námahu, aby v potoce zůstal na místě, a platýs by se jen těžko zahrabal do kamenitého podkladu. Těla druhů osidlujících dna prudších toků jsou tak mnohem uniformnější. Místní organismy se snaží vyhnout proudu tím, že se tisknou co nejbliže k podkladu. Druhy zde žijící mají tak zpravidla břicho zploštělé a prsní ploutve často posazené do roviny s břišními. Ukázkovým příkladem je dvojice jen vzdáleně příbuzných ryb z našich vod: mřenka mramorovaná a vranka obecná.

Kvůli trvalému pobytu u dna došlo u platýsů a rozedranců ke ztrátě (zakrnění) plynového měchýře. Tato charakteristika však není výlučná pouze pro ryby dna. Plynový měchýř ztratili (nebo mají jen velmi málo rozvinutý) například i tuňáci. Jedni z neaktivnějších plavců planety se proto spoléhají více na hydrodynamický vztlak než na hydrostatický.

Hydrodynamický vztlak je důsledkem dvou fyzikálních principů: první je zákon akce a reakce, kdy voda na těleso působí silou opačnou, než působí těleso na ní (to lze krásně pozorovat u rychle plujících lodí, u kterých daná zákonitost způsobí zvednutí přídě – samotní námořníci pak hovoří o tom, že loď jede „ve vztlaku“). Druhý princip je obdobný případu křídla letadla, kdy voda proudící nad objektem je v důsledku jeho tvaru rychlejší než pod objektem. Nad rybou tak vzniká podtlak a pod rybou přetlak. U tuňáků, stejně jako žraloků, se tak říká, že musí plavat, aby neklesali ke dnu, což evokuje, že daný jev je jejich nedostatkem. Ve skutečnosti ale tuňáci plynový měchýř nevyužívají, a tak je jeho vývoj u nich zjednodušený, či úplně pozastavený. Jsou adaptovaní na neustálé plavání vpřed. Tuňáci jsou vysoce specializovaní pro aktivní pohyb na dlouhé vzdálenosti, ale zároveň mají vychytávky zlepšující jejich manévrovací schopnosti na menším prostoru. Cílem ryb překonávajících pravidelně velké vzdálenosti je maximální úspora energie při pohybu. Proto potřebují dosáhnout toho, aby je voda přímo obtékala a nevířila za výběžky na jejich těle. Vzniklé turbulentní proudění zvyšuje odpor proti pohybu ryby a znamená tak nutnost vynaložení většího množství energie. Tuňák má tak „dokonale“ hydrodynamický tvar těla se zašpičatělým rostem (rypec, respektive protažený výrůstek v přední části lebky) a torpédovitým podélným profilem. Ploutve jsou úzké a dlouhé, takže turbulentní proudění vznikající na špičce ploutví je dále od těla. Tuňákovy ploutve mají ale ještě jednu specialitu: v případě potřeby je dokáže částečně zatahnout a tím zkrátit. K čemu to? Pro lepší manévrovací schopnosti. V případě, že voda přímo obtéká tělo ryby bez vzniku turbulentního proudění, je pro rybu náročnější výrazně měnit směr. Pokud tuňák narazí na hejno ančoviček, je pro něj výhodnější ploutve zkrátit – turbulentní proudění je tak blíže k tělu a při lovu se mu snadněji manévruje. Ryba svoji manévrovací schopnost zlepšuje rovněž



**Obr. 4.17: Cykloidní (vlevo) a ktenoidní (vpravo) šupiny.**

ztopořením řitní a druhé hřbetní ploutve za pomoci nahromadění lymfy v ploutevních svalovině (poměrně netradiční využití lymfatického systému). Asi ještě zajímavější techniku pro zlepšení manévrovacích schopností má pamakrela olejnatá (*Ruvettus pretiosus*), která z podkožních kanálků vystřikuje tekutinu, jež by mohla sloužit k rozrušení přímého proudění kolem jejího těla. Obdobnou funkci plní i **ktenoidní šupiny**, kterými jsou vybaveny i některé naše ryby, např. okoun nebo candát (obr. 4.17). Drobné výběžky na šupinách způsobují vznik turbulentního proudění ve vrstvě vody přiléhající k tělu, a tak umožňují rybě rychleji měnit směr.



**Obr. 4.18: Ukázky rybích pohybů.** A. Nožovka (*Apteronotus*) s protaženou řitní ploutví. B. Částečně suchozemský lezec obojživelný (*Periophthalmus barbarus*).

ploutví najdeme u kostlínů, štičky živorodé (*Belonesox belizanus*) z čeledi živorodek (Poeciliidae) nebo u štikovek (Ctenoluciidae), které patří mezi tetry (Characiformes). Jak jsme si řekli dříve, ocasní ploutev je pro většinu paprskoploutvých ryb tím hlavním motorem, ale neplatí to vždy. Severoameričtí sladkovodní kaprouni (*Amia*) využívají vlnění (undulaci) hřbetní ploutve. Vlněním protažené řitní ploutve se zase pohybují jihoamerické nožovky (Apteronotidae, obr. 4.18A). Kombinací pohybů hřbetní a řitní ploutve se pohybují měsíčníci (Molidae), jejichž největší zástupci mohou mít přes 3 metry a 2 tuny. Neméně majestátním zástupcem ryb, který se vzdal ocasní ploutve, je hlístoun červenohřívý (*Regalecus glesne*). Maximální délkou dosahující přes 8 metrů se jedná o jednu z nejdelších ryb planety. Pohyb pomocí undulace hřbetní ploutve u něj ale není to nejzajímavější. Hlístoun byl pravidelně pozorován, jak plave vertikálně hlavou směrem k hladině. Tato pozice se ukazuje jako široce využívána řadou hlubokomořských ryb, protože umožňuje mít proti světlejší hladině co nejmenší profil, který by je mohl prozradit predátorům.

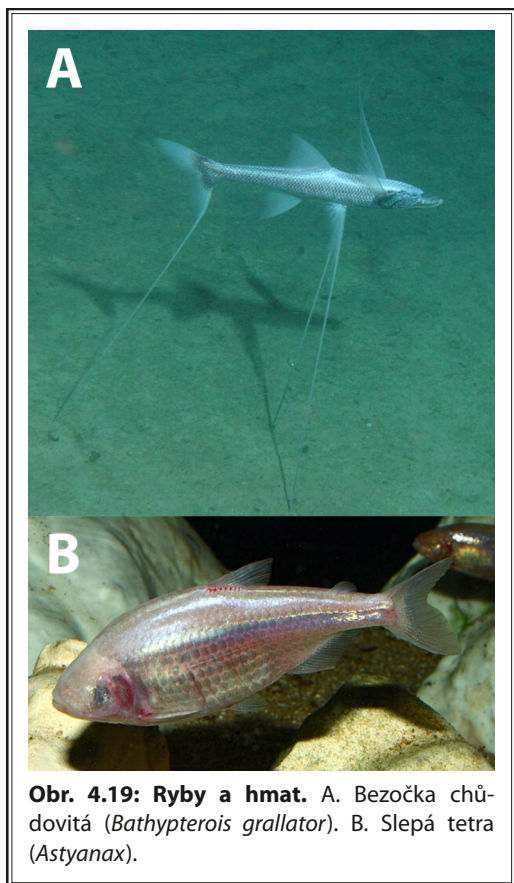
Toto bylo jen pár příkladů z nepřeberné palety přizpůsobení tvarů rybiho těla. Paprskoploutvé ryby se staly specialisty na vodní prostředí v jeho nejrůznějších formách. O to obdivuhodnější je proto schopnost některých druhů osídlit i samotnou

souš. Na mořských březích Afriky se zabydleli lezci (Oxudercinae, **obr. 4.18B**) a jim jen vzdáleně příbuzní, ale tvarem těla téměř shodní slizouni (Blenniiformes) obývají vody a břehy Tichého i Indického oceánu. V následující části si ukážeme další disciplínu, ve které paprskoploutvé ryby svojí diverzitou nezůstávají za čtvernožci pozadu, a to jsou smysly.

### *Vodní prostředí všemi smysly*

I v oblasti smyslů najdeme mezi rybami řadu specialistů. S předchozím tématem, tvarem těla, úzce souvisí **elektrorecepce**. Tou jsou vybaveny v její pasivní formě (tj. živočich vnímá přirozené slabé elektrické pole ostatních organismů, ale nevytváří vlastní „skenovací“ pole) všechny bazální linie paprskoploutvých ryb. Lze tedy předpokládat, že se jedná o pleziomorfní znak, který skupina Teleostei ztratila a znovu se vyvinul u zástupců několika řádů nezávisle na sobě. S tvarem těla přímo souvisí elektrorecepce aktivní, při níž živočich většinou pomocí modifikovaných svalových buněk vytváří slabé elektrické pole a sleduje jeho změny způsobené objekty, které se v něm ocitnou. Svým uživatelům tak aktivní elektrorecepce pomáhá v orientaci ve vodách se zhoršenou viditelností. Aby pokryly co nejširší oblast, potřebují ryby umístit elektroreceptory co nejdál od elektrického orgánu, proto jsou ryby vykonávající aktivní elektroreceptci zpravidla protáhlého tvaru. Názorným příkladem ryb s aktivní elektroreceptcí jsou tak nožovky nebo rypouni (Mormyridae), kteří získali své jméno právě podle protáhlého rostra. Další zvláštností rypounů je nadstandardně velký mozek. Rypouni tak mají podobný poměr velikosti mozku vůči zbytku těla jako lidé. Zatímco lidem se v průběhu evoluce zvětšil koncový mozek, největší část rypouního mozku tvoří mozeček, který zodpovídá i za zpracování podnětů elektrorecepce. Asi nejznámějšími uživateli vlastních elektrických výbojů jsou pasumec elektrický (*Malapterurus electricus*) a paúhoř (*Electrophorus*), kteří jimi dokáží dokonce omračovat kořist.

Dalším smyslem, který je v místech se špatnou viditelností velmi nápomocen, je hmat. Z našich ryb si určitě vzpomenete na sumce velkého (*Silurus glanis*) s dlouhými hmatovými vousy. Sumci se na ně spoléhají při pátrání po potravě v kalné vodě, ve které současně s hloubkou rychle klesá množství slunečního světla. Bezočka chůdovitá (*Bathypterois grallator*, **obr. 4.19A**), obývající dna tropických oceánů v hloubkách od 900 do 4 700 m, spoléhá čistě na svůj hmat. Využívá k němu prodloužené konce prsních ploutví. Protážené má i břišní a ocasní ploutve, které jí tak slouží jako stojan, pomocí něhož číhá nade dnem s konci prsních ploutví vytočenými před hlavu. Díky této strategii významně šetří energii. Dalšími kuriózními rybami spoléhajícími na mechanoreceptci jsou slepé tetry (*Astyanax*, **obr. 4.19B**) obývající jeskynní vody Mexika. Úplně pozbyly oči a zároveň nedisponují vousky ani prodlouženými ploutvemi. Spoléhají se na **neuromasty**, typicky lokalizované v postranní čáře, kde pomáhají rybám rozlišovat směr proudění vody. Slepé tetry je mají rozmístěné po celém těle. S mechanoreceptci navíc kombinují i chemoreceptci.



**Obr. 4.19: Ryby a hmat.** A. Bezočka chůdovitá (*Bathypterois grallator*). B. Slepá tetra (*Astyanax*).

Oceány nemají takový problém se zákalem, přesto je většina objemu ve tmě, neboť do hloubky pod 1000 m už žádné sluneční paprsky nedorazí. To neznamená, že by tady nebylo žádné světlo. Řada hlubokomořských ryb a jiných živočichů sama využívá bioluminiscenci, ať už vlastní nebo zprostředkovanou symbiotickými bakteriemi. Některé druhy, např. světloočka tmavá (*Anomalops katoptron*), dokonce využívají bioluminiscenci k tomu, aby si posvítily (jako fotoaparát bleskem) na potenciální kořist. Z pohledu rybích smyslů je však nejzajímavější mezopelagická zóna (200–1000 m hloubky). Právě v této vrstvě dochází s nárůstem hloubky k razantnímu úbytku světla. Zároveň řada druhů obývá širokou škálu hloubek, často v rámci ustálených cyklů (například vertikální migrace mezi dnem a nocí, nebo v rámci různých životních fází). Na-

jdeme ze i možná nejhojnější rybí rod vůbec: štětinozubku (*Cyclothone*), která se vyskytuje v hloubkách od 300 do 1500 m. Mezi místními rybami najdeme možná ty nejkurióznější modifikace očí mezi obratlovci. Strašík maloústý (*Macropinna microstoma*) obývajících hloubky od 16–1200 m disponuje tubulárníma očima, které je schopen natáčet v rozsahu 75°, a tak s nimi může sledovat prostor nad sebou, nebo hledět přímo před sebe. Každé oko navíc obsahuje odrazivou vrstvu zachycující světlo přicházející ze sloupce pod rybou. Strašík je tak schopen pátrat po potravě nad (před) sebou a zároveň kontrolovat, jestli se k němu z hloubky neblíží predátor. S modelem tubulárních očí přišly ale i ryby dalších skupin. Zdokumentovány jsou tubulární oči u zástupců minimálně 3 rybích řádů. Výrazné úpravy vykazují i samotné sítnice hlubokomořských druhů. Ztráta čípků, vyšší hustota tyčinek, nebo vícevrstvá sítnice jsou příklady úprav, jak se oči hlubokomořských ryb postupně optimalizovaly pro fungování v prostředí bez slunečního světla. U několika linií ryb obývajících

oblast s nízkou intenzitou světla se dokonce vyvinuly nové typy rhodopsinu, které by mohly sloužit k barevnému vidění, což by byl mezi obratlovci úplný unikát!

Úpravou očí pro vyšší efektivitu ve zhoršených světelných podmínkách známou i u čtvernožců je *tapetum lucidum*, vrstva reflexní látky za sítnicí, která zpátky odráží světlo, jež vrstvou světločivných buněk již jednou prošlo, a umožňuje tak zachytit více světla. Tato adaptace se opět nezávisle objevila i u vzdáleně příbuzných druhů. Jedním z nich je náš candát obecný (*Sander lucioperca*), který typicky loví za soumraku, kdy mu tato výbava umožňuje aktivně lovit i za nižší intenzity světla. Vody východního pobřeží Severní Ameriky obývá další druh vybavený odrazivou vrstvou: žabohlavec americký (*Opsanus tau*). Jeho zajímavostí navíc je, že v době páření lákají samci samičky hlasitými zvuky produkovanými pomocí bubnovacích svalů a plynového měchýře. Zvuky stejnou technikou vydávají například i zástupci teter. Nejhlasitější zvuk produkuje paradoxně jedna z nejmenších ryb vůbec a zároveň obratlovec s vůbec nejmenším mozkiem – *Danionella cerebrum*. Pomocí bubnovacích svalů a chrupavky, která jako palička naráží do měchýře, je tento druh schopen produkovat zvuk o hlasitosti až 140 dB – což je větší hlasitost, než kterou zažijete při rockovém koncertu (~90 dB i více).

Z toho, že některé ryby zvukem vábí partnery, lze odvodit, že zvuk jejich protějšky musí zároveň slyšet. A některé ryby slyší velmi dobře. Zástupci skupiny Otomorpha využívají plynového měchýře ke zlepšení vlastního sluchu tím, že jeho vibrace přenáší přímo do vnitřního ucha. Nejdokonaleji je tato adaptace rozvinutá u Otophysi, kam patří sumci, kaprovité ryby, tetry a nahohřbeti, z nichž znáte již zmíněného paúhoře elektrického nebo nožovky. Z obratlů se jim vyvinul **Weberův aparát** – systém kostí, který přímo dosedá na plynový měchýř a dokáže tak vibrace z něj efektivně přenášet do vnitřního ucha. Několik částí tohoto orgánu můžete nahmatat i při kuchání kapra na Vánoce. Pokud potáhnete prst břišní dutinou podél páteře směrem k hlavě, narazíte na tvrdou rovnou hladkou plošku. Ta je za normálních podmínek v přímém kontaktu s plynovým měchýřem, u něhož lze v místě styku pozorovat zploštění. Kolem plynového měchýře pak narazíte na tvrdé krátké obloukovité kosti.

Stejně jako se skrze ni dobře šíří zvuk, je voda efektivním médiem pro přenos řady chemických látek poskytujících informace o okolí. Ryby tak mají po těle rozestry chemoreceptory různých typů a zaměření. Receptory na žábřácích informují nositele o množství dýchacích plynů ve vodě. Řada různých typů čichových receptorů pomáhá rybám odhalit blížící se nebezpečí, pátrat po kořisti, nebo si najít partnera k páření. Známým příkladem posledního jmenovaného využití je příběh hlubinných druhů mořských dasů. Strašlivým tvorem s masivními čelistmi a svítící vábničkou jsou u těchto druhů pouze samičky. Samci jsou mnohonásobně menší. Poté, co samec objeví samičku, se do ní zahryzne a v některých případech s ní sroste. Jak ale nebohy sameček nalezne v nekonečných hlubinách svůj protějšek? Vzhledem k tomu, že sám není vybaven žádným vábicím mechanismem, nezbývá mu než křížovat oceán a pátrat po feromonové stopě, na jejímž začátku najde smysl svého života.

### 100 + 1 způsobů rozmnožování

Poslední disciplínou, na kterou se u ryb zaměříme, je rozmnožování a životní cykly. I zde se setkáme s širokou plejádou strategií. Od **r-stratégů** upřednostňujících kvantitu před kvalitou a produkujících tisíce až statisíce jiker za sezónu až po živořodé druhy, které rodí živá mláďata v řádově nižších počtech, což je typický příklad **K-stratégů**. V české ichtyofauně sice převládá tradiční **mimotělní oplození**, ke kterému dochází během tření, ale i u něj existují mezi rybami rozdíly, ať již v počtu a velikosti jiker nebo následné péči. České kaprovité ryby, jako kapr, cejn nebo jelci, se o svoji snůšku nestarají. Řada z nich ale na tření táhne na vhodná stanoviště. Kapr je klasickým příkladem r-stratéga. Typicky v místech bohatých na vegetaci dochází k hromadnému tření, při kterém každá samička naklade velké množství malých jiker (100 000 ks na 1 kg její váhy). Lepivé jikry se přichytí na vegetaci a v závislosti na teplotě se vykulí (vylíhnou) většinou za 3 až 5 dní. Okoun říční (*Perca fluviatilis*) svoji snůšku rovnou seskupuje do až 1 m dlouhých provazců, které omotává kolem vodní vegetace. Originální schovku pro jikry pak využívá hořavka (*Rhodeus*), jejíž samičky kladlékem, které vzniklo protažením urogenitální papily, umísťují vajíčka do žaberní

**4.F LORD A ZAHRADNÍK.** Možná jste slyšeli nějakou variaci na vtip o nevěře lordovy ženy se zahradníkem, který s ní počne dítě. Nevyřčeným rozměrem takové anekdoty je, že zahradníkovu dítě v péči aristokrata dostane řádově kvalitnější materiální zabezpečení, než by tomu bylo v případě, že by se o něj staral jeho biologický otec. Na obdobné situace narážíme i ve volné přírodě. V rámci populace žabohlavce svítivého se vyskytují dvě kohorty samců. Samci, kteří staví hnízdo a aktivně chrání snůšku, a samci, kteří se snaží nepozorovaně ke snůšce přikrást a oplodnit alespoň její část. Zatímco chránící samec bude benefitovat z co nejmohutnějšího vzrůstu a agresivity, samec příživník využije nenápadného zjevu a vynalézavosti k tomu, aby se mu podařilo uniknout pozornosti majitele hnízda. Úspěšnost oplodnění ovlivňuje samozřejmě i vitalita samotných samčích pohlavních buněk. Obě skupiny samců jsou vybaveny orgánem odvozeným od varlat, jehož sekret zvyšuje pohyblivost a životnost spermií. Výzkum z roku 2021 odhalil, že sekret má zároveň antibakteriální účinky. Z hlediska rozmnožovací strategie je logické, že u každé kohorty samců budou selekcí fixovány jiné znaky. U samce obránce je podpůrný sekreční orgán zachován i po páření a jeho sekret má silnější antibakteriální účinky, zatímco u samců příživníků orgán zakrňuje. Je to krásná ukázka vnitrodruhového parazitismu, kdy samec příživník zásadně sníží přímé náklady na rozmnožování, protože nemusí stavět hnízdo, vábit samičku a riskovat ulovení při hlídání jiker. Navíc šetří i čas. Místo toho, aby střežil vlastní stanoviště, může navštívit více hnízd a oplodnit tak jikry několika samiček během jedné sezóny. O jeho potomky se budou mezitím dobře starat mohutní samci ochránci.

dutiny sladkovodních mlžů. Samec je tím, kdo hledá budoucího hostitele. Následně od tohoto živého babyboxu odhání všechny ostatní samečky a snaží se k němu nalákat samičku. Když se mu zadaří, sameček vypouští mlíči v blízkosti dýchacího otvoru mlže, a ten tak jeho pohlavní buňky doslova vdechne, aby následně některé z nich oplodnilo 20–40 jiker, jež tam jeho protějšek zanechal.

Asi znáte příběh oběti pacifických lososů pro snahu zajistit svým potomkům bezpečné prostředí pro vývoj od jikry až po vykulení. Po dosažení pohlavní dospělosti (průměrně ve 4 letech) se lososi vracejí do míst, kde se narodili, aby položili základ další generaci. Ryby po tření hynou a živiny z jejich těl zvýší úživnost stanoviště pro ještě nevyhláhlé potomky. Na rozdíl od atlantických lososů je to tedy cesta pouze tam a nikoli zpět. Jméno této strategie, kdy ryba žije většinu života v moři a táhne do sladkých vod se třít, jsme si již uváděli u mihulí – **anadromie**. Asi nejznámějším příkladem opačného postupu, **katadromie**, jsou úhoři (*Anguilla*). Migrace v rámci sladkovodních vodních těles, tak jak to dělají třeba naše kaprovité ryby, označujeme pojmem **potamodromie**. Jak bychom ale nazvali situaci, kdy ryby za třením migrují na souš? „Terradromii“ v duchu pacifických lososů provozují huňáčci severní (*Mallotus villosus*), kteří se trou na písčitéch a štěrkových plážích severního Pacifiku, Atlantiku a v Severním ledovém oceánu. Část populace klade jikry při dně, ale tření na pláži je preferovanou metodou. Proč? Určitě to nebude kvůli tomu, že by huňáčci chtěli svoje poslední momenty strávit na sluníčku. Slunce ale ve skutečnosti hraje v této otázce důležitou roli. Teplota prostředí je zásadním faktorem pro vývoj jiker. Proto na začátku července, kdy je voda při dně ještě příliš chladná, preferují pláže vyhráté od Slunce a ke konci léta naopak upřednostňují mořské dno, kde jsou teploty stabilnější. Ačkoli huňáčci na oltář úspěchu svých dětí položili obět nejvyšší, jejich jikry jsou od chvíle jejich nakladení do písku ponechány na milost a nemilost zástupům strážníků, z nichž někteří na pobřeží zavítají přímo pro tuto mimořádnou událost. Tření huňáčků je tak důležitou událostí pro mnoho dalších živočichů včetně člověka.

Další úrovní péče o vlastní snůšku je aktivní ochrana, například u candáta obecného. Samec vymete část dna a poté, co zde samička naklade jikry, je hlídá. Snůšku hlídá i již zmiňovaný žabohlavec americký. Ten dokonce z materiálu na dně sestavuje hnízdo, ke kterému pak vokalizací samičku láká. U jiného druhu, žabohlavce svítivého (*Porichthys notatus*), byla dokonce dokumentována antibakteriální ochrana zajišťovaná samci (viz **rámec 4.F**).

Dalším stupněm angažovanosti ryb v ochraně jejich budoucího potomstva je ochrana vlastním tělem. Těchto příkladů najdeme rovněž celou řadu, z nichž asi nejznámější jsou tlamovci (obecné označení pro ryby uchovávající své jikry v tlamě, ale také český název pro několik rodů afrických cichlid). Takto pečovat o jikry mohou samci i samice. Například u arowan samec nabírá velké, jasně žluté jikry do tlamy hned poté, co jich samička naklade 20–50. Tím, že je samec stráží, není potřeba, aby byly nenápadné, naopak by to přineslo riziko, že si jich samec v kalné vodě nevšimne. Ústní dutina ovšem není jediné místo, kde ryby svoje jikry schovávají. Ryby

rodu *Kurtus* nosí jikry na hlavě, pro což mají výrazně propadlé čelo a vystoupilý hřbet hned za hlavou. Samci mořských koníků zase schraňují jikry v břišním vaku, do kterého je přímo při tření vypustí samička. Zde je riziko poškození snůšky omezeno na akt předání vajíček mezi samičkou a samcem.

Nejbezpečnější je situace, kdy jikry vůbec neopouští útroby matky, která pak rodí buď již rovnou živá mláďata (**viviparie**), nebo se mláďata líhnou z vajíček hned poté, co je samička vypustí (**ovoviviparie**). Ruku v ruce s touto strategií muselo dojít k vývoji vnitřního oplození, ke kterému mají některé ryby přizpůsobenou řitní ploutev v podobě nepárového gonopodia. Tím jsou vybavení například samci mečovky mexické (*Xiphophorus hellerii*). Mladé mečovky se líhnou do měsíce po oplodnění. Patří do čeledi živorodkovitých (Poeciliidae), která čítá kolem 300 druhů ryb rodících živá mláďata. Tím ale výčet živorodých ryb zdaleka nekončí. Živá mláďata rodí například i hladinovky (*Anableps*, **obr. 4.20**). Jméno dostala podle plavání u hladiny, pro které je i vybavena vodorovně dělenými očima. Ty jí umožňují sledovat dění nad i pod hladinou. Její mláďata mohou před porodem dorůst až k pěti centimetrům. Umožňuje to efektivní zásobené živinami přes placentu, která se formuje z původního folikulu.



**Obr. 4.20: Hladinovka čtyřoká (*Anableps anableps*) u hladiny.**

torů. Čím jsem menší, tím víc ostatních organismů mě může sežrat. Když měříte 3 cm, tak vás zvládne sežrat téměř cokoli. V důsledku predáčního tlaku by tak mohlo být pro rybu zásadní stihnout se rozmnožit co nejdříve. Přesto v rychlosti pohlavního dospívání prvenství drží halančík tyrkysový (*Nothobranchius furzeri*), který se stihá rozmnožit již za 14 dní od vykulení. Druh obývá savany v Mosambiku a Zimbabwe. Střídavě vlhké klima znamená relativně dlouhé období sucha, kdy řada rezervoárů vody v krajině vyschne. Halančík je na tuto situaci připraven. Několik měsíců života v průběhu období sucha stráví ve formě jikry, již zesílený obal chrání před vyschnutím. Líhne se až v okamžiku, kdy se lokalita zaplaví a dospělec má pak relativně krátký čas na rozmnožení. Dožívá se v průměru pouhých dvou měsíců. Opačným příkladem je okouník *Sebastes aleutianus*, který se může dožít i více než 200 let a pohlavní zralostí dosahuje až ve 30 letech.

Na závěr rozmnožování se hodí uvést i extrémy z hlediska doby dožívání ryb. Nejen rybou, ale i obratlovcem žijícím nejkratší dobu je hlaváč *Eviota sigillata*. Tato 3 cm dlouhá korálová rybka se dožívá maximálně 59 dní a je schopna se množit 3 týdny po svém vylihnutí. K čemu takový spěch? Na vině by mohla být velikost, která působí jako základní selekční faktor ze strany predátorů.

### *Třída ryby nedává smysl*

Taxonomií jsme u ryb začali, dovolíme si s ní i skončit. Co jsou tedy vlastně ty „ryby“? V učebnicích někdy tento pojem reprezentuje samostatnou třídu. Už dříve jsme si ale naznačili, že tyto stále ještě hojně používané kategorie z fylogenetického hlediska nedávají smysl. Při procházení fylogenetického stromu obratlovců na výraz ryby poprvé narazíme u názvu skupiny, která je sesterská parybám – skupiny Osteichthyes (kostnaté ryby). V rámci kostnatých ryb existují dvě skupiny, které zaznamenaly evoluční úspěch v podobě exploze nových taxonů. Čtvernožci (Tetrapoda) na souši a Teleostei ve vodě. Tyto dvě skupiny dnes dohromady čítají více než 60 000 druhů, a další stovky druhů jsou ročně popisovány. Proto kategorizace ryb coby třídy nedává smysl, protože by do této třídy spadaly (krom paryb a kruhouústých) všechny další třídy obratlovců. Zároveň cítíme, že s pojmem ryba máme už zažitou jistou představu (ploutve, skřele...). Tedy běžné používání pojmu ryby pro všechny Osteichthyes by nebylo úplně efektivní z hlediska běžné komunikace. Představte si, že byste se v diskuzi někoho zeptali: Nevíš jak se jmenuje ta ryba, co od nás jako první odlétá na zimu do Afriky? Většina z nás si pravděpodobně při slově ryba představí některého zástupce ze skupiny Teleostei, ale pokud vyčleníme tento pojem pro ně, zůstane nám několik současných taxonů paprskoploutvých ryb (bichiři, jeseteři, kostlíni...) a také svaloploutvých „rybovitých“ ryb (latimérie, bahníci), pro které bychom museli najít jiné označení. Nejširší monofyletický taxon, který bychom tak mohli zahrnout pod souhrnný pojem ryby, jsou paprskoploutvé ryby (Actinopterygii). Další možností je rezignovat u pojmu ryby na ambici s ním pokrýt některou z vývojových linií obratlovců a používat ho jako odkaz na primárně vodní obratlovce se zpravidla hydrodynamickým tvarem těla, což je nakonec význam, se kterým asi většina z nás operuje. Ať už ryby vnímáte tak či onak, doufáme, že se nám podařilo vás přesvědčit, že se jedná o zajímavou skupinu živočichů s inovativními adaptacemi. O systematice a adaptacích obratlovců, jejichž společný předek se před necelými 400 miliony lety vydal na souš, se dočtete v následující části.

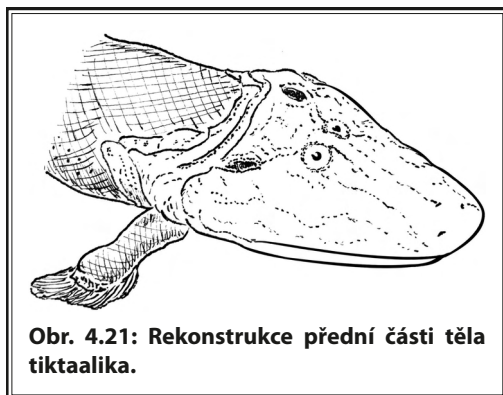
### **4.5 Strunatci: čtvernožci**

#### *Obojživelníci: z louže pod okap?*

Kdo je obojživelník, je v rámci současné biodiverzity jasné – jakákoliv žába, červor nebo ocasatý – všichni příslušníci taxonu zvaného **Lissamphibia**. To je rozdíl oproti taxonu „Amphibia“, který zahrnuje i fosilní linie „obojživelníků“, kde už je situace problematictější. Jak jste se dočetli výše, fylogeneticky jsou **čtvernožci (Tetrapoda)** svaloploutvé ryby. A zatímco různé kmenové linie blízké čtvernožcům byly ještě celkem jasně rybí, u jiných těžko říct, zda je již neoznačit za obojživelníka.

Proslulou formou na pomezí mezi rybami a čtvernožci je – i díky popularizační knize *Ryba v nás* – fosilní *Tiktaalik roseae* nalezený v roce 2004 na Ellesmerově ostrově mezi Kanadou a Grónskem v Severním ledovém oceánu (**obr. 4.21**). V pozdním devonu, kdy zde tiktaalíkové žili, však tato oblast ležela na rovníku. Ze zachovalých koster je patrná mozaika znaků rybovitých obratlovců a čtvernožců. *Tikta-*

*alik* měl ploutve zakončené ploutevními paprsky, kostra uvnitř však již odpovídala skloubením typické čtvernožčí končetině se zápěstím. Pletenec přední končetiny navíc nebyl pevně spojen se zadním okrajem lebky. Výsledkem bylo zvíře, které se dokázalo na svých ploutvích vzepřít z mělké vody, otáčet hlavou nezávisle na trupu<sup>17</sup> a pravděpodobně se i přesouvat po všech čtyřech. Držení těla napomáhala robustnější žebra a pánev. Neil Shubin, paleontolog, který se na objevu podílel, přišel pro tiktaalika s označením *fishapod*, tedy „rybonožec“. Jako rybonožce můžeme označit i menší fosilii *Qikiqtania wakei*, která byla vykopána stejnou expedicí, na popis však čekala až do roku 2022. *Qikiqtania* je tiktaalikova poměrně blízká a o něco málo starší příbuzná. Její kostra napovídá, že byla rybonožcem, jehož předci chodili na souš, *Qikiqtania* se však pravděpodobně vrátila k plně vodnímu stylu života. Navíc o průběhu obratlovců vylézajících na souš zdaleka nevíme vše – záhadou jsou mj. údajné stopy s prsty nalezené v lomu u polské obce Zachełmie. Tyto stopy jsou o více než 10 milionů let starší než *Tiktaalik* a pochopitelně i než dosud známí čtvernožci s prsty. Není však jasné, zda jde opravdu o stopy s prsty (a zda jde vůbec o stopy).



**Obr. 4.21: Rekonstrukce přední části těla tiktaalika.**

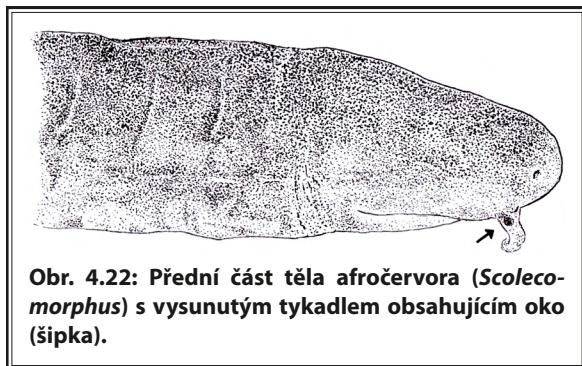
Bezesporu suchozemskými obojživelníky vybavenými prsty, plicemi a kostrou, která na souši poskytovala větší oporu, pak byly *Ichthyostega* a *Acanthostega* či robustnější *Tulerpeton*. Po obsazení souše došlo k ohromné **adaptivní radiaci** obojživelníků. Byly zde formy malé i velké až kolosální (např. *Koolasuchus* z křídly se velikostí blížil dnešním větším krokodýlům a byl asi schopný lovit menší dinosaury),

dravé i býložravé, hodně suchozemské i takové, které se vrátily zpět k plně vodnímu stylu života. Řada tehdejších dravých obojživelníků představovala paralely živočichů současnosti, a to včetně hadovitých forem (snad i s velmi roztažitelnými čelistmi) nebo analogií dnešních gaviálů. Minimálně někteří dávní obojživelníci měli lebky s mohutně vyvinutými krycími kostmi. V 19. století se obojživelníkům s takto obrněnou hlavou začalo říkat „krytolebci“ („Stegocephali“), o kterých jste se možná učili. Jejich definice je však nejednotná a obvykle odkazuje na několik konvergentně vzniklých linií; „krytolebci“ jsou tedy polyfyletičtí. Většina těchto linií vymřela v prvohorách nebo druhohorách – ještě předtím se však z jedné takové linie odštěpila větev, která dala vzniknout dnešním obojživelníkům (Lissamphibia), z jiné linie pak větev vedoucí k amniotům (Amniota, též blanatí obratlovci: plazi vč.

<sup>17</sup>Mezi dnešními paprskoploutvými je schopnost otáčet hlavou známá pouze u drobné mlokovky mlokovité (*Lepidogalaxias salamandroides*).

ptáků a savci). Amniotům se budeme věnovat později, nyní se zaměříme na dnešní obojživelníky. V současnosti převládá názor, že Lissamphibia jsou monofyletická (dříve se spekulovalo o tom, zda nejde o potomky různých dávných linií), přičemž červoři (*Gymnophiona*/*Apoda*<sup>18</sup>) jsou pravděpodobně sesterští ocasatým (*Caudata*/*Urodela*) a žábám (*Anura*). Ač jsou obojživelníci druhově bohatší než např. savci a vykazují velkou variabilitu životních strategií, základní tělní plán každé skupiny je velmi stabilní.

**Červoři**, jak název napovídá, mají červovitý tvar těla bez nohou. Povrch těla mají rozdělený na kroužky a v kůži mohou nést drobné šupiny. Současní červoři jsou vodní či podzemní zvířata s masivní lebkou sloužící k ražení tunelů. Lebka je natolik zesílená a pozměněná, až bylo



**Obr. 4.22: Přední část těla afročervora (*Scolecomorphus*) s vysunutým tykadlem obsahujícím oko (šipka).**

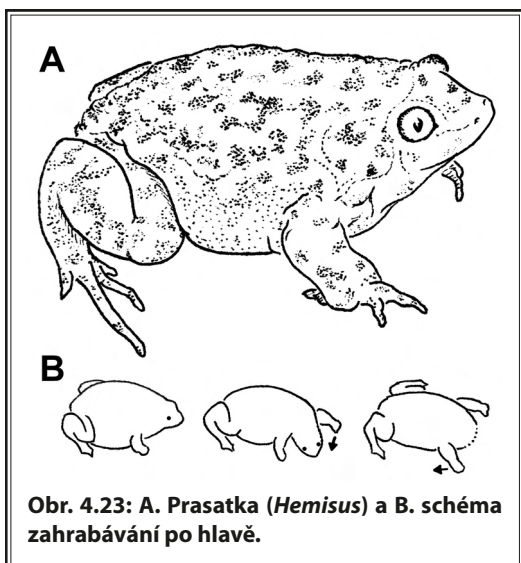
v evoluci červorů nutné vyřešit nový mechanismus pohybu čelistí. S podzemním stylem života souvisí také částečná či úplná redukce očí. V blízkosti očí se vyvinul pár zatažitelných smyslových tykadél. Jejich pohyb zajišťují okohybné svaly, a u těch druhů, kde tykadlo sousedí s okem, může docházet k tomu, že oční bulva je vysunuta spolu s tykadlem (**obr. 4.22**). Jde tedy o typickou **exaptaci** – využití již existujících struktur (okohybných svalů a dalšího okolí oka) k plnění nové funkce.

**Ocasatí** obojživelníci si zachovali typický čtvernožčí tělní plán se čtyřma nohama a ocasem, a to jak u ohromných velemloků, tak u jen pár centimetrů velkých mločků. U některých vodních skupin dochází k výraznějšímu protažení těla a zmenšování nohou – to je i případ evropského macaráta (*Proteus*). Extrémní je pak u severoamerických úhoříků (*Amphiuma*), kteří připomínají spíše úhoře s nožičkami. Nejdále došli v tomto ohledu severoameričtí surýni (*Sirenidae*), až 1 m dlouzí obojživelníci, kteří úplně ztratili zadní pár nohou. U vodních ocasatých je také běžná tendence k zachování larválních znaků, např. žaber, ke které se ještě vrátíme.

Společný předek **žab** přešel z chůze na skákání, což s sebou přineslo úpravy kostry – pochopitelně jednak změny délek kostí zadních nohou a pánve, jednak srůsty kostí končetin i obratlů, tedy celkové „zkompaktnění“ kostry, která tak dokáže lépe přenášet energii skoku i tlumit nárazy při dopadu. Kromě toho, že tento základní model umožňuje skákání i plavání, dobře osvalené zadní nohy se dají snadno využít i k hrabání. Zahrabat se pozadu zadníma nohama umí nejen druhy, které jsou

<sup>18</sup>Jména jsou buď synonymy, nebo je jedno z nich nadřazené druhému – *Apoda* nad *Gymnophiona* či naopak. Rozdíly vznikají různým pojetím paleontologů.

na to adaptované a které mají typicky kratší nohy, ale i druhy, které primárně skáčou. Navzdory tomu, jak snadné je adaptovat se na zahrabávání pozadu, se však u žab opakovaně objevila i opačná varianta, tedy zahrabávání se po hlavě, jako např. u afrických prasatek (*Hemisotidae*, **obr. 4.23**). Zahrabávání po hlavě často využívají žáby, které pod povrchem tráví více času a loví zde potravu, např. australská paropucha krtkovitá (*Myobatrachus gouldii*). Časté je u těchto žab výraznější zpevnění lebky a pletenců předních končetin. Opakem hrabajících žab s krátkýma nohama jsou pak různé dlouhonohé formy schopné ručkovat nebo přeskakovat po vegetaci, případně plachtit pasivním letem – např. některé létavky (*Rhacophoridae*) a listovnice (*Phyllomedusinae*).



výhodou, obzvlášť když se spojí s extrémní vývojovou **plasticitou** obojživelníků. Jinými slovy, životní cyklus zahrnující vodní i suchozemskou fázi lze dále upravit. Např. u některých ocasatých obojživelníků si část jedinců zachovává larvální znaky (vnější žáby, ploutevní lem apod.) a zůstává ve vodě delší dobu. Vzácně se s tím můžeme setkat i u evropských čolků. Poměrně dobře prozkoumaná je tato schopnost u axolotlů ve vztahu k prostředí, které obývají – např. v populacích axolotla hnědého (*Ambystoma gracile*, **obr. 4.24**) s rostoucí nadmořskou výškou přibývá jedinců se zachovanými larválními znaky. Tito jedinci neopouštějí vodní prostředí, které je v porovnání se souší v horách stabilnější mj. z hlediska výkyvů teplot. Někteří jiní ocasatí, např. axolotl mexický (*Ambystoma mexicanum*) či již zmíněný macarát mají zachování larválních znaků – a trvale vodní styl života – pevně dané v rámci celého druhu.

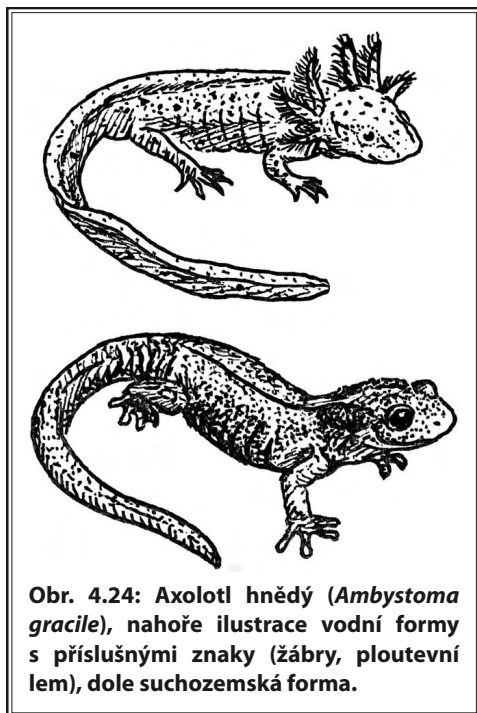
Určitým paradoxem obojživelníků je, že právě obojživelnost u nich může nabývat mnoha různých podob, z nichž některé jsou spíše „jednoživelné“. Obývaná prostředí, životní cyklus a rozmnožování jsou u obojživelníků rozmanitější, než by se mohlo zdát. Fakt, že obojživelníci jsou (alespoň) částí svého životního cyklu vázaní na vodu či vlhké prostředí, je obvykle považován za jejich silný handicap. Jak si však ukážeme, s tímto handicapem jde žít nebo ho obejít. Navíc někdy je schopnost obývat vodu i suchozemské prostředí

**4.G BÝLOŽRAVOST OBOJŽIVELNÍKŮ.** S nestabilitou životního cyklu dobře kontrastuje potravní ekologie obojživelníků. Pomineme-li pulce žab, kteří, pokud přijímají potravu, obvykle žerou plankton či nárosty řas (vyskytují se ale i draví pulci), většina obojživelníků požívá jiné živočichy. Částečně býložravá je jihoamerická rosnička *Xenohyla truncata*, která se živí různými plody, nektarem či květy rostlin (a funguje pravděpodobně i jako opylovač a roznašeč semen), a asijský skokan *Euphyctis hexadactylus* požívající řasy a vodní rostliny. Částečně rostlinnou stravou se živí také surýni, kteří ji dokonce „přežvykují“, některé druhy však asi nejsou schopné rostliny strávit.

Opačným extrémem úprav životního cyklu je pak výrazné zkrácení larválního vývoje či jeho naprosté přeskočení, tedy **přímý vývoj**. Obojživelníků s přímým vývojem je poměrně hodně – např. většina mločίκů (Plethodontidae) má přímý vývoj. Vzhledem k tomu, že mločίκů je přes 500 druhů (ocasatých je celkem přes 800 druhů), tak rozhodně nejde o malé číslo. Přímý vývoj se vyvinul i u některých červorů a mnohokrát v rámci žab. Např. bezblanky (*Pristimantis*, rod druhovým bohatstvím srovnatelný s mločícíky) i některé další středo- a jihoamerické žáby kladou suchozemská vajíčka, ze kterých se rovnou líhnou malé žáby. Žáby s přímým vývojem najdeme i na dalších kontinentech, např. již zmíněné australské paropuchy (*Myobatrachus*); když žijete v poušti a vajíčka kladete do nory téměř metr pod povrchem, pak se hodí, když z vajíček lezou hotové žáby schopné rovnou hrabat v písku. V pražských sklenících zase můžete potkat bezblanky rodu *Eleutherodactylus*, které se mimoděk šíří po světě s tropickými rostlinami. Tato žabka má také přímý vývoj, přičemž mláďata analogicky k amniotům prorážejí gelovitý obal vajíčka vaječným zubem. Na okraj zmiňme, že vývoj se může lišit i mezi blízce příbuznými druhy. Např. zatímco u placaté vodní žáby pipy americké (*Pipa pipa*) se z vajíček, která samice nosí obrostlá kůží svého hřbetu, líhnou malé žáby, u pipy malé (*Pipa parva*) vajíčka opouštějí pulci. Dokud jsou ještě ve vajíčku, jejich žábry přiléhají k dobře prokrvené tkáni matky a pomáhají vyživovat zárodek.

Právě podobné situace, kdy je zárodek nějak vyživován rodičem, tedy obvykle různé formy **(vejco)živorodosti**, umožňují dál upravit larvální vývoj. S živorodostí se setkáme u některých žab – zde je třeba si uvědomit, že to vyžaduje přepnutí z běžného žabiho vnějšího oplození na vnitřní. Velmi rozvinutá je živorodost u některých afrických ropuch. Z naší přírody zmiňme živorodého mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*), jehož samice rodí larvy do vody. (U některých poddruhů rodí už metamorfované suchozemské jedince. U alpského mloka černého, *S. atra*, je tato naprostá nezávislost na vodě pravidlem.) Mláďata mloků, která se rodí metamorfovaná, se v děloze mohou živit svými sourozenci, dalšími oplozenými i neoplozenými vajíčky (**nitroděložní kanibalismus**, dobře známý např. u některých paryb) a u mloka černého i speciální výstolkou dělohy. Živorodá je i většina červorů. Také u nich došlo často k exaptaci vnějších žaber do podoby improvizované placenty. Setkáváme se zde

však i s ozubenými larvami vybavenými k oškrabávání výživných látek ze stěn vejcovodu. Péči o mláďata nezanedbávají ani vejcorodí červoři, např. cecílie kroužkovaná (*Siphonops annulatus*): najdeme zde mj. krmení vylíhnutých mláďat vlastní pokožkou nebo „mlékem“, bělavou tekutinou bohatou na sacharidy a lipidy vylučovanou z kloaky.<sup>19</sup>



**Obr. 4.24: Axolotl hnědý (*Ambystoma gracile*), nahoře ilustrace vodní formy s příslušnými znaky (žábry, ploutevní lem), dole suchozemská forma.**

Mohli bychom snadno pokračovat výčtem dalších neobvyklých životních stylů obojživelníků (např. **rámeček 4.G**), vrátme se však zpátky k otázce vazby na vodu coby handicapu obojživelníků, který může dál formovat jejich diverzitu. Vlhká a poměrně dobře propustná pokožka slouží k dýchání a aktivní výměně iontů s okolím (osmoregulaci), podobně jako je tomu u žaber ryb. Tento stav pokožky s sebou nese hned několik rizik. Prvním z nich je fakt, že jde o skvělé živné médium pro různé bakterie, houby a další parazity. Obojživelníci tedy na svůj povrch vylučují řadu jedovatých látek s antimikrobiálními a případně i dalšími účinky (**rámeček 4.H**) Alarmující ukázkou selhání této první linie obrany je infekce houbou *Batrachochytrium dendrobatidis*, která v posledních desítkách let

ohrožuje žabí diverzitu po celém světě. Houba napadá pokožku, kde se živí keratinem. Žáby pak pokožku opakovaně svlékají, pokožka sílí a dochází k narušení dýchání i osmoregulace. Citlivější druhy pak často umírají na zástavu srdce v důsledku iontové nerovnováhy. *Batrachochytrium* má na svědomí vymření minimálně vyšších desítek či možná i stovek druhů, a další stovky druhů vážně ohrožuje (z Evropy mj. ropušku starostlivou, *Alytes obstetricans*). *Batrachochytrium* vyžaduje pro svůj růst relativně nižší teploty (optimálně okolo 20 °C) – alespoň některým druhům žab lze tak snadno pomoci „žabími saunami“: tvárnici s dírami, které se nahřejí osluněním a kam si žáby mohou zalézt. V roce 2013 byl popsán další druh této houby, *B. salamandrivorans* napadající ocasaté, u kterých nápadně narušuje kůži.

<sup>19</sup>Krmení mláďat různými „mléčnými“ výměšky (nebo slizem) nalezneme mimo savce také u některých ryb (cichlidy) nebo ptáků (měkkozobí, plameňáci, samci tučňáka císařského).

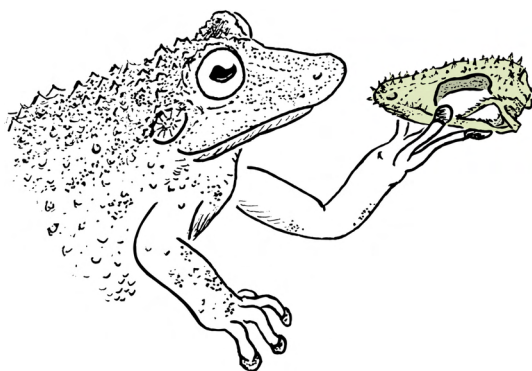
Dalším rizikem osmoregulace pokožkou je pobyt ve slané vodě, která zvířata zároveň vysušuje. Diverzita obojživelníků, kteří s tímto prostředím alespoň koketují, je značně nízká a zároveň málo prozkoumaná. Nejznámější druh (či druhový komplex), který se vydává do slané vody a bahna mangrovových porostů, je asijský skokan krabožravý (*Fejervarya cancrivora*). Toleranci slané či alespoň brakické vody však nalezneme v některých populacích více než stovky dalších druhů obojživelníků, a to např. včetně ropuchy zelené (*Bufo viridis*) a ropuchy krátkonohé (*Epidalea calamita*).<sup>20</sup> Typicky jde o populace obývající příbřežní oblasti moří či místa v okolí solených silnic, může však jít i o další místa se zvýšenou koncentrací solí, např. kráterové jezero Alchichica v Mexiku obývané axolotlem Taylorovým (*Ambystoma taylori*).

Delší pobyt na souši, zejména v suchých a pouštních oblastech, organismy pochopitelně také vysuší (adaptace k tomuto životu bývají výhodné pro obojživelníky zasolených prostředí a obráceně). To vyústilo ve vývoj adaptací snižujících ztráty vody odparem: silnější kůže a kulatějšího tvaru těla s menším relativním povrchem, který se občas odráží v českých jménech některých žab: prasatka (*Hemissus*), bachratka (*Rhinophrynus*) nebo otylka (*Breviceps*). Pomáhá i evoluce specifického chování, např. hrabání, noční aktivita nebo období útlumu aktivity či tvorba ochranných kokonů. Horší je situace potomstva (včetně vajíček) na souši, kde obvykle hraje rozhodující roli pomoc rodiče, který je chrání vlastním tělem a slizem. Řada rodičů navíc dostává vodu k potomstvu (např. vlhčení vajíček močí), či potomstvo k vodě (namáčení vajíček nošených na těle, přenášení pulců). Běžné je i hrabání nor, vodních kanálů či tvorba ochranných pěnových hnízd. Možným řešením je také schování potomků do vlastního těla – buď do rozmnožovací soustavy při běžné živorodosti, nebo do různých dalších dutin, např. rezonančních vaků (nosatky rodu *Rhinoderma*), žaludku (již bohužel vymřelé tlamorodky, *Rheobatrachus*) nebo specializovaných kožních záhybů, kapes a vaků.

Mimo rizika má však dobře propustná pokožka i své výhody – jde o plnohodnotný dýchací orgán, který se dá ještě vylepšit zvětšením povrchu (typicky různým zvrásněním). V relativně chladné vodě s velkým množstvím rozpuštěného kyslíku pak mohou povrchem těla dýchat i velcí obojživelníci jako žába vodnice posvátná (*Telmatobius culeus*) nebo velemloci (Cryptobranchidae). Samcům africké vlasatice trásnité (*Trichobatrachus robustus*), kteří hlídají potomstvo v poměrně teplé a prudce tekoucí vodě, kde se musí udržet na jednom místě na dně, pak na bocích v době páření narůstají prokrvené kožovitě „chlupy“. Dýchání pokožkou (a výstelkou úst) také znamená, že řada obojživelníků může fungovat i bez dalších dýchacích orgánů. Např. mločící plíce postrádají úplně. Tyto ztráty pak otevírají prostor pro další diverzifikaci a nové strategie – někteří mločící tak aparát sloužící původně k nadechování vzduchu do plic využili pro vystřelování jazyka při lovu na výrazně větší vzdálenosti, než je u obojživelníků běžné.

<sup>20</sup>Zájemce o přehled dalších druhů odkazujeme na odborný článek Hopkins & Brodie (2015) v doporučené literatuře.

**4.H JEDOVATÍ A JEDOVATÍ.** Odborná angličtina má pro jedovatost různá slova – **poisonous** pro organismy, kterými se otrávíte, když se je pokusíte sníst, a **venomous** pro ty, které do vás jed aktivně vpraví – jedovými zuby, trny, žihadly a podobně. Neplatí to však úplně vždy, mj. někdy mohou být tato slova synonymy. V přírodě navíc občas těžko rozhodnout, co kam spadá. (Kam s některými mloky nebo ropuchami aktivně vystřikujícími jed na delší vzdálenost?) Obojživelníci díky jedovým žlázám na povrchu těla obecně spadají do kategorie *poisonous*: není radno je olizovat nebo okusovat. Někteří k tomu přidávají i druhou stranu jedovatosti. Největší senzaci v posledních letech vyvolal červor ecílie kroužkovaná (*Siphonops annulatus*). Ta má v tlamě několik řad zubů a zároveň řady jamek, do kterých zuby zapadají. U některých zubů a do některých jamek ústí drobné žlázy produkující koktejl látek podobný tomu z jedových žláz plazů skupiny *Toxicofera*.<sup>a</sup> Podobné žlázy se vyskytují i u řady dalších červorů. V rámci žab je pak aktivní vpravení jedu známé u jihoamerických rosniček *Aparasphenodon* (nově *Nyctimantis*) *brunoi* a *Corythomantis greeningi*. Oba druhy mají plochou, silnou lebku. Do pokožky z lebky vybíhají drobné trny obklopené jedovými žlázkami. V klidu se tyto rosničky schovávají do různých dutin, kde se svou hlavou zašpuntují. Při napadení zas hlavou vyrážejí proti agresorovi, aby do něj své jedové trny zarazily. Mezi ocasatými lze za *venomous* považovat žebrovníky (*Pleurodeles*) a trnočolky (*Echinotriton*, *Tylototriton*), kteří v ohrožení prostrkují špičatá žebra skrz kůži v místě nahloučení jedových žláz.



V jedech *poisonous* obojživelníků se navíc setkáváme s ohromnou diverzitou různých menších či větších organických molekul – každý druh má svůj koktejl sloučenin, jejichž valnou většinu zatím neznáme. Složitý je i původ těchto sloučenin. Některé si obojživelníci vyrábějí sami, jiné získávají z potravy (alespoň některé jedy „šípových žab“ pralesniček, *Dendrobatidae*) a u dalších jednoduše nevíme. Příkladem takového jedu je **tetrodotoxin**, silný nervový to-  
 ...

•••

xin primárně známý coby jed čtverzubců fugu (*Takifugu*), dalších ryb a některých bezobratlých (chobotnice, ploutvenky apod.). Tyto organismy obvykle získávají jed od symbiotických bakterií, případně z potravy. Tetrodotoxin najdeme v nepatrném množství i u některých jedinců evropských čolků, nejznámější je však u severoamerických mlokovitých rodu *Taricha*. Některé populace tarichy zrnité (*T. granulosa*) jsou prakticky bez jedu, jiné jsou množstvím jedu schopné usmrtit 25 tisíc myší. Dodnes však není jasné, kde se jed v tarichách bere. Z potravy to pravděpodobně nebude a příslušné symbiotické bakterie u nich ani u dalších obojživelníků zatím nikdo nenašel. Na závěr rámečku ještě zmiňme, že i obojživelníci mohou být těmi, z nichž si jed přebírají další živočichové – asijská užovka tygří (*Rhabdophis tigrinus*) si jed z pozřených ropuch ukládá do žláz na hřbetě za hlavou a stává se tak jedovatým hadem ve smyslu *poisonous*. Sama je zároveň i *venomous*, avšak díky jiným sloučeninám.

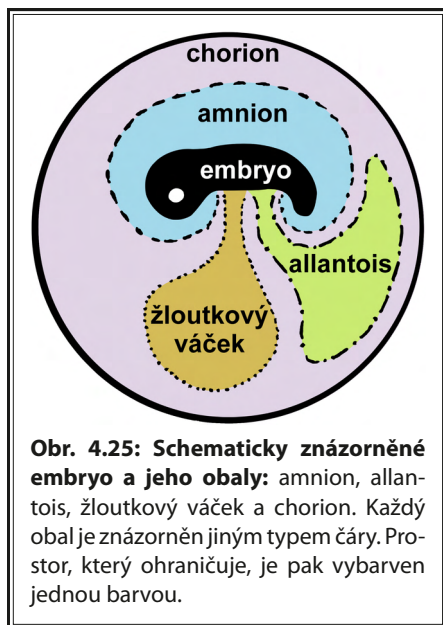
<sup>4</sup>Jde o monofylum zahrnující všechny jedovaté šupinaté i jejich nejedovaté příbuzné. Konkrétně zde najdeme hady, korovce či varany a jim příbuzného vzácného varanovce (*Lanthanotus*), ale také nejedovaté leguány, agamy či slepýše.

Na závěr části věnované obojživelníkům zmiňme, že volba konkrétního vodního či suchozemského prostředí se promítá i do dalších drobností v jejich životě – mj. již zmíněný vystřelitelný jazyk je nepoužitelný při lovu pod vodou. Žáby obývající hluché prostředí (např. hučící potoky) zase musí hledat další způsoby komunikace, když není dobře slyšet kvákání – např. na soky či partnery při námluvách mávají nohama. Existují však i „drobnosti“, které naopak promlouvají do toho, jaké prostředí může obojživelník obývat a jaký životní cyklus zvolit. Jednou takovou drobností je množství genetické informace v buňkách, jinými slovy, velikost jejich **genomu**, která je u obojživelníků extrémně variabilní. Velikost genomu se obvykle promítá do velikosti buňky (tzv. **nukleocytoplazmatický poměr**), kdy buňky s větším genomem mají větší objem. Zároveň se tyto buňky také pomaleji dělí. Pro organismus to obvykle znamená, že jeho vývoj je pomalejší. Jinými slovy, máte-li velký genom, je pro vás kvůli delšímu vývoji prakticky nemožné využívat různé menší kaluže a další dočasné, rychle vysychající vodní plochy. Samotná větší velikost buněk pak znamená, že se do organismu nemusí vejít vše. Zvířeti mohou chybět různé menší kůstky nebo celé prsty, a v rámci mozku nebo sítnice je buněk chtě nechtě méně, i když se buňky více smáčknou dohromady. Bizarní je situace u našich starých známých mločků, kde mají některé druhy enormní velikosti genomu a kde se zároveň setkáváme s trendem k **miniaturizaci**, tedy zmenšování celkové velikosti těla. Jejich oči pak mají tak malý počet buněk, že jednodušší mají jen slepí obratlovci. Přesto jsou tato zvířátka schopnými lovci, kteří se orientují zrakem. Nízké rozlišení kompenzují pravděpodobně jiným zpracováním obrazu. Červené krvinky, kde by velká velikost také překážela, jsou pak u některých mločků bezjaderné (stav mimo savce velmi vzácný), aby mohly být dostatečně malé.

*Amniota: Slepice, nebo vejce?*

Druhou linií čtvernožců přežívající do dnešních dnů jsou **Amniota** (též blanatí, dále v textu však budeme používat v praxi běžnou počeštěnou verzi vědeckého jména). Amniota z dnešních skupin zahrnují savce a plazy (včetně ptáků coby vnitřní skupiny). Stejný fakt můžeme vyjádřit i tak, že do amniot spadají **Synapsida** (zahrnující savce) a **Sauropsida**, kam spadají **lepidosauři** (šupinatí plazi /Squamata/ a haterie, *Sphenodon*) a **archelosauři** (želvy, krokodýli, ptáci).<sup>21</sup> Problematičtější je dělení při zahrnutí fosilních skupin. Jednak není jasné, jaký je vztah mezi Synapsida a Sauropsida, jednak je otázka, jak definovat plazy. Jako „plazi“ („Reptilia“) se totiž označovala i řada fosilních linií spadajících do Synapsida (např. *Dimetrodon* a další velcí pelykosauři s výraznou hřbetní plachtou), tedy zvířata, která jsou fylogeneticky bližší myši než ještěrce. Zároveň se však z plazů vydělovali savci a ptáci. Zde budeme plazy uvažovat jako monofyletické, kdy Reptilia = Sauropsida. Za součást plazů tak považujeme i dinosaury vč. ptáků. (U kterých navíc ve fosilním záznamu neumíme dobře rozhodnout, kde už ptáci začínají.) Amniota jsou skupinou druhově bohatší než obojživelníci, navzdory tomu jim zde však věnujeme menší prostor. Jak si záhy ukážeme, řada principů popsaných výše u obojživelníků nebo ryb se dá aplikovat i na amnioty.

Už tedy víme, kdo do amniot patří, ale proč se vlastně jmenují amniota? Evoluční novinkou amniot je tzv. **amniotické vejce** fungující na souši jako „soukromý bazén“ pro embryo, které je tak z velké části izolované od okolního prostředí. Klíčovou součástí amniotického vejce jsou **extraembryonální obaly** – obaly odvozené z mezodermy ve spolupráci s ektodermem nebo entodermem vychlípené z embrya. Tyto obaly jsou celkem čtyři (**obr. 4.25**). **Amnion** uzavírá zárodek do vaku plného tekutiny, ve které se zárodek vznáší. Dalším obalem vychlípeným ze zárodku je **žloutkový váček**, který obaluje žloutkovou masu a svými bohatě prokrvenými stěnami zajišťuje výživu embrya. Vyskytuje se jako drobný váček také u organismů, které žloutek ve vajíčku prakticky nemají, tj. nalezneme jej i u savců včetně člověka. Ze zadní části embrya vyrůstá **allantois**, ve kterém se skladují odpadní produkty zárodku. A, ne-



**Obr. 4.25: Schematicky znázorněné embryo a jeho obaly:** amnion, allantois, žloutkový váček a chorion. Každý obal je znázorněn jiným typem čáry. Prostor, který ohraničuje, je pak vybarven jednou barvou.

Už tedy víme, kdo do amniot patří, ale proč se vlastně jmenují amniota? Evoluční novinkou amniot je tzv. **amniotické vejce** fungující na souši jako „soukromý bazén“ pro embryo, které je tak z velké části izolované od okolního prostředí. Klíčovou součástí amniotického vejce jsou **extraembryonální obaly** – obaly odvozené z mezodermy ve spolupráci s ektodermem nebo entodermem vychlípené z embrya. Tyto obaly jsou celkem čtyři (**obr. 4.25**). **Amnion** uzavírá zárodek do vaku plného tekutiny, ve které se zárodek vznáší. Dalším obalem vychlípeným ze zárodku je **žloutkový váček**, který obaluje žloutkovou masu a svými bohatě prokrvenými stěnami zajišťuje výživu embrya. Vyskytuje se jako drobný váček také u organismů, které žloutek ve vajíčku prakticky nemají, tj. nalezneme jej i u savců včetně člověka. Ze zadní části embrya vyrůstá **allantois**, ve kterém se skladují odpadní produkty zárodku. A, ne-

<sup>21</sup> Pozice želv byla v rámci sauropsid dlouho nejistá, a stále zůstávají otázky ohledně vztahů s fosilními skupinami. Archelosauři – tedy želvy a archosauři (krokodýli + dinosaury vč. ptáků) – mají momentálně dobrou podporu.

příliš intuitivně, allantois zároveň slouží k výměně plynů s okolím. Příkládá se k poslednímu obalu, kterým je **chorion**, a společně tvoří bohatě prokrvenou membránu. Chorion<sup>22</sup> ohraničuje prostor obsahující jak zárodek, tak všechny ostatní obaly. To celé pak doplňují další měkké či tvrdé blány a skořápky a voděodolná kutikula přidávaná v rozmnožovací soustavě matky.

Amniotická vejce je možné klást i na velmi suchá místa, což bezpochyby usnadnilo ohromnému množství plazů kolonizaci pouštních oblastí. Dobře si tato vejce vedou i ve vysokých nadmořských výškách – např. u ptačích vajec je však třeba najít rovnováhu mezi množstvím a velikostí pórů ve skořápce, aby vysokohorská vejce neztrácela příliš vody, ale zároveň difuzí získala dostatek kyslíku. Na druhou stranu však vejce amniot obvykle nepřežijí tam, kde vajíčka obojživelníků: ve vodě. Nápadnou výjimkou jsou vejce želvy dlouhohlávky mexické (*Dermatemys mawii*), která přežijí i několikátýdenní zaplavení. Karetky novoguinejské (*Carettochelys insculpta*) zase využívají zaplavení jako signál k líhnutí z vajec.

Amniotická vejce coby kompaktní „balíček“ se také dají snadno zadržet v rozmnožovací soustavě, tzn. dochází zde poměrně snadno k evoluci **vejcoživorodosti (ovoviviparie)**, případně **živorodosti (viviparie)**. Ač se u živorodých savců i různých plazů vejce jako takové ztrácí, extraembryonální obaly zůstávají. Např. amnion i zde uzavírá amniovou tekutinu, ve které se vznáší zárodek a později plod. Od savců tuto tekutinu pravděpodobně znáte jako plodovou vodu. Dobře prokrvený žlutkový váček nebo allantois ve spolupráci s chorionem a tkáněmi matky vytváří placentu či placenty. (Jde tedy o analogii využití žaber u některých živorodých obojživelníků.) U placentálních savců (Eutheria) je běžná alantochoriální placenta (tj. allantois + chorion), u některých (např. šelmy, hlodavci) se však navíc objevuje i placenta vytvořená spojením žlutkového váčku s chorionem. Placenta odvozená ze žlutkového váčku je běžná u vačnatců (Marsupialia), přičemž u některých (např. bandikutí, vombati) se vyskytuje také alantochoriální placenta. U ptakořitných (Monotremata) je zárodek vyživován placentou odvozenou ze žlutkového váčku, než dojde k vytvoření obalů vejce. Oba typy placent se mohou vyskytovat také u plazů. Na okraj je dobré poznamenat, že ač amniotickým vejším obvykle vyschnutí nehrozí tolik jako vajíčkům obojživelníků, rodiče s nimi poměrně často zůstávají, vejce zahřívají nebo naopak chladí (typicky různými tělními tekutinami) a občas asistují s líhnutím. Na mysl zde samozřejmě přijdou ptáci a krokodýli, starostlivými rodiči je ale i řada dalších plazů včetně některých želv.

Podobně jako jsou amniotická vejce více nepropustná pro vodu, také povrch těla amniot je více **keratinizovaný** (zrohovatělý) než u obojživelníků. To také znamená, že amniota jsou z velké části odkázána na dýchání plicemi (a případně různými částmi trávicí soustavy: kloakou, ústní dutinou a např. u savců je alespoň experimentálně možné dýchání střevem). Oproti obojživelníkům však mnoho amniot kolonizovalo

<sup>22</sup>Některé z těchto pojmů se používají i pro struktury jiného původu. Např. vnější obal vajíček ryb či hmyzu se také označuje chorion. Žlutkový váček nalezneme již u obojživelníků a rybovitých obratlovců.

slanou vodu nebo se přes moře umí šířit. Zároveň se již poměrně velká diverzita keratinů (a genů za ně zodpovědných) u čtvernožců dále rozrůžňovala v rámci jednotlivých skupin amniot. Výsledkem jsou velmi specializované keratinové struktury, např. kostice kytovců nebo mikroskopické, na konci roztržené chloupky (sěty) na tlapkách gekonů, které jim umožňují udržet se na hladkých površích pomocí slabých mezimolekulárních van der Waalsových sil, o kterých jste se možná učili v chemii. Samozřejmě keratiny tvoří i různé běžné struktury, mj. drápy, srst, šupiny, peří či třeba zobáky. Tyto struktury mohou nabývat mnoha podob a funkcí, a podporovat tak další diverzifikaci či rovnou adaptivní radiace v dané skupině (viz **kap. 1**). Například u ptáků nalézáme jak pera „klasických funkcí“, jako je tepelná izolace a let, tak i různá specializovaná pera. Některá fungují jako analogie hmatových vousů, jako savá houba k přenosu vody pro mláďata (u stepokurů, *Pterocliiformes*) nebo také jako zdroj drobného prachu pro impregnaci zbytku peří. Spadají sem i různá neobvyklá pera uplatňující se při pohlavním výběru, kterými mohou být třeba jen mírně upravené letky. Běžné je důležitý tvar a zbarvení per (např. letky u jinak nevýrazně zbarvených zvířat, jakými jsou některé druhy lelků), peří však může vydávat i zvuky – např. „bekání“ bekasin a dalších bahňáků či stridulace jihoamerické pipulky kadeřavokřídlé (*Machaeropterus deliciosus*), kde samci rychle „vržou“ letkami křídel o sebe podobně jako rovnokřídlí. V úpravách svých povrchových keratinových struktur se nenechají zahanbit ani savci: například africký hlodavec chlupáč dlouhosrstý (*Lophiomys imhausi*) má na bocích specializované široké chlupy. Jejich povrch je zvrásněný prohlubněmi podobně jako mycí houba. A přesně jako houba umí tyto chlupy nasávat jedy z rozkousané kůry stromu *Acokanthera schimperi*, které si chlupáč do srsti natírá a sám se tak stává toxickým. Mnozí amnioti také výrazněji mění své keratinové struktury v průběhu roku (přepeřování do svatebního šatu, změna srsti podle ročních období). Tyto změny se nemusí týkat jen tělního pokryvu, ale třeba i zobáků nebo drápů. Např. některým lumíkům narůstají na zimu silné rozvětvené drápy, které jim usnadňují hrabání ve sněhu. Obměna povrchových struktur s sebou nese i jistá úskalí – pták, kterému vypadaly všechny letky naráz, pochopitelně nemůže létat. V extrémních podmínkách pak může docházet k tomu, že přepeřující tučňáci, kterým narůstá nové peří dřívě, než staré vypelichá, hrozí přehřátí. (Podobně se kvůli efektivní izolaci mohou přehřívat tučňáci choulící se k sobě v antarktické zimě.)

Tim se dostáváme k jedné vlastnosti, kterou u současných obojživelníků neznáme: touto vlastností je **endotermie**, tedy schopnost udržovat svou tělesnou teplotu na určité hodnotě díky vlastní produkci tepla. Endotermie se nezávisle na sobě vyvinula u ptáků a savců (a pravděpodobně už u fosilních příbuzných těchto skupin), přičemž se liší v drobných molekulárních a fyziologických detailech. V rámci plazů se setkáme alespoň s dočasnou endotermií u některých krajt v době zahřívání vajec a také u ještěra teju pruhovaného (*Salvator merianae*).<sup>23</sup> Dále endotermii nejspíše

---

<sup>23</sup>Zájemce o výjimky z pravidla a detailní pohled na termoregulaci odkazujeme na **brožuru 57. ročníku BiO**.

využívali velcí vodní plazi (vymřelí ichtyosauri, plesiosauri, mosasauri) a dnes se s ní, alespoň v pojetí některých autorů, setkáme u kožatky velké (*Dermochelys coriacea*), největší želvy současnosti. Kožatky se v létě vydávají do subantarktických vod za potravou. Při tom se musí nadechovat chladného vzduchu nad hladinou, a navíc do sebe dostávají studenou vodu s každou polknutou slizovitou medúzou nebo pláštěncem. Navzdory těmto překážkám umí dospělé kožatky udržet teplotu těla až o 18 °C vyšší, než je teplota okolí. Teplo produkují obecně vyšším metabolismem, aktivním pohybem a snad i tkání nápadně připomínající hnědý tuk, který placentální savci využívají k produkci tepla (blíže **kap. 6**). Ztrátám tepla pak zabraňuje izolace dalším tukem, specifické uspořádání cév, které zadržuje teplou krev v těle, a celkově pomáhá i velká tělesná velikost. Větší tělo má totiž menší povrch vůči objemu (v porovnání s menším tělem podobného tvaru), a tento relativně menší povrch znamená menší ztráty tepla. To také znamená, že endotermie se promítá do **disparity** forem běžných endotermů, jakými jsou savci a ptáci. Endotermie zřejmě omezuje minimální velikost těla – nejmenší zástupci savců (hmyzožravci a letouni) i ptáků (kolibříci) váží v dospělosti něco málo pod 2 gramy. Na druhou stranu **ektotermové** – tedy ti, kteří mají coby hlavní zdroj tepla okolní prostředí – mohou být desetkrát (např. někteří gekoni, chameleoni) či stokrát (některé žáby, paprskoploutvé ryby) menší. Malá endotermní zvířata by totiž ztrácela více tepla, než by stíhala vyrábět. Zároveň mají tenčí vrstvu izolace, protože delší srst či peří by jim překážely v pohybu. Těžce dosažitelné jsou pro endotermny i různé tenké, hadovitě formy, které také rychle ztrácejí teplo. U plazů je naopak tendence k hadovitosti velmi běžná a objevuje se v evoluci opakovaně, mj. u hadů, slepýšů nebo dvouplazů, ale například i u některých gekonů, scinků apod.

Endotermie umožňuje aktivní život i v chladu, a zároveň je úzce spjata s energeticky náročnějšími činnostmi, jako je intenzivní pronásledování kořisti či **aktivní let**. A aktivní let, jak dokazují druhově bohatí ptáci i letouni (druhý nejpočetnější savčí řád po hlodavcích), zřejmě otevírá dveře novým životním stylům a další diverzifikaci. Na druhou stranu s sebou endotermie nese vyšší energetické nároky, tedy i vyšší spotřebu kyslíku a potřebu častěji žrát. Jiná (nižší) spotřeba kyslíku mj. znamená, že ektotermní neptačí plazi – stejně jako obojživelníci – dobře zvládají ponory pod vodní hladinu (**rámček 4.I**) a najdeme mezi nimi více predátorů, kteří volí strategii delšího číhání na kořist a útoku ze zálohy. Pokud by se o něco podobného pokusil např. rejsek, umřel by hladu. V prostředí s nedostatkem potravy, jako jsou pouště či menší tropické ostrovy, je pak energeticky úsporné nastavení ektotermů velmi výhodné, a na těchto místech tak obvykle najdeme značnou diverzitu plazů. Schopnost dlouho hladovět v kombinaci s nepropustnými šupinami dělá z plazů extrémně schopné mořeplavce – např. leguáni mohou na vyvrácených stromech nebo dalších „vorech“ z vegetace plout tisíce kilometrů přes volný oceán. Velké želvy, např. seychelská želva obrovská (*Aldabrachelys gigantea*) zase dobře plavou kvůli odlehčenému krunýři, a díky tomu opakovaně kolonizovaly různé ostrovy či atoly. Běžný suchozemský savec by při podobných cestách umřel hladu či na podchlazení při promočení. Plazi tak často na ostrovech diverzifikují do rolí, které na pevnině plní savci. Mohou zde fungovat jako eko-

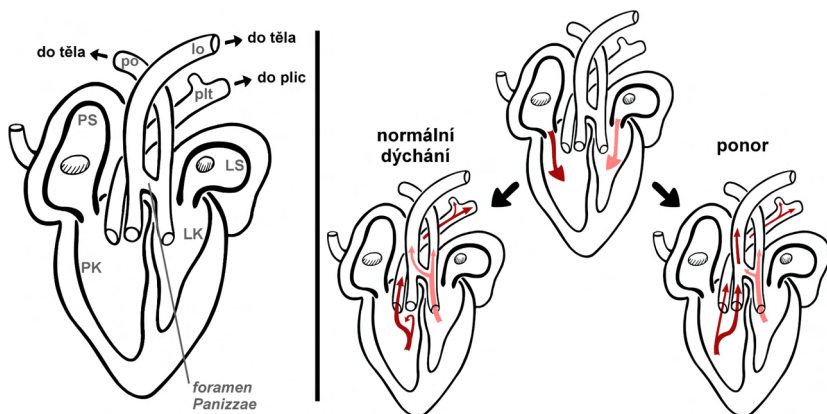
systémoví inženýři a ovlivňovat zbytek diverzity ostrova. Např. želva obrovská se primárně živí rostlinami, které ukusuje těsně u země a které se v důsledku toho extrémně zmenšily. Výsledkem je velmi nízký porost připomínající anglický trávník. Jak želva obrovská, tak galapážská želva sloní (druhový komplex *Chelonoidis niger*) také prořezávají zapojenou vegetaci a vytvářejí mýtiny. (Na pevnině podobnou „paseku“ běžně dělají sloni.) Kromě toho interagují s ostatními živočichy i přímo – na Seychelách fungují nelétaví chřástalové coby příležitostní čističi želvích krunyřů od dvoukřídlých trapičů, na Galapágách se takto občas přizívují některé Darwinovy pěnkavky.

**4.1 PRIMITIVOVÉ BEZ PŘEPÁŽKY?** Staří anatomové se často nechali zlákat představou, že srdce obojživelníků a plazů představují nedokonalý mezikrok mezi srdcem bahníků a dokonalými srdci savců a ptáků. Pouze srdce savců a ptáků s plně oddělenými komorami mohlo zabránit mísení okysličené krve s odkysličenou, a poskytnout tak dostatek kyslíku pro intenzivní metabolismus. Je pravda, že endotermové se občas musí velmi snažit, aby získali dostatek kyslíku. Mj. alespoň u některých lze najít souvislost mezi výměnou dýchacích plynů a nukleocytoplazmatickým poměrem: konkrétně kolibříci (Trochilidae) mají nejmenší genomy ze všech ptáků (i všech čtvernožců). Menší buňky, včetně červených krvinek, mají relativně větší povrch sloužící k výměně plynů, a mohou tedy snáze zásobovat kyslíkem tkáň i při energeticky tak náročných aktivitách, jako je vířivý let kolibříků. (A navíc se malé krvinky snadno vejdu do úzkých cév.) Jak si však záhy ukážeme, chybějící přepážka v komoře nemusí znamenat mísení krve. A možnost udělat v toku krve „zkrat“ není občas na škodu, jak dokazují např. krokodýli. U nich se často říká, že mají komory téměř rozdělené, není to však pravda. Komory mají rozdělené úplně. Drobná propojka (tzv. **foramen Panizzae**, Panizzovo okénko) se vyskytuje až mezi pravým a levým obloukem aorty (viz **Obr. 4.1.1**). Zde je zásadní, že každý z oblouků vede z jiné komory: pravý z levé a levý z pravé. (Jmenují se podle toho, k jaké straně těla směřují.) Pokud krokodýl dýchá vzduch, vyšší tlak vyvolaný stahem levé komory způsobí, že okysličená krev z této komory teče jak pravým obloukem, tak i levým obloukem, do kterého se prodere skrz foramen. Tlak zároveň přepere i pravou komoru, takže nedojde k otevření chlopně mezi pravou komorou a levým obloukem. Do těla tak teče pouze okysličená krev. Krokodýl, který nedýchá (typicky při ponoru), však snižuje tok krve do plic, které v tu chvíli nemá smysl využívat. Do pumpování krve do nich tedy netřeba vkládat drahocennou energii. Vyšší odpor plicního řečiště způsobí, že odkysličená krev z pravé komory místo plicní tepny raději odtéká levým obloukem a pokračuje do těla. Záhy zásobuje trávicí soustavu. Je možné, že rozpuštěný  $\text{CO}_2$  z odkysličené krve (v podobě kyseliny uhličité disociované na  $\text{H}^+$  a  $\text{HCO}_3^-$ ) se zde mění na dále využitelnou surovinu podporující zvyšování

•••

•••

kyselosti v žaludku ( $H^+$ ) i následnou neutralizaci tráveniny ( $HCO_3^-$ ). Zvýšený průtok krve tělem navíc může dále odstraňovat metabolity nebo roznášet kyslík uložený ve svalech. Podobný systém, kdy při zadržení dechu krev obchází plicní oběh, najdeme také u želv, šupinatých či obojživelníků. U těchto skupin se vyskytuje pouze jedna komora, která může obsahovat neúplnou přepážku. Komora je však uvnitř poměrně složitá, s hlubokými brázdami či oddíly nebo kanály. Tento labyrint, spolu s asymetrickým stahem komory, dokáže udržet okysličenou a odkysličenou krev oddělenou a nasměrovat každou z nich do správné tepny. Minimálně u varanů zřejmě jediná komora dokáže tlačít krev do různých tepen pod různým tlakem. O fungování srdcí plazů a obojživelníků navíc zatím víme poměrně málo. Srdce jednotlivých skupin se mírně liší a většina zatím nebyla detailně zkoumána. Podrobnější rozbor známých podivností je nad rámec této brožury. Na okraj však můžeme zmínit, že srdce ocasatých obojživelníků, kteří příliš nedýchají plicemi, mají děravou přepážku mezi síněmi.



**Obr. 4.1.1: Fungování krokodýlího srdce.** Vlevo schéma s popisem jednotlivých částí (po – pravý oblouk aorty, lo – levý oblouk aorty, plt – plicní tepna, LS – levá síň, LK – levá komora, PS – pravá síň, PK – pravá komora). Napravo schéma toku odkysličené (rudá) a okysličené (růžová) krve srdcem při normálním dýchání a při zadrženém dechu při ponoru. Nejsou znázorněny změny tvaru částí srdce či pohyb chlopní.

- **Živočichové (Metazoa):** Cca tři čtvrtiny popsané druhové diverzity eukaryot jsou živočichové. Většinu diverzity živočichů tvoří tři kmeny: členovci (a zejména hmyz), měkkýši a strunatci. Velkou disparitu však nalezneme i v dalších skupinách.
- **Systém živočichů:** S příchodem molekulární fylogenetiky doznal systém živočichů výrazné změny a dodnes nejsou některé vztahy plně rozřešeny. Kromě čtyř kmenů (žebernatky, houbovci, vložkovci, žahavci) spadají všichni živočichové do skupiny **Bilateria**. Bilateria můžeme dále rozdělit na prvoústé (Protostomia, dále se dělí na Ecdysozoa a Spiralia), Xenacoelomorpha, Ambulacraria a strunatce (Chordata).
- **Měkkýši (Mollusca):** Výrazným sdíleným znakem měkkýšů je **radula**, která může nabývat různých podob a umožňovat využívání různých potravních zdrojů. Měkkýši také tvoří různé vápenaté struktury – jehličky, destičky či výrazné schránky, které se dobře zachovávají ve fosilním záznamu coby zrcadlo minulosti. Kromě známých plžů, mlžů a hlavonožců patří mezi měkkýše dalších pět tříd: kelnatky, přílipkovci, chroustnatky, rýhonožky a červovky. Všechny třídy mají mořské zastupce. Mlže najdeme i ve sladkých vodách. Plži osídlili sladké vody i souš.
- **Členovci (Arthropoda):** Článkované tělo členovců kryje kutikula tvořená **chitinem**, která vytváří vnější (a v menší míře i vnitřní) kostru. Jednotlivé články těla mohou být dále modifikovány (podobně jako páry končetin z nich vyrůstající) nebo splývat do větších tělních celků, tzv. **tagmat**. To umožňuje rozrůznění tvarů těla a životních strategií. S rozrůzněním souvisí i různé konvergence, které dlouho mátlly taxonomy. Až molekulární metody odhalily některé vztahy v rámci členovců, např. pozici hmyzu uvnitř **koryšů (Pancrustacea)**. Diverzifikaci hmyzu na souši zřejmě ve velkém podpořil vznik křídel, oddělení nik různých životních stadií a rozvoj proměny dokonalé.
- **Strunatci (Chordata):** Většinu diverzity strunatců tvoří Osteichthyes (kostnaté ryby) zahrnující **paprskoploutvé** a **svaloploutvé vč. čtvernožců** (Tetrapoda) coby vnitřní větve. Zatímco paprskoploutví diverzifikovali primárně ve vodě, čtvernožci na souši. V rámci obou skupin najdeme velkou diverzitu tvarů těla i životních stylů (týkajících se mj. prostředí, rozmnožování či potravních specializací). V rámci obou skupin najdeme také řadu konvergencí (např. živorodost, výživa mláďat, dýchání vzdušného kyslíku apod.). Zároveň často platí, že mnozí obratlovci mohou být z hlediska svého fungování výrazně plastičtější než běžný savec.

---

## 5. BIODIVERZITA EUKARYOT: RŮZNÉ ŘASY A ROSTLINY

---

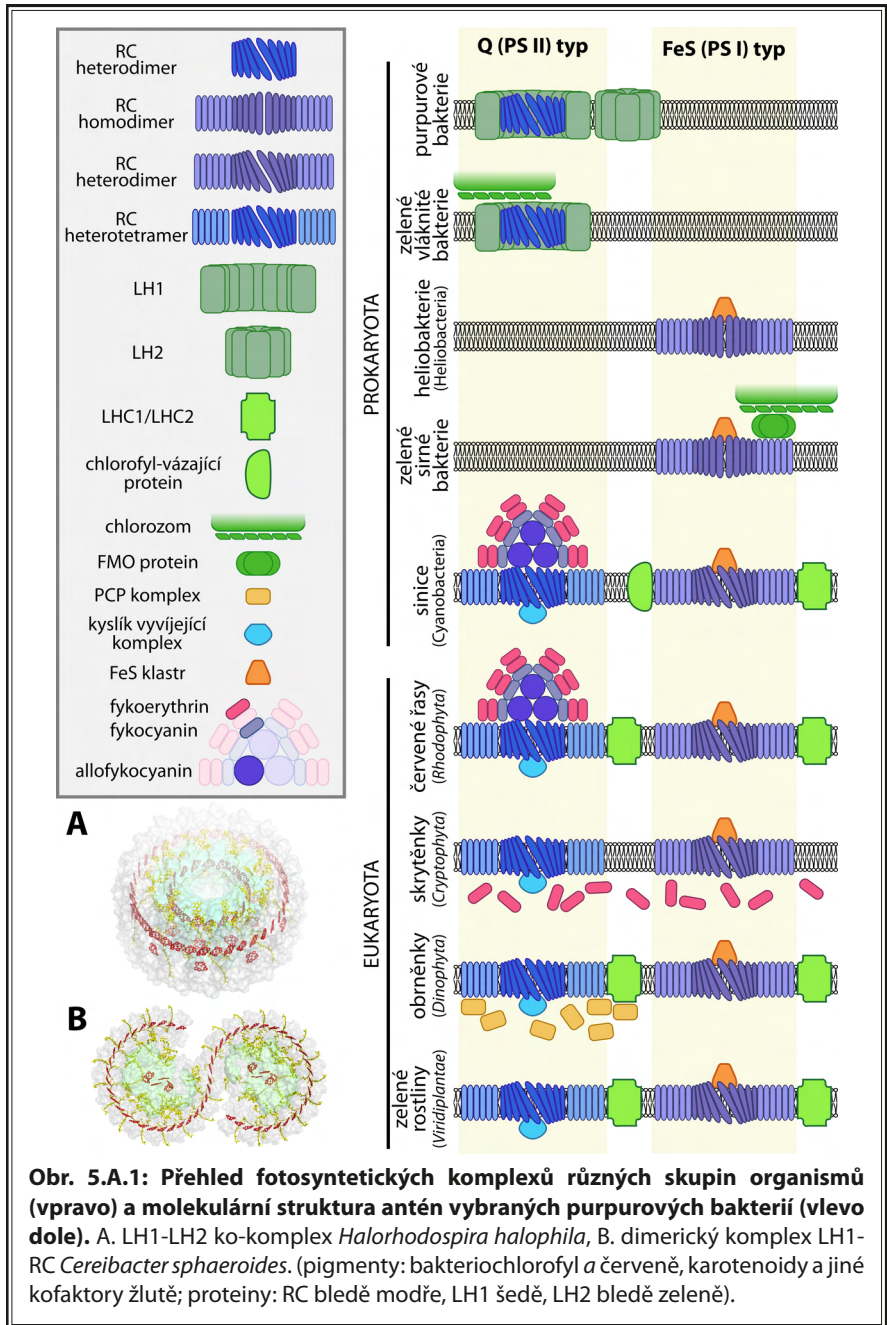
### 5.1 Řasy a fotosyntetizující protista

V tradičním pojetí se za řasy považovalo prakticky vše, co patřilo mezi eukaryota, fotosyntetizovalo, ale nemělo vyvinuté cévní svazky a nepatřilo mezi vyšší rostliny (tj. mechorosty a cévnaté rostliny). Řasy tedy byly chápány jako velmi primitivní „rostliny“. Tento koncept však s rozvojem molekulární fylogenetiky vzal za své. Již nějakou dobu víme, že získání chloroplastu, tedy organely, která je v eukaryotické buňce odpovědná za fotosyntézu, zdaleka neproběhlo jen jednou. Proces získání plastidů tzv. **endosymbiózou** je pro vážné zájemce detailněji popsán v **brožuře 58. ročníku BiO**, kap. 2.1. Ve stručnosti a velmi zjednodušeně: při procesu endosymbiózy (pro příklad se zaměříme na tzv. **primární endosymbiózu plastidu**) eukaryotická heterotrofní buňka pohltí prokaryotickou autotrofní buňku (např. sinici), ale místo toho, aby ji strávila jako správný heterotrof, dochází k jejímu „ochočení“ a vzniku symbiotického vztahu. V průběhu času může být genom sinice postupně redukován, geny jsou přenášeny do genomu eukaryota, až je jím sinice plně kontrolována a nedokáže bez něj fungovat. Sinici už pak neidentifikujeme jako sinici, ale jako buněčnou organelu, plastid. Co když ale oběti heterotrofa není sinice (prokaryot), ale jiný eukaryot, který si už plastid obstaral? I k tomu v evoluci několikrát došlo, a tento proces nazýváme **sekundární endosymbiózou**. Zcela analogicky se ale můžeme setkat i s **terciární endosymbiózou**. Někdy je ale situace ještě komplikovanější a téměř není možné vystopovat, kolikrát a jak k endosymbióze došlo. Pak hovoříme obecně o **komplexní endosymbióze**.

Asi už tedy tušíte problém. Spousta fotosyntetizujících organismů (řas) není s rostlinami blíže příbuzná. V evoluci si leccajáký bičíkovec či améba obstarala chloroplast a nám nezbyvá, než se v tom guláši nějak vyznat. Historické rozdělení vědních oborů **algologie**, který se zabývá řasami, a **protistologie**, který se věnuje protistům (prvokům a všem řasám podobným organismům) má tak v dnešní době spíše už jen praktické důvody, protože se oba obory vzájemně prolínají. Molekulární metody sice značně zamíchaly původním systémem založeným na morfologických znacích, v terénu si však stejně musíme vystačit s určovacími klíči.<sup>24</sup> Vždy je dobré mít na paměti, kam námi pozorovaný organismus řadíme v rámci systému. Obzvláště, když vlivem **evoluční konvergence** mohou i vzdáleně příbuzné organismy vypadat podobně. V rámci zjednodušení je ale i tak někdy lepší se původního, dnes spíše orientačního rozdělení přidržet, jak bylo na mnoha místech učiněno i v této kapitole.

---

<sup>24</sup> Pokud dychtíte po tom dostat nějaký takový klíč pro určování řas a sinic do svých rukou, či alespoň na své SSD úložiště, v doporučené literatuře naleznete zjednodušený přehled běžných taxonů řas a sinic (pro začátečníky, s barevnými obrázky) a dvoudílný určovací klíč pro pokročilé (černobílé kresby). Obě publikace byly vydány PřF JU a jsou dostupné volně ke stažení.



**5.A DIVERZITA FOTOSYNTETICKÝCH SYSTÉMŮ.** Co si spojujete s pojmem fotosyntéza? Zelené rostliny? Nebo snad produkci kyslíku? Pokud vás překvapí informace, že oxygenní fotosyntéza zelených rostlin není zdaleka jediný druh fotosyntézy, nebo byste si i ji rádi připomněli, viz **brožuru 51. ročníku BiO**. Podívejme se ale teď na fotosyntézu z trochu jiného pohledu. V molekulární struktuře fotosyntetických komplexů existuje obrovská diverzita, která vypráví zajímavý příběh evoluce fotosyntetizujících organismů.

Fotosyntetické komplexy jsou nejčastěji na membránu vázaná uskupení mnoha proteinů, které drží pohromadě nekovalentními interakcemi<sup>a</sup> a které obvykle nekovalentně vážou molekuly pigmentů (= barviva: chlorofyly, karotenoidy apod.). Rozlišujeme dva základní funkční typy fotosyntetických komplexů: **antény** a **reakční centra (RC)**. Hlavní funkcí fotosyntetických antén je záchyt fotonů, což vede k excitaci molekul pigmentů (zvýšení jejich energie). Tato energie je pak elektrostatickými interakcemi mezi pigmenty transportována dále až do RC. Tam dochází k řadě fotochemických reakcí, separaci náboje ( $A + B \longrightarrow A^- + B^+$ ), a z transportu excitační energie se stává transport elektronu následovaný řadou biochemických reakcí.

Zatímco RC známe pouze dva typy<sup>b</sup> – **Q typ** (podle molekuly chinonu, angl. *quinone*, který zde funguje jako nosič náboje) a **FeS typ** (podle sirnoželezného FeS klastru) – molekulárních komplexů, které fungují jako antény, existuje mnohonásobně více. Tento nepoměr je dán právě jejich rozdílnou rolí. Funkčnost RC (a pravděpodobně tak i životaschopnost organismu) je kriticky závislá na vzdálenostech a vzájemných orientacích (nekovalentně!) navázaných pigmentů. Ty totiž na rozdíl od antén nepřenášejí pouze excitační energii, ale i elektrony, které jsou uvolněny při zmíněné separaci náboje. Přenos  $e^-$  je ale možný jen na podstatně kratší vzdálenosti než přenos excitační energie. Jakákoliv mutace tak může významně narušit jejich uspořádání a rozbít precizně vyladěnou mašinerii. Oproti tomu u antén je mnohem větší prostor pro variabilitu. Mutace mohou mít vliv na konkurenceschopnost organismu, ale s trochou nadsázky jakýkoliv balík pigmentů schopných interagovat s RC stále může plnit funkci antény. Právě tato volnost ve struktuře antén je jedním z důvodů úspěchu fotosyntézy při široké škále světelných podmínek. Na **Obř. 5.A.1** naleznete přehled vybraných komplexů, které lze nalézt u různých skupin organismů.

První věcí, které si možná všimnete, je, že všechna RC jsou **dimerická**. Tedy že se skládají ze dvou podjednotek, a to buď identických (**homo-**) nebo rozdílných (**hetero-**). Případná evoluční cesta od homodimeru k heterodimeru je vcelku přímočará. Jak ale vznikl samotný homodimer, když je evoluční tlak na konzervaci struktury tak veliký? Mohlo někdy v daleké historii existovat monomerní RC? Zřejmě mohlo. Dimerizace přináší řadu výhod, ale také nevý-

•••

•••

hod. Zásadní pak bylo, aby se našel takový homodimer, kde to první převáží. A protože v současnosti jiná než dimerická RC neznáme, dosažená evoluční výhoda musela být značná.

Jak již bylo zmíněno, antén je veliké množství. Některé lze nalézt přímo v membráně, jiné jsou k membráně jen ukotvené, a některé jsou z vnitřní strany thylakoidní membrány pouze nekovalentně asociované. Nejběžnějším typem antén, např. u zelených rostlin, jsou ty umístěné přímo v membráně a nejčastějším pigmentem jsou různé druhy chlorofylu (dominuje chlorofyl *a*). Esteticky hezkým příkladem mohou být tzv. LH1 a LH2 antény purpurových bakterií. Příkladem na membránu vázaných anténních komplexů jsou **fykobiliproteiny** sinic, červených řas a dále např. skrytének, jejichž plastidy z červených řas pocházejí. Tvoří je masivní molekulární komplexy složené z podjednotek tří základních typů: **allofykocyaninu** (tvoří strukturální jádro), červeného **fykoerythrinu** a modrého **fykocyaninu**. Zastoupení fykoerythrinu a fykocyaninu ve fykobilizomech mohou některé organismy regulovat v závislosti na vnějších podmínkách, a podle toho měnit oblast světelného spektra, kterou absorbují a využívají pro fotosyntézu. Na rozdíl od většiny jiných antén neobsahují fykobiliproteiny chlorofyly, ale **biliny**, které jsou **kovalentně vázány** přímo na proteinovou kostru.

Extrémním případem toho, jak může anténa vypadat, je **chlorozom** např. u zelených bakterií. Jde o jedinou známou anténu, jejíž dominantní složkou jsou pigmenty, a nikoliv proteiny. Jak je to možné? Pigmenty (bakteriochlorofyl *c*, *d* nebo *e*) jsou uspořádány do rozsáhlé, krystalu podobné struktury zcela bez potřeby proteinové kostry. Důležitou roli ovšem proteiny hrají v části přiléhající k membráně, k níž chlorozom ukotvují. Nejvýznamnějším takovým proteinem je trimerní, bakteriochlorofyly vázající **Fenna–Matthews–Olson (FMO) komplex**. Jde o historicky první fotosyntetický protein, u něhož byla popsána molekulární struktura (metodou rentgenové krystalografie) a také o nejčastěji používaný biofyzikální model fotosyntetického komplexu.

Další unikátní anténu nalezneme u obrněnek (*Dinophyta*), jejichž **peridinin-chlorofyl-proteinový (PCP) komplex** je nekovalentně navázán k RC v lumen thylakoidů. Specialitou této antény je přítomnost karotenoidu peridininu jako dominantního pigmentu, který dobře absorbuje světlo v té oblasti spektra, kde chlorofyly absorbují málo.

Vlastnostmi různých fotosyntetických pigment-proteinových komplexů se nezabývají jen biologové, ale i fyzici. Jde totiž o důležité modely pro popis interakce hmoty se světlem a následného přenosu excitační energie mezi molekulami. Tyto procesy je totiž možné experimentálně zkoumat. A to s až femtosekundovým rozlišením ( $1 \text{ fs} = 10^{-15} \text{ s}$ ) např. pomocí metod tzv. nelineární optické spektroskopie. Kromě toho lze samozřejmě pozorované procesy stu-

•••

•••

dovat i teoreticky skrze kvantově-mechanický popis a následné počítačové simulace a výpočty chemických a spektroskopických vlastností.

<sup>a</sup>V chemii rozlišujeme dva typy vazebných interakcí mezi atomy a molekulami. Při kovalentní vazbě dochází ke sdílení elektronů z valenčních orbitalů a vzniku pevné chemické vazby. Při nekovalentní interakci k tomuto sdílení nedochází. Místo toho se zde uplatňují jiné, o poznání slabší síly, např. elektrostatické (tj. atrakce opačných el. nábojů) a van der Waalsovy.

<sup>b</sup>Pomineme-li fotosyntetický aparát archeí, který má zcela nezávislý původ a funguje na jiném principu.

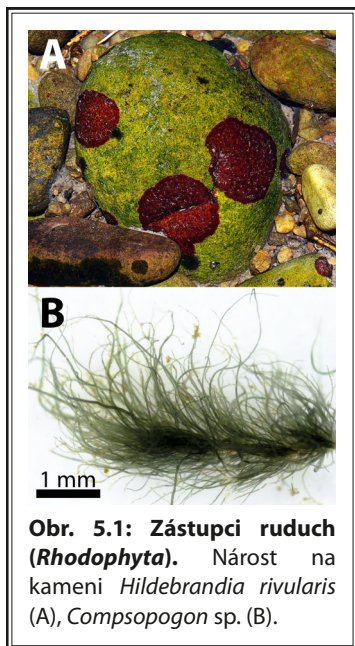
Podívejme se tedy na diverzitu řas v tradičním pojetí, ale uspořádaných podle současných znalostí o jejich příbuzenských vztazích, o kterých jste se již dozvěděli v **kap. 3**. Zaměříme se na zástupce, kteří jsou něčím zajímaví, typičtí, a v neposlední řadě na druhy, se kterými se můžete setkat v oblasti střední Evropy.

### *Archaeplastida*

Jedinou monofyletickou skupinou, kterou lze s jistotou považovat za řasy z tradičního i molekulárně-genetického pohledu, jsou **Archaeplastida** (podobně, jako hmyz spadá mezi korýše a čtvernožci mezi ryby, i cévnaté rostliny jsou vnitřní skupinou řas). Celá skupina Archaeplastida (řeck. *archaios* = starý) má jedno společné – jednu endosymbiotickou událost s prokaryotickou sinicí (tj. primární endosymbióza), která stála na počátku rozmachu fotosyntézy u eukaryot.

Ze současných poznatků plyne, že Archaeplastida jsou tvořena dvěma hlavními vývojovými větvemi. V jedné větvi nalezneme především *Viridiplantae* (zelené rostliny; lat. *viridis* = zelený), skupinu zelených řas a rostlin. Druhé větvi Archaeplastida dominují *Rhodophyta* (červené řasy, ruduchy; řeck. *rhodon* = červený). Těm je příbuzná i poněkud enigmatická skupina *Picozoa* (dříve *Picobiliphyta*). Jde o skupinu nefotosyntetizujících bičíkovců s jedněmi z nejmenších známých eukaryotických buněk nepřevyšujících svou velikostí 3 μm. Poprvé byly objeveny metodou tzv. environmentálního sekvenování (metabarcoding, viz **kap. 1**) v roce 2007 a jde nejspíše o jedinou skupinu, která možná zcela ztratila svůj primární plastid. Do Archaeplastida řadíme i recentně popsanou skupinu *Rhodolphidia*, ač její pozice v jedné či druhé větvi ještě nebyla s jistotou ustanovena (převládá však řazení do větve k ruduchám). V současné době je popsán jeden rod *Rhodolphis* mající tři druhy. Všechny se živí predací, ale narozdíl od *Picozoa* svůj plastid úplně neztratila. Nejistou pozici v rámci Archaeplastida má ale dle současných poznatků i skupina *Glaucophyta*.

**Glaucophyta** (řeck. *glaukós* = světlý, šedozelený) byla dlouho považována za skupinu bazální v rámci Archaeplastida. Jde totiž o vcelku malou skupinu řas s bičíkatou nebo kokální jednobuněčnou stélkou, jejíž „chloroplast“ sdílí tolik charakteristik se sinicemi, že se označuje pojmem **cyanela**. Ač jde o skupinu druhově vcelku chudou (v současnosti 24 druhů), můžeme se s jejími zástupci setkat i v českých tůních, např. s druhem *Cyanophora paradoxa*.



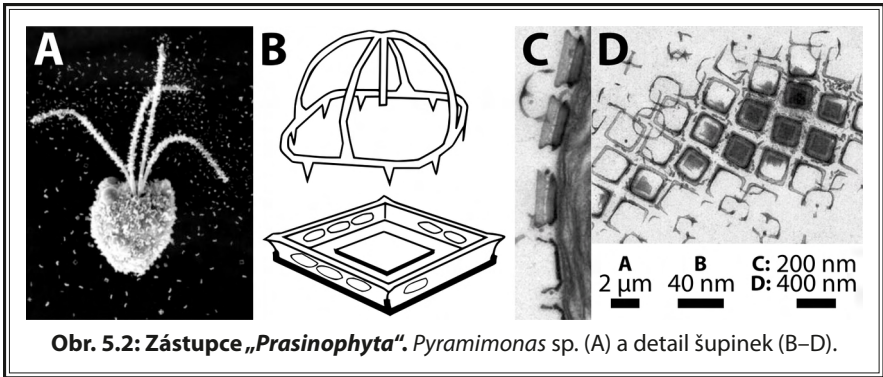
**Obr. 5.1:** Zástupci ruduch (*Rhodophyta*). Nárůst na kameni *Hildebrandia rivularis* (A), *Compsopogon* sp. (B).

V rámci skupiny *Rhodophyta* (ruduchy) bylo popsáno okolo 8000 druhů, ale pravděpodobně je jich ještě podstatně více. Jméno jim dala charakteristická červená barva, která je způsobena pigmentem fykoerythrobilinem v přídatných anténách fykobilizomech (viz rámeček 5.A) v chloroplastech. Dominantním pigmentem jsou ale chlorofyly, a proto mohou ruduchy nabývat všelijakých odstínů od zelené po červenou. Ačkoliv je známe i ze sladkovodních biotopů, půdy, či z nárůstů na říčních kamelech (ve středoevropské krajině je nápadný rod *Hildenbrandia*, obr. 5.1), významnou roli hrají především v mořích a oceánech. Několik mořských zástupců je důležitých i hospodářsky. Zástupci rodů *Porphyra* a *Pyropia* se pěstují ve velkém a běžně se používají především v japonské kuchyni, např. při přípravě sushi. Pro molekulární biology a mikrobiology je významnější produkt získávaný ze zástupců rodu *Gelidium*. Je jím tzv. **agar** (též agar-agar). Jde o řasový ex-

trakt (směs polysacharidů), který je velice těžko stravitelný jinými organismy a používá se proto jako ztužovač médií ke kultivaci všelijakých mikroorganismů nebo při molekulárně-genetických metodách v laboratořích (například jako součást gelů používaných k rozdělování nukleových kyselin či proteinů dle velikosti). Využití má ale i v potravinářství. U některých mořských skupin ruduch se vyvinula schopnost kalcifikace **stélky**<sup>25</sup>, tedy mineralizace buněčné stěny uhličitánem vápenatým ( $\text{CaCO}_3$ ). Z ekologického hlediska jsou tyto ruduchy významnou součástí korálových útesů, např. rod *Corallina*. Pokud se věnujete akvaristice, mohli jste se setkat také s tropickým sladkovodním rodem *Compsopogon*. Ten tvoří černavé vláknité nárůsty především na vodních rostlinách, když se o akvárium ne úplně dobře staráte.

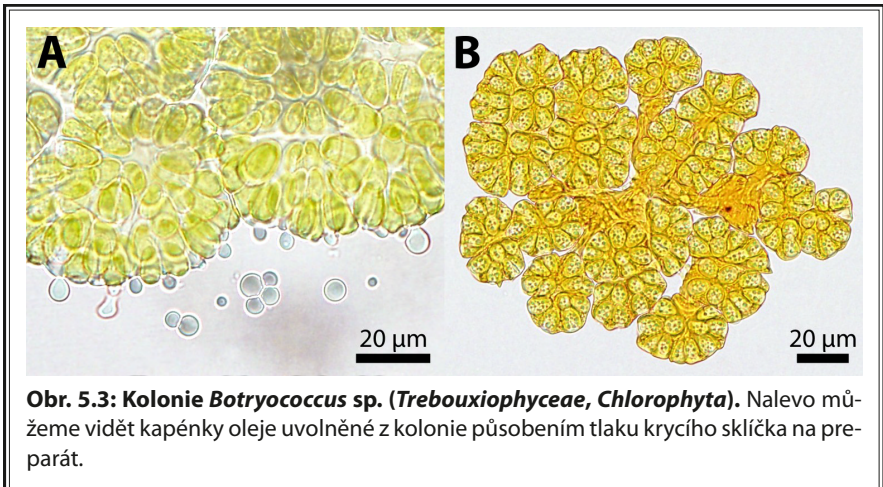
U *Viridiplantae* se již v chloroplastech nevyskytují fykobilizomy jako u předchozích dvou skupin. Naopak zde nalézáme nový typ chlorofylu – chlorofyl *b*. Charakteristickou barvou pro *Viridiplantae* je proto zelená. V rámci skupiny je také možné krásně sledovat jejich tendenci rozvoje mnohobuněčnosti a specializace buněk, která je od jednobuněčných bičíkovců dovedla až k majestátním cévnatým rostlinám. *Viridiplantae* dělíme na dvě hlavní větve: *Chlorophyta* (původem mořské, ale v současnosti i sladkovodní a terestrické zelené řasy) a *Streptophyta* (především sladkovodní

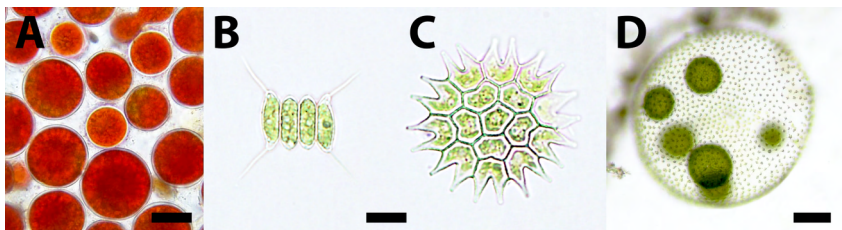
<sup>25</sup> Pojem „**stélka**“ (**thallus**) se v botanice používá pro označení těla řas a bezcévných rostlin, u nichž ještě nelze mluvit o prýtu a kořenu jako u rostlin cévnatých. Základní dělení typů stélky je na jednobuněčné a mnohobuněčné.



a terestrické zelené řasy a suchozemské rostliny). Přehled jejich fylogeneze naleznete v příloze této brožury.

V rámci skupiny *Chlorophyta* byly tradičně identifikovány dvě větve: *Prasinophyta* a tzv. *core Chlorophyta*. Ukázalo se ale, že *Prasinophyta* jsou parafyletická a jejich vztah ke *core Chlorophyta* je o něco komplikovanější. Protože ale velká část „prasinofyt“ patří k těm méně důležitým, spokojíme se zde s historickým označením. Jejich zástupce nalezneme jak ve sladkých vodách, tak v mořích, a např. bičíkatý rod *Pyramimonas* je charakteristický svou schránkou složenou z malých celulóznych šupinek různých tvarů (např. čtvercové s „korunkou“, **obr. 5.2**) a s různou specifickou lokalizací (až několika vrstvami rozdílných šupinek je pokrytý např. i bičík). Proč je ale tvoří a k čemu jim jsou dobré? Kromě nabízející se odpovědi „ochrana“ nemáme nejmenší tušení.





**Obr. 5.4: Zástupci Chlorophyceae (Chlorophyta).** Kokální *Haematococcus pluvialis* (A), bezbičíkatá cenobia rodu *Desmodesmus* (B) a *Pseudopediastrum boryanum* (C), bičíkaté cenobium řasy *Volvox globator* (váleč koulivý; D).

Měřítko: 20  $\mu\text{m}$  (A), 10  $\mu\text{m}$  (B,C), 100  $\mu\text{m}$  (D).

Zbývá *core Chlorophyta* tvoří již s jistotou monofyletickou skupinu mořského původu. U dvou podskupin ale nezávisle na sobě došlo k přechodu i do sladkých vod a na souš. Jednou z nich jsou *Trebouxiophyceae*. Ne, nejde o jazykolam. Obecně jde o malé, kokální řasy, které jsou přizpůsobené i k terestrickému způsobu života. Setkáme se s nimi ve formě zelených povlaků a nárostů na površích vlhkých substrátů jako jsou skály, zdi či staré dřevo. To je typické např. pro rod *Apatococcus*, jednu z nejběžnějších řas vůbec, která díky schopnosti **mixotrofie** není životně závislá na fotosyntéze. Mixotrofové dokáží kombinovat **autotrofní** (zde fotosyntéza) a **heterotrofní** (např. predace bakterií) způsob výživy a přizpůsobit se tak široké škále podmínek, kdy by pouze jeden způsob nebyl dostačující. Patří sem také řasa *Chlorella*, která se průmyslově kultivuje (používá se jako potravinový doplněk) a často vstupuje do symbiotického vztahu s jinými organismy, např. jako fykobiont lišejníků. To je i případ rodu *Trebouxia*, který je jedním z nejběžnějších fykobiontů vůbec. Velmi zajímavým zástupcem, se kterým se můžeme setkat v planktonu stojatých vodních ploch, je pak rod *Botryococcus*. Tvoří relativně velké kolonie a je typický svou schopností produkovat velké množství různých olejů coby zásobní látky, které mu spolu s pigmenty propůjčují až zlatavé zbarvení (**obr. 5.3**). Studie také ukazují, že se velkou měrou podílel na vzniku dnešních zásob ropy. S obskurní životní strategií zelených řas se lze setkat u nefotosyntetizujících rodů *Helicosporidium*, parazitujícím ve střevech hmyzu, a *Prototheca*, způsobujícím infekce u obratlovců (tzv. prototekóza). Parazitismem na měkkýchších je schopný si přilepšovat i rod *Coccomyxa*.

Další skupinou běžnou ve sladkých vodách jsou *Chlorophyceae* (**obr. 5.4**). I ty nachází průmyslové využití. Některé druhy při vystavení stresovým podmínkám (např. vysoká koncentrace solí) produkují ve velké míře různé karotenoidy.

Karotenoidy, kam patří např. známý  $\beta$ -karoten či lutein, hrají u všech fotosyntetizujících organismů několik nezastupitelných rolí. Jednak jde o skupinu fotosyntetických pigmentů doplňujících funkci chlorofylů v oblastech světelného spektra, kde chlorofyly absorbují slabě. Dále mají funkci strukturní — pomáhají držet některé fotosyntetické proteinové komplexy pohromadě. A velmi důležitou roli mají především

coby ochrana před tzv. (foto)oxidativním stresem. Díky své struktuře totiž obecně fungují jako dobré zhášedce (*quencher*s; převádí energii elektronové excitace do vibračních stupňů volnosti, tj. na teplo) a tím brání „přehlcení“ fotosystémů energií, která již nemůže být využita a působila by neplech. Podobným mechanismem jsou schopné se vypořádat i s nebezpečnými reaktivními formami kyslíku (ROS, *reactive oxygen species*) a volnými radikály (více v brožuře **51. a 57. ročníku BiO**). K tomu všemu však standardně stačí relativně malé množství těchto molekul umístěných ve fotosyntetických anténách a reakčních centrech. Při opuštění bezpečí vodní tůně, kde je možné regulovat intenzitu osvětlení pohybem ve vodním sloupci a kde voda absorbuje neškodlivější část UV záření, se musely organismy vypořádat i se silnými intenzitami slunečního záření dopadajícího na zemský povrch. V případě řas je nejběžnější strategií nadprodukce karotenoidů, které pro své výše zmíněné antioxidační účinky minimalizují poškození a disipují<sup>26</sup> část absorbovaného záření.<sup>27</sup> Většina živočichů neumí karotenoidy syntetizovat *de novo* a musí je přijímat v potravě. Což je jeden z důvodů, proč se některé, na karotenoidy bohaté řasy pěstují průmyslově a nacházejí využití v potravinářství (E160 a E161), v doplňcích stravy (nejen pro lidi), ve farmacii a v kosmetickém průmyslu.

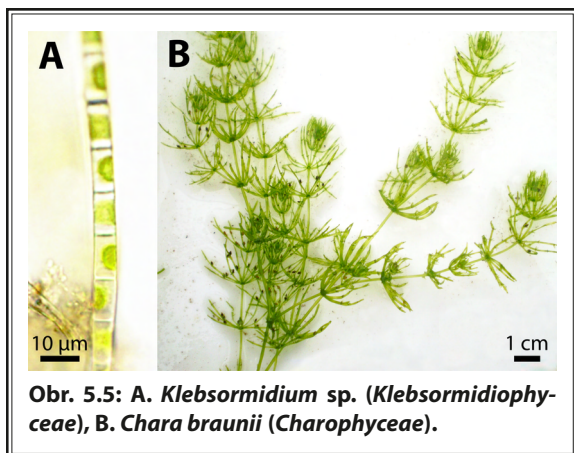
Pro karotenoid astaxanthin se kultivuje např. bičíkatý rod *Haematococcus*, jehož stélka může díky němu být až krvavě zbarvená. Jiní zástupci ale rádi zásobují jiné organismy i dobrovolně, jako např. druh *Chlorococcum amblystomatis*, který endosymbioticky žije uvnitř vajíček axolotla skvrnitého (*Ambystoma maculatum*) a pomáhá jim s výživou a zásobením kyslíkem. Patří sem také bičíkatá řasa pláštěnka (*Chlamydomonas*), která je dobře prozkoumaným modelovým organismem (více opět v **brožuře 51. ročníku BiO**). Kromě kokálních a bičíkatých stélek se můžeme setkat i se spoustou mnohobuněčných zástupců majících vláknitou stélku (např. běžné *Oedogonium*) nebo tvořících speciální typ kolonie zvané **cenobium**, kde všechny buňky vznikly dělením z jedné mateřské buňky.

Poslední skupinou náležící do *core Chlorophyta* jsou *Ulvophyceae*, převážně mořské, mnohobuněčné, makroskopické řasy u nichž nalézáme i poměrně komplikované stélky. Z mořských zástupců je nejznámější „mořský salát“ – porost locikový (*Ulva lactuca*) a „mořská houbička“ – *Acetabularia acetabulum*, jejíž až 10 cm velká stélka je překvapivě tvořená jednou jedinou buňkou s velikostně odpovídajícím buněčným jádrem, jehož velikost může dosáhnout až 0,15 mm! Někteří zástupci jsou ale v centru pozornosti i z jiných důvodů. Druh *Caulerpa taxifolia* je od 80. let invazním druhem, kdy pravděpodobně unikl z monackého akvária a od té doby se nekontrolovatelně šíří ve Středozemním moři. Za úspěchem invaze tohoto druhu stojí především jeho vysoká rychlost růstu, snadné šíření pomocí fragmentů stélky (čemuž napo-

<sup>26</sup>Pokud něco disipuje energii, obecně to znamená, že nevratně předává energii svému okolí, přičemž dochází k přeměně formy energie. U molekul je nejčastějším způsobem disipace excitační energie vibrační pohyb, což se makroskopicky projeví jako nárůst teploty v okolí disipujícího systému.

<sup>27</sup>Například sinice ale produkují specializovaný „opalovací“ pigment scytonemin, poprvé popsány u vláknitého rodu *Scytonema*, který cíleně absorbuje UV záření.

máhá lodní doprava) a absence spásáčů. To je dáno produkcí toxinů, např. caulerpenynu, který je pro některé ryby a bezobratlé jedovatý a jiným herbivorům minimálně nechutná. Ve střeoevropské krajině sladkovodních ploch se lze často setkat s vláknitou řasou jménem žabí vlas (*Cladophora*). Nezaměnitelným zástupcem, kterého lze nalézt především na borce stromů na okraji lesů a u polních cest, je rod *Trentepohlia*. Ten je adaptován na terestrický způsob života přítomností karotenoidů, což mu dává výraznou oranžovou barvu.



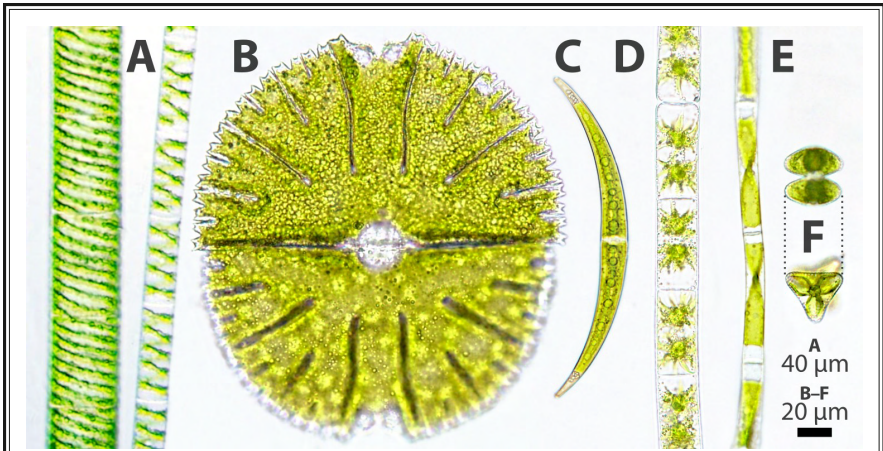
**Obr. 5.5:** A. *Klebsormidium* sp. (*Klebsormidiophyceae*), B. *Chara braunii* (*Charophyceae*).

roplastem a nalezneme jej ve sladkých vodách a na povrchu vlhkých substrátů. Podstatně komplikovanější větvenou stélku, která je k substrátu uchycená rhizoidy (obdoba kořenů vyšších rostlin) a vzhledově připomíná přesličky, najdeme u *Charophyceae*, kam patří např. rod *Chara* (parožnatka, obr. 5.5B). Jiná forma mnohobuněčné stélky se vyvinula u skupiny *Coleochaetophyceae*, jejíž zástupci tvoří ploché nárosty na vodních rostlinách.

Morfologicky pestrá, na pohled líbivá a vyšším rostlinám nejpříbuznější je skupina *Zygnematophyceae*, česky nazývaná **spájivky** pro mechanismus pohlavního rozmnožování. Při něm dochází ke konjugaci (spájení) buněk dvou jedinců a vzniku zygoty, která se později dělí. Charakteristické jsou i jejich chloroplasty, které vyplňují naprostou většinu buňky (obr. 5.6). Většina druhů preferuje kyselé, stojaté, na živiny chudé sladké vody, např. rašeliniště či lesní tůň. Stélky jsou buď mnohobuněčné vláknité, nebo jednobuněčné kokální, ovšem s velmi specifickou morfologií. To je specialita především **krásivek** (*Desmiales*). Jejich stélka se skládá ze dvou osově souměrných polovin, tzv. semicel, s nápadným zaškrncením (*isthmus*), nebo rýhami (*sutura*), uprostřed. Při pohlavním rozmnožování dochází v této oblasti k narušení buněčné stěny a spájení dvou různých buněk. Při nepohlavním rozmnožování zde pak dochází k rozestoupení buněk a chybějící semicely následně dorostou.

Evoluční větví *Viridiplantae* zahrnující vyšší rostliny jsou primárně sladkovodní a terestrická *Streptophyta*. Bazální skupiny *Streptophyta* jsou jednobuněčné a nejsou nijak zvláště významné. Zajímavější je až celosvětově rozšířená skupina *Klebsormidiophyceae* a rod *Klebsormidium*

(obr. 5.5A). Ten má mnohobuněčnou vláknitou stélku s nástěnným chlo-

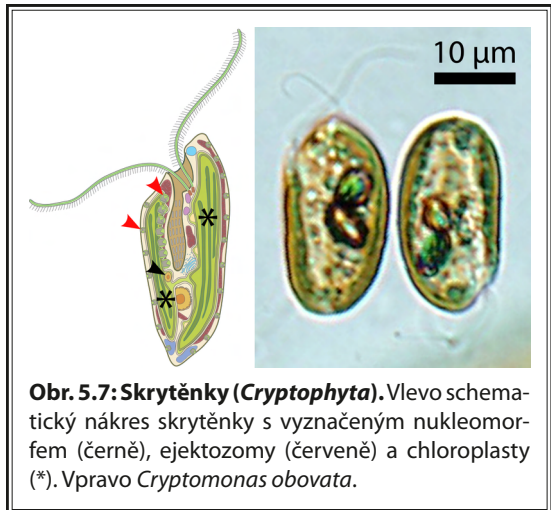


**Obr. 5.6: Zástupci Zygnematomyxaceae.** Ze zástupců s jednobuněčnou stélkou je typický rod *Micrasterias* s kruhovou, do laloků vybíhající stélkou (B), dále rod *Closterium* (C) a *Staurostrum* (F). Z vláknitých zástupců je nezaměnitelný rod *Mougeotia* (E), který má ve svých buňkách ploché, deskovité chloroplasty. Rod *Zygnema* oproti tomu disponuje v každé buňce dvojicí hvězdicovitých chloroplastů (D) a šroubatka (*Spirogyra*) šroubovicovými chloroplasty (A).

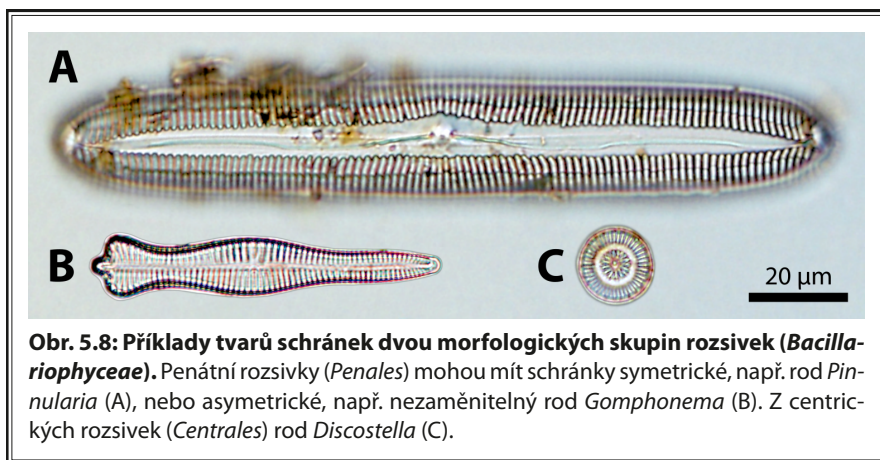
Jak bylo v úvodu kapitoly naznačeno, ne všechny organismy, které se považují za řasy, jsou příbuzné cévnatým rostlinám náležícím do skupiny Archaeplastida (pomineme-li samozřejmě cpDNA lokalizovanou v chloroplastu, jehož původ většina fotosyntetických organismů sdílí). Řada jinak heterotrofních skupin si obstarala chloroplasty sekundární a terciární endosymbiózou.

### *Cryptista*

Evolučně blíže příbuznou skupinou Archaeplastida jsou *Cryptista*, kde nalezneme **skrytěnky** (*Cryptophyta*). Jde o malé bičíkovce schopné mixotrofie, jejichž chloroplasty lze vytrasovat k ruduchám. Na rozdíl od většiny jiných plastidů vzniklých sekundární endosymbiózou ale nedošlo k úplné redukci řasového endosymbionta na prostý plastid. U skrytěnek se, stejně jako u některých dalších skupin (viz dále) za-



**Obr. 5.7: Skrytěnky (*Cryptophyta*).** Vlevo schematický náčrt skrytěnky s vyznačeným nukleomorfem (černě), ejektozomy (červeně) a chloroplasty (\*). Vpravo *Cryptomonas obovata*.



**Obr. 5.8: Příklady tvarů schránek dvou morfologických skupin rozsivek (*Bacillariophyceae*).** Penátní rozsivky (*Penales*) mohou mít schránky symetrické, např. rod *Pinnularia* (A), nebo asymetrické, např. nezaměnitelný rod *Gomphonema* (B). Z centrických rozsivek (*Centrales*) rod *Discostella* (C).

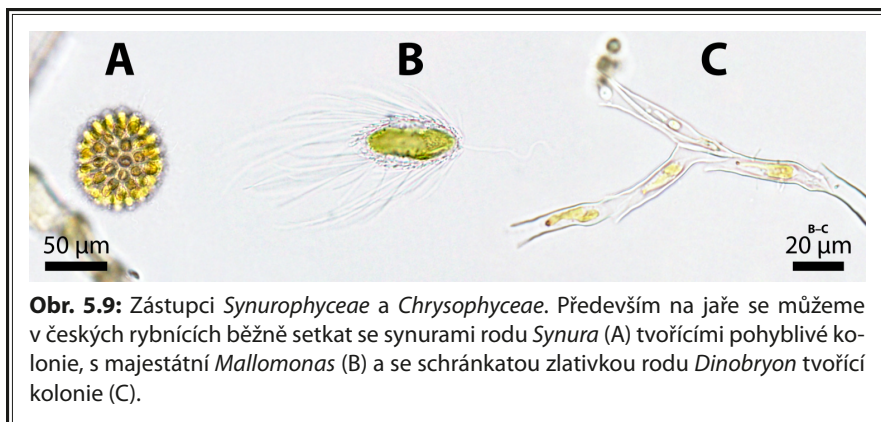
choval i pozůstatek jádra pohlčené řasy, tzv. **nukleomorf**, o kterém jste se již dočetli v **kap. 3**. Se skrytěnkami se u nás můžeme setkat především na začátku sezóny v jarním období, kdy často dominují sladkovodním stojatým nádržím, což je dáno mj. jejich obecnou tolerancí k chladu. Často je lze nalézt i v polárních regionech. Pod mikroskopem se vcelku snadno poznají, mají charakteristicky asymetrickou stélku a velmi hbitě se pohybují (**obr. 5.7**). K tomu jim v nebezpečí mohou napomáhat i tzv. **ejektozomy** – u membrány uložené váčky, ve kterých je nacpaný speciální, kompaktně složený protein. Při podráždění váček exploduje, vystřelí protein vně buňky a buňku samotnou na opačnou stranu od nebezpečí.

## SAR

Velice různorodou monofyletickou superskupinou je **SAR**. Jde o zkratku tří hlavních vývojových větví: Stramenopiles, Alveolata a Rhizaria.<sup>28</sup> V rámci SAR nalezneme hned několik za zmínku stojících fotosyntetizujících skupin: *Ochrophyta* (fotosyntetizující Stramenopiles); obrněnky, *Dinophyta* (v Alveolata); a *Chlorarachniophyta* (v Rhizaria).

Skupina *Ochrophyta* získala chloroplast endosymbiózou s ruduchou. Dalším společným znakem jinak dosti diverzifikované skupiny je přítomnost polysacharidu **chrysolaminaranu** coby zásobní látky namísto škrobu a přítomnost hnědých pigmentů, např. fukoxantinu. Většina druhů má jednobuněčné stélky, výjimku však tvoří především chaluhy (*Phaeophyceae*) a různobrvky (*Xanthophyceae*) – tzv. PX clade, kde nalézáme i mnohobuněčné zástupce s komplexními stélkami. *Ochrophyta* dělíme do tří vývojových větví, z nichž jedna nese označení *Diatomista* a zahrnuje především druhově velmi bohaté rozsivky (*Bacillariophyceae*).

<sup>28</sup>Fylogeneze okolo skupiny SAR není ale zcela jistá. Několik autorů navrhovalo novou superskupinu TSAR, tedy k SAR byla připojena i malá a málo známá, skupina Telonemia. Nové studie ale nenachází pro tuto klasifikaci podporu, stojí za samostatnosti SAR a skupina Telonemia bývá řazena jako sesterská k Haptista.



**Obr. 5.9:** Zástupci *Synurophyceae* a *Chrysophyceae*. Především na jaře se můžeme v českých rybnících běžně setkat se synurami rodu *Synura* (A) tvořícími pohyblivé kolonie, s majestátní *Mallomonas* (B) a se schránkatou zlativkou rodu *Dinobryon* tvořící kolonie (C).

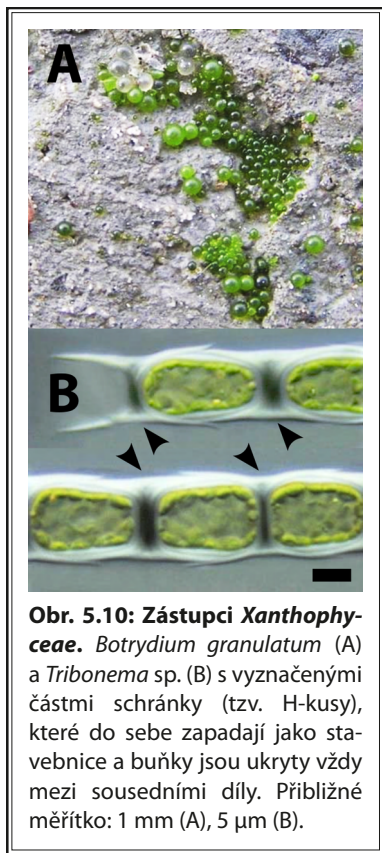
Ekologie **rozsivek** (*Bacillariophyceae*), je velmi široká, hojně se vyskytují ve slaných i sladkých vodách, v půdě, v planktonu a často tvoří slizké nárosty na různých površích (např. na kamenech nebo i kosatkách). Nevadí jim antarktický chlad ani tropické teploty. Úspěšnost této skupiny je dána mj. jejich odolnou schránkou. Právě schránka, která je dvoudílná a vzhledem může připomínat např. starý pekáč či Petriho misky, je charakteristickým znakem této skupiny. Rozsivky dělíme podle symetrie jejich schránek na centrické (kruhové, středově souměrné) a penátní (podlouhlé, více či méně symetrické). Schránka samotná je tvořena z oxidu křemičitého ( $\text{SiO}_2$ ). Navíc má velmi detailní, až nanometrovou ( $10^{-9}$  m) strukturu, která je často hlavním poznávacím znakem jednotlivých druhů. Na **obr. 5.8** můžete vidět několik zástupců, se kterými se lze ve střední Evropě setkat.

Zajímavé jsou i dvě malé „mastné“ skupiny řas. Mořské planktonní a etymologicky úsměvně *Pinguiphyceae* zdánlivě pojmenované po tučňácích (angl. *penguin*), ve skutečnosti ale z lat. *pingue* (tučný, tlustý) pro produkci tuků a olejů coby zásobních látek. Druhou skupinou, se kterou se lze setkat i u nás a která má potenciál v produkci biopaliv, jsou *Eustigmatophyceae*. Typickým znakem pohyblivých vývojových stadií, který se promítl i do jména skupiny, je přítomnost červené světločivné skvrny zvané **stigma**<sup>29</sup>, uložené mimo chloroplast.

U skupiny *Synurophyceae* (synury, **obr. 5.9A,B**) opět nalézáme schránky tvořené oxidem křemičitým. Mají ale zcela odlišnou stavbu než ty rozsivek. Jejich schránka je tvořena bezpočtem malých šupinek. Ty u některých druhů vybíhají v dlouhé trnovité výběžky, které mohou i několikanásobně převyšovat délku samotných buněk. Pokud vám navíc sdělíme, že tyto šupiny jsou syntetizovány uvnitř buňky (v endoplazmatickém retikulu), než jsou vyloučeny a ukotveny k vnějšímu povrchu, určitě nebudete několik dní spát.

<sup>29</sup> Pozor ovšem! Stigma se vyvinulo u vícera skupin nezávisle na sobě a kromě *Eustigmatophyceae* jej nalezneme i u krásnooček (*Euglenophyta*), obrněnek (*Dinophyta*), zelených řas (*Chlorophyta*) a dalších. Detailně se světločivným skvrnám věnovala **brožura 51. ročníku BiO, str. 72–74.**

I některé **zlativky** (*Chrysophyceae*) mají schránky. Ty jsou ale tvořené především z celulózy a zdaleka nejsou tak odolné. Často se proto můžeme setkat i s jinými typy pasivní ochrany – slizovými obaly a koloniemi. Příkladem může být rod *Hydrurus*, který tvoří makroskopické nárosty na říčních kamenech. Typicky jarním druhem sladkovodních tůň vytvářejícím kolonie je pak *Dinobryon* (**obr. 5.9C**).



**Obr. 5.10: Zástupci Xanthophyceae.** *Botrydium granulatum* (A) a *Tribonema* sp. (B) s vyznačenými částmi schránky (tzv. H-kusy), které do sebe zapadají jako stavebnice a buňky jsou ukryty vždy mezi sousedními díly. Přibližné měřítko: 1 mm (A), 5  $\mu$ m (B).

V poslední vývojové větvi *Ochrophyta* lze pozorovat rozvoj mnohobuněčnosti. To však ještě není případ malé a převážně mořské skupiny *Raphidophyceae*. V mořích se mohou i přemnožit a vytvořit vodní květy, zato ve sladkých vodách se s jejich zástupci setkáme spíše vzácně (např. rod *Gonyostomum*). Zajímavostí této skupiny je přítomnost tzv. trichocyst – tělísek schopných vystřelovat sliz jako způsob obrany proti predátorům. „Obětí“ této obrany se ale mohou stát i nic netušící plavci, kteří pak vylézají z vody oslizlí jako vídeňský nok. Zbytek této větve zahrnuje žlutozelené **různobrvky** (*Xanthophyceae*) a **chaluhy** (*Phaeophyceae*). U obou skupin nalézáme řadu vláknitých a jinak mnohobuněčných zástupců. Z *Xanthophyceae*, které obývají především plankton sladkovodních nádrží, se můžeme setkat například s vláknitým rodem *Tribonema*. Roztomile vyhlížející je pak rod *Botrydium*, který tvoří několik milimetrů velké zelené kuličky na vlhkých obnažených substrátech, např. na dně vypuštěných rybníků (**obr. 5.10**).

Podstatně významnější a druhově bohatší jsou **chaluhy** (*Phaeophyceae*), které obývají především mělká světová moře. Pouze s několika málo druhy se lze setkat i ve sladkých vodách. Zástupci mají stélky mnohobuněčné – buď vláknité, anebo podstatně komplexnější stélku pletivnou (podobně jako např. některé již zmíněné ruduchy, parožnatky, nebo i mechorosty). Původní systém chaluh opřený o morfologické znaky se ukázal být nepřírozený. Molekulární fylogenetika totiž ukázala, že v rámci evoluce došlo opakovaně k přechodu mezi oběma typy stélek. Jedním ze znaků chaluh je přítomnost buněčné stěny s vysokým obsahem tzv. alginových kyselin a jejich solí (algináty). Ty mají i hospodářské využití, používají se v gastronomii k výrobě různých želírovacích směsí a jako zahušťovadla pod označením E401–E404. Jejich hlavním, průmyslově pěstovaným zdrojem jsou zá-

líka málo druhy se lze setkat i ve sladkých vodách. Zástupci mají stélky mnohobuněčné – buď vláknité, anebo podstatně komplexnější stélku pletivnou (podobně jako např. některé již zmíněné ruduchy, parožnatky, nebo i mechorosty). Původní systém chaluh opřený o morfologické znaky se ukázal být nepřírozený. Molekulární fylogenetika totiž ukázala, že v rámci evoluce došlo opakovaně k přechodu mezi oběma typy stélek. Jedním ze znaků chaluh je přítomnost buněčné stěny s vysokým obsahem tzv. alginových kyselin a jejich solí (algináty). Ty mají i hospodářské využití, používají se v gastronomii k výrobě různých želírovacích směsí a jako zahušťovadla pod označením E401–E404. Jejich hlavním, průmyslově pěstovaným zdrojem jsou zá-



**Obr. 5.11: Zástupci chaluh (*Phaeophyceae*).** Kelpový les tvořený druhem *Macrocystis pyrifera* (A); *Laminaria hyperborea* vyplavená na pláži (B), *Fucus vesiculosus* s plynovými měchýřky (C).

stupci rodu *Macrocystis*. Ti jsou pro toto využití ideální, neboť to nejsou žádní drobečci. Ve svém biotopu rostou rychlostí přes 30 cm/den a to až do velikosti přesahující 50 m. Příbuzným rodem je *Laminaria*, který má rovněž využití v gastronomii. Oba tyto rody mají již zmíněnou pletivnou stélku, u které lze rozlišit rhizoid (něco jako kořen – upevňuje jedince k substrátu), kauloid (obdoba stonku) a fyloid (funkce listu). Zajímavá je též přítomnost plynových měchýřků, které nadnášejí fyloidy a kauloidy k vodní hladině. To dává za vznik unikátnímu ekosystému zvanému **kelpové lesy** (*kelp* = angl. chaluha) rozprostírajících se podél mořských pobřeží od mírného až po polární podnebný pás (**obr. 5.11**). Jde o druhově velmi bohaté ekosystémy, ve kterých se můžeme setkat např. s býložravými ježovkami (Echinoidea) spásajícími chaluhy a predátorem regulujícím jejich populaci, vydrou mořskou (*Enhydra lutris*). Posledním zástupcem chaluh, se kterým máte velkou šanci se setkat, neboť se hojně vyskytuje podél skalnatého pobřeží severní i západní Evropy, je rod *Fucus* mající četné a výrazné plynové měchýřky.

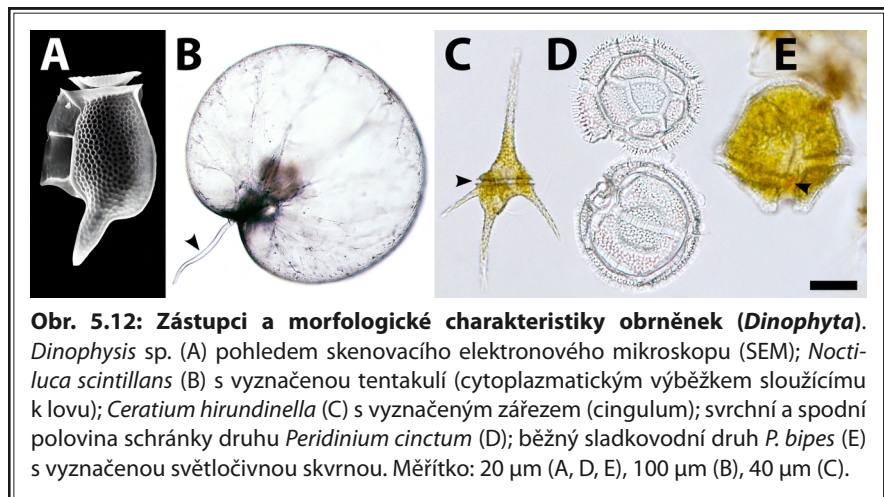
Druhou skupinou tvořící SAR jsou **Alveolata**. Stanovit u ní hranici mezi fotosyntetizující řasou a nefotosyntetizujícím prvokem je ovšem složitější, než by se mohlo zdát. Na jednu stranu se zdá, že velká část fotosyntetizujících druhů vychází z jedné endosymbiotické události s červenou řasou. Na stranu druhou ale došlo několikrát v rámci evoluce k úplnému návratu k heterotrofii či parazitismu.<sup>30</sup> Některé z těchto větví o chloroplasty zcela přišly. Jiné si je zachovaly, ale našly pro ně zcela jiné využití, než je fotosyntéza. Nefotosyntetické plastidy zvané apikoplasty nalezneme např. u parazita *Toxoplasma gondii* nebo zimničky (*Plasmodium*; původce malárie). Aby toho ale nebylo málo, některé z těchto větví se pak k fotosyntéze opět vrátily novou endosymbiotickou událostí! Buď terciární endosymbiózou např. se skrytěnkou (*Cryptophyta*), haptofytem (*Haptophyta*) nebo rozsivkou (*Bacillariophyceae*), anebo druhou sekundární, ale tentokrát se zelenou řasou (*Viridiplantae*)! A to jsou pouze příklady, o kterých dosud víme. Jde tedy o taková malá genetická Frankensteinova mon-

<sup>30</sup>Těchto strategií jsou ale často schopné i fotosyntetizující druhy.

stra. Pro detailnější vhléd do této zajímavé problematiky zde bohužel není prostor. Podívejme se proto spíše na nějaké charakteristiky běžných zástupců, které v rámci fotosyntetizujících Alveolata řadíme do skupiny **obrněnek (Dinophyta)**.

Mnoho znaků sdílejí obrněnky s *Ochrophyta*, což je dáno především stejným původem plastidu. Odlišností je ale přítomnost pigmentu peridininu, který se významně podílí na fotosyntéze (viz **ráměček 5.A**). Mnoho zástupců tvoří schránky (théky), které jsou složeny pevně napojených celulózních destiček, viz obr. **obr. 5.12**, jejichž tvar, struktura a velikost jsou významným určovacím znakem. Tyto schránky jsou rozdělené na dvě části dokola obíhajícím zářezem (cingulum), ve kterém je umístěn jeden z bičíků. Ten druhý je volný a slouží k ovládní směru pohybu. K orientaci jim napomáhá světločivná skvrna, stigma. Ta může nabývat i extrémních forem, jako je tomu u nahých obrněnek čeledi *Warnowiaceae*, jejichž tzv. **ocelloid** svou stavbou připomíná komorové oko živočichů. Jde o komplexní strukturu, na jejíž stavbě se podílejí deriváty mitochondrie a chloroplastu a vytvářejí obdobu rohovky, duhovky, čočky i sítnice!

Naprostá většina druhové diverzity obrněnek obývá moře a oceány. Pravděpodobně jste již slyšeli o světélkující obrněnce *Noctiluca*, nebo o toxickém druhu *Dinophysis*, což je i jedno z nastíněných plastidových monster. *Dinophysis* je dokonce schopný i **kleptoplastie**, tedy „kradení plastidů“ (řeck. *kleptes* = zloděj). Jako predátor může fagocytovat jiný fotosyntetizující organismus, ale namísto jeho plného strávení si v buňce ponechá jeho chloroplasty, které po omezenou dobu (dny až měsíce) sám využívá. Popsány jsou i případy, kdy *Dinophysis* okrádá jiného zloděje – rovněž kleptoplastii praktikujícího nálevníka rodu *Mesodinium* – a ponechává si jeho chloroplasty původně patřící nebohé skrytence.



**Obr. 5.12: Zástupci a morfologické charakteristiky obrněnek (Dinophyta).** *Dinophysis* sp. (A) pohledem skenovacího elektronového mikroskopu (SEM); *Noctiluca scintillans* (B) s vyznačenou tentakulí (cytoplazmatickým výběžkem sloužícím k lovu); *Ceratium hirundinella* (C) s vyznačeným zářezem (cingulum); svrchní a spodní polovina schránky druhu *Peridinium cinctum* (D); běžný sladkovodní druh *P. bipes* (E) s vyznačenou světločivnou skvrnou. Měřítka: 20 μm (A, D, E), 100 μm (B), 40 μm (C).

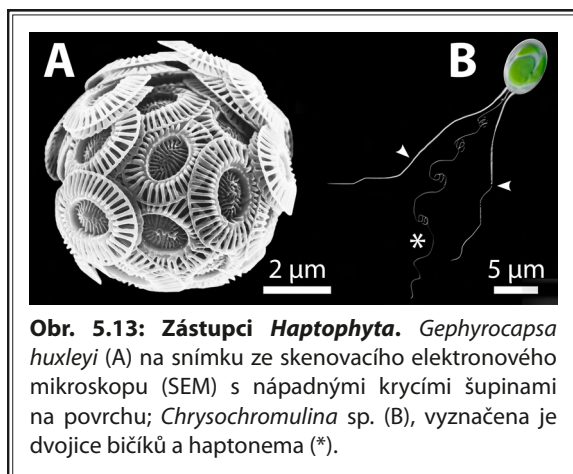
Rod *Dinophysis* však neprodukuje toxiny jako jediný a nebezpečná může být při přemnožení celá řada druhů. Takto vzniklý jedovatý vodní květ se obecně označuje jako tzv. rudý příliv a pravidelně páchá hospodářské škody v řádu desítek milionů amerických dolarů. Problémem je především proces **biomagnifikace**, kdy se toxiny přítomné v prostředí akumulují v tělech herbivorů (např. mlžů a koryšů) a jejich predátorů (ryb) až do vysoce toxických koncentrací. Ty přitom nemusejí být nutně smrtelné pro ně samotné (ač rudé přílivy bývají obecně spjaty s úhynem ryb a jiných mořských tvorů), ale pro návštěvníka rybí restaurace již potenciálně ano. Především pokud jde o děti.

Obrněnky jsou relativně hojné i ve sladkých vodách, kde ale nejsou zdaleka tak nebezpečné. Morfologicky nezaměnitelný je trojrožec (*Ceratium*), jehož schránka může připomínat tvar nějaké vesmírné lodě ze sci-fi. Méně fantastní schránku má pak běžný rod *Peridinium*. Ne všichni zástupci obrněnek ale schránku mají, např. rod *Gymnodinium* od pohledu vypadá jako *Peridinium*, které svou schránku někde zapomnělo.

Poslední skupinou SAR jsou Rhizaria, zahrnující různé měňavkovité organismy. I zde víme o jedné skupině a několika dalších zástupcích, kteří praktikují fotosyntézu a je možné je tedy označit za řasy. Zmíněnou skupinou jsou *Chlorarachniophyta*, jejichž chloroplast pochází ze zelených řas (sekundární endosymbióza). Podobně jako u skrytének ale nedošlo k endosymbiotické adopci řasy zcela a pod druhou membránou chloroplastu je přítomen nukleomorf. Jinak jde o malou skupinu mořských mixotrofních organismů bez většího ekologického významu, což jim ale nijak neubírá na jejich výjimečnosti a evoluční zajímavosti. Evolučně ještě zajímavější je jiný zástupce rhizárií, rod *Paulinella*, který si také obstaral „chloroplast“. Nejde ale o sekundární endosymbiózu, nýbrž o druhou, zcela nezávislou **primární endosymbiózu** sinice!

### *Haptista*

Nesrovnatelně větší ekologickou důležitost má skupina Haptista, jejíž fotosyntetizující monofyletickou část označujeme jako **Haptophyta**. Ty jsou v mnoha ohledech podobné zlativkám (*Chrysophyceae*), k nimž byly dlouho i řazeny. Jejich chloroplast také pochází z ruduch, ale byl získán zcela nezávisle. Někteří zástupci haptofyt také mají



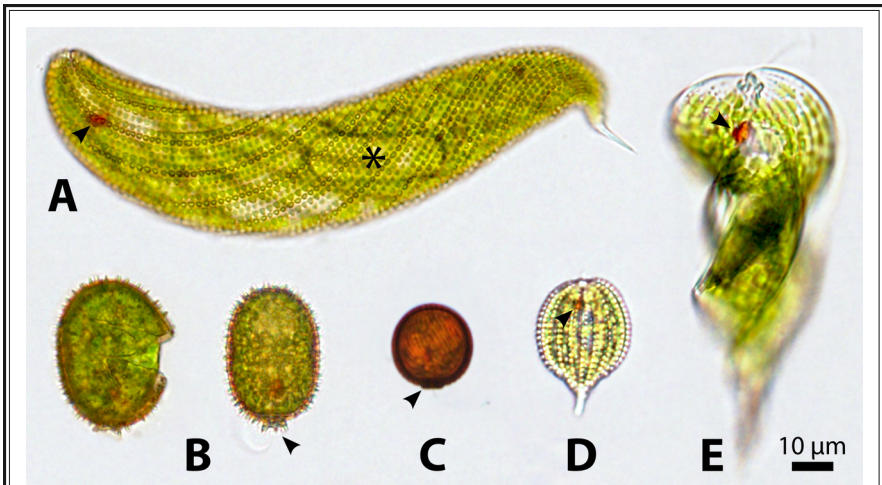
**Obr. 5.13: Zástupci Haptophyta.** *Gephyrocapsa huxleyi* (A) na snímku ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM) s nápadnými krycími šupinami na povrchu; *Chrysochromulina* sp. (B), vyznačena je dvojice bičíků a haptonema (\*).

od pohledu jiný počet bičíků. Místo dvou různých bičíků, jak je tomu u celé skupiny Stramenopila, kam řadíme zlativky, mají Haptista dva identické bičíky a k tomu navíc třetímu bičíku podobný útvar zvaný **haptonema**. To má rozdílnou stavbu, může nabývat různých délek v závislosti na druhu, a plní celou řadu funkcí. Některé druhy jej využívají jako nástroj k chytání potravy, jiné k ukotvení k podkladu, anebo jako obdobu kormidla napomáhajícího plavání. Dalším nápadným znakem haptofyt jsou šupinky kryjící povrch buněk. Ty mohou být vyztuženy uhličitánem vápenatým ( $\text{CaCO}_3$ ). To se týká především **kokolitek** (*Coccolithophores*, **obr. 5.13A**), které se hojně vyskytují v planktonu světových oceánů. A pojmem hojně je myšleno opravdu hojně. Populace těchto organismů se běžně monitorují pomocí družicového snímání, protože jejich uhličitánové schránky zvyšují odrazivost světla a vedou ke světlému zbarvení oceánu. Uhličitánové šupinky uvolněné buňkami, tzv. kokolity, pak klesají k oceánskému dnu, kde se ve velkém ukládají. Tímto procesem vznikla v minulosti velká část vápencových skal, včetně např. známých křídových útesů v okolí Doveru na jihu Británie. Důležitost haptofyt však fixací oxidu uhličitého z atmosféry a jeho depozicí do dna oceánů zdaleka nekončí. Další důležitou roli hrají i v globálním koloběhu síry. Z vedlejšího produktu jejich metabolismu totiž vzniká dimethylsulfid (DMS). Ten uniká z oceánů do atmosféry, kde se podílí na vzniku nukleačních center pro kondenzaci oblak. Mraky zastíňují vodní hladinu a dochází ke zpětné regulaci populace kokolitek vlivem menšího osvětlení a nižší teploty. Nejznámějším druhem je mořská kokolitka *Gephyrocapsa* (dříve *Emiliania*) *huxleyi*. Se zástupci haptofyt se ale můžeme setkat i v našich končinách, např. *Chrysochromulina parva* se objevuje ve vodních nádržích na Moravě. Tento druh má velmi dlouhé haptonema. Od pohledu tedy opravdu vypadá, že má tři bičíky (**obr. 5.13B**).

### *Euglenophyta*

Poslední skupinou, v níž nalezneme zástupce tradičně označované za řasy, jsou krásnoočka (Euglenoidea) patřící do skupiny **Discoba**. Jejich monofyletická větev, která si v minulosti obstarala chloroplast ze zelených řas (*Viridiplantae*), se pak nazývá ***Euglenophyta***. Na rozdíl od většiny ostatních skupin ale došlo k redukci jedné z obalových membrán sekundárního chloroplastu a ten tak má pouze tři. Podobně jako u obrněnek, i u krásnooček došlo několikrát k opětovnému návratu k heterotrofii, přestože plastid nikdy zcela neztratila. Koneckonců, k blízkým příbuzným krásnooček patří např. parazit trypanozoma způsobující spavou nemoc (**kap. 3**). Krásnoočka jsou pohybliví planktonní bičíkovci<sup>31</sup>, jejichž povrch kryje speciální flexibilní proteinová vrstva uložená pod plazmatickou membránou zvaná pelikula. Ta je složena ze šroubovitě vnutých proužků, jak lze vidět na **obr. 5.14**, a umožňuje krásnoočkům kombinovat speciální způsob pohybu (zvaný **metabolie**), charakteristický peristaltickými stahy buňky, s pohybem pomocí bičíku. Nejznámějším zástupcem je druhově bohatý rod krásnoočka (*Euglena*). Některá krásnoočka, např. *Trachelomo-*

<sup>31</sup>Výjimku tvoří přisedlý rod *Colacium*.



**Obř. 5.14: Zástupci krásnooček (*Euglenophyta*).** Méně častý, ale o to krásnější druh sladkovodních nádrží *Euglena spirogyra*, syn. *Lepocinclis spirogyroides* (A) s viditelným paramylonovým zrnem (\*), pásy pelikuly na povrchu a s vyznačenou červenou světločivnou skvrnou (stigma). *Trachelomonas hispida* (B) a *T. rugulosa* (C) s vyznačeným límečkem na schránce (lorice), z něhož vystupuje bičík. Jedinec zcela vlevo má loriku prasklou. *Phacus monilatus* (D) a *P. helikoides* (E) s detailem na vyznačené stigma.

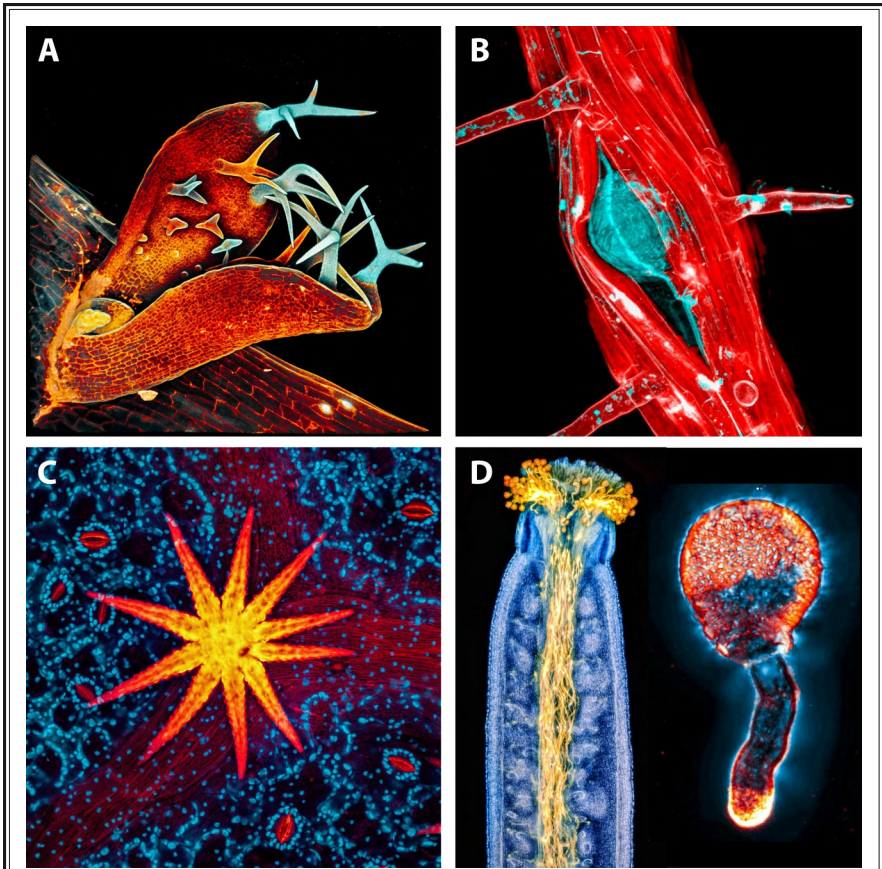
nas, ale vyměnily výhody flexibilního těla za bezpečí pevné schránky, tzv. loriky. Ta má tvar podobný vánoční ozdobe – více či méně protáhlá koule s otvorem na jednom konci, ze kterého vystupuje bičík. Loriky jsou tvořené převážně z celulózy, ale navíc jsou ještě mineralizované manganem, železem, hliníkem, a dalšími kovy (v závislosti na lokalitě byl u některých druhů detekován dokonce i titan), které jim dávají červenohnědé zbarvení. Povrch schránek může být navíc u některých druhů vybaven krátkými ostny. Zásobní látkou krásnooček je polysacharid paramylon (chemicky podobný chrysolaminaranu *Ochromytha*), který se ukládá ve formě zrn uvnitř cytoplazmy. Typická je též přítomnost světločivné skvrny (stigma), která krásnoočkům dala jejich český název (ač jak už teď víte, není to zdaleka jediná skupina řas, která tato krásná červená očka má; rus. *krasnyj* = červený). Setkáme se s nimi jak ve slaných, tak sladkých vodách, a to především v na živiny bohatých lokalitách (např. chovné rybníky). Nezaměnitelným zástupcem je pak rod *Phacus*, který tvarem obvykle připomíná lísteček a je schopný velmi rychlého pohybu.

## 5.2 Diverzita buněk a pletiv u rostlin

Abychom neopakovali výtečné, ale na dnešní nároky ne zcela zábavné učebnice zabírající se ryzí anatomickou klasifikací rostlinných pletiv, začneme tento exkurs do světa rostlin z jiné perspektivy: porovnáním základních charakteristik rostlinného a živočišného těla. Pokud to maximálně zobecníme, celé živočišné tělo se při vývoji

stává složitějším odvozováním nových buněčných typů a jejich migraci. U živočichů je díky tomu velmi vysoká morfologická variabilita buněk i jejich vzájemného propojení v tkáni (blíže **kap. 6**). Na jedné straně máme např. buňky epitelu střeva, které mají plazmatické membrány velmi precizně spojeny těsnými spoji, na druhé straně třeba buňky kostí, mezi nimiž jsou velké prostory vyplněné mineralizovanou **mezi-buněčnou hmotou (extracelulární matrix)**. A pak máme řadu buněčných typů, u nichž je migrace jejich trvalým údělem. Jsou to jednak krvinky, jednak některé buňky v zárodečném vývoji. Buněčné dělení u živočichů probíhá formou zaškrcování, díky čemuž jsou dceřiné buňky poměrně nezávislé. Navíc mohou využít aparát pohyblivých panožek, tedy mají po svém vzniku schopnost dramaticky měnit tvar a pozici.

V těchto základních principech se rostlinné tělo diametrálně liší. Během embryogeneze (od oplození vajíčka po vypuštění semena) se nevytvoří plně funkční (ač juvenilní) forma nového jedince, jak je tomu klasicky u živočichů, ale založí se jen minimalistický funkční základ rostliny – protáhlý útvar zakončený dvěma **meristémy** (pupeny) kořene a prýtu. Meristémy jsou shluky buněk s dělivou aktivitou. Aktivitou meristémů se přidávají stále nové „kostky stavebnice“, a teprve po vyklíčení semene bude vznikat dospělé tělo rostliny se zcela novými orgány, viz **obr. 5.15**. Růst rostlin je díky tomu celoživotní proces. Meristém prýtu je v semeni uzavřený mezi dělohami, tedy budoucími prvními listovými útvary, a mezi meristémy je hypokotyl, embryonální forma stonku. Jeho buňky se při klíčení již nedělí, ale jen extrémně prodlužují, proto je růst klíčících rostlin tak rychlý. Po vyklíčení pupen prýtu generuje stonek s listy a nakonec květ(enství), kde jeho činnost nevratně končí přeměnou v pohlavní orgány. Pupen kořene pak tvoří hlavní kořen. Vedlejší kořeny vznikají druhotně tím, že se v již diferencovaném orgánu hlavního kořene založí nové kořenové meristémy. Obdobně vznikají meristémy bočních výhonů na prýtu. Oproti živočichům nedochází v rostlině k žádné migraci buněk. Tam, kde buňka vznikne mitózou, bude až do skonání pletiva. Jedinou výjimkou z pravidla je pylová láčka, která vyrůstá z pylového zrna na povrchu blizny až k vajíčku v semeníku. V jejím nitru se navíc „vezou“ ještě buňky spermatické, které se nechaly pohlit do nitra vegetativní buňky pylového zrna, jež tvoří láčku. Ta může dorůst milimetry, ale klidně i desítky centimetrů, třeba u květů s dlouhou trubkou, např. u ocúnů (*Colchicum*). Rostlinné pletivo taktéž nikdy není vyplněno žádnou gelovitou extracelulární matrix (srov. živočišné pojivové tkáně). Rostlinné buňky vylučují na svůj povrch poměrně tuhou (rigidní) formu extracelulární matrix zvanou **buněčná stěna**. Ta má dvě základní složky. První jsou takzvané **mikrofibrily**, vlákna **celulózy** tvořená desítkami paralelních řetězců polymerní glukózy, které se syntetizují proteinovými komplexy přímo na plazmatické membráně buněk. Systematický pohyb těchto komplexů membránou zajišťuje, že se buňka obaluje celulózą jako housenka bource hedvábným vláknem. Druhou složkou buněčné stěny jsou komponenty, které se do ní dostávají exocytózou (vylučováním z váčků splývajících s membránou). Jsou to další polysacharidy, ale na rozdíl od celulózy větvené, konkrétně jde o pektiny a hemicelulózy

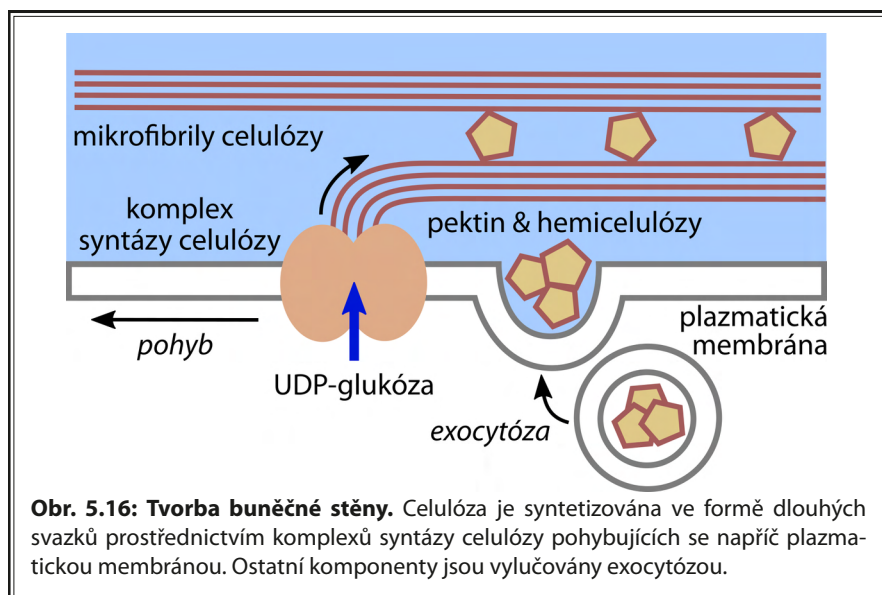


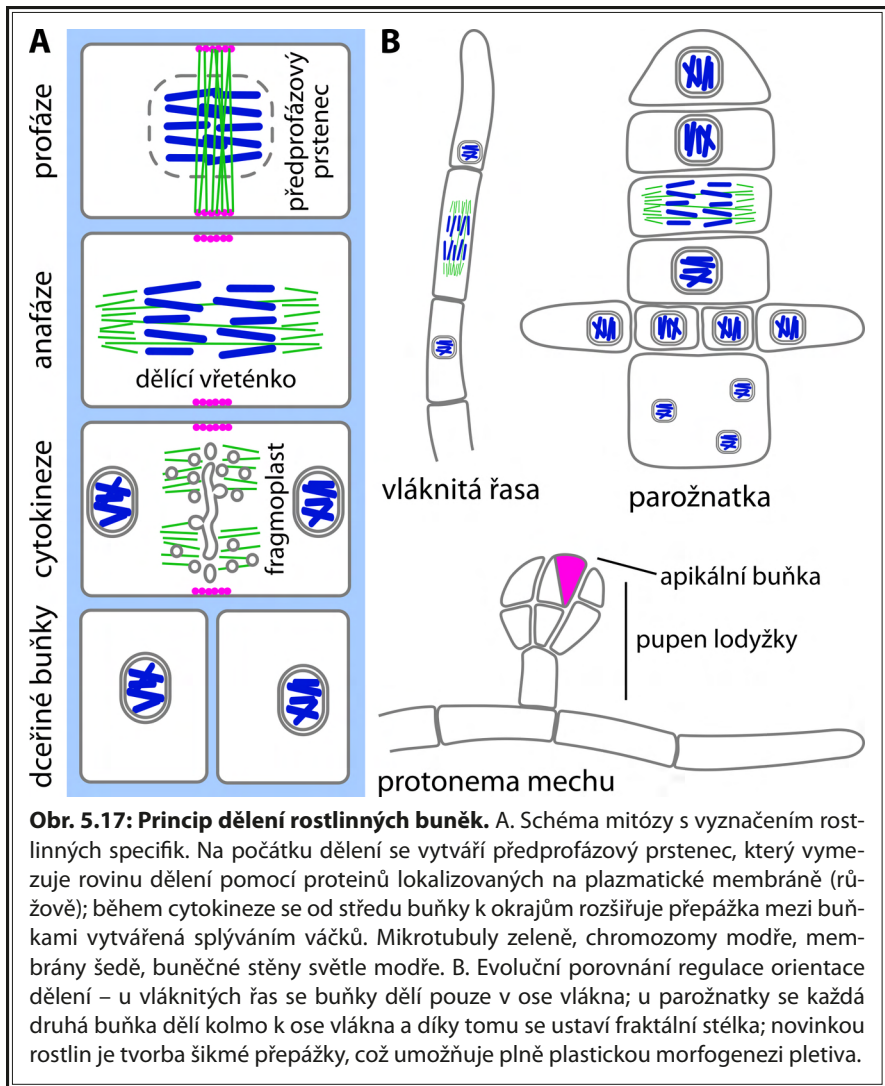
**Obr. 5.15: Rostlinná morfogeneze.** Základem vývoje jsou meristémy. A. Pupen prýtu s listovými základy krytými trichomy. B. Pupen vedlejšího kořene, který se druhotně zakládá v nitru diferencovaného pletiva. Příkladem extrémně odvozených buněčných typů jsou hvězdicovité trichomy trojpučky (C) a pylová láčka (D); s ukázkou jejího prorůstání pestíkem a detailem růstu z pylového zrna.

syntetizované v Golgiho aparátu. Tam se také modifikují glykosylací (navázáním oligosacharidů) specifické proteiny buněčné stěny, které jsou exocytózou vylučované na povrch buňky (**obr. 5.16**). Tyto komponenty jsou sice ve své podstatě rosolovitou hmotou (bez pektinu by nebylo džemu), ale ta pouze vyplňuje základní síť mikrofilament a zajišťuje jejich optimální klouzání po sobě, aby mohla buňka růst. Tudíž ve výsledku jsou buňky v rostlinném pletivu poměrně těsně svázány a nejsou mezi nimi ve srovnání s živočichy velké prostory plné mezibuněčné hmoty. Výjimku tvoří některá diferencovaná pletiva, například listový mezofyl, tedy fotosyntetizující pletivo, kde jsou mezi buňkami poměrně velké mezery vyplněné vzduchem. Ještě ikoničtěj-

ším příkladem je aerenchym – pletivo stonku či kořene, kde se buňky cíleně rozvolňují za vzniku vzduchových kanálů (důležité zejména v kořenech vodních rostlin). Při vzniku těchto pletiv se nejprve rozrušuje **střední lamela**, tenká pektinová vrstva, která odděluje buněčné stěny sousedních buněk. Tvorbou laloků či výběžků se potom buňky od sebe oddálí – primárně spolu nově rozdělené rostlinné buňky vždy těsně sousedí. To je dáno tím, že se dělí přehrazováním, nikoliv zaškrcováním, a tudíž sdílí buněčnou stěnu své mateřské buňky.

Toto omezení samo o sobě určuje u rostlin celý princip buněčné morfogeneze (vznik specifického tvaru a uspořádání buněk). V rostlině nejde „jen tak“ udělat novou buňku a pak řešit, co s ní. Protože všechny buňky vznikají v rámci existujících buněčných stěn, musí se už dopředu před mitózou naplánovat, jaká bude orientace buněčné přepážky, a tudíž i vzájemná geometrie dceřiných buněk. Tato regulace patří mezi nejzajímavější otázky vývojové biologie rostlin. Těsně před mitózou se v rovině budoucí buněčné přepážky vytvoří **předprofázový prstenec** z mikrotubulů (**obr. 5.17A**). Ten se sice v dalším průběhu mitózy rozpustí, ale na plazmatické membráně zůstane specifickými proteiny vyznačena budoucí „dělicí linie“. Vlastní cytokineze – tedy oddělení buněk v závěru mitózy – probíhá tak, že se ve středu buňky mezi nově vytvořenými jádry vytvoří **fragmoplast** a začnou se tu hromadně slučovat exocytické váčky z Golgiho aparátu, které místo na povrch buňky fúzíjí do jednoho nově tvořeného váčku. Ten se posléze rozprostře ve formě dutého disku do celé plochy, kde má dojít k dělení buněk. Ve finále splyne s původní plazmatickou membránou právě v místě, které definoval předprofázový prstenec. Tím se zároveň celistvá obvodová membrána rozdělí na dvě samostatné. Do disku fragmoplastu se exocytó-





**Obr. 5.17: Princip dělení rostlinných buněk.** A. Schéma mitózy s vyznačením rostlinných specifík. Na počátku dělení se vytváří předprofázový prstenec, který vymezuje rovinu dělení pomocí proteinů lokalizovaných na plazmatické membráně (růžově); během cytokineze se od středu buňky k okrajům rozšiřuje přepážka mezi buňkami vytvářená splýváním váčků. Mikrotubuly zeleně, chromozomy modře, membrány šedě, buněčné stěny světle modře. B. Evoluční porovnání regulace orientace dělení – u vláknitých řas se buňky dělí pouze v ose vlákna; u parožnatky se každá druhá buňka dělí kolmo k ose vlákna a díky tomu se ustaví fraktální stélka; novinkou rostlin je tvorba šikmé přepážky, což umožňuje plně plastickou morfogenezi pletiva.

zou nejprve posílá pektin (vzniká tím výše zmíněná střední lamela), posléze začne membrána fragmoplastu z obou stran do nitra disku vylučovat mikrofibrily, a tak již vznikne plnohodnotná buněčná stěna.

Regulace orientace buněčné přepážky není významná jen z hlediska ontogeneze, ale i evoluce (**obr. 5.17B**). Řasy blízké příbuzné rostlinám (spájivky, krásivky či vzdálenější parožnatky) totiž umí přepažovat buňky pouze kolmo. U mnohobuněčných forem řas tak vzniká pouze prosté vlákno, případně vlákno s kolmo uspořádanými

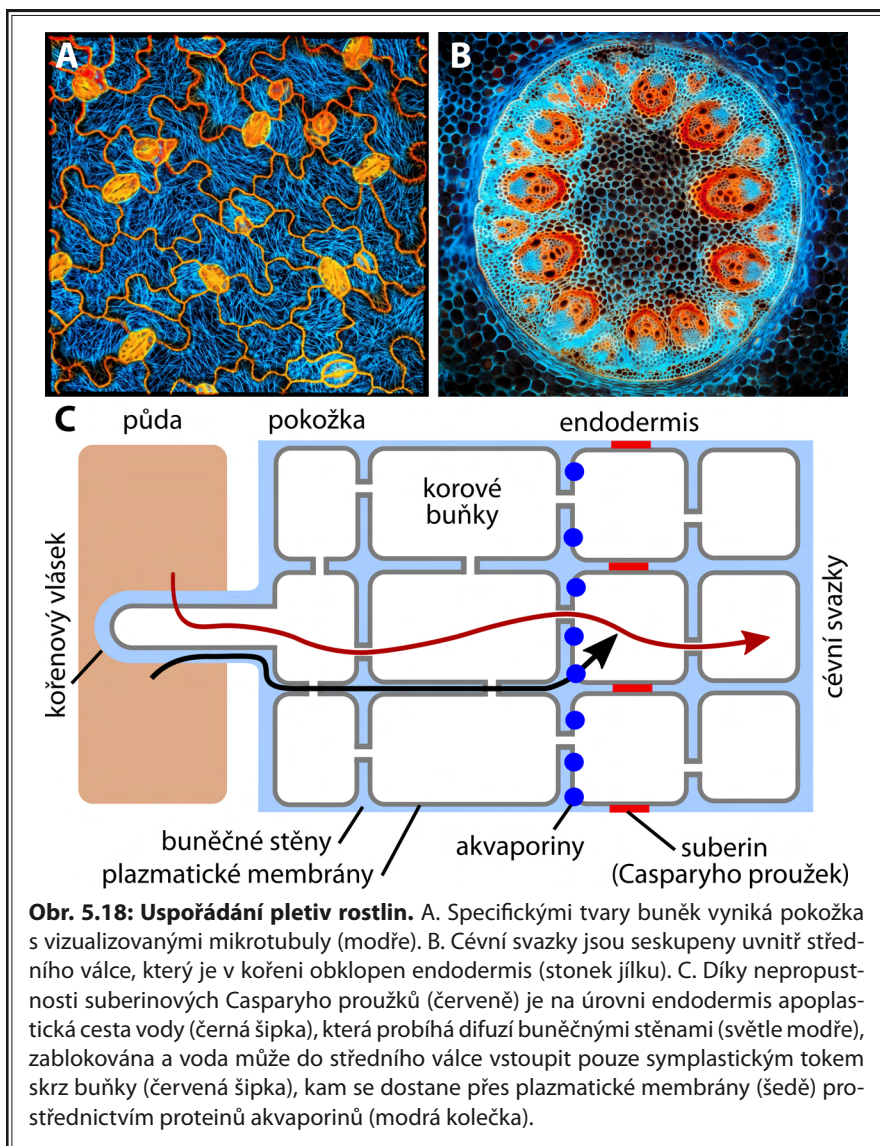
větvením u parožnatky. Hovoříme o jednorozměrném uspořádání stélky. Stejně vypadá i prvoklíček (protonema) mechu – větvené vlášení rozvíjející se před založením lodyžek a nejjednodušší forma pletiva u suchozemských rostlin. Jakmile se však má založit lodyžka s listky, vytváří se na protonematu specifický boční pupen, kde nejsou přepážky pouze kolmé, ale nově i šikmé! Díky tomu může vznikat pletivo s mnohem komplexněji určeným trojrozměrným uspořádáním buněk. A to je v principu to klíčové, co si rostliny osvojily při přechodu na souš.

Zkoumání molekulární podstaty regulace přepažování buněk odhalilo v posledních letech klíčové principy v ustavování trojrozměrné architektury rostlin. Důležitý je již na této evoluční úrovni auxin, základní rostlinný hormon, přesněji morfogen, tedy látka, co řídí dělení a diferenciaci buněk (viz dále). Dále regulují uspořádání buněk signální peptidy, které vylučují dělicí se buňky do buněčné stěny. Konkrétně peptid CLAVATA3. V meristému semenných rostlin s jeho pomocí komunikují buňky dělicího se pletiva a prostřednictvím zpětných vazeb se tak udržuje optimální velikost populace meristemických buněk, blíže viz **brožura 53. ročníku BiO**. U mechů, které jsou evolučním protipólem semenných rostlin v rámci fylogeneze vyšších rostlin, zastává CLAVATA3 roli v řízení polaritě dělicích se buněk díky tomu, že vytváří signální gradienty v pupenu lodyžky. Z porovnání evolučně vzdálených skupin tak můžeme proniknout do podstaty řízení osudu buněk v rostlinném těle. Dobře to také ilustrují výsledky zkoumání genů, které aktivují buněčné dělení v případech regenerace po poranění: ukázalo se, že signální dráhy spouštějící dělení nejdou přímočaře do buněčného jádra, ale překvapivě ovlivňují primárně plasticitu buněčné stěny. Tím se aktivuje buněčné dělení. To ukazuje zásadní skutečnost, že osud buňky je pevně spjat s buněčnou stěnou, která ji celoživotně obaluje. Změna fyzikálních vlastností stěny (ať vyvolaná buňkou či třeba vnějšími vlivy, například namáháním při nerovnoměrném růstu pletiva) zpětně ovlivní vývoj buňky samotné.

Tato provázanost mezi buňkou a její stěnou je extrémně důležitá, neboť rostlinná pletiva jsou vystavena obrovským mechanickým silám. Buněčné stěny tvoří pevný základ pletiva a obklopují křehké protoplasty buněk, které jsou z naprosté většiny tvořeny vakuolou. Ta je natlakovaná vysokým osmotickým tlakem, a díky tomu drží rostlinné pletivo tvar, tak jako třeba nafukovací skákací hrad. Náhorně to vidíme na vadnoucím listu – jediné, o co přišel, je voda ve vakuolách. Buňky se tak musí neustále přizpůsobovat mechanickým požadavkům celého orgánu. To lze ilustrovat na příkladu **pokožky** listu, která má u řady rostlin strukturu „puzzle“ – buňky do sebe během diferenciaci vzájemně vrůstají laloky (**obr. 5.18A**). Tím se tvoří mechanicky odolnější struktura. Jakými mechanismy se mění původně rovné buněčné stěny v laločnaté, je také stále otevřenou otázkou fyziologie rostlin. Na ději se podílí aktinový i mikrotubulární cytoskelet, je to tudíž skvělý systém pro studium jejich funkce. Samotná pokožka rostliny je pozoruhodná i tím, že to je jednobuněčná vrstva, typicky bez chloroplastů, která pokrývá rostlinné tělo od kořenů až k listům. Zakládá se poměrně záhy v embryogenezi a komunikace mezi ní a hlubšími vrstvami zřejmě zá-

sadně definuje vývoj pletiva. Na vnější povrch rostliny vylučují buňky pokožky **kutikulární** vosky, které rostlinu izolují před vysycháním a chrání před průnikem patogenů. Kořeny pochopitelně kutikulární impregnaci nemají, potřebují totiž přijímat vodu. Buňky jejich pokožky mají jinou unikátní modifikaci – **kořenové vlásky**, boční výrůstky pokožkových buněk kořene specializované pro „odsávání“ vody z půdních pórů. Přijatá voda pak difunduje buněčnými stěnami do vodivých pletiv. Na této úrovni je ale dobré, aby měla rostlina vstup vody do vodivých pletiv pod kontrolou. Pokud by byl tok vody zcela pasivní, mohlo by se stát, že by při suchu rostlina vodu ztrácela. Také by nemohla účinně koncentrovat ionty nutné pro výživu. Proto je v kořeni na rozhraní korových vrstev a středního válce – který nese vodivá pletiva – specifická vrstva buněk zvaná **endodermis** se selektivní impregnací buněčné stěny mezi buňkami **suberinem**. Impregnace zabraňuje difuzi vody buněčnými stěnami celé endodermis. Při průchodu z vnějších korových pletiv do vnitřního prostoru cévních svazků musí voda projít výlučně buňkami, tedy přes plazmatickou membránu, což umožňují membránové kanály zvané akvaporiny (**obr. 5.18C**). Tím může být tok regulován a mezi vnější a vnitřní zónou kořene udržována odlišná koncentrace iontů a sacharidů. Rostlina takto zahazuje na jaře proudění cévami, protože ještě nemá listy, které by nasávání vody stimulovaly odparem; místo toho se vyvolává kořenový vztlak, kdy se v buňkách středního válce štěpí škrob na jednoduché cukry, čímž se zvyšuje osmotický tlak v buňkách. Díky izolaci středního válce od okolí může takto „natlakovaná“ voda jen stoupat vzhůru cévními svazky, a tak zásobit rašící pupeny. Jakmile se rozvinou listy, ustaví se odpar a začne se nasávat voda z kořenů.

Když už jsme se dostali k proudění látek rostlinou, podívejme se na závěr na **cévní svazky**. Je to struktura, která umožnila rostlinám asi největší evoluční a morfologický rozvoj. Ve srovnání s velkou tvarovou rozmanitostí buněk živočišných, jsou ty rostlinné napříč různými pletivy tvarově docela homogenní s tvary od kubických přes protáhlé až po laločnaté. Z této homogenity vybočují právě cévní svazky tvořené extrémně protáhlými a druhotně pozměněnými buňkami. Jak k takové změně dochází? Jejich vývoj je dominantně stimulován auxinem, který se tvoří v dělicích se buňkách (například zakládající se listu), teče hlouběji do pletiva a koncentruje se v pásu buněk uprostřed. Tam se buňky pod jeho vlivem začnou prodlužovat a měnit do podoby cévního svazku. Finální fázi proměny je řízená smrt buněk, která nastane v xylémové části cévního svazku. Tento proces byl nově prokázán i u mechů a naznačuje ancestrálnost (evoluční původnost) vodivých pletiv u všech suchozemských rostlin. Cévnaté rostliny se však od mechů odlišují jedním podstatným detailem – buňky xylému se vyztužují lignifikací. **Lignin** vzniká z jednoduchých aromatických sloučenin vylučovaných exocytózou, které se spojují radikálovou polymerací odehrávající se až ve stěně buňky. Lignin funguje jako jakési lepidlo, které definitivně „vytvrdí“ primární buněčnou stěnu. To umožní buňkám xylému cévnatých rostlin vydržet značný podtlak, který vzniká, když je odparem z listů nasávána voda z kořenů. Tato evoluční novinka v modifikaci buněčné stěny byla zřejmě nejdůležitější inovací v historii suchozemského života a zcela pozměnila vývoj biosféry. Lignifikace byla



zřejmě primárně použita pro fyziologické vylepšení cévních svazků, druhotně však umožnila vznik dlouhé řady speciálních pletiv (sklerenchym, kolenchym, trichomy, ...), které měly zásadní vliv na evoluci rostlin. Sekundární modifikací buněčné stěny může být buňka pozměněna k nepoznání, např. být téměř zcela vyplněna lignifikovanou hmotou buněčné stěny.

Rostlina je ve své podstatě stále řasou, jen důkladně vylepšenou, aby mohla existovat na souši. Její vývoj je ve srovnání s realizací vývojového scénáře v případě živočichů mnohem plastičtější, a je výsledkem neustálé interakce vnějších vlivů s vnitřními mechanismy, kdy toky a gradienty signálních látek napříč celým rostlinným tělem řídí osudy jednotlivých buněk. Díky tomu mohou vedle nás v tichosti rostlinné bytosti růst, každoročně opakovat svůj sezónní vývojový cyklus, a jak v případě stromů, tak i nenápadných bylin, po desítky, ba i stovky let!

### 5.3 Fylogeneze a diverzita cévnatých rostlin

Rostlinná říše skýtá ohromující rozmanitost. Od rostlinek tak drobných, že je prakticky nedokážeme spatřit, jako je tomu u malinkatých drobniček (*Wolffia*, **obr. 5.19A**), které mohou měřit méně než desetinu milimetru, až po...co vlastně vybrat? Sekvoj vzdyzelenou (*Sequoia sempervirens*), nejvyšší strom světa, který může mít přes 110 metrů výšky? Nebo les Pando v americkém Utahu, tvořený jediným stromem příbuzným naší osice (konkrétně *Populus tremuloides*), který se v průběhu let rozrostl do lesa o ploše více než 40 hektarů s tisícovkami propojených kmenů? Nebo mořskou trávu posidonii (*Posidonia australis*), která roste u pobřeží Austrálie a na ploše asi 200 km<sup>2</sup> se ukázala být geneticky jedním identickým jedincem?

Obdobná rozmanitost se dá najít například i v genomu rostlin – od rostlin s nejmenším genomem z rodu *Genlisea*, drobných masožravých rostlin příbuzných bublinatkám, s velikostí genomu kolem 130 Mbp<sup>32</sup>, až po rostlinu s největším genomem, kterou se nedávno stala kapradina *Tmesipteris oblancoolata* s velikostí genomu 320 000 Mbp (**obr. 5.19BC**). Rozdíl mezi nimi je více než dvoutisícinásobný. Zároveň *T. oblancoolata* porazil do té doby dlouhodobého favorita na poli velikosti rostlinného genomu, vraní oko *Paris japonica*.

K dnešní rozmanitosti urazily rostliny dlouhou cestu – vždyť nejstarší fosilie vyšších rostlin jsou starší 400 milionů let. Od tehdejších rostlin tvořených holými telomy, jakými jsou prastonky bez listů, se dostaly až po dnešní obrovskou rozmanitost tvarů, barev, vůní (a dokonce i chutí). Dnes je na světě asi 310 000 popsanych druhů cévnatých rostlin. V České republice roste ve volné přírodě přibližně 3 700 druhů cévnatých rostlin, z nichž asi 2 300 je původních a 1 400 nepůvodních. Abychom se v tom množství trochu zorientovali, podívejme se spolu na rostliny hezky popořádku.

#### *Přehled diverzity rostlin*

Rostliny se tradičně dělily na nižší a vyšší rostliny. Jde o již dávno překonané dělení, které vycházelo z představy, že jednodušší (a často menší, tedy i nižší) organismy jsou starší a z nich vznikly novější komplikovanější organismy. Pokročilejší „vyšší“ organismy byly postaveny na vyšších příčkách pomyslného žebříku všeho živého (tzv. *scala naturae*). Označení nižší rostliny bychom neměli používat, jelikož

<sup>32</sup>Mbp = mega base pairs. Jde o jednotku, která udává počet párů nukleotidů, neboli párů bazí (base pairs, zkratka bp) v genomu, 1 Mbp = 1 000 000 bp. Pro srovnání, velikost genomu člověka je přibližně 6 200 Mbp.

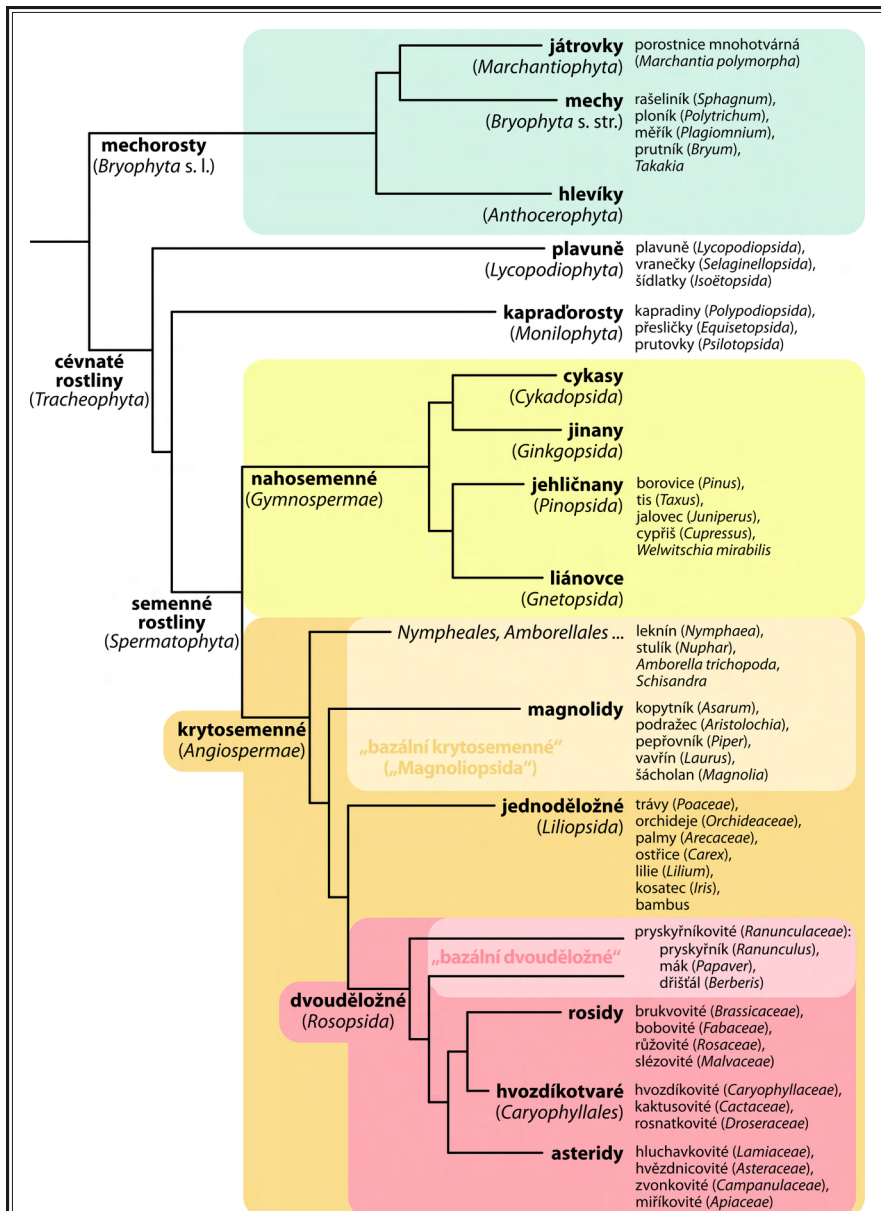


**Obr. 5.19: Rekordmani rostlinné říše.** A. Drobnička bezkořená (*Wolffia arrhiza*), patří mezi nejmenší cévnaté rostliny. Jednotlivé rostlinky jsou menší než 1 milimetr (foto na prstech lidské ruky). Setkat se s ní lze i u nás například v mrtvých ramenech Labe (poměrně hojně, ale její nalezení vyžaduje důkladné zkoumání). B a C. *Tmesipteris oblancoolata*, rostlina s největším známým dřímkem na světě. Tato drobná kapradina roste na Nové Kaledonii. Vpravo detail se sporangii (výtrusnicemi).

zahrnuje zcela nesourodou a nepřibuznou skupinu organismů – od bakterií (včetně sinic, **kap. 2**) přes řasy až po lišejníky. Spojuje je nepřítomnost cévních svazků a zpravidla autotrofní výživa, tedy získávání uhlíku z oxidu uhličitého. Do nižších rostlin se občas řadí i mechorosty, které tato kritéria rovněž splňují.

Jako **vyšší rostliny** se označují mechorosty a cévnaté rostliny (**obr. 5.20**). Nacházíme u nich již pokročilejší tělní stavbu, kdy tělo zpravidla můžeme členit na jednotlivé orgány. Jako **mechorosty** (*Bryophyta* v širším slova smyslu) se souhrnně označují mechy (*Bryophyta* v užším slova smyslu), játrovky (*Marchantiophyta*) a hlevíky (*Anthoceroophyta*). Mechorosty bereme jako monofyletickou skupinu, kdy hlevíky jsou bazální a sesterské k mechům a játrovkám. Na bázi mechů se jako první oddělují takakie a rašeliníky. Monofyletičnost celé skupiny mechorostů byla donedávna zpochybňována a uvažovalo se, že jde o postupně se oddělující skupiny na bázi cévnatých rostlin. Molekulární data ale podporují zachování celistvosti této tradiční skupiny. **Cévnaté rostliny** (*Tracheophyta*), jak jejich název napovídá, mají zpravidla vyvinuté cévní svazky, s jejich dřevní částí (xylémem) vyztuženou ligninem. Patří do nich plavuně, přesličky, kapradiny a semenné rostliny. První tři se dříve shrnovaly do jedné skupiny „kpradořosty“, ze kterých ale byly plavuně vyčleněny a dnes již kpradořosty sdružují pouze kapradiny s přesličkami (které se naopak dříve mnohdy řadily odděleně).

Jako první se od ostatních cévnatých rostlin oddělují **plavuně** (*Lycopodiophyta*), které zahrnují jak vlastní plavuně (*Lycopodiopsida*), tak vranečky (*Selaginellopsida*) a rovněž pod vodou či na vlhkých stanovištích rostoucí šídlatky (*Isoëtopsida*). Dnešní zástupci těchto skupin jsou miniaturní pozůstalí obřích fosilních plavuní, které v období karbonu a permu (přibližně před 350–250 miliony let) tvořily pralesy na vlhkých a bahnitých místech. Jedněmi z nejznámějších fosilních plavuní jsou rostliny z rodu *Lepidodendron* – prapodivné stromy s vidličnaté větvenými větvemi. Z jejich těl, která se v močálovité půdě nerozložila, se vytvořilo uhlí. Uhlí vznikalo také z **kap-**



**Obr. 5.20: Fylogenetický strom vyšších rostlin.** Do stromu doporučujeme opakovně nahlížet při čtení kapitoly. Povšimněte si parafylie „bazálních krytosemenných“ a „bazálních dvouděložných“.

**radorostů (*Monilophyta*)**, další skupiny rostlin, které podobně jako plavuně představují jen malé pozůstalé dřívějších velikanů. Přesličky, představující vnitřní skupinu kapradorostů, dnes již ve stromové formě nenajdeme. Některé stromové kapradiny však na Zemi stále rostou (nejhojněji v tropech, např. rod *Cyathea* a *Dicksonia*), byť už nedosahují závratných rozměrů (ty nejvyšší dorůstají k 15 metrům). Mezi kapradorosty nepatří jen vlastní kapradiny (*Polypodiopsida*) a přesličky (*Equisetopsida*), ale ještě další organismy vypadající jako z jiné planety – mezi nimi např. prutovka nahá (*Psilotum nudum*) a vratička měsíční (*Botrychium lunaria*), které patří do jedné třídy prutovky (*Psilotopsida*). Navzdory tomu jsou značně odlišné – prutovka má prakticky jen větvený stoněk a její lístky jsou velmi drobné a brzy opadávají, zatímco vratička má stoněk velmi zkrácený a ukrytý v podzemí. Nad zemí vidíme jen list. I tyto rostliny označujeme jako kapradiny, byť se ukazují být příbuznější k přesličkám (jsou k nim sesterské) než k vlastním kapradinám. Skupina kapradin je tak při vyčlenění přesliček parafyletickým taxonem.

Všechny ostatní rostliny jsou **semenné rostliny (*Spermatophyta*)**. V jejich životním cyklu převládá sporofyt (diploidní stadium)<sup>33</sup> a gametofyt (haploidní stadium) je redukován (**rámček 5.B**).

**5.B GAMETOFYT, SPOROFYT A RODOZMĚNA.** V průběhu fylogeneze se u jednotlivých skupin rostlin postupně výrazně mění způsob rozmnožování a zastoupení gametofytu a sporofytu. Začneme pěkně od začátku – od **zelených řas**. U řas můžeme najít pestrou škálu životních cyklů, ale ukážeme si jeden základní. Výchozím evolučním stavem u řas je haploidnost. Při jejich rozmnožování hraje hlavní roli nepohlavní rozmnožování, a to buněčným dělením a rozpadem stélky. Existuje speciální událost jejich životního cyklu – pohlavní proces – kdy se u nich formuje diploidní buňka, **zygota**. Zygota vzniká buď splynutím dvou buněk zvaných **gamety**, které mohou být rozlišené na samčí a samičí (pak bývá samčí pohlavní buňka pohyblivý spermatozoid s bičíkem), anebo může zygota vznikat i prostým splynutím dvou modifikovaných vegetativních buněk, jako např. u spájívek. Pohlavní proces nastává zejména za nepříznivých podmínek, které se často vyskytují na konci vegetační sezóny. Vzniklá zygota mívá tlustou buněčnou stěnu a jejím úkolem je přežít nepříznivé období. Po skončení nepříznivého období nastupuje meióza a ze zygoty vznikají 4 haploidní spory, které opět dávají za vznik haploidním stélkám. Toto střídání haploidní fáze (**gametofytu**) a diploidní fáze

•••

<sup>33</sup>Označení sporofytu jako diploidního stadia je zjednodušující, jelikož mnohé rostliny mají více sad chromozomů (jsou polyploidní). Sporofyt označuje stadium s plným počtem chromozomů a vzniká při pohlavním procesu splynutím dvou pohlavních buněk. Gametofyt, ve zjednodušení zde označen jako haploidní stadium, pak má polovinu sad chromozomů. Například sporofyt pšenice seté (*Triticum aestivum*) je hexaploidní (má 6 sad chromozomů). Gametofyt pšenice, pohlavní buňky, mají polovinu sad chromozomů a jsou tak triploidní. O polyploidizaci u rostlin se ještě dočtete dále.

•••

(**sporofytu**) se označuje jako rodozměna. U **mechorostů** je podobně jako u řas takřka celá mechová rostlinka haploidní gametofyt, pouze štět s tobolekou, který vyrůstá na vrcholu gametofytu z oplodněné zygoty, představuje diploidní sporofyt. Sporofyt je tak už „větší“ a vícebuněčný, je však přímo závislý na gametofytu a jeho existence je časově omezená. Vznik diploidního pletiva ze zygoty se dá označit za nejdůležitější evoluční novinku vyšších rostlin. Umožňuje jednak tvorbu většího množství meiotických spor, jednak evoluci pomocných orgánů pro jejich šíření (výtrusnice na stopce), což mohlo být klíčové při kolonizaci souše (konvergentně se ale s diploidní stélkou a životním cyklem, ve kterém může převládat sporofyt, setkáváme např. i u ruduch, chaluh či porostovek, *Ulva*). U **výtrusných cévnatých rostlin** už sporofyt v životním cyklu převažuje – je jím celá rostlina, kterou vidíme. Sporofyt na sobě tvoří haploidní spory (výtrusy). Ty jsou šířeny typicky větrem a následně vyrostou v gametofyt nazývaný prokel. Na proklech se tvoří samčí a samičí pohlavní buňky – spermatozoidy a vaječné buňky. Spermatozoidy jsou, podobně jako u mechorostů, jednobuněčné bičíkaté buňky, které ke svému pohybu potřebují vlhko. Pohybují se totiž pomocí bičíků k vaječné buňce, kterou oplodní. Sporofyt se u výtrusných cévnatých rostlin během vývoje emancipuje (osamostatní) – gametofyt a sporofyt výtrusných cévnatých rostlin tak jsou na sobě po většinu života nezávislé a žijí odděleně. **Semenné rostliny**, až na několik výjimek u nahosemenných, nemají bičíkaté spermatozoidy, neuvolňují výtrusy a gametofyt se vyvíjí již uvnitř sporofytu. Podařilo se jim tak odpoutat rozmnožování od vodního prostředí. Pylová zrna (tedy celý redukovaný samčí gametofyt) jsou prostě přenesena větrem, živočichy, vodou či jiným způsobem. Po dopadu na bliznu vyklíčí pylové zrno v pylovou láčku, která proroste čnělkou a oplodní zárodečný vak (samičí gametofyt). Oplozením zárodečného vaku pak končí fáze gametofytu a nastává tvorba semene. Gametofyt je tak značně redukován, jeho trvání je časově omezeno a je závislý na sporofytu. Dostáváme se tak do kontrastu s počátkem u řas, kdy běžně převažuje gametofyt a sporofyt je ve formě jediné buňky – zygoty.

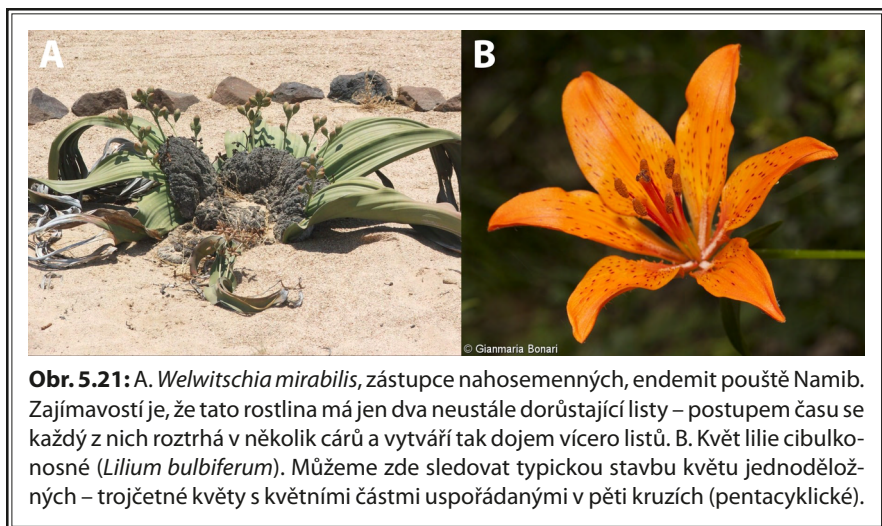
### *Semenné rostliny (Spermatophyta)*

Evoluční novinkou semenných rostlin, jak už název napovídá, je **semeno**. Semena jsou mnohobuněčná, vznikají z oplozeného vajíčka a typicky obsahují zárodek (embryo) a živné pletivo (perisperm u nahosemenných a endosperm u krytosemenných). Na svém povrchu jsou krytá o semením. Nahosemenné rostliny mají semena nahá – bez dalších obalů, narozdíl od krytosemenných rostlin, které mají semena chráněná dalšími obaly.

**Nahosemenné** rostliny (*Gymnospermae*) nejsou v naší flóře příliš druhově zastoupené, ale jsou poměrně dobře známé – vždyť mezi ně patří všechny jehličnany (*Pinopsida*). Kromě jehličnanů zde najdeme i jiné rostliny, se kterými se však v naší

volně přírodě nepotkáme – cykasy, jinan dvoulaločný (*Ginkgo biloba*) či liánovce, mezi které patří i proslulá *Welwitschia mirabilis* – endemit namibské pouště, s pouhými dvěma „nekonečně“ rostoucími listy (**obr. 5.21A**). Všechny nahosemenné jsou dřeviny, i *Welwitschia* má dřevnatý stoněk.

**Krytosemenné** rostliny (*Angiospermae*) představují naprostou většinu diverzity cévnatých rostlin, uvádí se cca 300 tisíc druhů, což je kolem 95 % cévnatých rostlin. Oplývají celou řadou unikátních znaků, například na rozdíl od všech předchozích rostlin vytváří **květy** (odtud také mnohdy používaný název kvetoucí rostliny). Rozmnožovací orgány nahosemenných se totiž označují pouze jako šištice (strobily). Jednoznačně definovat rozdíl mezi květem a šišticí není tak jednoduché vzhledem k obrovské variabilitě toho, jak mohou květy krytosemenných vypadat. Nicméně květ obecně obsahuje květní obaly (ať už nerozlišené – okvěti, nebo rozlišené v kalich a korunu), které v sobě ukrývají tyčinky či pestíky. Z květů se následně vytváří plody, ve kterých jsou ukryta semena. A tady je opět vhodné se zastavit. **Plody** jsou další evoluční novinkou krytosemenných rostlin. Nahosemenné mají svá semena nahá, nekrytá další vrstvou kromě o semení. A je to i případ např. jinanu dvoulaločného, jehož semena připomínají třešně – nejde však o plod, ale pouze o semeno se zdužnatělým o semením. U krytosemenných, a tedy i u třešní, se na tvorbě plodů podílí semeník a případně další části květu. Ty kolem semen vytváří další obaly nejrůznějších typů a chrání tak semena či jim pomáhají s rozšiřováním. Důkladně prozkoumávat všechny typy plodů by bylo na samostatnou knihu a často hraničilo s filozofickými otázkami typu: opravdu můžeme papriku označovat za vysychavou bobuli? Navíc jde o záležitost morfologickou, kdy se rostliny rozhodně nechtějí spokojit s tím, že by měly začít tvořit své plody tak, aby vzhledem a tvarem pasovaly do nějakých vymyšlených šuplíčků, ale rády si přecházejí mezi těmito příhrádkami. Dejme si ale příklad



**Obr. 5.21:** A. *Welwitschia mirabilis*, zástupce nahosemenných, endemit pouště Namib. Zajímavostí je, že tato rostlina má jen dva neustále dorůstající listy – postupem času se každý z nich roztrhá v několik cárů a vytváří tak dojem vícero listů. B. Květ lilie cibulkonosné (*Lilium bulbiferum*). Můžeme zde sledovat typickou stavbu květu jednoděložných – trojčetné květy s květními částmi uspořádanými v pěti kruzích (pentacycklické).

jednoho dobře známého plodu – a to jablka. Jablko je tvořeno zdužnatělým květním lůžkem a bazálními částmi květních obalů, které obalují semeník. Rozkrojíte-li jablko napříč, všimnete si, že se v dužnině mezi semeníkem a slupkou vyskytují do kruhu uspořádané zelené tečky vypadající jako cévní svazky. Tyto tečky jsou pozůstatkem tyčinek zarostlých do dužniny jablka. Překvapuje vás to? Nemělo by, vždyť jablka mají na opačné straně, než je stopka, část lidově nazývanou „bubák“, který není tvořen ničím jiným než kališními lístky a dalšími pozůstatky květu. A když se plod tvořil, tyčinky i jiné květní orgány v něm částečně zůstaly a změnily se. Zkuste tyto tečky někdy spočítat – mělo by jich být deset, stejně jako tyčinek, které jsou uspořádané po pěti ve dvou kruzích (a okolo toho mnohdy najdete blíže ke slupce náhodně rozmístěných několik dalších). Pokud u vámi rozkrojeného jablka nebudou příliš vidět, zkuste jinou odrůdu. Zejména některé, které zbarvením slupky jdou až do fialova, mají i tyto cévní svazky vybarvené do růžovo-červené. Typ plodu, jakým je i jablko, se označuje malvice. Pro malvici je typické, že semeník je zanořený do stonku – květního lůžka, které ho obklopuje. I kvůli tomu je jablko zároveň dost netypický příklad plodu. Jelikož se na jeho tvorbě z velké části podílí květní lůžko, označuje se jako nepravý plod. Pravé plody totiž vznikají pouze z **gynecea**, tedy z **plodolistů**. Hranici mezi tím, co by se dalo u jablka ještě dalo označit pravým a co už nepravým plodem, přibližně vykreslují již zmiňované cévní svazky. Na chuti ale rozdíl mezi pravou a nepravou částí nepoznáte.

Vraťme se k celé skupině krytosemenných. Krytosemenné dělíme na tři velké skupiny – „bazální krytosemenné“, jednoděložné a dvouděložné. Jak asi tušíte z rozsahu této brožury, zbývající skupiny, ač představují většinu rostlinné diverzity, si jen rychle proletíme. Příbuznost jednotlivých skupin, např. čeledí v rámci krytosemenných, je často určena na základě molekulárních metod a morfologické spojitosti se často hledají velmi špatně. Avšak tam, kde jsou dobře demonstrovatelné, je rozhodně neopomeneme.



Základní dělení krytosemenných v minulosti i dnes je na základě počtu děloh. Toto rozdělení však není tak jednoduché, jak by se mohlo zdát, a v minulosti se měnilo. **Dělohy** jsou první listy (nebo list), které se mnohdy vyvíjejí již v semeni a mají vyživovací funkci. Mohou z nich vznikat jak útvary podobné budoucím listům rostliny, tak zcela nepodobné, případně mohou zůstat i nevyvinuté. Na základě toho, kolika děložními lístky semena dané rostliny klíčí, můžeme všechny krytosemenné rostliny rozdělit na dvě skupiny podle počtu děloh – jednoděložné a dvouděložné. S nástupem molekulárních metod se ukázalo, že toto dělení již neobstojí, jelikož jednoděložné se ukázaly být vnitřní skupinou dvouděložných. Podívejme se společně na to, jak to s těmi dělohami je. A neomezujeme se pouze na krytosemenné rostliny. Dělohy nalezneme u všech rostlin, které tvoří semena – tedy i u nahosemenných. Většina skupin nahosemenných rostlin má dělohy dvě (cykasy, jinany a liánovce), zatímco u Jehličnanů můžeme nalézt velmi rozdílný počet děložních lístků – od dvou 2 do 24. Stačí si vzpomenout na to, jak vypadají semenáčky smrků a borovic – u těch nejmladších vidíme okolo 10 přeslenitě uspořádaných děložních lístků, zpočátku ještě v horní části nesoucích semínko, ze kterého vyrostly a jež připomíná čepičku. Jako rostlina s nejvíce dělohami se uvádí borovice *Pinus maximartinezii* s 24 děložními lístky. U krytosemenných se setkáváme zpravidla s 1–2 děložními lístky (ale mohou být i zakrnělé a pak nemusí být žádné, například u orchidejí). Většina rostlin má dva děložní lístky, jednoděložné jen jeden. A tady nastává ten problém – jednoděložné jsou monofyletickou skupinou v rámci ostatních krytosemenných (dvouděložných), která druhou dělohu druhotně ztratila. Původní pojem dvouděložné tak označuje parafyletickou skupinu. Jak se s tím vypořádat? Původní dvouděložné na bázi krytosemenných se začaly nazývat „bazální krytosemenné“ (jde jen o pomocný název, nejde o monofyletickou skupinu, někdy též „nižší dvouděložné“), a zbylá skupina dvouděložných se označuje jako pravé dvouděložné či jen dvouděložné. Jednoděložným názvem zůstal.

„**Bazální krytosemenné**“ („*Magnoliopsida*“) ještě mnohdy mají primitivní znaky, se kterými už se dále u krytosemenných setkáváme jen výjimečně. Takovými znaky jsou květy s velkým množstvím částí, které jsou uspořádané ve spirále, a mnohdy chybějící tracheje (cévy). Některé z nich mají pouze tracheidy (cévice), stejně jako nahosemenné. Zahrnují rozmanité skupiny na bázi krytosemenných – několik samostatně stojících řádů, do kterých spadají např. lekníny či *Amborella*, a poté druhově početnější monofyletická skupina označovaná jako magnoliidy. Z nich se u nás v lesích můžete setkat například s kopytníkem evropským (*Asarum europaeum*) či na světlejších stanovištích s podražcem křovištním (*Aristolochia clematitis*). Oba jsou blízce příbuzné pepřovníku (*Piper*). Známé jsou též stromovité magnolie (*Magnolia*).

**Jednoděložné** (*Liliopsida*) jsou bohatou skupinou převážně bylin (ale patří sem i palmy). Zahrnují asi jednu čtvrtinu druhového bohatství krytosemenných řazených do více než 100 čeledí. Mezi největší čeledi dle počtu druhů patří **vstavačovitě** (***Orchidaceae*, orchideje**), kde je známo kolem 30 000 druhů. Druhou největší čeledí jsou

**lipnicovitě (*Poaceae*)** s více než 12 000 druhů. Jako typické jednoděložné rostliny si tak můžeme představit trávu či orchidej. Zpravidla mají jednoduché listy se souběžnou žilnatinou a bez palistů. Jejich hlavní kořen zakrní brzy po vyklíčení a jeho funkci přebírají kořeny adventivní (svazčité), tvořící se z nejspodnějších uzlin (nodů) stonku (naopak u dvouděložných hlavní kořen zpravidla vytrvává a dále se větví). Velmi typické jsou květy, které jsou stavěny podle čísla tři s pěti kruhy, což si můžeme dobře představit na velkých květech lilii (**obr. 5.21B**). Při základní stavbě mají jejich květy nerozlišené okvěti skládající se ze dvou kruhů okvětních lístků, každý kruh po třech lístcích, ze dvou kruhů tyčinek opět po třech tyčinkách a poslední kruh představuje semeník ze tří plodolistů. U mnoha skupin jsou ale květy značně redukovány či jinak pozměněny. Ve stoncích nacházíme rozptýlené cévní svazky, tzv. **ataktostélé**. Toto uspořádání cévních svazků je pro jednoděložné typické, ale nalezneme jej třeba také u některých bazálních krytosemenných (leknínovitě a některé pepřovníkovitě). U ostatních semenných rostlin typicky nacházíme **eustélé** – cévní svazky uspořádané v kruhu. Ataktostélé se považuje za odvozený typ od eustélé. Toto uspořádání cévních svazků ve stonku se pravděpodobně vyvinulo u předka jednoděložných, který byl vázán na vodní prostředí. Ataktostélé jim neumožňuje druhotné tloustnutí (cévní svazky jsou rozptýlené ve stonku, nemohou tak vytvořit jednotný prstenec kambia, který by tvořil dovnitř kmene xylém a ven floém). Proto jde převážně o byliny. Pokud mají charakter dřevin, tloustnutí u nich probíhá jiným, atypickým způsobem. Díky zmíněným znakům jdou jednoděložné rostliny poměrně dobře morfologicky poznat, ačkoli pestrost jejich tvarů a rozměrů je obrovská.

**Dvouděložné** či též právě dvouděložné (*Rosopsida*) jsou skupinou krytosemenných rostlin, které mají dvě dělohy a původně trikolpátní pylová zrna (se třemi podélnými šterbinami).<sup>34</sup> Jejich odlišení od zbytku krytosemenných (bazálních krytosemenných) je zejména na základě molekulárních dat. Někjaké synapomorfie (evoluční novinky, které sdílí celá skupina) kromě trikolpátních pylových zrn bychom u nich hledali jen těžko. Proto se pro ně často používá název *tricolpates* (nebo také *eudicots*, z čehož vychází i český název právě dvouděložné). My je dále pro jednoduchost budeme nazývat jen dvouděložnými. Dvouděložné můžeme rozdělit v zásadě na 4 základní skupiny a nějaké „drobné“ mezi nimi. Těmito 4 skupinami jsou: „bazální dvouděložné“, rosidy, řád hvozdíkotvaré a asteridy. **„Bazální dvouděložné“** sdílí ještě mnohé primitivní znaky spolu s „bazálními krytosemennými“; mají tak zpravidla velký a neustálený počet tyčinek a plodolistů. Známý mezi nimi je řád *Ranunculales*, který zahrnuje rostliny jako pryskyřníky či máky. **Rosidy** mají zpravidla volné květní obaly (nesrůstají) a listy s palisty. Patří mezi ně velké množství čeledí, mezi nimi brukvovitě (*Brassicaceae*), bobovité (*Fabaceae*) či růžovité (*Rosaceae*).

<sup>34</sup>Všechny ostatní (jiné než dvouděložné) současné rostliny mají pylová zrna monokolpátní, tedy s jednou šterbinou – klíčním pórem. Ne všechny dvouděložné však musí být trikolpátní – některé mají druhotně počet šterbin změněný. Například naše violky z okruhu violky trojbarevné (*Viola tricolor* agg.) se rozlišují podle počtu šterbin – violka trojbarevná (*Viola tricolor*) má pyl převážně tetrapolpátní, zatímco podobná violka rolní (*Viola arvensis*) má převážně pentakolpátní pyl.

Mnohé z těchto čeledí obsahují rostliny jak bylinných, tak stromovitých forem. **Hvozdíkotvaré** (*Caryophyllales*) jsou drobnější skupinou, jedním z několika řádů dvouděložných, které neřadíme do ostatních skupin. Patří sem čeleď hvozdíkovité (*Caryophyllaceae*), zahrnují ale i skupiny s poněkud zvláštními adaptacemi jako kaktusovité (*Cactaceae*) či rosnatkovité (*Droseraceae*). **Asteridy** jsou poslední skupinou a spolu s již zmíněnými rosidy tvoří korunové skupiny dvouděložných. Často mají srostlé květní obaly, zejména kalichy jako např. u hluchavkovitých (*Lamiaceae*). Srůstají také koruny – u hvězdnicovitých (*Asteraceae*, např. pampelišky) je koruna jednotlivých kvítků skládajících květenství tvořená jediným srostlým korunním lístkem. Srůst koruny je na první pohled velmi dobře patrný také u zvonkovitých (*Campanulaceae*). Trochu se z tohoto trendu vymyká jedna velká čeleď – miříkovité (*Apiaceae*), které mívají korunní lístky volné.

Pro zájemce, kteří by chtěli více proniknout do systému cévnatých rostlin, doporučujeme graficky zpracované tabule s přehledy hlavních skupin – stručný přehled cévnatých rostlin (*Tracheophyte Phylogeny Poster*) a navazující přehled krytosemenných rostlin (*Angiosperm Phylogeny Poster*). Pro vážné zájemce o podrobnější informace k jednotlivým skupinám až do úrovně rodů pak stránky *Angiosperm Phylogeny Website*, které spravuje jeden z členů Angiosperm Phylogeny Group, skupiny, která vytváří přehledy systému krytosemenných rostlin (tzv. APG systémy). Nejnovější poznatky do posledního APG systému zahrnuli autoři článku Zuntini et al. (2024). Článek i odkazy na zmíněné přehledy naleznete v doporučené literatuře na konci brožury.

### *Proč máme tolik druhů rostlin a jak vznikají?*

Položili jste si někdy otázku: proč je tolik druhů? Proč máme takové množství rostlin a není na Zemi jen jedna nebo několik málo „superrostlin“, které by byly rozšířené po celém světě a adaptované na nejrůznější podmínky?

Jedním z důvodů budou i nedostatky v šíření. Aby si jeden druh v celém areálu svého výskytu udržel konzistentnost, musí mezi všemi částmi populace probíhat výměna genetické informace. Každý jedinec by měl mít stejnou pravděpodobnost na rozmnožení se s jakýmkoli jiným jedincem. V momentě, kdy toto neplatí a někteří jedinci se spolu rozmnožují častěji než jiní (např. proto, že rostou blíže u sebe, nebo protože jsou pohořím rozdělení ve dvě skupiny), pak si takto oddělené části populace mezi sebou nevyměňují genetickou informaci tak často a může docházet k postupnému hromadění odlišností. Postupně se může nasbírat takové množství odlišností, že se dané dvě populace už spolu nedokáží pořádně rozmnožovat (viz **kap. 1**). Rozhodující je tak schopnost rozmnožovat se s jinými jedinci populace v rámci areálu celého druhu. Zamyslete se, jak se budou v tomto ohledu lišit rostliny, jejichž pyl je přenášený větrem (třeba borovice) od těch opylovaných hmyzem (třeba orchideje). Pyl kterého jedince má větší šanci potkat se se všemi jedinci populace? Odpověď je nasnadě – je jím větrosnubná borovice. Tvoří velké množství pylu, které vítr unáší velmi daleko. Pylová zrna borovice jsou na přenos větrem adaptována i morfologicky: mají dva velké vzdušné vaky. Naopak druhy opylované hmyzem jsou v šíření pylu omezené

tím, jak daleko hmyz doletí, a jestli vůbec navštíví další rostlinu stejného druhu. Jejich pyl se tak příliš daleko nerozšíří.

U některých rostlin se ale skutečně může jedinec z jedné strany zeměkoule rozmnožit s jedincem z druhé strany zeměkoule. Patří mezi ně např. výtrusné rostliny, jejichž spory (= výtrusy) se šíří na velké vzdálenosti, nebo do určité míry také vodní rostliny, které mohou přenášet ptáci mezi vodními plochami celého světa. V těchto rodech či čeledích pak zpravidla nacházíme poměrně malé množství druhů, zato ale s obrovskými areály rozšíření – rostou často po celém světě na místech, kde jsou pro ně vhodné podmínky.

Tím nejběžnějším způsobem šíření mnoha rostlin a jejich genetické informace jsou semena. Velmi drobnými semeny, která se větrem šíří prakticky po celém světě, si ztížené šíření pylu nahrazují třeba orchideje. Potomci vyrostlí ze semínek roznesených daleko od mateřské rostliny mají ve výsledku možnost zkřížit se i s rostlinami původně velmi vzdálenými. Aby se to podařilo, snaží se maximálně zefektivnit přenos pylu a eliminovat ztráty způsobené tím, že by opylovač navštívil radši jinou rostlinu a nepředal tak pyl správnému příjemci. Jak to udělat? Opylovače je potřeba patřičně přilákat – nacházíme tak u nich květy nejrůznějších tvarů a barev, které i nás lidi mnohdy uchvacují. Některé orchideje, konkrétně třeba **tořiče** (*Ophrys*), zachází tak daleko, že dokonce napodobují tvarem, barvami i vůní samičky různých druhů hmyzu, u nás nejčastěji samotářských včel. Samečky pak lákají na příležitost se rozmnožit, a ti místo toho přenášejí jejich pyl z květu na květ, z rostliny na rostlinu a rozmnožují naopak je. Čím lépe daná rostlina samičku některého hmyzu napodobí, tím spíše samečka přesvědčí, aby ji opylil. **Koevoluce** s opylovači je tak jedním z dalších hnacích mechanismů vzniku rostlinných druhů, a nejen rostlinných. Na opačné straně funguje také na opylovače. Ti se morfologicky přizpůsobují květům rostlin, třeba tak, aby nejlépe dosáhli na jejich nektar.

Vznik nových druhů ale může podpořit také zcela opačný princip, a sice nepohlavní rozmnožování. **Apomixíí** rozumíme nepohlavní rozmnožování u rostlin, které se tváří jako normální pohlavní rozmnožování. Rostliny vyvíjí na první pohled normální květy a v nich vznikají semena, ačkoli nedochází k oplodnění. Apomixie je velmi známá u mnoha zástupců ostružiníků či pampelišek. Například v plodech velké části ostružiníků bývá většina semen vzniklá apomikticky, jsou tak geneticky shodná s mateřským jedincem. Sexuální rozmnožování je u mnohých druhů ostružiníků velmi vzácné, a když k němu dojde, vzniká nová genetická kombinace. Takto nově vzniklý jedinec může vypadat odlišně od svých rodičů a dále se nepohlavně rozmnožovat (a opět někdy i pohlavně). V přírodě pak vzniká spousta rozdílných nepohlavně se rozmnožujících populací. Každou z nich bychom mohli považovat za samostatný druh. Tyto „druhy“, které ale mezi sebou mají menší rozdíly, než bychom od druhů očekávali, se pak označují jako mikrospecies (mikrodruhy). A když už máme druhy, tak další způsob, jak z nich vytvořit nové, je **hybridizace**, tedy křížení druhů mezi sebou za vzniku plodného potomstva (více v **kap. 1**). U rostlin totiž není mezidruhové, a do-

konce ani mezirodové křížení žádnou výjimkou, jako příklad uvedme kostřavojíleč ( $\times$ *Festulolium*), který je křížencem dvou trav – kostřavy (*Festuca*) a jílkou (*Lolium*). Dokonce se ukazuje, že všechny rostliny v minulosti několikrát hybridizací prošly, a všechny jsou tak několikanásobní hybridy.

Poslední způsob vzniku druhů, který si tady zmíníme a který může úzce souviset s hybridizací, je **polyploidizace**. Při polyploidizaci dochází ke zvýšení počtu sad chromozomů v rámci těla organismu. To se nejčastěji stane chybou při dělení buněk, například když dojde k vypuštění redukčního dělení – meiózy. Výsledkem je rostlina s novou, vyšší ploidií. I přes různé problémy, které se s tím pojí, jde o velmi rozšířený a poměrně jednoduchý způsob vzniku nových druhů. Faktem, který tento způsob vzniku druhů usnadňuje, je, že rostlina se polyploidizací okamžitě vymaní z vlivu rodičů (kvůli vyšší ploidii už se s nimi zpravidla nemůže jen tak křížit), a může tak vznikat nový druh v rámci areálu rodičovského druhu. Možná vás to překvapí, jelikož u savců vč. člověka vznik druhů polyploidizací nepřipadá v úvahu – jde o diploidní organismy, a jakýkoli chromozom nebo i jeho malá část, která je navíc nebo chybí, představuje velký problém, který často není slučitelný se životem. Rostliny si s tím ale prostě takovou hlavu nedělají.

### *Jak se žíví rostliny?*

Živočichové se zpravidla žíví tím, že požívají jiné organismy. Nalezneme u nich spoustu strategií souvisejících s jejich způsobem obživy – složité předžaludky u přežvýkavců, různé typy zobáků u ptáků (a to i u blízce příbuzných, viz např. Darwinovy pěnkavky v **kap. 1**) či rychlé nohy u šelem. Rostliny si také vyvinuly celou řadu strategií, jak se „najíst“, i když to na první pohled nemusí být tolik patrné. Základní pro ně jsou zpravidla světlo, voda, kyslík, oxid uhličitý a celá řada minerálních látek.

„Nejjednodušší“ to mají řasy a pak vodní rostliny, které strategii řas druhotně napodobují. Jsou celé ponořené pod vodu a vznášejí se v ní. Spoléhají na to, že kolem nich se ve vodě vyskytují všechny potřebné živiny, a prostě je přijímají celým povrchem svého těla. Často jim chybí složitější soustavy zaměřené na rozvod látek (nepotřebují je, celým svým tělem jsou v „homogenním“ roztoku). Některé však mohou být zakořeněné v substrátu, a ty už pak zpravidla musí řešit problém, jak zásobovat své tělo kyslíkem, zejména pak kořeny, jelikož u dna vlivem rozkladu organických látek často panují anoxické podmínky. Stonky a řapíky listů takovýchto rostlin pak bývají vyplněny aerenchymem – pletivem s velkými mezibuněčnými prostory vyplněnými vzduchem, které rozvádí vzduch po rostlině, a to až do kořenů.

Na souši už je život těžší. S přechodem na souš ztrácí rostliny oporu v podobě vody i možnost přijímat mnohé živiny celým svým tělem. Pro většinu z nich se tak stal nezbytný kořen. Ten jednak upevňuje rostlinu v půdě a poskytuje jí stabilitu, zásadní je ale také jeho role v získávání vody a dalších látek z půdy. Pro to, aby se potřebné látky dostaly všude tam, kam mají, mají rostliny vyvinutý rozvodný systém ve formě cévních svazků s xylémovou (dřevní) částí a floémovou (lýkovou) částí. Ve zjednodu-

šeném pojetí xylém vede látky z kořene do nadzemní části rostliny (prýtu) – zejména vodu a minerální látky. Floém pak vede látky z rostliny do kořene (zejména produkty fotosyntézy – cukry). Proti ztrátám vody se rostliny chrání kutikulou – voskovou vrstvou, kterou najdeme prakticky na celém povrchu jejich prýtu. Kutikula nebrání jen ztrátám vody, ale má i mnohé další funkce, např. chrání povrch těla rostliny před nezvanými hosty.

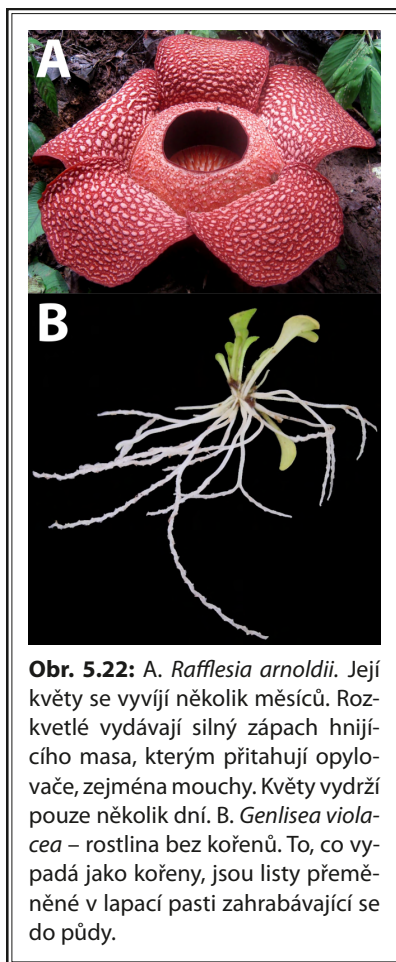
Rostliny se ale zpravidla nespolehají jen na svůj kořenový systém a využívají mnoho dalších způsobů jak se žít. Od symbiózy s houbami či hlízkovými bakteriemi přes parazitismus na jiných rostlinách či houbách až po lov a trávení živočichů – masožravost. S výjimkou mykorrhizy (blíže **kap. 3**), která je obecně přítomná napříč cévnatými rostlinami, se s těmito strategiemi setkáváme takřka výlučně až u krytosemenných rostlin (u ostatních rostlin jen velmi výjimečně). U krytosemenných se však různé strategie objevují většinou několikrát nezávisle na sobě u různých nepříbuzných skupin. Dokonce i celé čeledi (viz dále) mohou být specializované jedním způsobem. Hledání různých alternativních způsobů obživy a využívání volných nik pravděpodobně přispívá k velké druhové rozmanitosti a k tomu, že krytosemenné jsou naprosto jednoznačně nejbohatší skupinou cévnatých rostlin.

Některé rostliny si ochočily jiné organismy, aby jim pomáhaly se získáváním dusíku. Dusík je jedna z živin, kterou rostliny potřebují v poměrně velkém množství – a neměl by pro ně být problém jej získat, vždyť dusík tvoří 78 % zemské atmosféry. Jenže málokterý organismus dokáže využít vzdušný dusík. Dokáží to jen některé bakterie včetně některých sinic (**kap. 2**). Mnohé takové bakterie se vyskytují volně v půdě, aby ale rostliny dusík získávaly efektivně, v průběhu evoluce v sobě některé bakterie ubytovaly. Známé jsou bobovité (*Fabaceae*) se svými hlízkovými bakteriemi rodu *Rhizobium* a olše (*Alnus*) s bakteriemi rodu *Frankia*. Ale nejsou to jen bobovité a olše, které mají takovou symbiózu. S bakteriemi rodu *Frankia* spolupracuje celá řada rostlin vyskytujících se na extrémních stanovištích. Například rakytník a hlošina z čeledi hlošinovitě (*Elaeagnaceae*) či stromy přesličníky (*Casuarina*), které mají svou vlastní čeleď, rostou v tropech a navzdory své příbuznosti s buky se svým vzhledem podobají spíše borovicí. S rodem *Frankia* spolupracují i některé dryádky, např. *Dryas drummondii* z čeledi růžovité (*Rosaceae*), rostoucí na štěrcích a poblíž ledovců ve vysokých polohách Severní Ameriky. I některé nahosemenné se při získávání dusíku rozhodly nezústat pozadu – cykasy mají své kmeny na bázi obklopené hlízkovitými útvary označovanými jako korálovité kořeny, uvnitř nichž jsou skryté dusík fixující sinice rodů *Nostoc* či *Anabaena*.

Proč se ale spokojit jen se získáváním dusíku? Pro svůj život toho rostliny potřebují mnohem víc, a některé se rozhodly si svou cestu trochu ulehčit – nenamáhat se se získáváním potřebných látek, ale prostě si je ukrást od jiných rostlin. Pokud si rostliny „kradou“ pro svůj život jen látky z xylémové části cévních svazků hostitele (to jest nahrazují jim kořeny, berou si pouze vodu a minerální látky) a normálně fotosyntetizují, nazýváme je **poloparazity (hemiparazity)**. Poloparazitem je například jmelí

bílé (*Viscum album*), které roste na větvích nejrůznějších druhů stromů (a jednotlivé poddruhy jsou specializované na různé druhy dřevin). Pokud si rostliny pro svůj život berou od hostitele látky i z floémové části cévních svazků, kudy proudí produkty fotosyntézy, nazýváme je **holoparazity** neboli **úplnými parazity**. Úplní paraziti jsou často nezelení nebo zelení jen trochu a jejich vlastní fotosyntéza příliš neběží. Holoparazitickým rodem jsou například zárazy (*Orobanchae*) z čeledi zárazovité (*Orobanchaceae*), ve které jsou pouze parazitické rostliny. Do této čeledi patří také poloparaziti jako černýš (*Melampyrum*), kokrhel (*Rhinanthus*) či zdravínek (*Odontites*). Připojují se na kořenový systém hostitele, vnikají do něj haustorií a čerpají z něj živiny. Proces „kradení“ se tak odehrává skryt v podzemí. Naopak holoparazitické kokotice (*Cuscuta*) se neostýchají okrádat své hostitele na povrchu zemském. Podobně jako jim příbuzný svlačec (*Convolvulus*) ovíjejí své oběti, zároveň ale pronikají haustorií do jejich stonků, napojují se na jejich cévní svazky a čerpají z nich všechny potřebné živiny. Nemají totiž vůbec kořeny a rostou pouze zavěšené ve vegetaci. Nemyslete si ale, že by paraziti museli být nějakí nedomrlí, malí a nepovedení. Například raflézie Arnoldova (*Rafflesia arnoldii*) je známá jako rostlina s největším květem na světě, který může mít průměr až 1 metr a vážit přes 10 kg (**obr. 5.22A**). Květ je zároveň tím jediným, co z této rostliny uvidíte, pokud se ji nerozhodnete vyextrahovat z jejího hostitele. Parazity dokonce mohou být i celé stromy, například západoaustřalský hemiparazitický strom *Nuytsia floribunda*, příbuzný našemu ochmetu (*Loranthus*), se považuje za vůbec největší parazitickou rostlinu. Parazitické rostliny mají také velký význam v rostlinných společenstvech – často potlačují rostlinné dominanty tím, že jim odebírají živiny. Vytvářejí tak prostor pro další druhy a přispívají ke zvýšení druhové bohatosti. Parazitismus je záležitostí typickou zejména pro dvouděložné rostliny, kde je známo, že se vyvinul více než desetkrát nezávisle na sobě. Mnohé rostliny ale mohou na jiných rostlinách parazitovat nepřímo díky spojení přes podhoubí. Tento lehce skrytý parazitismus, který se vyvinul přibližně stejněkrát, avšak není tak dominantně zastoupen u dvouděložných, se nazývá **mykoheterotrofie**. Při mykoheterotrofii rostlina získává uhlík z houbových vláken (a mnohdy nejen uhlík). Přitom přeneseně parazituje na jiné rostlině, jelikož houby tento uhlík zpravidla získávají od rostlin v rámci mykorhizních vztahů. Mykoheterotrofie je dosti hojně zastoupená u jednoděložných, například u orchidejí, vzpomeňme třeba jednu z našich nejhojnějších orchidejí, nezelený hlístník hnízdák (*Neottia nidus-avis*). Najdeme ji však i u dvouděložných – například u rodu hnilák (*Monotropa*) z čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*), jehož nezelení zástupci vzhledem připomínají nezelené orchideje, jako je právě hlístník. Všichni dosud zmínění paraziti patří mezi krytosemenné rostliny. V jiných skupinách parazitické rostliny moc nenajdeme, mimo některých proklů výtrusných cévnatých rostlin živících se ve spolupráci s mykorhizními houbami. Další výjimkou je nahosemenná rostlina, jehličnan *Parasitaxus usta*, který přes houbová vlákna parazituje na jiné nahosemenné rostlině *Falcatifolium taxoides*, endemitu Nové Kaledonie vypadajícím jako náš tis.

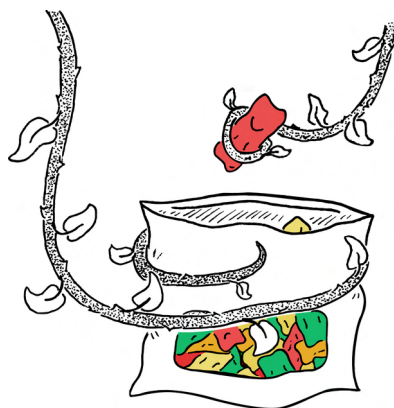
Rostliny zpravidla známe jako primární producenty. Některé se k tomu ale rozhodly přidat další strategii, a sice žít se i živočichy. Nazýváme je **masožravé rostliny**. Když se nad tím zamyslíme, masožravost vlastně není nic překvapivého. Rostliny běžně svými kořeny pronikají do půdy a získávají zde živiny z rozložených těl jiných organismů. Inovací u masožravosti je schopnost chytit si organismy ještě živé a poté je rozložit a získat z nich potřebné látky. Právě touto kombinací lovu a následné schopnosti umět ulovenou kořist zpracovat a využít se definuje masožravost u rostlin. Vyvinula se mnohokrát nezávisle, opět asi desetkrát, u mnoha různých linií krytosemenných rostlin. Spojuje je to, že jde o rostliny chudých stanovišť, které se snaží si tímto způsobem doplnit chybějící živiny (dusík, fosfor, draslík, železo...). Ulovení kořisti pro ně ale není nezbytnou podmínkou pro jejich existenci. Ty nejznámější a nejtypičtější „masožravky“ pocházejí z řádu *Caryophyllales* (hvozdíkotvaré). Asi nejznámější je mucholapka podivná (*Dionaea muscipula*) z čeledi rosnatkovité. Její rychle se sklápující listy představují fascinující past. Blízkce příbuzné jsou jí rosnatky s lepkavými kapičkami na listech, na které se kořist přilepí. Do řádu *Caryophyllales* patří také rosnatkám na první pohled podobný rosnolist (*Drosophyllum*) z čeledi *Drosophyllaceae*.<sup>35</sup> Poslední rostliny z řádu *Caryophyllales*, které vypadají velmi odlišně, jsou láčkovky (*Nepenthes*) s konvičkami naplněnými tekutinou. Další známé masožravky – špirlice (*Sarracenia*) patří do řádu vřesovcotvaré (*Ericales*) spolu s podivnými křovitými chejlavami (*Roridula*) – masožravými endemity Kapska, které na svých listech mají podobně jako rosnatky lepkavé kapky. Masožravé rostliny najdeme i ve vodě – jsou jimi bublinatky (*Utricularia*). Ty mají některé listy přeměněné v drobné, několik milimetrů velké nádoby, které se v případě podráždění otevřou



**Obr. 5.22:** A. *Rafflesia arnoldii*. Její květy se vyvíjí několik měsíců. Rozkvetlé vydávají silný zápach hnilého masa, kterým přitahují opylovače, zejména mouchy. Květy vydrží pouze několik dní. B. *Genlisea violacea* – rostlina bez kořenů. To, co vypadá jako kořeny, jsou listy přeměněné v lapací pasti zahrabávající se do půdy.

<sup>35</sup> Pověšimněte si podobnosti tohoto slova s rodem drobných mušek octomilek – *Drosophila*. Názvy pochází z řečtiny a oba se skládají ze dvou slov, prvním je *drosos*, tedy rosa, druhým je v případě rostlin *phyllon* – list. U octomilek je druhým slovem *philos*, v překladu je tak můžeme nazývat jako rosou milující či přítel rosy. Rostliny s rosou na listech jsou pro ně neodolatelné.

a podtlakem nasají dovnitř vše, co je zrovna v jejich okolí. Mezi bublinatkovité (*Lentibulariaceae*) ale patří i známé suchozemské tučnice (*Pinguicula*) a méně známé rostliny rodu *Genlisea* (**obr. 5.22B**), již zmíněné pro malou velikost jejich genomu. Postrádají kořeny a vymyslely si také důmyslnou podzemní past. Místo kořenů se do půdy noří některé jejich listy, které jsou přeměněné ve speciální trubicovité útvary. Tyto trubice jsou na svém konci tvořené ze spirálně stočené úzké a ploché části listu. Mezi jednotlivými závití spirály jsou škvíry, ve kterých se zachytávají živočichové, kteří už se nemohou dostat ven. Chytají tak různá hádátka a jiné drobné půdní živočichy. Kdyby vás zajímaly popisy dalších lapacích pastí, naleznete je v **brožuře 46. ročníku BiO** (str. 80). Není to ale všechno, dosud jsme byli pouze u dvouděložných. Existuje ale i pár masožravých jednoděložných. Konkrétně se tento fenomén uvádí u některých bromélií rodu *Brocchinia*. Ale neočekávejte nic extra sexy – tak jako jiné bromélie tvoří svými listy růžici, ve které se drží voda. Tyto nádržky na vodu lákají mnohé živočichy, pokud ale zároveň mají dostatečně hladké stěny, nemusí už být tak snadné z nich uniknout a mohou se změnit ve smrtící pasti. V těchto nádržkách žijí různé druhy bakterií, které zachycenou kořist rozkládají. Některé rostliny z rodu *Brocchinia* se naučily uvolňovat živiny z kořisti vstřebávat, a můžeme je tak označit za masožravé. Ne všechny masožravé rostliny však využívají živočichy pouze jako jednorázovou potravu, některé byly ještě důmyslnější. Vraťme se ještě k dvouděložným, konkrétně k již zmíněným láčkovkám, které obecně využívají svých láček naplněných tekutinou k lovu a následnému trávení utopených živočichů. Láčkovka *Nepenthes rajah*, rostoucí na Borneu, nejenže umí do svých láček o velikosti přes třicet centimetrů ulovit kromě hmyzu i drobné savce, na víčku láčky navíc produkuje sladký sekret s projímavými účinky. Tento sekret rádi olizují různí živočichové, známé jsou zejména tany horské (*Tupaia montana*). Tito drobní savci při olizování sekretu stojí na okrajích láčky a jejich trus tak míří přímo do rozevřeného otvoru láčky pod nimi. Jinak smrtelná past se tak pro ně (při správném použití) stává pouhou toaletou a láčkovka výměnou za sladký sekret dostává na dusík bohatou odměnu (viz video v doporučené literatuře).





## 6. DIVERZITA MOLEKUL, BUNĚK A TKÁNÍ

Nyní opustíme organismy jako takové a podíváme se na diverzitu, jakou můžeme najít uvnitř organismů (zejména živočichů a zejména savců), tedy na diverzitu **jejich tkání a buněčných typů**. Seznámíte se také s diverzitou **proteinů (bílkovin)** a dalších molekul. Pro obecné seznámení s tím, jak (ne)vzniká proteinová diverzita viz **ráměček 6.A**. Pozornosti se dostane i molekulám, které si žijí vlastním životem, ač vlastně nejsou živé (**ráměček 6.B**). Zde v rychlosti připomeňme, že proteiny mohou plnit mnoho rolí, od strukturních proteinů přes transport látek až po komunikaci či imunitní funkce. Nesmírně důležitým typem proteinů jsou **enzymy**, proteiny schopné katalyzovat různé chemické reakce. Mnoho proteinů spadá do více než jedné z těchto kategorií, např. mnoho strukturních proteinů má zároveň enzymatické funkce (platí např. i pro aktin a myosin, proteiny tvořící základ svalových vláken). Proteiny navíc často nefungují samy o sobě, ale může na ně být navázána řada dalších iontů či molekul, která jim dodává nové funkce. Mj. se dále setkáte opakovaně s **glykoproteiny**, tj. s proteiny, které na sobě mají navázané sacharidy a které často plní různé strukturní funkce nebo tvoří ochranné hleny.

**6.A STRUKTURNÍ (NE)DIVERZITA PROTEINŮ.** (*H. Petržílková*) Jedním ze základních stavebních kamenů živých organismů jsou proteiny (bílkoviny). Proteiny jsou v buňce produkovány řetězením aminokyselin, následně se ale skládají do komplexních tvarů. Podle úrovně komplexity mluvíme o struktuře sekundární, terciární nebo kvartérní. (Jako primární struktura se někdy označuje přímo sekvence aminokyselin, my však pojem „struktura“ budeme v rámečku používat výhradně ve významu 3D tvaru.) Sekundárními strukturami jsou lokální helixy, placaté „cik-cak“ skládané struktury zvané beta-list (*beta-sheet*) nebo různě dlouhá flexibilní vlákna a smyčky. Terciární struktura zahrnuje komplexní 3D tvary, často organizované do bloků (domén), a struktura kvartérní popisuje organizaci několika proteinů do větších komplexů. Funkce každého proteinu je pak dána především jeho strukturou a bi-ochemickými vlastnostmi jeho povrchu. Již v roce 1972 se podařilo dokázat, že struktury proteinů jsou definovány právě sekvencí aminokyselin. Pokud strukturu proteinu jemně rozrušíme (denaturujeme), například zahřátím, a následně protein vrátíme do vhodného prostředí, v ideálním případě se díky biochemickým vlastnostem aminokyselin (polarita, náboj) složí zpět do podobného tvaru. Zatímco pořadí aminokyselin lze poměrně jednoduše určit ze sekvence genetické informace, která je u mnoha organismů dávno známá, studium struktury proteinů je výrazně složitější. K vytvoření modelů struktur proteinů se využívají náročné a drahé metody jako je rentgenová krystalo-

•••

•••

grafie, magnetická rezonance nebo nověji kryogenní elektronová mikroskopie (cryo-EM). Pro ilustraci: během rentgenové krystalografie sledujeme ohyb rentgenových paprsků po ozáření krystalu tvořeného molekulami proteinu. Nejprve je tudíž nutné v laboratoři najít vhodné podmínky, ve kterých náš protein krystalizuje. Zdaleka ne všechny proteiny krystalizují a každý protein potřebuje jiné podmínky.

Zmíněný pokus s renaturací proteinů dokazující přímý vztah mezi strukturou a sekvencí vedl však strukturní biolozy k intenzivnímu vývoji programu, který by předpovídal strukturu proteinu na základě jeho sekvence a obešel tak strasti experimentální determinace struktur. To se dlouhé roky nedařilo – teoretických možností, jak poskládat řetězec konkrétních aminokyselin v 3D prostoru, je neskutečně mnoho. V přírodě ale skládání struktur není náhodné a vzniká opakovaně jedna konkrétní možnost. Jak tedy poznat, která možnost je „ta správná“? Zde nám velmi pomohlo pochopení strukturní a sekvencí **diverzity proteinů**. Zaměříme-li se na jeden konkrétní protein napříč organismy, jeho sekvence se bude mezi organismy lišit, a to natolik, že mezi evolučně vzdálenějšími organismy mnohdy ani nepoznáme, že se jedná o tentýž protein. Z odhalených struktur je však patrné, že celkový tvar proteinu zůstává často podobný! **Konzervace** v evoluci proteinů tedy působí **na úrovni struktur**, ne jejich sekvence aminokyselin. Dalším výrazným fenoménem v evoluci proteinů je **strukturní konvergence**. Ze strukturních databází proteinů se totiž ukazuje, že některé znaky vznikají v evoluci opakovaně. Pravděpodobným vysvětlením je, že některá strukturní řešení jsou natolik dobrá nebo i jediná možná, že se k nim evoluce ráda uchyluje. Souhra strukturní konvergence a konzervace tak vede k **omezené diverzitě proteinů na úrovni struktur** v porovnání s diverzitou jejich sekvencí.

Jakým mechanismem jsou proteinové struktury v evoluci zachovány? Uvážíme-li dva strukturně podobné proteiny, jejichž sekvence v evoluci velmi divergují, a podíváme-li se na rozmanitost jejich sekvencí do detailu, zjistíme, že mutace některých aminokyselin (ne nutně za sebou v řetězci) se vyskytují společně (vznikly **koevolucí**). Díky tomu, ačkoliv se konkrétní aminokyseliny mění, biochemické vztahy mezi nimi zůstávají zachovány. Můžeme se domnívat, že skupiny takových „koevolvujících“ aminokyselin se pravděpodobně podílejí na tvorbě jednoho funkčního celku, například konkrétního tvaru nebo aktivního místa proteinu. Pokud jsme schopni vystopovat takto koevolvované skupiny ke vzdálenému strukturnímu příbuznému, u kterého byla struktura experimentálně odhalena, můžeme odhadnout teoretické uspořádání takové skupiny v našem strukturně zatím nepoznaném proteinu. Vyhledáváním a porovnáváním mnoha takových skupin v rámci sekvence proteinu je pak možné navrhnout model celé jeho 3D struktury. Na rozdíl od navrho-

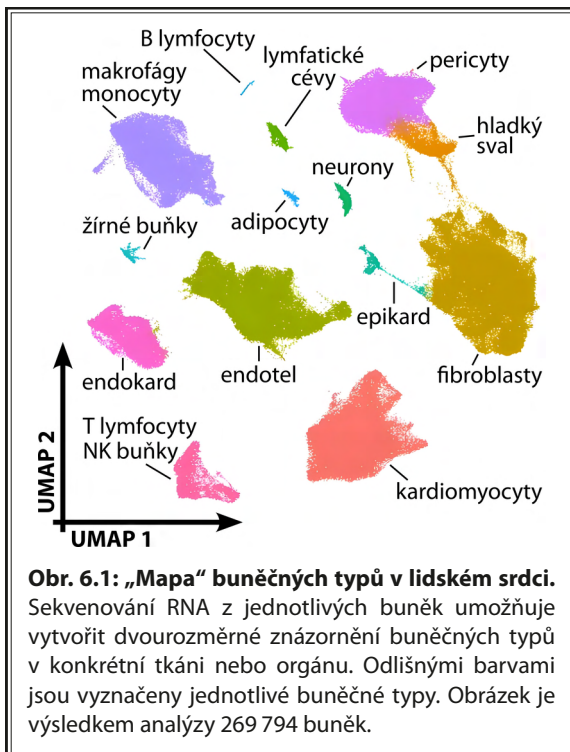
•••

...

vání všech možných variant 3D organizace je tak tento přístup předpovědi struktur založen na **učení se z už známých struktur**. Zpracování takového množství informací je výpočetně složitý úkon, ale s vývojem umělé inteligence se predikce struktur na principu učení ze strukturálních databází značně zefektivnila. Velmi úspěšný program schopný překvapivě přesně předpovídat proteinové struktury se jmenuje AlphaFold 2. V roce 2020, kdy byl představen, způsobil revoluci ve strukturální biologii. V dnešní době je tento program využíván strukturálními biology i jinými vědci téměř denně, a to například k formulaci hypotéz o funkci a důležitosti konkrétních míst na proteinu, k odhalení potenciálních interakcí mezi několika proteiny, nebo i k designu léčiv. Volně přístupná je také databáze AlphaFold 2 modelů pro snad všechny známé sekvence proteinů. Za přínos AlphaFold 2 v biologii byla v roce 2024 udělena Nobelova cena. I vy si můžete predikce struktur zdarma vyzkoušet na online přístupné novější verzi programu, AlphaFold 3: <https://alphafoldserver.com>. (Návod, jak server používat, najdete v přílohách k brožuře.)

## 6.1 Diverzita buněk našeho těla

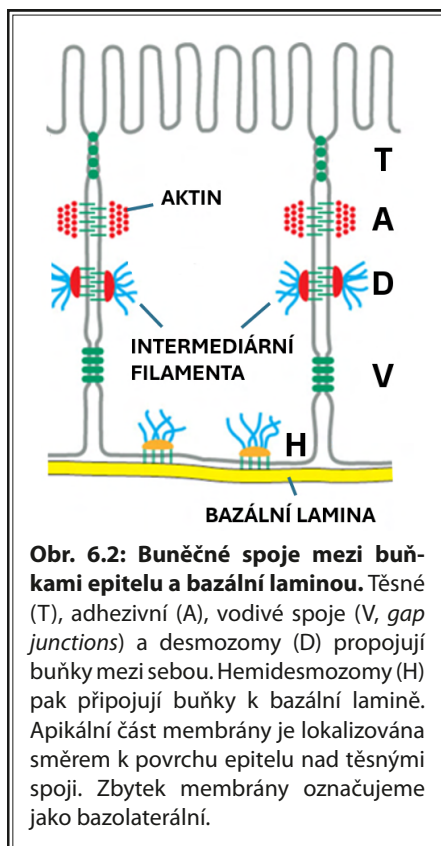
Každá buňka lidského těla (s výjimkou pohlavních buněk nebo imunitních T a B lymfocytů) obsahuje prakticky totožný genetický materiál – tedy stejný soubor genů. Přesto je zřejmé, že nervová buňka v mozku vypadá i funguje úplně jinak než třeba buňka svalová, kožní nebo imunitní. Jak je to možné? Klíčem k této rozmanitosti je **regulace genové exprese** – tedy to, které geny jsou v dané buňce aktivní a přepisují se do RNA (a následně bílkovin), a které zůstávají „vypnuté“. Jinými slovy: buňky si z celé genetické knihovny „čtou“ jen ty kapitoly, které potřebují ke své specializované funkci.



**Obr. 6.1: „Mapa“ buněčných typů v lidském srdci.** Sekvenování RNA z jednotlivých buněk umožňuje vytvořit dvourozměrné znázornění buněčných typů v konkrétní tkáni nebo orgánu. Odlišnými barvami jsou vyznačeny jednotlivé buněčné typy. Obrázek je výsledkem analýzy 269 794 buněk.

Tento výběr zajišťují hlavně tzv. **transkripční faktory** – bílkoviny, které se vážou na specifická místa v DNA a ovlivňují, zda se daný gen bude přepisovat (transkribovat), nebo ne. Různé kombinace transkripčních faktorů působí v různých typech buněk a rozhodují o tom, jaká „programová výbava“ se v buňce spustí. Regulace genové exprese je navíc dynamická – mění se během vývoje organismu, ale i v reakci na signály z okolí, např. hormony, živiny nebo stres. To umožňuje nejen vznik různých typů buněk během vývoje jedince, ale i jejich přizpůsobení v průběhu života. Tak vzniká **funkční diverzita buněk** – z jedné společné genetické výchozí informace se rozvine složitá a přesně řízená síť tisíců různě specializovaných buněk, které společně tvoří lidské tělo.

A z kolika různých buněčných typů je složeno naše tělo? Nejpřesnější odpověď je, že nevíme. V učebnicích se tradičně píše, že lidské tělo se skládá z 200–250 buněčných typů, které byly typicky popsány díky tomu, že mají unikátní velikost, tvar, umístění v konkrétní tkáni a barví se histologickými barvami konkrétním způsobem. Často se pro odlišení různých typů buněk využívá i tvar a velikost jádra. Již delší dobu ale zažíváme bouřlivý rozvoj funkční histologie založený na metodách, které nám např. na základě unikátní kombinace konkrétních bílkovin na povrchu buněk dovolují rozdělit buňky imunitního systému na desítky unikátních populací. Další metodou, která přepisuje učebnice histologie, je tzv. **single-cell transkriptomika**. Ta je založena na rozdělení tkáni na jednotlivé buňky, z každé jedné buňky jsou pak izolovány a následně sekvenovány molekuly mRNA. Každá buňka je totiž unikátní tím, jaké má bílkovinné složení. Informaci o schopnosti syntetizovat konkrétní bílkoviny nám dává právě analýza **transkriptomu** – souboru RNA konkrétní buňky. Pokud informaci o transkripci na úrovni mnoha jednotlivých buněk mezi sebou srovnáme a vyneseme do grafu, typicky se k sobě do nápadných „obláčků“ teček (každá buňka je reprezentována jednou tečkou) seřadí buňky, které pak všechny můžeme přiřadit do jednoho buněčného typu (**obr. 6.1**). Asi nepřekvapí, že tímto přístupem je možné objevit



**Obr. 6.2: Buněčné spoje mezi buňkami epitelu a bazální laminou.** Těsné (T), adhezivní (A), vodivé spoje (V, *gap junctions*) a desmozomy (D) propojují buňky mezi sebou. Hemidesmozomy (H) pak připojují buňky k bazální lamině. Apikální část membrány je lokalizována směrem k povrchu epitelu nad těsnými spoji. Zbytek membrány označujeme jako bazolaterální.

nové buněčné typy i v lidském (nebo myším, abychom jmenovali nejvíc využívaný biomedicínský modelový organismus) těle, které jsme donedávna považovali za dokonale zmapované. Zjednodušeně řečeno – i buňky, které mají stejný tvar a typ barvení, mohou mít ve skutečnosti výrazně jinou funkci. Asi znovu nepřekvapí, že nejvíc různých unikátních buněčných typů najdeme v mozku, příliš nezaostává imunitní systém, ale např. i fibroblastů (buněk produkujících v pojivových tkáních mezibuněčnou hmotu) je několik desítek specializovaných typů. Výzkum funkčního propojení jednotlivých buněčných typů včetně identifikace jednotlivých typů buněk nezvládne jedinec, ani jeden výzkumný tým. Hranice poznání při poznávání lidské buněčnosti dnes posouvají vědecká konsorcia, zde konkrétně Human Cell Atlas, do kterého je zapojeno více než 300 vědců z 99 zemí (odkaz na jeho web v doporučené literatuře).

Podobně jako pro klasifikaci organismů, i pro buňky v našem těle je možné nalézt vyšší „taxony“. Těmi nejvyššími, pomyslnými buněčnými „říšemi“ jsou kategorie epitelální, pojivové, svalové a nervové buňky. Neberte toto rozdělení jako dogma, některé buněčné typy jsou na jejich pomezí, nebo jsou schopné „přepínat“ mezi různými stavy, v některých případech i zásadním způsobem – např. mezi epitelem a pojivem. Na následujících stránkách si představíme typické vlastnosti jednotlivých buněčných „říší“ a uvedeme celou řadu reprezentativních buněčných zástupců, zdaleka se ale nebude jednat o kompletní výčet. Budeme při tom opakovaně využívat termín **proliferace**, který označuje opakovaný proces buněčného dělení. Tento děj zajišťuje růst, obměnu a regeneraci tkání v těle. Dalším důležitým pojmem je **diferenciace** – proces, při kterém se buňka **specializuje** – získává složení, strukturu a funkce typické pro konkrétní buněčný typ. Diferenciace zajišťuje rozmanitost buněk v mnohobuněčném organismu a vznik funkčně různorodých tkání.

## 6.2 Epitely

**Epitely** jsou typické tím, že jsou složeny z **polarizovaných** buněk (s rozlišenou tzv. apikální a bazolaterální stranou) navázaných na vrstvičku mezibuněčné hmoty – **bazální laminu**. Na bazolaterální straně je typicky několik různých typů **mezibuněčných spojů** (obr. 6.2).

**Apikální** strana má často výběžky – **řasinky (cilie)** obsahující mikrotubuly či **mikrokylky (mikrovilli)** obsahující aktinový cytoskelet (obr. 6.3). Jedná se typicky o nepohyblivé buňky, jak si však dále ukážeme, buňky epitelů při hojení umí změnit tvar a migrovat. Určení typu epitelu bývá morfologicky obtížné, ale výrazně pomáhá exprese specifických **keratinů**. Keratiny jsou proteiny tvořící **intermediální filamenta** v epitelálních buňkách, kterým udělují mechanickou odolnost. Expres konkrétních keratinů je typická pro určité typy epitelů a umožňuje mj. určit původ nádorů nejasného původu (**ráměček 6.C**). Lidská keratinová rodina zahrnuje cca 30 genů, jejichž produkty se v buňkách samsopřádávají do pevných tetramerových struktur.

Epitelové tkáně se liší uspořádáním buněk do vrstev. **Jednoduchý/jednovrstevný epitel** tvoří jedna vrstva buněk. Je vhodný mj. pro výměnu látek (např. v plicích, kapilárách nebo střevech). **Stratifikovaný/mnohovrstevný epitel** má více vrstev, což zajišťuje vyšší ochranu (např. v kůži nebo jícnu). **Pseudostratifikovaný/víceřadý epitel** je tvořen jednou vrstvou buněk, jejichž jádra jsou uložena v různých výškách, což vytváří dojem vrstevnatosti (např. v horních cestách dýchacích). **Přechodný epitel** (urotel) je specializovaný pseudostratifikovaný epitel výstelky močových cest, schopný měnit tvar podle tahu a napětí.



**Obr. 6.3: Apikální výběžky epitelových buněk – mikrovilli a cilie.** A. Průřez mikrovilli enterocytů střevního epitelu. Uvnitř jednotlivých výběžků ohraničených cytoplazmatickou membránou jsou pozorovatelná jednotlivá aktinová vlákna. B. Průřez řasinkami dýchacího epitelu. Uvnitř jednotlivých řasinek je patrné uspořádání mikrotubulů 9+2 (devět dvojic mikrotubulárních dubletů na periferii okolo dvojice centrálních mikrotubulů). Oba snímky z transmisní elektronové mikroskopie (TEM).

Epiteliální buňky mohou být **ploché (dlaždicové)**, **kubické (krychlové)** nebo **cylindrické (válcové)**, a jejich tvar souvisí s funkcí daného epitelu.

Součástí epitelů jsou typicky **kmenové buňky**: nediferencované buňky se schopností polarizovaného dělení (kdy jedna dceřiná buňka zůstává buňkou kmenovou, druhá podléhá diferenciaci), které mohou dále dozrávat v různé typy specializovaných buněk. Právě tato schopnost regenerace a diferenciaci je klíčová pro udržení a obnovu tkání. Podrobnější informace o kmenových buňkách a jejich vztahu k epitelům lze nalézt v **brožuře 53. ročníku BiO**.

Epitely obecně chrání, vstřebávají, vylučují a transportují látky. Když dojde k poškození některého z epitelů, často se dokáží samy opravit. Jen je třeba vyřešit dost podstatný problém, a to, že epiteliální buňky jako takové jsou pro tento účel trochu Pat a Mat. Typicky se totiž pevně drží podložky – bazální laminy – i navzájem mezi sebou mezibuněčnými spoji. Za normálních okolností nejsou schopny příliš měnit tvar, neřkuli se pohybovat do místa poškození a zde zacelovat ránu. Buňkami, které naopak umí všechno potřebné pro hojení poranění, jsou mezenchymální buňky (např. fibroblasty). Ty ale nemusí být přítomné, nebo je jejich zapojení nežádoucí. Jejich aktivitou vzniká totiž mezibuněčná hmota, kterou můžeme pozorovat při a po hojení

jako jizvu. Příliš velká jizva pak může omezit funkci tkáně (např. ve svalu, vystouplé tzv. keloidní jizvy v kůži, zjizvení střev nebo vejcovodů po zánětech, nebo tzv. fibróza plic – mj. komplikující průběh COVID-19).

**6.B TAXONOMIE A DIVERZITA VIRŮ.** (*M. Trávníček*) Pokud ukážete virologovi fylogenetický strom života, bude docela určitě zklamaný, neboť v něm ne najde ani jeden ze svých oblíbených taxonů. Proč tomu tak je, a lze viry vůbec řadit do nějakých vyšších taxonomických celků? Ačkoliv viry stejně jako organismy podléhají genetické evoluci a jsou dokonce nejpočetnějšími biologickými entitami v přírodě, nesplňují některé ze základních podmínek definice života – schopnost samostatné replikace a syntézy proteinů. Ribozomální RNA, která je přítomna u všech organismů, a je tak univerzálním znakem pro porovnávání genetické příbuznosti, u virů zcela chybí. Dosud proto nebylo možné objasnit, kdy se viry v evoluci objevily a jak vůbec vznikly. Některé teorie pracují s myšlenkou, že viry odstartovaly svoji evoluci nezávisle ještě před vznikem prvních buněk, když se na Zemi objevily samostatně se replikující molekuly RNA, které se vyčlenily a později začaly parazitovat na buňkách. Zastánci regresivní teorie naopak tvrdí, že některé velké DNA viry mohly vzniknout například zjednodušením buněčných parazitů. Zatím neexistuje jednotný názor na to, která teorie je pravděpodobnější, a je klidně možné, že různé skupiny virů mají různý původ. Analýzy příbuznosti jednotlivých druhů virů nám rovněž komplikuje i velmi rychlá proměnlivost virových genomů, která je způsobena extrémní mutační rychlostí a vzájemným promícháváním genetické informace (rekombinací) mezi viry, a někdy i mezi viry a jejich hostiteli. Z těchto důvodů zkrátka není možné jednoduše vytvořit strom evoluční příbuznosti a propojit ho se stromem života. Naději do této taxonomické anarchie vnesl v roce 1966 **Mezinárodní výbor pro taxonomii virů (ICTV**, z angl. *International Committee on Taxonomy of Viruses*), který začal viry rozdělovat do společných skupin podle známých biologických vlastností (např. morfologie kapsid, přítomnost membránového obalu, patogeneze).

V 70. letech 20. století pak David Baltimore vytvořil **Baltimorovu klasifikaci virů** (viz **Obr. 6.B.1**), která umožnila viry třídit do celkem sedmi skupin na základě jejich replikační strategie. Baltimore si všiml, že viry se stejným typem genetické informace sdílejí v infikovaných buňkách stejnou dráhu vedoucí k produkci mRNA, podle které buňka syntetizuje virové proteiny. Přestože Baltimorův systém přesně nevystihuje genetickou příbuznost virů, slouží dodnes jako elegantní a přehledná pomůcka pro popis replikačních strategií různých virových skupin. Jak je to ale s genetickou příbuzností virů a jejich taxonomickou nomenklaturou? Teprve enormní rozvoj molekulární

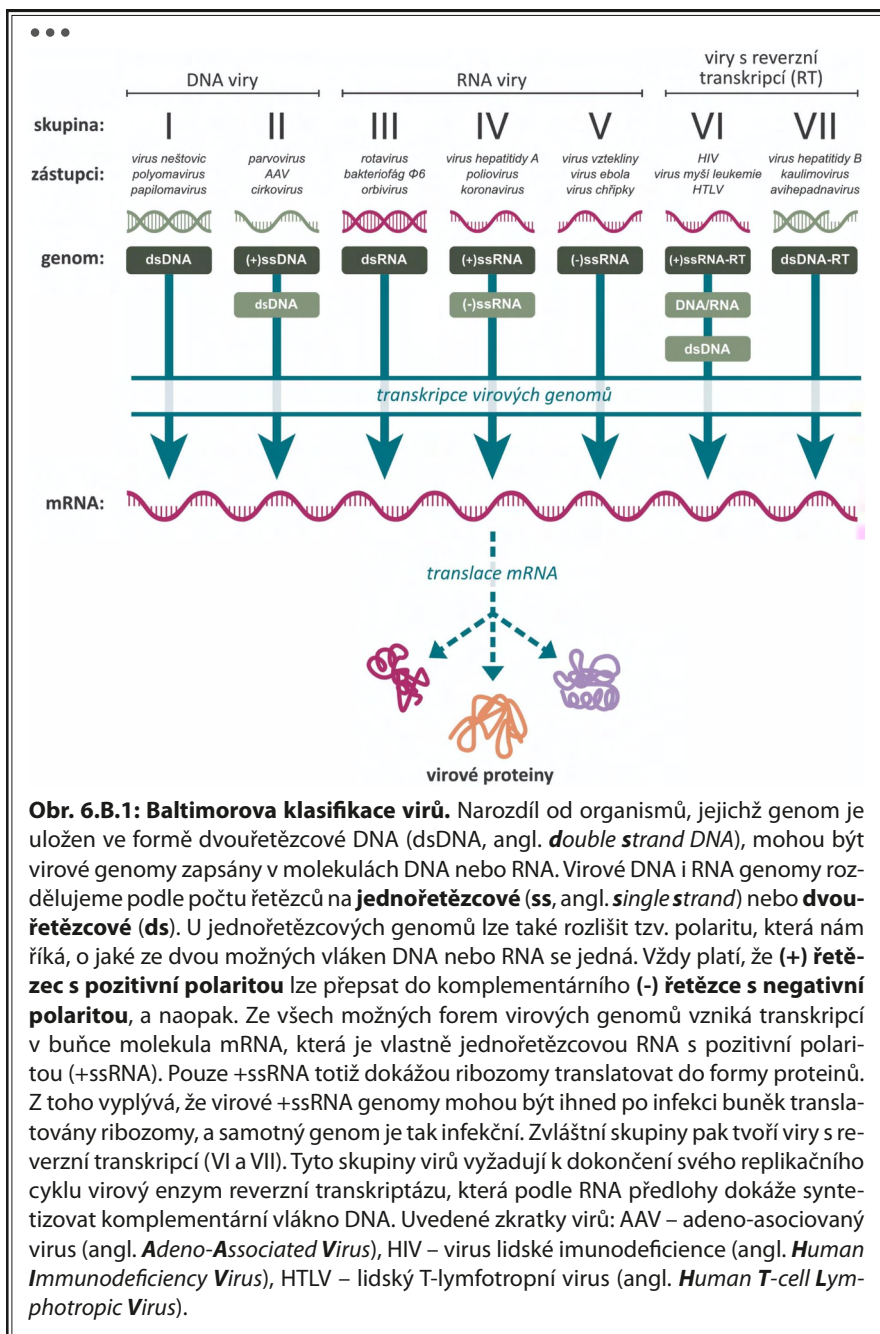
•••

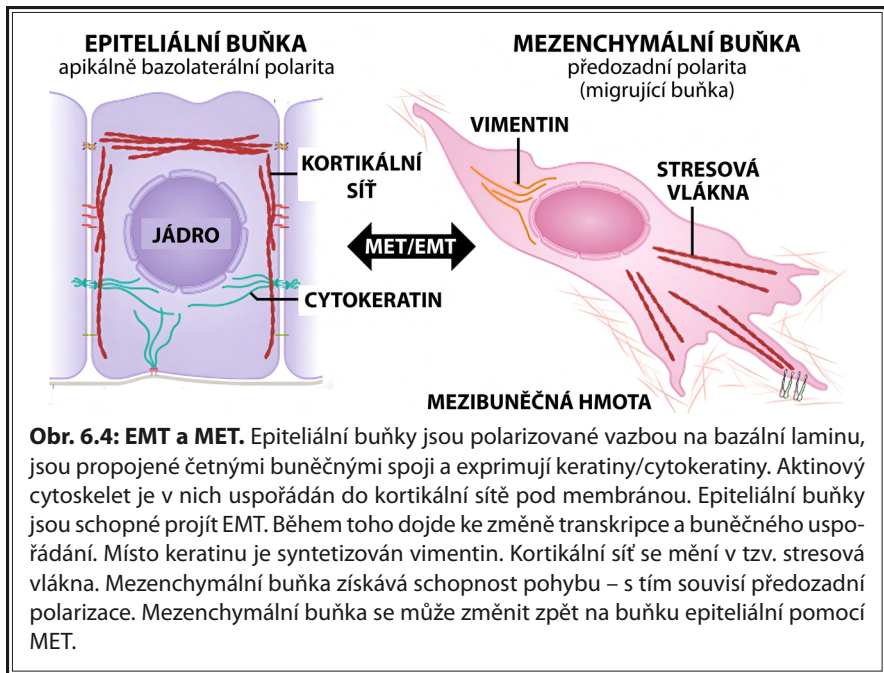
•••

biologie, metod izolace a sekvenace virové genetické informace umožnil objasnit genetickou příbuznost mezi dosud objevenými viry. Podle ICTV lze viry (k roku 2024), obdobně jako organismy, rozdělit do celkem 7 domén (každá s příponou *-viria*), 11 říší (*-viriae*), 22 kmenů (*-viricota*), 4 podkmenů (*-viricotina*), 49 tříd (*-viricetes*), 93 řádů (*-virales*), 12 podřádů (*-virineae*), 368 čeledí (*-viridae*), 213 podčeledí (*-virinae*), 3 769 rodů (*-virus*), 86 podrodů (*-virus*) a 16 215 druhů. Postupně se také upouští od tradičních názvů, často odvozených ze symptomů vyvolávaného onemocnění, a zavádí se standardní binomické pojmenování druhů (např. *virus žluté zimnice*, angl. *yellow fever virus*, nyní nese latinské druhové jméno *Orthoflavivirus flavii*). Je třeba mít stále na paměti, že viry podléhají extrémně rychlé evoluci a například infekce jediné buňky rychle mutujícími RNA virem může vyprodukovat tisíce až desítky tisíc nových virových variant. Stejně tak existují důkazy o tom, že řada virů v evoluci zanikla. Dokladem mohou být tzv. **endogenní retroviry**, které se v přírodě již nevyskytují, ale pozůstatky po jejich infekci nalézáme v jaderné DNA všech obratlovců včetně člověka, kam se jejich genetická informace integrovala (viz **brožura 58. ročníku BiO**, kap. 1.3 a 1.4.2). Obor, který studuje dávno vyhynulé viry, se nazývá **paleovirologie**.

I přes tyto složité výzvy poskytuje virologická taxonomie důležitý vhled do bohaté diverzity virů a společně s obecnou virologií a epidemiologií nám může v budoucnu pomoci předpovědět, jak se budou nově objevené druhy chovat. Příkladem může být epidemie neznámého patogenu roku 1976 v Jižním Súdánu a Zairu (dnešní Demokratická republika Kongo). Izolovaný virus měl neobvyklou vláknitou strukturu podobnou dříve objevenému viru Marburg (objeven 1967 v Německu), a stejně tak způsoboval těžké krvácivé horečky často končící smrtí infikovaných. Imunologické testy navíc potvrdily, že nový virus interaguje se stejnými protilátkami, jako virus Marburg, což naznačovalo, že by viry mohly být skutečně příbuzné. Tento zástupce nejnebezpečnějších virů na světě byl pojmenován podle malé africké říčky Ebola a po boku Marburgu byl zařazen do čeledi *Filoviridae*. S nástupem moderních sekvenčních metod se ale častěji setkáváme s identifikací nových virů na základě genetických analýz. Jinak tomu nebylo ani na počátku nedávné pandemie koronaviru SARS-CoV-2, jehož původní genom se přibližně ze 70 % shodoval s nechvalně známým virem SARS-CoV-1 (*Betacoronavirus pandemicum*). Tato významná genetická podobnost přivedla vědce ke správným odhadům, že nově identifikovaný virus využívá stejný buněčný receptor k infekci buněk, šíří se respirační cestou a má vysoký potenciál patogenicity. První poznatky pak značně urychlily reakci zdravotnických organizací po celém světě a odstartovaly intenzivní výzkum.

•••

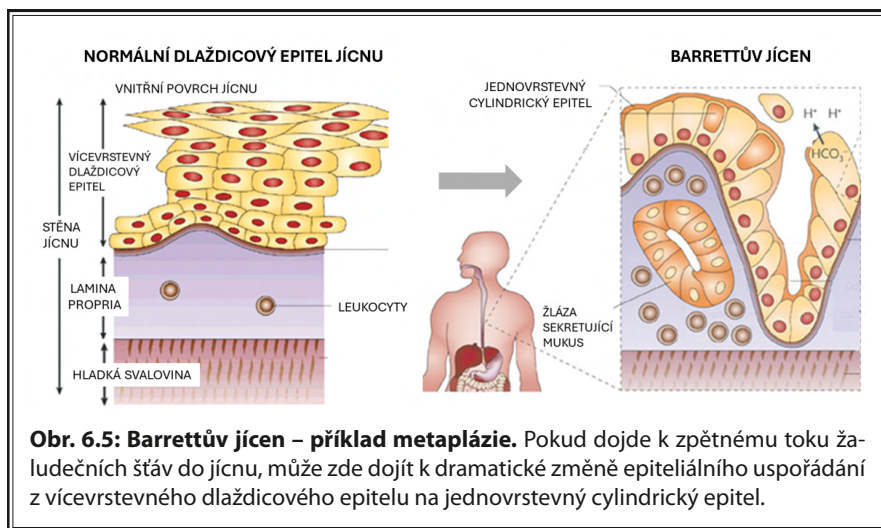




Nebylo by skvělé, kdyby se epitheliální buňky mohly na chvilku pro potřeby hojení změnit v buňky připomínající fibroblasty – schopné migrovat a rozprostřít se – a pak po odvedené práci se zase vrátit do původního stavu? Jako spousta dalších výborných nápadů, i tento byl v evoluci zrealizován. Epiteliální buňky jsou totiž schopné tzv. **epiteliálně-mezenchymální tranzice (EMT)**, kdy prodělávají komplexní přestavbu aktinového cytoskeletu, změni povrchové molekuly zodpovědné za mezibuněčné spoje na povrchu buněk a obecně své chování upraví tak, že jsou ideálními opraváři. Změní se přitom exprese několika set genů. Vzniklá buňka může mít vlastnosti **multipotentní<sup>36</sup> mezenchymové kmenové buňky**. Např. při opravě poškozené pokožky místní epitheliální buňky, keratinocyty podstoupí EMT a po uzavření rány podstoupí opačný proces – **mezenchymálně-epiteliální tranzici (MET)**, **obr. 6.4**. EMT následovanou MET je obdobně opravováno například poškození epitelu dělohy během menstruačního cyklu. Existence EMT vysvětluje i to, že buňky nádorů odvozené od epitelů, které by se normálně neměly po těle pohybovat, mohou vytvářet metastázy. Nádorové buňky tak „zneužívají“ původního vynálezce určeného pro opravy poškození epitelů a není překvapivé, že inhibitory EMT mohou mít velký terapeutický potenciál při léčbě metastázujících nádorů.

Někdy se v těle může vyskytnout histologické uspořádání, které by se v tomto místě nemělo nacházet, což je výsledkem transformace původního buněčného typu

<sup>36</sup>Se schopností se diferencovat do celé řady buněčných typů.



**Obr. 6.5: Barrettův jícen – příklad metaplázie.** Pokud dojde k zpětnému toku žaludečních šťáv do jícnu, může zde dojít k dramatické změně epiteliálního uspořádání z vícevrstevného dlaždicového epitelu na jednovrstevný cylindrický epitel.

na jiný. Tento proces, známý jako **metaplázie**, bývá většinou vyvolán stresovými faktory (chemické, fyzikální či infekční povahy, či jejich kombinací). Zjednodušeně lze říci, že původní buněčný typ „zjistí“, že už nevydrží nové podmínky a buď se přímo změní v jiný buněčný typ, nebo je nahrazen. Pokud se prostředí vrátí do původního stavu, dochází zpravidla k návratu buněčných typů. V některých případech jen velmi pomalu, případně ne do plně funkčního původního stavu. Metaplázie mohou přecházet v **prekancerózy** (představně vzniku nádoru), mj. proto, že při nich dochází ke stimulaci buněčného dělení a obecně ke změnám regulace buněčné exprese. Často dochází ke změně původního epiteliálního uspořádání ve vícevrstevný dlaždicový epitel, který se v řadě míst osvědčuje jako výborný typ ochrany před vnějším prostředím. To je i případ přeměny řasinkového epitelu při dlouhodobém dráždění dýchacích cest cigaretovým kouřem nebo přeměny epitelu žlučovodu a žlučníku při neustálém mechanickém dráždění žlučovými kameny. Dalším případem může být tzv. Barrettův jícen (vyvolaný zpětným tokem obsahu žaludku do jícnu, který způsobí dlouhodobé vystavení nízkému pH a trávicím enzymům), kdy dochází ke změně vícevrstevného dlaždicového epitelu v epitel cylindrický. Ke změně zde může přispět i migrace buněk (včetně kmenových) ze žaludku (**obr. 6.5**).

### *Žlázové epitely a myoepitel*

Typickou funkcí epitelů je vylučovat a transportovat nejrůznější molekuly. Není tedy překvapivé, že epiteliální buňky jsou typickou součástí žláz. Žláza je tělní struktura, která **sekretuje** (aktivně produkuje do extracelulárního prostředí) specifický produkt. Žlázy je možné dělit podle celé řady hledisek, např. podle toho, z kolika jsou tvořeny buněk (**jednobuněčné**, popř. **mnohobuněčné**) nebo kam sekretují svůj produkt (**endokrinní** vs. **exokrinní**).

## 6.C PROČ JE KAŽDÁ „RAKOVINA“ JINÁ NEMOC: DIVERZITA NÁDORŮ.

(O. Šimek) Nádory představují autonomní (samovolný) růst tkáně, tedy růst, který se vymyká celotělové regulaci. Obvykle přerůstají okolní tkáně a nemají pro organismus žádnou praktickou funkci.

Byť příčina vzniku všech nádorů není přesně známa, existuje mnoho faktorů, o nichž víme, že zvyšují riziko jejich rozvoje během života. Jistě si sami vzpomenete na varování na cigaretových krabičkách – a právem. Kouření je totiž jedním z nejznámějších a nejzbytečnějších rizikových faktorů vzniku nádorů. Pojem **karcinogen**, pod který lze tyto látky shrnout, se běžně používá, ale není zcela přesný. Doslovně znamená „látko vyvolávající rakovinu“, avšak ve skutečnosti karcinogeny „pouze“ poškozují DNA. Kromě nejrůznějších chemických látek, např. jedů či kouřových zplodin, musíme zmínit i fyzikální faktor – ionizující záření. Záření je v prostředí v malé míře přítomno neustále a nejcitlivější na poškození způsobené zářením jsou rychle se dělící buňky. Existují i tzv. biologické karcinogeny. Sem bychom zařadili lidský papilomavirus (HPV), který svou aktivitou vyvolává karcinom děložního čípku, ale také třeba jazyka nebo jícnu (kde je podobný epitel). Dále třeba též viry hepatitid (konkrétně chronické hepatitidy B a C) spojované s rozvojem karcinomu jater. Mezi bakterie spojované s rozvojem nádorů bychom mohli zařadit *Helicobacter pylori*, jejíž vliv se předpokládá u vzniku karcinomu žaludku. Z mnohobuněčných parazitů stojí za zmínku krevnička močová (*Schistosoma haematobium*) – motolice parazitující v cévách močového měchýře lidí a podílející se na vzniku jeho karcinomu.

Každá slušná buňka se snaží poškozenou DNA opravit, a pokud to není možné, umírá apoptózou. Kritické jsou však mutace v genech hlídajících stabilitu DNA – jejich poškození zvyšuje pravděpodobnost dalších poškození. Nejdůležitější gen spojený s kontrolou poškození DNA je **TP53** (dokonce si v literatuře vysloužil přezdívku „strážce genomu“), jehož produkt, protein **p53**, funguje jako klíčový faktor ochrany genomu. Mutace v obou kopiích genu *TP53* jsou přítomny přibližně u poloviny všech maligních (zhoubných) nádorů. Nádory jsou tedy ve své podstatě onemocněním **spjatá s poškozením genomu**. Zjednodušeně se jedná o situaci, kdy jedna buňka získá set mutací, který jí umožní se nekontrolovaně množit a přerůstat okolní tkáň. Takový nádor je zpočátku **monoklonální** – pochází z jediné mateřské buňky, ovšem postupem času se v geneticky nestabilních buňkách mutace množí a nádor může své chování i úplně změnit.

Nádorová transformace může nastat v jakékoli tkáni, ale některé tkáně jsou k ní náchylnější. Nejohroženější jsou buď **rychle proliferující tkáně** (tj. tkáně, jejichž buňky se rychle dělí a obnovují), nebo tkáně vystavené karcinogenům ve větší míře (povrchové epitely). Kromě dlouhodobého působení kar-

•••

•••

cinogenů zde hraje roli i věk – čím déle buňky existují, tím více mutací se v nich může nahromadit. Proto jsou nádory běžnější u starších osob. Vzácně se stává, že se člověk narodí již s mutací v jedné kopii genu důležitého pro stabilitu DNA. Tito lidé mají vyšší pravděpodobnost rozvoje nádorových onemocnění v mladším věku a za neobvyklých podmínek – například vznikají nádory u jiného pohlaví, než je typické a bez přítomnosti obvyklých rizikových faktorů. Příkladem jsou mutace v **genech BRCA**, které zvyšují riziko nádorů prsu nejen u žen, ale i u mužů.

Nádory podle biologického chování dělíme na **benigní** a **maligní**. **Benigní (nezhoubné) nádory** jsou nádory, které svým růstem neohrožují život. I benigní nádory však mohou lokálně poškozovat zdravé okolní tkáň. Už se v nich nachází určité genetické poškození – může vést k nestabilitě genomu a dojít k tzv. malignizaci – přechodu z benigního, „klidného“ nádoru do maligní, agresivnější formy. **Maligní (zhoubné) nádory** jsou nádory, které svým růstem přímo ohrožují život člověka. Tyto nádory mohou vznikat jak zmiňovanou malignizací z nádoru benigního (toto je typické např. pro kolorektální karcinom, který vzniká často na podkladě benigního polypu) nebo vznikají *de novo*.

Pojem maligní nádor je často nahrazován termínem **rakovina** (angl. *cancer*). Toto slovo, které právem vyvolává negativní reakce (v civilizovaném světě patří úmrtí na zhoubné novotvary mezi nejčastější příčiny úmrtí) není pro potřeby biologa nebo lékaře vždy nejvhodnější a je v podstatě nicneříkající. Skrývá se pod ním celá řada nádorů s velmi odlišným chováním a prognózou. Co mají téměř všechny maligní nádory společné je agresivní růst, vysoká míra genomové nestability, schopnost skrýt se imunitnímu systému (vedle genů genomové stability se jedná o druhou linii odstraňující poškozené buňky), schopnost přizpůsobovat si metabolismus celého organismu ve svůj prospěch (nádor například přesvědčí tělo, aby mu dotvořilo cévní zásobení) a schopnost zakládat vzdálená ložiska růstu od původního místa vzniku, tzv. **metastázy**.

Nádory jako takové se biologicky klasifikují podle typu tkáňe, ze které vycházejí nebo ji svým způsobem růstu napodobují. Maligní nádory z povrchového epitelu se nazývají **karcinomy**, nádory ze žlázového epitelu **adenokarcinomy** (od řeckého *aden* = žláza). Máme tedy např. karcinom kůže nebo močového měchýře, a adenokarcinom pankreatu nebo střeva (epitel sliznic se v této klasifikaci považuje za epitel žlázový); samotné nádory z těchto tkání také často produkují nějaký sekret. Sice máme, často z historických důvodů např. kolorektální karcinom, biologicky se ovšem nejčastěji jedná o adenokarcinomy, mnohdy s hlenotvornými buňkami. Maligní nádory z pojiv se nazývají **sarkomy**. Sarkomy patří mezi vzácné nádory a častěji vznikají v ob-

•••

•••

dobí růstu. Maligní nádory krve a lymfy se označují buď jako **leukemie** nebo **lymfomy**. Leukemie jsou nádory z krvetvorných buněk kostní dřeně, kdy se nádorové buňky objevují přímo v krvi, zatímco lymfomy jsou nádory lymfatických orgánů (tedy nejčastěji lymfatických uzlin, ale také například sleziny a dalších orgánů). Lymfomy rostou jako ložiska buněk podobných lymfocytům a nádorové buňky v krvi pro ně nejsou typické. Lymfomy často vznikají v terénu chronického zánětu. Některé vznikají např. v souvislosti s infekcí virem Epstein-Barrové (EBV).

Nádory z buněk nervové soustavy se klasifikují obtížně. Obvykle nemají tendenci tvořit vzdálené metastázy a nevykazují vždy typické „maligní chování“, přesto se tak často klasifikují. Už svým růstem v nekomplexnějším systému našeho těla mohou svého nositele přímo ohrožovat na životě. Zásadní je ale v klasifikaci závažnosti, kde v nervové soustavě se daný nádor nachází. Nádory nervové soustavy vznikají typicky z gliových buněk a jmenují se podle typu glie, ze které vznikají. Nádory odvozené od Schwannových buněk se označují jako **schwannomy**. Vznikají typicky na periférii, časté jsou i na sluchovém nervu. Byť jsou ze své biologické podstaty benigní, funkci nervu, na kterém rostou, mohou narušit. I astrocyty jsou spojeny s celou řadou nádorů, tzv. **astrocytomů**. Z neuronů nádory v podstatě nevznikají, protože se neurony v dospělosti již běžně nedělí. V raném dětství se může vyskytnout tzv. **neuroblastom**, nádor z buněk podobných nezralým neuronům.

Toto rozdělení je ovšem spíše orientačního charakteru. Už podstatou svého vzniku – náhodných mutací v DNA, je každý nádor jedinečný, a tudíž je třeba na něj pohlížet individuálně. Vytvořit všeobecný lék na „rakovinu“ je tedy velmi nepravděpodobné – léčba každého nádoru vyžaduje přístup dle jejich typu a molekulární podstaty vzniku. Běžnou praxí v moderní medicíně je proto specializovaná cílená léčba pod taktovkou multidisciplinárního týmu.

**Endokrinní žlázy** postrádají systém kanálků a vývodů. Typicky produkují hormony – **exocytózou** je sekretují do mezibuněčného prostoru. Odtud vstupují do krve, popř. lymfatického systému a jsou roznášeny po těle k cílovým tkáním. Neexistuje jednodušná struktura endokrinních žláz – spadají sem struktury od rozptýlených buněk mezi buňkami jiných typů (např. ve středě nebo mozku) až po kompaktní mnohobuněčné orgány s jasně definovanou sekreční aktivitou (např. Langerhansovy ostrůvky pankreatu, štítná žláza, příštítná tělíska). Zde je třeba zmínit velice podstatnou skutečnost: **ne všechny endokrinní žlázy jsou tvořeny epiteley!** Například v CNS se nacházejí neurohypofýza, hypothalamus a šišinka, kde sekrety produkují neurony.

**Exokrinní žlázy** sekretují svůj produkt do vnitřních dutin (např. pankreas, slinné žlázy) nebo na povrch těla (např. potní nebo mléčné žlázy). V epitelech vystylajících povrchy typicky najdeme jednobuněčné exokrinní žlázy, které produkují **muciny** (glykoproteiny vážící na sebe velké množství vody). Mucin s navázanou vo-

dou pak označujeme jako **mukus** – hlen chránící a zvlhčující povrchy sliznic. Typickým zástupcem těchto žláz je **pohárková buňka**. Název je odvozen od typického pohárkovitého tvaru skleničky na víno s rozšířenou bazální částí a mírně zúženou apikální částí. V apikální části najdeme sekretorický systém (endoplazmatické retikulum, Golgiho systém a sekreční váčky). Pohárkové buňky můžeme typicky nalézt v dýchací, rozmnožovací a trávicí soustavě, kde obvykle vznikají ze společné kmenové buňky s ostatními buněčnými typy z jejich okolí. Při chybné nadprodukci pohárkových buněk může dojít k hyperprodukci hlenu, typicky u chronických bronchitid nebo astmatu. Přítomnost pohárkových buněk v jícnu je dále indikací výše zmíněného Barrettova jícnu.

Mnohobuněčné exokrinní žlázy obsahují sekreční část a různě složitý kanálek. Okolo těchto dvou částí je pojivo zajišťující krevní zásobení a inervaci. Pojivo zároveň žláze uděluje mechanickou odolnost a často napomáhá její organizaci do laloků a lalůčků. Změnu tvaru žláz – potních, mléčných, slzných či slinných – zajišťují **myoepiteliální buňky**, které se umí stahovat a které těsně přiléhají k ostatním epiteliálním buňkám žlázy. Myoepiteliální buňky tvarem připomínají hvězdu nebo chobotnici – z těla buňky vyběhá 4–8 výběžků obklopujících sekreční jednotku příslušné žlázy. Stahem myoepiteliální buňky dojde k vypuzení sekretu podobně, jako když mačkáme citron. Naše dlaň s prsty se v tomto ohledu docela podobá morfologii a funkčnosti myoepiteliálních buněk.

### *Mezotel*

**Mezotel** je od mezodermy odvozený jednovrstevný deskovitý epitel pokrývající vnitřní orgány v tělních dutinách i samotné tělní dutiny – hrudní dutinu i dutinu břišní. **Peritoneum** je označení pro mezotelový obal vystýlající dutinu břišní spolu s tenkou vrstvou pojivové tkáně. Mezotel též pokrývá mužské reprodukční orgány uložené v dutině břišní a šourku a také vnitřní ženské reprodukční orgány. Mezotel tvoří jedna vrstva plochých buněk; vzácně může být i kubický. Apikální povrch mezotelu je pokryt mikrovilli, které zvětšují jeho povrch a usnadňují sekreci lubrikačních molekul, které umožňují hladké klouzání orgánů v tělních dutinách bez mechanického poškození.

### *Dýchací epitel*

Jako **dýchací epitel** se označuje několik typů epiteliálního uspořádání typického pro dýchací cesty a plicní sklípky (alveoly). V dýchacích cestách se vyskytuje řasinkový víceřadý cylindrický epitel, který slouží k jejich zvlhčení a ochraně. Jedná se i o fyzikální bariéru proti průniku patogenů. Koordinovaný pohyb řasinek umožňuje jeho kontinuální čištění. **Řasinkové buňky**, nejčastější buňky v epitelu dýchacích cest, zde spolupracují s pohárkovými buňkami, jejichž hlen slouží jako pracho- a bakteriolapka. Pohyb řasinek tento hlen posouvá pryč od nosních struktur (horních cest dýchacích) a od alveolů k hltanu, kde je spolknut a následně stráven. Epitel dýchacích cest směrem dovnitř přechází v jednovrstevný kubický epitel, a nakonec dlaždicový epitel al-

**6.D CYSTICKÁ FIBRÓZA.** Učebnicovým genetickým onemocněním člověka je cystická fibróza spjatá s poruchou proteinu **CFTR** (*Cystic Fibrosis Transmembrane conductance Regulator*), který přes plazmatickou membránu buněk přenáší chloridové ionty ven z buňky. Ionty pak za sebou osmoticky „táhnou“ vodu. Takto je například ředěn hlen na sliznicích či regulováno množství soli v potu. Nejběžnější mutace v genu *CFTR*, mutace  $\Delta F508$ , vede k delecí aminokyseliny fenylalaninu na pozici 508 v proteinu. Ten se pak nesloží správně a nedostane se na membránu buňky. Existuje však více než 1500 dalších, méně častých mutací, které mj. ovlivňují funkci, množství nebo stabilitu proteinu CFTR. Pokud se sejdou mutace v obou kopiích genu nositele, nemoc se projevuje v plicích (hustý hlen, který se obtížně vykašlává, problémy s infekcemi dýchacích cest), dále však ovlivňuje i pankreas nebo třeba střevo. Četnost různých mutantních variant se v lidských populacích liší, obecně je velmi vysoká u Evropanů. Důvodem je fakt, že u heterozygotů (nositelé jedné normální, jedné mutantní kopie) poskytují evoluční výhodu – možnou ochranu proti průjmovým onemocněním nebo tuberkulóze.

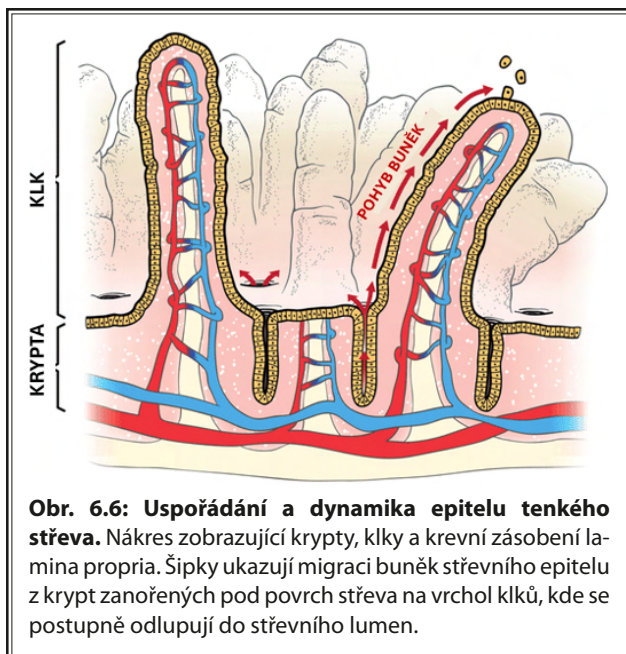
veolů a alveolárních vývodů. Počet pohárkových buněk se směrem k průdušinkám výrazně snižuje a jejich úkol zde přebírají **paličkové buňky**. Dalším důležitým typem buněk v plicích jsou plicní neuroendokrinní buňky, které tvoří asi 0,5 % buněk plicního epitelu a vylučují různé biologicky aktivní látky. Nově objeveným typem buněk v dýchacím epitelu jsou **ionocyty**, které obsahují velké množství chloridového přenašeče **CFTR** a mohou hrát roli při vzniku plicní nemoci cystické fibrózy (**rámeček 6.D**).

Specifickou histologickou organizací mají plicní sklípky (alveoly), ve kterých dochází k výměně dýchacích plynů. Nachází se zde jednovrstevný dlaždicový epitel složený ze tří základních buněčných typů. Jedná se o pneumocyty dvou typů (I a II) a alveolární makrofágy. Ty nejsou stabilní částí epitelální vrstvy, ale pohybují se mezi lumen (dutinou) sklípků, kde fagocytují, a pojivem plic. **Alveolární makrofágy** se označují jako prašné buňky: jsou občas tak plné špíny, že je pod mikroskopem vidíme načernalé. **Pneumocyty typu I** jsou extrémně ploché (jejich tloušťka je v některých případech pouze 25 nm) a tvoří bariéru, na které dochází k difuzi plynů. **Pneumocyty typu II** vylučují **plicní surfaktant** (z angl. *surface active agent*) a mohou se diferencovat v typ I. Surfaktant je složen z fosfolipidů snižujících povrchové napětí, což je nezbytné k zabránění kolapsu alveolů.

#### *Střevní epitel*

**Střevní epitel** má zásadní úlohu při vstřebávání živin a současně slouží jako bariéra mezi tělem a agresivním vnitřním prostředím střeva. To obsahuje velké množství bakterií a trávicích enzymů. Aby mohl vstřebat co nejvíce látek, má střevní epitel velmi zvětšený povrch – a to hned několika způsoby. Kruhové záhyby střeva zpomalují průchod tráveniny a zvětšují plochu přibližně trojnásobně. Další přibližně desetinásobně

zvětšení zajišťují **střevní klky** a **krypty**, a největší přínos (asi dvacetinásobné zvětšení) poskytují mikrokilky (mikrovilli) na povrchu **enterocytů** (resorpčních buněk). Tyto jemné výběžky, dlouhé zhruba 1  $\mu\text{m}$ , tvoří tzv. **kartáčový lem**. Ten je součástí apikální strany enterocytu, který obsahuje velké množství glykoproteinů schopných vázat velké množství vody. Tato hydratovaná vrstva se nazývá glykokalyx. Na apikální straně je velké množství transportérů a enzymů, které pomáhají štěpit živiny na vstřebatelné části. Enterocyty tak umožňují vstřebávání například aminokyselin, cukrů, tuků, iontů (např.  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ) i vitamínů. Střevní epitel se velmi rychle obnovuje. Např. ke kompletní obměně enterocytů dojde za 3 až 5 dní. Kmenové buňky, které se nacházejí ve spodní části krypt, se neustále dělí a dávají vznik novým buňkám epitelu. Ty se postupně diferencují, většina z nich migruje směrem vzhůru a na konci svého buněčného života se odlupují do střevního lumen (**obr. 6.6**). Výjimkou jsou Panethovy buňky, které zůstávají na dně krypt a mají ochrannou funkci. Produkce antimikrobiálních látek, které pomáhají udržet rovnováhu střevní mikrobioty a bránit průniku patogenů, je regulována prostřednictvím receptorů Panethových buněk pro bakteriální molekulární vzory – **Toll-like receptorů (TLR)**. Ty rozpoznávají specifické struktury, které jsou typické pro mikroorganismy, ale u našich vlastních buněk se nevyskytují. Mezi takové molekulární vzory patří například bakteriální lipopolysacharidy, peptidoglykan nebo bakteriální RNA. Díky těmto rozdílům v molekulární výbavě dokáže imunitní systém rozeznat „cizí“ od „vlastního“ a reagovat pouze tehdy, když je to potřeba.

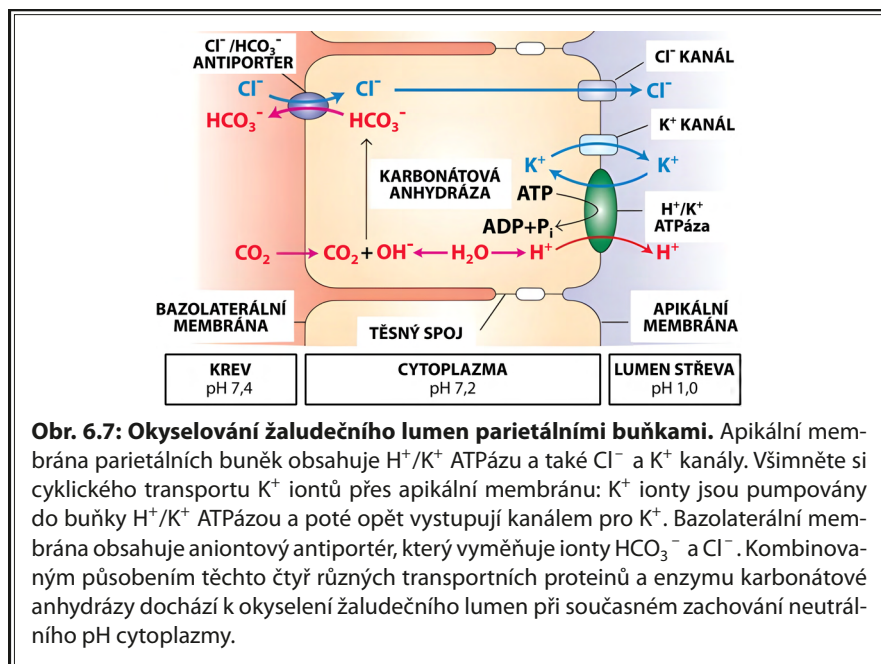


Informování o tom, co se odehrává uvnitř střeva, mají za úkol **M-buňky**, jejichž hlavní funkcí je transportovat materiál z lumen střeva dalším buňkám imunitního systému. Typicky se nacházejí nad **Peyerovými pláty** (lymfoidní tkání střeva sloužící ke komunikaci imunitních buněk a regulaci střevní imunitní odpovědi) v tenkém střevě, obecně **komunikují s imunitními buňkami v lamina propria**, dutině mezi

střevním epitelem a střevní svalovinou vyplněné řídkým vazivem, viz dále. Na rozdíl od ostatních buněk střevního epitelu jsou vysoce endocyticky a fagocyticky aktivní, se schopností **transcytózy**. Ta spočívá v pohlcení materiálu apikální stranou, jeho přenosu váčkovým transportem k bazální straně a zde jeho vyloučení exocytózou. Opačným směrem se pomocí transcytózy dostávají do lumen střeva protilátky, konkrétně slizniční izotyp IgA. Informovat o přítomnosti střevních patogenů dokážou i tzv. „tuft cells“ s typickou čupřinou výběžků, na nichž jsou zřejmě aktivní chuťové receptory. Tyto buňky hrají roli při spuštění imunitní odpovědi založené na protilátkách, typicky např. při infekci parazitickými červy.

### Epitel žaludku

Podobně jako v případě střeva, i epitel žaludku je jednovrstevný cylindrický. V místě označovaném jako *ostium cardiacum* (kardie, vyústění jícnu) dochází k ostrému přechodu z vícevrstevného dlaždicového epitelu jícnu na žaludeční epitel. Povrch žaludečního epitelu je výrazně zvrásněný – epitel se vchlipuje a tvoří hluboké úzké prohlubně, invaginace. V invaginacích dochází ke koordinované produkci trávicích a ochranných sekretů vylučovaných **žaludeční jamkou**, která obsahuje specifický typ žaludečních žláz. V žaludku najdeme celou řadu buněčných typů. Mimořádným žaludečním buněčným typem jsou **parietální buňky**, jejichž hlavní funkcí je produkce **HCl**. Typickým rysem parietálních buněk je vysoce rozvětvený systém invaginovaných kanálků (*canaliculi*) vysoce zvětšující povrch jejich apikální strany, kde je



**6.E MELANOGENEZE.** Produkci melaninu označujeme jako **melanogenezi**. Melanin má za úkol chránit před UV zářením. Konkrétně UV-B záření aktivuje melanogenezi. Vzniklý melanin účinně UV-B záření pohlcuje a chrání tak spodní vrstvy pokožky před vznikem kyslíkových radikálů a poškozením. Rozdíl v pigmentaci jednotlivých jedinců není dán počtem melanocytů, ale jejich aktivitou, popř. poměrem mezi různými typy melaninů – **eumelaninu** a **feomelaninu**. Lidé s albinismem mají typicky mutaci v enzymu **tyrozináze**, existuje však celá řada dalších postižených genů vedoucích ke ztrátě/poruchám pigmentace. Odlišná pigmentace různých lidských ras je mj. podmíněna odlišným pH v melanozomech regulujícím aktivitu tyrozinázy. V neutrálním pH je tyrozináza neaktivnější – tato situace je typická u lidí s vysoce melanizovanou pokožkou, naopak ti se světlou kůží mají typicky pH melanozomálního lumen kyselý. Předpokládá se, že regulace melanozomálního pH je závislá na aktivitě protonové pumpy vakuolární ATPázy.

aktivním transportem sekretována HCl. Pro parietální buňky je specifická vodíko-draslíková ATPáza ( $H^+/K^+$  ATPáza), která je schopná transportovat  $H^+$  (protony) proti koncentračnímu gradientu 3 000 000 : 1. Jedná se o suverénně nejstrmější chemický (i elektrochemický) gradient v našem těle. Potřebné protony vznikají disociací kyseliny uhličitě ( $H_2CO_3$ ). Ta v parietálních buňkách vzniká reakcí oxidu uhličitého a vody pomocí enzymu **karbonátové anhydrázy (karboanhydrázy)**. Bikarbonátový (hydrogenuhlíčanový) iont  $HCO_3^-$  je bazální stranou parietální buňky vyměněn za extracelulární  $Cl^-$  a difunduje do krve. V buňce přítomné draselné a chloridové ionty pak difundují po koncentračním spádu do kanalikulů příslušnými iontovými kanály. Výsledkem těchto dějů je vysoce kyselý pH žaludku, které je optimální pro **denuraci** proteinů v potravě nebo **aktivaci zymogenů** (neaktivních forem enzymů; např. aktivaci neaktivního pepsinogenu na aktivní pepsin, který následně štěpí proteiny). Dalšími buněčnými typy žaludku jsou **hlavní buňky** produkující mj. **pepsinogen** a celá řada endokrinních buněk. Mezi ně patří např. **G-buňky** produkující gastrin – hormon stimuluje produkci HCl parietálními buňkami nebo **D-buňky** produkující somatostatin inhibující produkci HCl.

### *Epidermis*

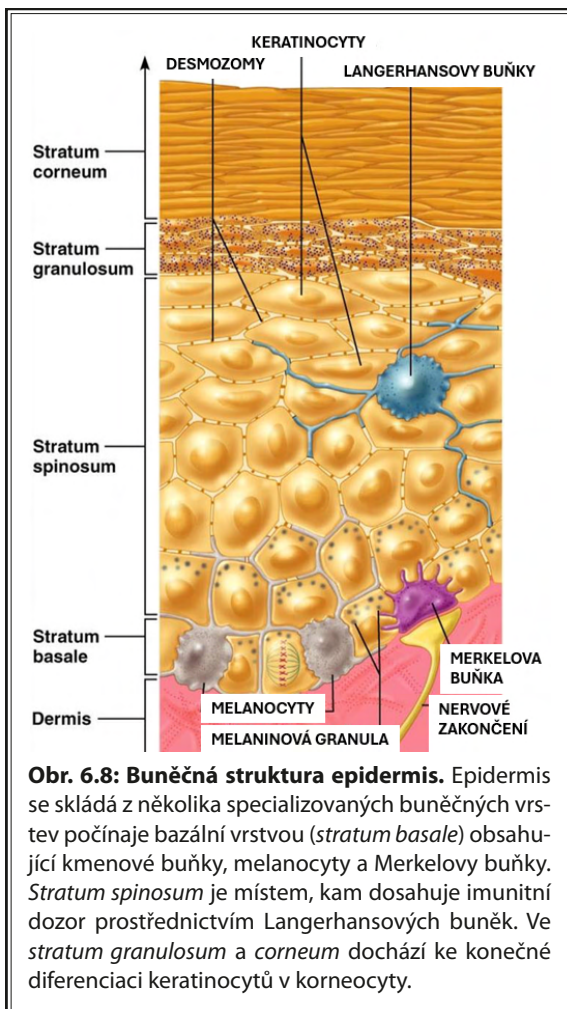
Termínem **epidermis (pokožka)** se označuje povrchová epiteliální vrstva kůže. Primární funkce epidermis je ochrana před vlivy vnějšího prostředí – fyzikálními, chemickými i biologickými (infekce patogeny). Epidermis není cévně zásobená (vaskularizovaná) a přímo inervovaná – živiny a kyslík sem tedy musejí pronikat z vysoce vaskularizované a inervované **dermis (škáry)**, popř. z vnějšího prostředí.

Epidermis je tvořena několika vrstvami, které odrážejí postupnou diferenciaci **keratinocytů**, které tvoří většinu buněk pokožky. Odspodu nahoru rozlišujeme tyto vrstvy: *stratum basale*, *stratum spinosum*, *stratum granulosum*, *stratum lucidum* (pouze v silné kůži, např. na dlaních a chodidlech) a *stratum corneum* (**obr. 6.8**).

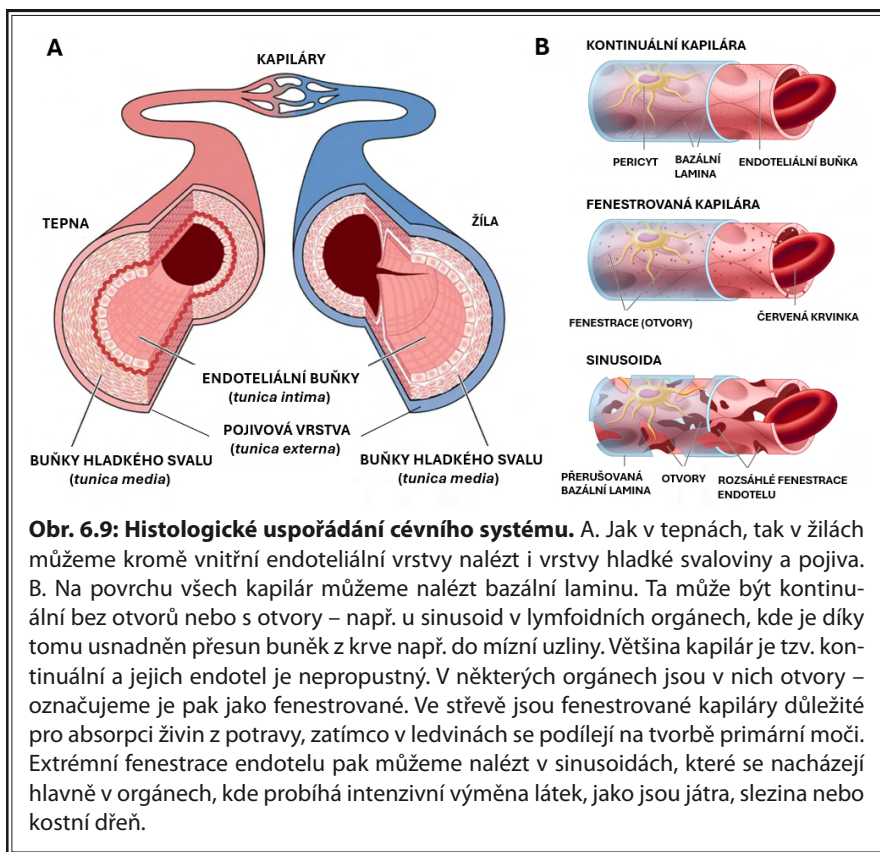
Keratinocyty vznikají v nejspodnější vrstvě (*stratum basale*), kde se dělí a postupně se posouvají k povrchu tím, že se pod nimi stále tvoří nové buňky. Jak keratinocyty stoupají epidermis, mění svou strukturu, produkují specifické typy keratinů a získávají nové vlastnosti. Ve *stratum basale* jsou syntetizovány hlavně keratiny K5 a K14, které poskytují buňkám mechanickou odolnost. Mutace v genech pro tyto keratiny vedou ke genetickému onemocnění *epidermolysis bullosa simplex* („nemoci motýlích křídel“). U této choroby dochází k narušení pevnosti spojení mezi epidermis a dermis, což vede k tvorbě puchýřů i při mírném zatížení. Ve *stratum corneum* se keratinocyty mění na **korneocyty** – mrtvé, zploštělé buňky bez jádra, bohaté na keratin, které tvoří pevnou a voděodolnou vrstvu

chránící tělo před fyzikálními, chemickými i mikrobiálními vlivy. Ve zdravé kůži je proces deskvamace (odlupování korneocytů z povrchu) v rovnováze s produkcí nových keratinocytů. Díky tomu je epidermis udržována v konstantní tloušťce a funkčnosti. Poruchy této rovnováhy – například zvýšené buněčné dělení nebo zpomalené odlučování – mohou vést k patologickým stavům jako je **lupénka** nebo **hyperkeratóza**.

**Melanocyty** jsou buňky odvozené od neurální lišty produkující barvivo melanin. Konkrétně melanin produkují v organelách označovaných **melanozomy** (rámeček 6.E). V pokožce jsou melanozomy transportovány z melanocytů do keratinocytů a jsou zodpovědné za jejich pigmentaci, potažmo pigmentaci kůže a kožních derivátů



**Obr. 6.8: Buněčná struktura epidermis.** Epidermis se skládá z několika specializovaných buněčných vrstev počínaje bazální vrstvou (*stratum basale*) obsahující kmenové buňky, melanocyty a Merkelovy buňky. *Stratum spinosum* je místem, kam dosahuje imunitní dozor prostřednictvím Langerhansových buněk. Ve *stratum granulosum* a *corneum* dochází ke konečné diferenciaci keratinocytů v korneocyty.



**Obr. 6.9: Histologické uspořádání cévního systému.** A. Jak v tepnách, tak v žilách můžeme kromě vnitřní endoteliální vrstvy nalézt i vrstvy hladké svaloviny a pojiva. B. Na povrchu všech kapilár můžeme nalézt bazální laminu. Ta může být kontinuální bez otvorů nebo s otvory – např. u sinusoid v lymfoidních orgánech, kde je díky tomu usnadněn přesun buněk z krve např. do mízní uzliny. Většina kapilár je tzv. kontinuální a jejich endotel je nepropustný. V některých orgánech jsou v nich otvory – označujeme je pak jako fenestrované. Ve střevě jsou fenestrované kapiláry důležité pro absorpci živin z potravy, zatímco v ledvinách se podílejí na tvorbě primární moči. Extrémní fenestrace endotelu pak můžeme nalézt v sinusoidách, které se nacházejí hlavně v orgánech, kde probíhá intenzivní výměna látek, jako jsou játra, slezina nebo kostní dřeň.

(vlasů a chlupů). Melanocyty se nacházejí i na řadě dalších míst těla, například v duhovce oka. **Merkelovy buňky** jsou mechanoreceptory pro **hmatové vjemy** lokalizované ve *stratum basale* epidermis obratlovců. Největší hustota Merkelových buněk je v místech nejcitlivějšího vnímání hmatu – na konečcích prstů a na rtech. Reagují na vibrace o velmi nízké frekvenci (5–15 Hz) a podněty typu tvarů a hran.

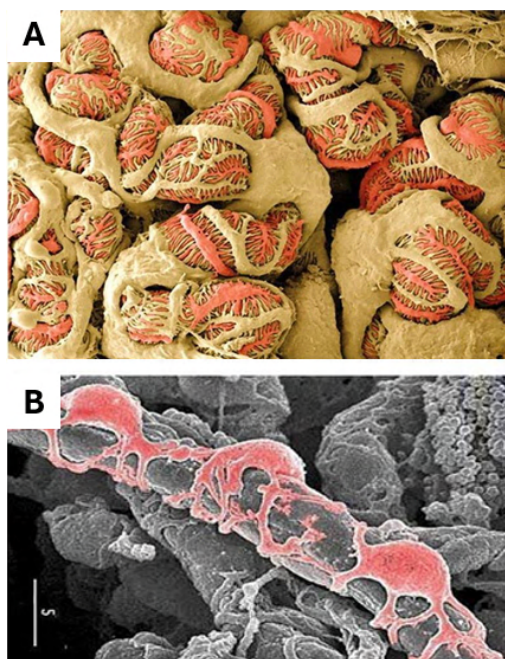
### *Buňky cév*

Tepny a žíly mají vzhledem k jiným potřebám na mechanoelastiku odlišné histologické uspořádání. Tepny musí odolávat vysokému periodickému mechanickému stresu vznikajícímu při srdeční činnosti, proto mají dvě elastické vrstvy navíc a typicky mají ve srovnání se žilami mnohem silnější vrstvu hladké svaloviny (*tunica media*). Jak žíly, tak tepny mají uvnitř vrstvu epitelu **endotelu** (*tunica intima/interna*), bazální stranou navázanou na **bazální lamině**. V obou případech je céva zvenku obalena **vrstvou pojiva** (*tunica adventitia/externa*). Kapiláry jsou tvořeny pouze buňkami endotelu – jedná se v podstatě o tenké trubičky, které mohou být pro ten

nejmenší průměr tvořeny jedinou buňkou „tapetující“ stěnu kapilár (**obr. 6.9**). V některých částech našeho těla funkčně spolupracují s buňkami endotelu další specializované neepiteliální buněčné typy mezodermálního původu, např. podocyty v ledvinách nebo pericyty na mnoha různých místech.

**Podocyty** jsou vysoce specializované buňky ledvinového **glomerulu**. Obalují zde kapiláry a podílejí se na glomerulární ultrafiltraci (**obr. 6.10A**). Kapiláry v ledvinách jsou fenestrované – v endoteliálních buňkách jsou otvory propustné nejen pro vodu a malé molekuly, ale i proteiny. Je tedy potřeba dalších specializovaných buněk, které filtraci dokončí a zabrání průniku proteinů do primární moči. Těmi jsou právě podocyty, které vytvářejí sofistikovanou bariéru filtračních štěrbin mezi výběžky pánožek, které zapadají do výběžků okolních podocytů. „Zazipované“ výběžky jsou propojeny filtračními proteiny. Celé to za normálních okolností funguje jako buněčně-proteinové sítko na proteiny. Pokud nefunguje podocytární filtrační aparát, dochází k proteinurii, pronikání bílkovin do moči.

**Pericyty** jsou buňky ve stěně kapilár a žilek, kde se vyskytují v těsné vazbě na bazální laminu a endoteliální buňky (**obr. 6.10B**). Podílejí se zde na regulaci průtoku krve, aktivní fagocytózou pohlcují zbytky odumřelých buněk a jsou důležitou složkou **hematoencefalické bariéry** (**obr. 6.11**). Pericyty v mnoha aspektech ovlivňují fyziologii endoteliálních buněk, a to prostřednictvím parakrině (do svého okolí) produkovaných faktorů i přímo prostřednictvím vodivých spojů. Pericyty nejsou homogenní buněčnou populací, dokonce byly některými autory označeny jako **pluripotentní mezenchymální kmenové buňky**. Pro tělo by to bylo geniální řešení. Kapiláry se nacházejí v podstatě všude, takže pokud by nikou pro mezenchymální



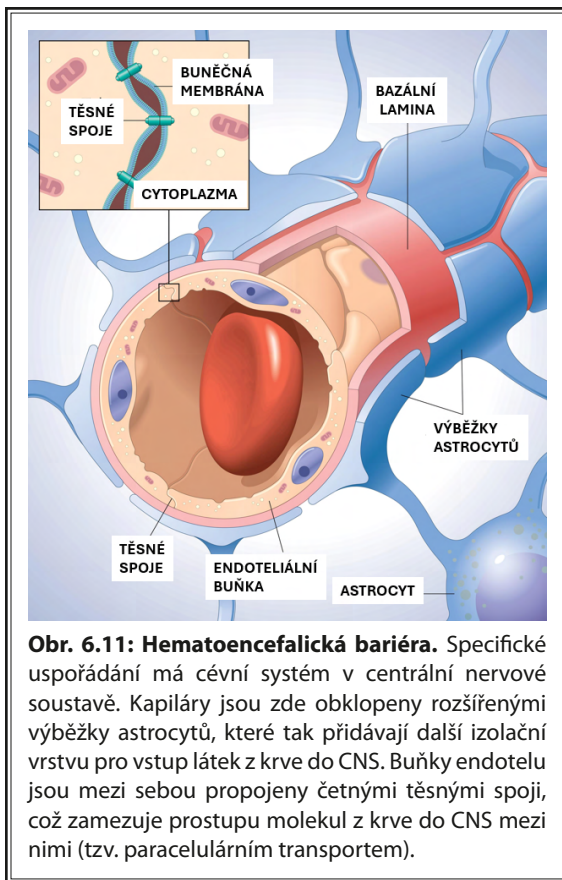
**Obr. 6.10: Podocyty a pericyty.** A. Podocyty (červeně a žlutě) jsou nezbytné pro správnou funkci ledvin, kde pomocí „zazipovaných“ výběžků vytváří filtrační aparát zajišťující vznik primární moči. B. Pericyty (růžové na šedé kapiláře) jsou typickou součástí krevního systému. Oba snímky ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM).

kmenové buňky byl endotel kapilár a zde lokalizovaná bazální lamina, téměř všude bychom měli dostupný velice efektivní regenerativní buněčný typ. To, zda tomu tak skutečně je, se díky rychlému pokroku funkční histologie jistě brzy dozvíme.

### 6.3 Pojivové tkáně

Pojivové tkáně zastávají mechanickou a opěrnou funkci. Vytvírají se z mezodermu, případně z buněk odvozených z neurální lišty – a to hlavně v oblasti hlavy (viz kap. 4.1). Kromě toho, že pojivová tkáň vytváří kosti, chrupavky nebo šlachy, je také součástí struktury tkání a orgánů s převahou jiných tkáňových typů. Tvoří např. hierarchizovaný systém obalů svalů a nervů. Typickou vlastností všech typů pojivových tkání je přítomnost velkého množství **mezibuněčné hmoty** (organické a v některých případech anorganické), jejíž konkrétní složení se dle „potřeb“ konkrétní tkáně významně liší. Všechny typy tělních pojivových tkání se rozdělují do dvou základních skupin – na **pravé** (též **vaziva**) a na tzv. **speciální typy pojiv**, do kterých řadíme např. retikulární pojivo, tukovou tkáň, chrupavky, zuby a kosti.

Pojivové tkáně jsou tvořeny širokým spektrem různých buněčných typů (např. osteocyty, osteoblasty, odontoblasty, chondrocyty, adipocyty). Mezibuněčná hmota vaziv, kterou produkují **fibroblasty**, je ve velké míře tvořena **kolageny** různých typů a **elastiny**, produkovanými na různých místech těla v různých poměrech a kombinacích. Vysoké zastoupení elastinu (a fibrilinu) můžeme nalézt v tzv. elastickém vazivu, které musí být pevné, ale deformovatelné s „tvarovou pamětí“ – schopností se vrátit do původního tvaru. Všechny typy pojivové tkáně mohou být odvozeny od mezen-



**Obr. 6.11: Hematoencefalická bariéra.** Specifické uspořádání má cévní systém v centrální nervové soustavě. Kapiláry jsou zde obklopeny rozšířenými výběžky astrocytů, které tak přidávají další izolační vrstvu pro vstup látek z krve do CNS. Buňky endotelu jsou mezi sebou propojeny četnými těsnými spoji, což zamezuje prostupu molekul z krve do CNS mezi nimi (tzv. paracelulárním transportem).

chymální kmenové buňky.<sup>37</sup> Typickou součástí pojiv (zvláště vaziv) jsou různé typy buněk imunitního systému – stabilně jsou zde přítomny různé typy tkáňových makrofágů, žírné buňky nebo eosinofilní granulocyty.

### *Vaziva*

Jako **vaziva** označujeme tu část pojivové tkáně, která plní hlavně mechanickou a vyplňovací či strukturní funkci. Vaziva dále dělíme podle poměru **vláknité** (kolageny, elastiny) a **amorfní** složky mezibuněčné hmoty na **husté** a **řidké**. Typická složka hustého vaziva, kolagen typu I s mimořádnou pevností, tvoří až 25 % hmoty všech proteinů našeho těla. Řidké vazivo má naopak více amorfní složky. **Husté vazivo** slouží k propojování různých tkání našeho těla, popř. tvorbě specializovaných mechanicky odolných struktur. Mezi typické příklady hustého vaziva s orientovanými vlákny ve směru působící síly, tlaku a tahu patří šlachy a úpony. Jinde, např. v dermis nebo v obalu meziobratlové ploténky jsou vlákna orientovaná v různých úhlech dodávající obecnou (všesměrnou) mechanickou odolnost. **Řidké vazivo** se nachází téměř všude po těle, kde vyplňuje prostory mezi svalovými vlákny a fasciemi (povázkami), zpevňuje epitel a tvoří vrstvu obalující nervy nebo cévy. Najdeme jej též v papilární (vnější) vrstvě dermis, v podkoží, blanách dutiny břišní a hrudní i ve žlázách a sliznicích. Nejhojnějšími buňkami vaziva jsou **fibroblasty** a **makrofágy**. Na rozdíl od epitelálních buněk fibroblasty nevytvářejí vrstvy navzájem propojených buněk – naopak, jedná se o buněčné solitéry, typicky více nebo méně pravidelně rozprostřené v mezibuněčné hmotě, kterou produkují a „mají na starost“. Nejsou ani polarizované, ani závislé na vazbě na bazální laminu, i když v některých případech mohou produkovat její komponenty. Mají také schopnost migrovat. Dynamika obměny fibroblastů je v řádu měsíců (2–3 měsíce, při tkáňovém poškození i rychlejší). Další termín používaný v obdobném kontextu je **fibrocyt**. V tomto případě se jedná o stejný buněčný typ, jen v jiném funkčním stavu. Fibroblast je buňkou aktivní, produkující velké množství mezibuněčné hmoty, fibrocyt je oproti tomu v klidovém stavu, spíše specializovaný na udržování tkáňové homeostázy a metabolismu. Fibroblasty jsou morfologicky i funkčně velice heterogenní buňky, které si i po přenesení na nové místo zachovávají svou tkáňovou specifitu.

### *Chrupavky*

**Chrupavka** je velice pevná a elastická tkáň. U některých obratlovců je schopná vytvořit téměř kompletní kostru, u nás savců pak tvoří chrupavčitý základ většiny budoucích kostí. V dospělém těle se nachází např. na koncích dlouhých kostí v místě kloubů, je důležitou strukturální komponentou hrudního koše, nachází se v uchu, nose, průdušnici (zde zajišťují, že nezkolabuje), nebo v meziobratlových ploténkách. Mezibuněčná hmota chrupavek je významně obohacena o molekuly vázající velké množství vody – glykosaminoglykany a proteoglykany, obsahuje ale i vláknitou složku (ko-

---

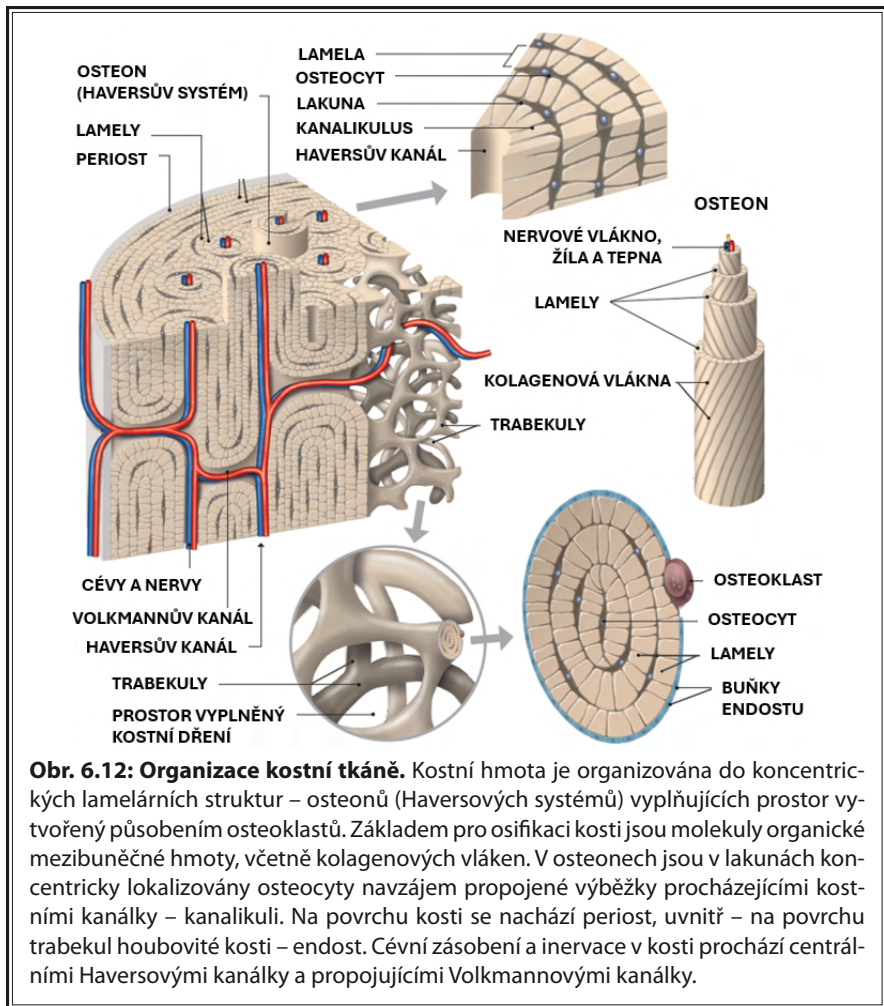
<sup>37</sup> Jako mezenchym navíc označujeme nediferencované nebo jen málo diferencované pojivo vyvíjejícího se zárodka.

lagen, v některých případech i elastin). **Chondrogeneze (chondrifikace)** je označení pro vznik chrupavek z mezenchymu, který se diferencuje do **chondroblastů**. Ty sekretují základ mezibuněčné hmoty budoucí chrupavky. Chondroblasty se po zalití do mezibuněčné hmoty (do tzv. lakun – jakýchsi „jeskyněk“ v mezibuněčné hmotě) diferencují ve zralé **chondrocyty**. Ty se pomalu dělí, a v jedné lakuně tak vytvářejí tzv. izogenetické skupiny – klony z původního chondroblastu.

Chrupavky podle složení (liší se poměrem kolagenu, elastinu a různých složek amorfni mezibuněčné hmoty) dělíme na **hyalinní, elastické a vazivové**. Chrupavka není výlučným typem tkáně obratlovců. Zajímavým příkladem chrupavky u bezobratlých je strukturální a funkční obdoba hyalinní chrupavky – **hlavová chrupavka hlavonožců**. Další skupiny organismů, kde můžeme nalézt chrupavky, jsou členovci (nejvíce studovaná je asi u ostreopa amerického, *Limulus polyphemus*) a kroužkovci (např. v ústním ústrojí mnohoštětinatých mořských červů). Důležitou vlastností chrupavek je to, že se v nich nenacházejí cévy ani nervy. Výživa tedy probíhá difúzí, které napomáhá pohyb tekutiny zprostředkovaný deformací příslušné chrupavky. Na rozdíl od ostatních typů pojivových tkání se chrupavka jen pomalu přestavuje a má **omezenou regenerační schopnost**. Ta je nejnížší zejména u hyalinní chrupavky. Je to dáno i tím, že jsou chondrocyty uzavřeny v lakunách, nemohou tedy migrovat do poškozené tkáně. Poškozená hyalinní chrupavka se typicky hojí náhradou za vazivovou chrupavku, která má jinou stavbu i mechanické vlastnosti. Děje se tak proto, že hyalinní chrupavka má jen velmi omezenou schopnost regenerace – neobsahuje cévy, takže k ní neproudí živiny ani buňky imunitního systému, a její buňky (chondrocyty) nejsou schopny dostatečně obnovit původní strukturu. Když dojde k poranění, tělo tedy reaguje tím, co má „po ruce“ – fibroblasty. Vazivová chrupavka sice místo vyplní, ale není tak hladká ani pružná jako chrupavka původní. Proto takové hojení často vede k trvalému zhoršení funkce, například při poškození kloubních chrupavek. Kloubní poškození se tak často řeší umělou kloubní náhradou. Naděje spočívá ve využití kmenových buněk a kultivovaných umělých chrupavek.

### *Kosti*

**Kost** je specializovaná pojivová tkáň, která tvoří kostru obratlovců. Spoluvytváří pohybový aparát, chrání některé orgány a mj. vytváří prostředí pro vznik krvinek i pro ukládání některých iontů (hlavně vápenatých). Kůstky středního ucha se důležitým způsobem podílejí na převodu zvukových vln do vnitřního ucha. Dále se kosti, jako významný pufr s velkou kapacitou, podílejí na udržování acidobazické rovnováhy. Kost je komplexním kompozitním materiálem, který tvoří asi ze 30 % organická složka různých proteinů a glykoproteinů (většina jsou kolagenní vlákna, jež se zde označují jako **ossein**) a na ně vázaných zbylých 70 % anorganické složky (zejména fosforečnan vápenatý v modifikaci **hydroxyapatit**,  $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ ). Díky mimořádnému strukturálnímu uspořádání a neustálé přestavbě (**remodelaci**) kost vykazuje mimořádnou mechanickou odolnost při zachování poměrně nízké hustoty. Sama kost má dvě strukturální složky – kost **kompaktní** a **spongiózní** (houbovitou). Kom-



**Obr. 6.12: Organizace kostní tkáně.** Kostní hmota je organizována do koncentrických lamelárních struktur – osteonů (Haversových systémů) vyplňujících prostor vytvořený působením osteoklastů. Základem pro osifikaci kosti jsou molekuly organické mezibuněčné hmoty, včetně kolagenových vláken. V osteonech jsou v lakunách koncentricky lokalizovány osteocyty navzájem propojené výběžky procházejícími kostními kanálky – kanalikuli. Na povrchu kosti se nachází periost, uvnitř – na povrchu trabekul houbovitě kosti – endost. Cévní zásobení a inervace v kosti prochází centrálními Haversovými kanálky a propojujícími Volkmannovými kanálky.

paktní kostní hmota tvoří asi 80 % celkové kostní hmoty dospělého člověka. Její mimořádné vlastnosti jsou z velké míry zajištěny její organizační strukturou založenou na existenci **osteonů** – koncentricky uspořádaných vrstev organického a anorganického materiálu (označovaných také jako **Haversův systém**). Osteon je útvar souvisejícím s remodelací kostní hmoty, kterou kontinuálně odbourávají obrovské mnohobuněčné **osteoklasty**.<sup>38</sup> Ty v kosti vytvářejí tunely, které se od povrchu zaplňují nejdříve aktivitou buněk **osteoblastů** produkujících organickou složku kosti. Po jejich zalití do lakun, pomyslného kostního „vězení“ (podobně jako v případě chon-

<sup>38</sup>Osteoklasty vznikají splynutím monocytů, které jsou původem z hematopoetické kmenové buňky (viz kap. 6.6).

droblastů v chrupavce) dochází k jejich diferenciaci v **osteocyty**, které pokračují v mineralizaci kostní hmoty započaté osteoblasty. Kanálek vzniklý aktivitou osteoklastů je tak postupně ve vrstvách plněn organickou i anorganickou hmotou, až se zúží na průměr zajišťující pouze prokrvení a inervaci (tzv. **Haversův kanálek**). Haversovy kanálky jsou napříč propojeny systémem **Volkmannových kanálků**, obr. 6.12. Ty propojují jednotlivé Haversovy systémy nejen mezi sebou, ale i s okosticí (periostem, vazivovým obalem kosti), jež zajišťující prokrvení a inervaci kosti.<sup>39</sup> Kostí také podléhají neustálé obměně na molekulární i buněčné úrovni. Přibližně 10 % kostní hmoty je u dospělého člověka přestavěno za rok, u dětí je kostní remodelace výrazně rychlejší.

Ne všechny kosti jsou ale tvořené typickou lamelární kostí s osteony. Například u některých menších savčích kostí nebo u rychle rostoucí kosti může převažovat vláknitá (ne-osteonová) struktura. U některých obratlovců, například u ryb, se vyskytuje i acelulární kost – tedy kostní tkáň bez živých osteocytů, kde zůstává jen mineralizovaná mezibuněčná hmota.

### *Zuby*

**Zuby** jsou nejtvrďšími strukturami našeho těla s největším zastoupením anorganické složky (nejtvrďší je konkrétně zubní sklovina, s obsahem hydroxyapatitu až 96 %). Jedná se opět o kompozitní soustavu na buněčné i molekulární úrovni, přičemž některé buněčné komponenty jsou využity jen během ontogeneze, jiné fungují po celý život (**obr. 6.13**). Zubní zárodečná masa se skládá ze tří částí – enamelového (sklovinového) orgánu (zde vznikají **ameloblasty** produkující enamel), dentální papily (zde vznikají **odontoblasty** produkující dentin) a dentálního váčku (zde vznikají **cementoblasty** produkující zubní cement).

Vznik **enamelu (skloviny)** probíhá směrem od dentinu k povrchu zubu, který tímto způsobem roste a tloušťka skloviny se zvyšuje. Ameloblasty sekretují důležité molekuly mezibuněčné hmoty (amelogeniny, ameloblastiny, enameliny a tufteliny), které vytvářejí molekulární lešení pro optimální krystalizaci anorganické složky. Po kompletním vytvoření skloviny zubní korunky končí ameloblastům jejich aktivita, a v dospělosti již nejsou v zubu přítomny. Jednou vytvořenou sklovinu tak máme na celý život (podobně jako krystaliny v oční čočce, buňky svalových vláken, sítnici, nebo sensorický aparát vnitřního ucha) a musíme se o ni řádně starat.

**Dentin (zubovina)** obsahuje hydroxyapatit podobně jako sklovina, ve větší míře je v něm však zastoupena i organická hmota. Je tvořen odontoblasty, které jsou odvozeny od buněk původem z neurální lišty. Ty, podobně jako ameloblasty, nejprve sekretují proteinovou složku mezibuněčné hmoty (obsahující mj. kolagenová vlákna), která je následně mineralizována. Dentinogeneze probíhá v opačném směru než tvorba skloviny – tedy směrem dovnitř zubu. Při tomto ději se odontoblasty pohy-

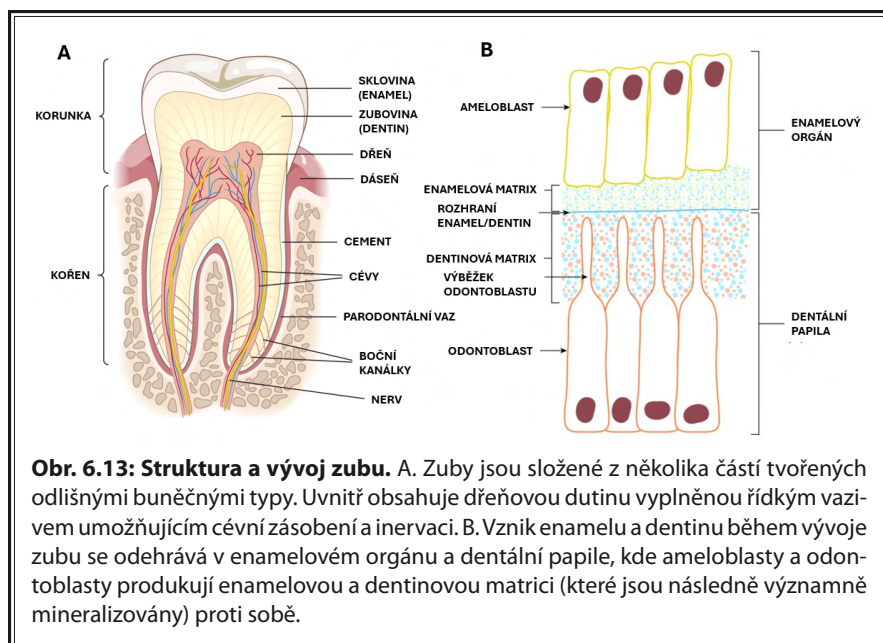
<sup>39</sup>Osteocyty samotné jsou pak mezi sebou propojené drobnými kanálky, kterými procházejí jejich výběžky s četnými vodivými spoji.

bují směrem do centra zubu, přitom v dentinu zanechávají své výběžky, které se i na-  
 dále podílejí na remodelaci jedné vzniklé zuboviny. Výběžky odontoblastů jsou v ka-  
 nálních propojených mezi sebou soustavou dalších kolmých kanálků. Výsledkem je  
 struktura s velkým vnitřním povrchem schopná reagovat na případná poškození. Na  
 rozdíl od skloviny se zubovina tvoří a remodeluje celý život. Dobrým příkladem me-  
 chanických vlastností dentinu jsou sloní kly – řezáky horní čelisti – tvořené v podstatě  
 čistým dentinem.

Zubní **cement** na povrchu zubních kořenů je vytvářen tzv. cementogenezí, která  
 probíhá v pozdním zubním vývoji. Cement s podobným složením jako dentin (méně  
 anorganické složky, unikátní proteinové složení) je vytvářen cementoblasty, speci-  
 alizovaným buněčným typem spoluzodpovědným za pevné ukotvení zubu v kosti.  
 K tvorbě definitivního cementu dochází až poté, co dojde ke kontaktu příslušných  
 zubů obou čelistí, kdy je jasná budoucí pozice konkrétního zubu v kosti. Cemento-  
 blasty jsou zalaty do mezibuněčné hmoty a svůj následný buněčný život tráví uzavřený  
 v lakunách podobně jako osteocyty nebo chondrocyty.

### Tuková tkáň

**Tuková tkáň** je tvořena hlavně **adipocyty** (tukovými buňkami), specializovanými  
 buňkami, které uvnitř sebe ukládají zásoby ve formě tukových kapének. Kromě toho  
 je tuková tkáň bohatě prokrvená, její součástí jsou tedy i endoteliální buňky a na ně  
 vázané pericyty, dále fibroblasty tvořící vazivová pouzdra tukových lalůček a velké



**Obr. 6.13: Struktura a vývoj zubu.** A. Zuby jsou složeny z několika částí tvořených odlišnými buněčnými typy. Uvnitř obsahuje dřeňovou dutinu vyplněnou řídkým vazivem umožňujícím cévní zásobení a inervaci. B. Vznik enamelu a dentinu během vývoje zubu se odehrává v enamelovém orgánu a dentální papile, kde ameloblasty a odontoblasty produkují enamelovou a dentinovou matrici (které jsou následně významně mineralizovány) proti sobě.

množství specializovaných tkáňových makrofágů. Kromě ukládání tuků<sup>40</sup> tuková tkáň tepelně izoluje. Dále se jedná o významný endokrinní orgán produkující hormony jako jsou např. leptin, estrogen, resistin nebo adiponektin. Typická tuková buňka má průměr 0,1 mm (tedy skoro tolik, jako lidský oocyt). Dospělý člověk má v těle přibližně 30 miliard tukových buněk, které se mohou cca 4× zvětšit, než další ukládání energetických zásob aktivuje novou diferenciaci a proliferaci zvyšující celkový počet adipocytů (toto platí významně více pro adolescenty ve srovnání s dospělými, kde zvyšování tukových zásob typicky nevede ke zvýšení celkového počtu adipocytů). Rozlišujeme bílou tukovou tkáň (*white adipose tissue*, WAT) a hnědou tukovou tkáň (*brown adipose tissue*, BAT).

Buňky **bílé tukové tkáně** obsahují typicky jedinou obrovskou tukovou kapénku vyplňující téměř celou buňku. U lidí je bílá tuková tkáň uložena v podkoží, okolo vnitřních orgánů (viscerální tuková tkáň), v kostní dřeni, mezi svaly a v prsech. Dalšími místy ukládání tuku jsou např. játra, srdce nebo pankreas. Zvýšené ukládání tuku může narušovat funkci těchto orgánů. Množství zde uloženého tuku je spojeno s energetickou bilancí – viz např. mimořádně ztučnělá husí játra při úmyslném překrmování. Na některých místech těla je diferenciací tukové tkáně z pochopitelných důvodů „zakázána“, jedná se např. o centrální nervovou soustavu nebo některé oblasti tělního povrchu, jako jsou periferní části penisu a šourku, dále ušní boltec (kromě ušního lalůčku) nebo oční víčka. U zdravého dospělého člověka, který není obézní, může bílá tuková tkáň tvořit až 20 % hmotnosti těla u mužů a 25 % u žen. U morbidně obézních pak bílá tuková tkáň může tvořit výrazně více než polovinu hmotnosti těla.

Buňky **hnědé tukové tkáně** obsahují velké množství tukových kapének s velkým povrchem. Její barva je odvozena od velkého množství mitochondrií, které obsahují proteiny cytochromy s nahnědlým zbarvením. Hnědá tuková tkáň je specializovaná na produkci tepla tzv. **netřesovou termogenezi**. Mechanismus vzniku tepla spočívá v rozpřažení transportu elektronů z mezimembránového prostoru do matrix mitochondrií. Takto dochází ke „zkratování“ protonového gradientu, který je vytvořen aktivitou dýchacího řetězce. Gradient je zkratován prostřednictvím tzv. rozpřahovacích proteinů (*uncoupling proteins*, UCP), zde hlavně UCP1, které přenáší protony zpět do mitochondriální matrix. Hnědá tuková tkáň se u dospělých nachází hlavně okolo krku a okolo velkých hrudních cév, kde se podílí na ohřívání tělního jádra. U dospělých lidí se však teplo při podchlazení generuje hlavně pomocí **svalového třesu** – tedy kosterní svalovinou. Mimořádně je hnědá tuková tkáň zastoupena u novorozenců (až 5 % hmotnosti těla) a hibernujících savců, byla však nalezena téměř u všech zkoumaných savčích druhů. Na rozdíl od bílé tukové tkáně je velká část hnědé tukové tkáně svým původem blízka svalové tkáni. Její buňky jsou podobné jako buňky svalové inervované a schopné generovat akční potenciál. Menší část adipocytů s charakteristikami hnědé tukové tkáně se vyvíjí diferenciací z bílých adipocytů, které jsou stimulovány sympatickým nervstvem, a je rozptýlená v bílé tukové tkáni. Zdá se, že

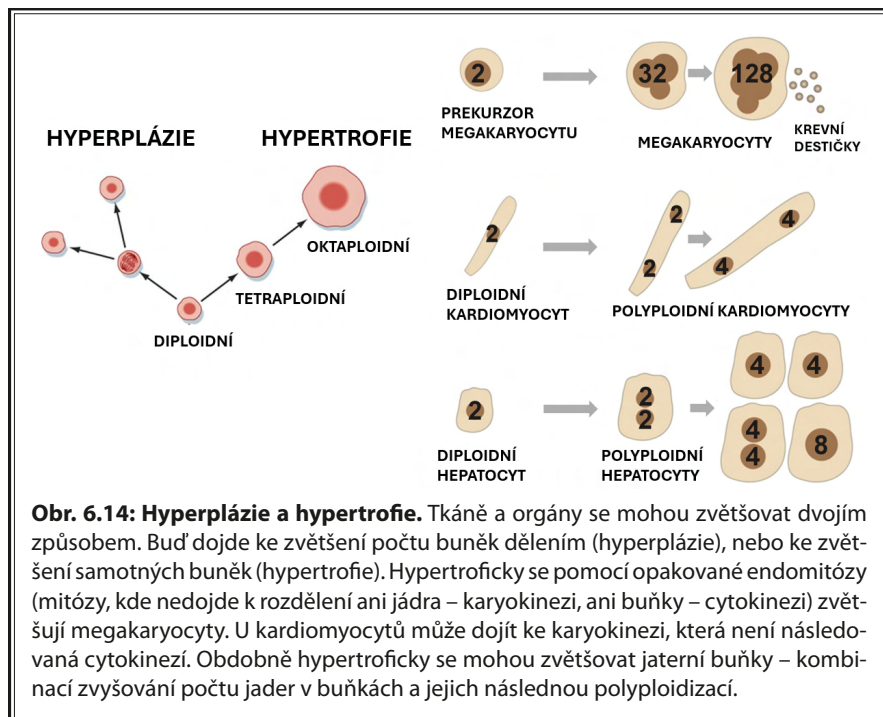
<sup>40</sup>Tuky jsou estery glycerolu a tří mastných kyselin, označované také jako triacylglyceridy.

zvýšená funkčnost hnědé tukové tkáně koreluje s dlouhověkostí, s možným vysvětlením vytváření protizánětlivého prostředí. Je zajímavé, že nejdéle žijící malí savci, jako jsou letouni nebo rypoši lysí (*Heterocephalus glaber*), mají mimořádně vysoký obsah a aktivitu hnědé tukové tkáně.

Třetím specifickým typem je **běžová tuková tkáň** (*beige adipose tissue*). K tzv. běžovění tukové tkáně dochází, pokud adipocyty bílé tukové tkáně získají některé charakteristiky hnědé tukové tkáně. Z buněk ukládajících energii tak vznikají buňky energii produkující. Běžová tuková tkáň se diferencuje jako důsledek chladové adaptace při otužování a jedná se o vratný proces. Dalším benefitem je zajišťované protizánětlivé prostředí ve srovnání s bílou tukovou tkání, která hlavně v případech významného zbytnění (**hypertrofie, obr. 6.14**) vykazuje produkci celého spektra prozánětlivých cytokinů.

## 6.4 Svalová tkáň

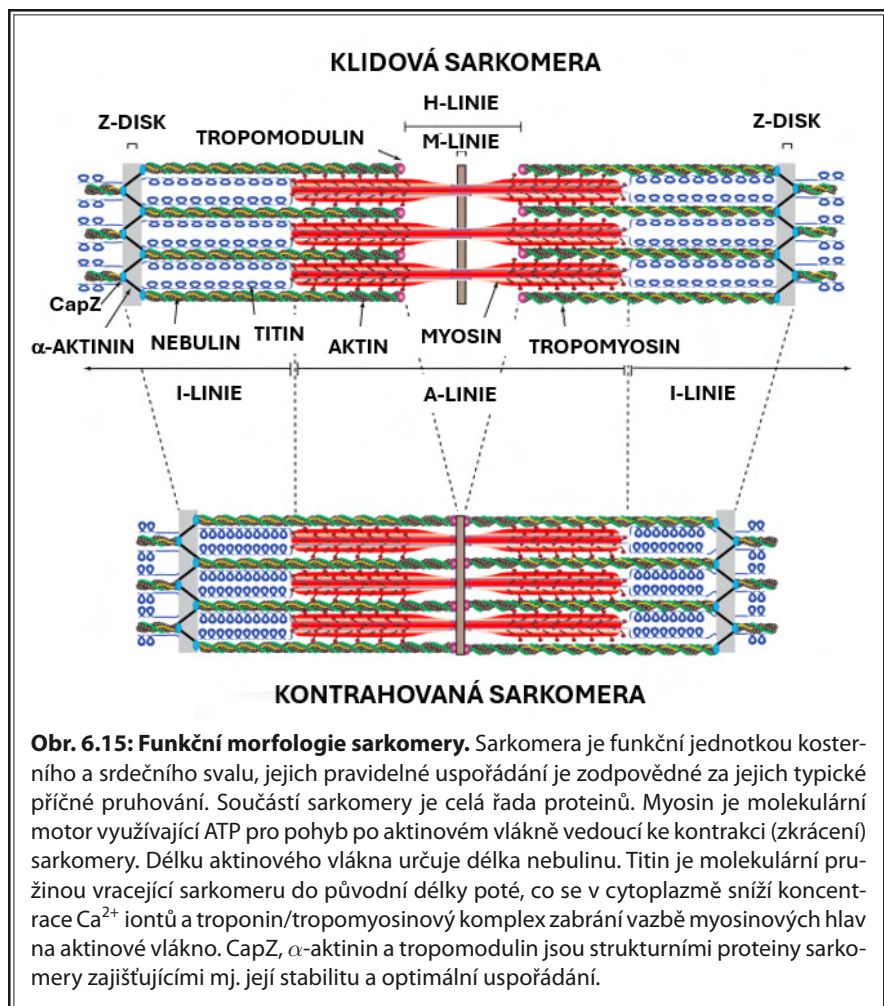
**Svalová tkáň** je jednou z charakteristik živočichů – v podstatě všichni mají nějaký typ svalových buněk. Děje se tak díky přítomnosti kontraktlních molekulárních „strojů“ – komplexů **aktinu a myosinu** za asistence mnoha dalších pomocných proteinů. Rozoznáváme tři základní typy svalů, a tedy i příslušných buněk – **hladké, kosterní** a **srdeční** (někde jsou uváděny jako další typ svaloviny i myoepiteliální buňky, viz



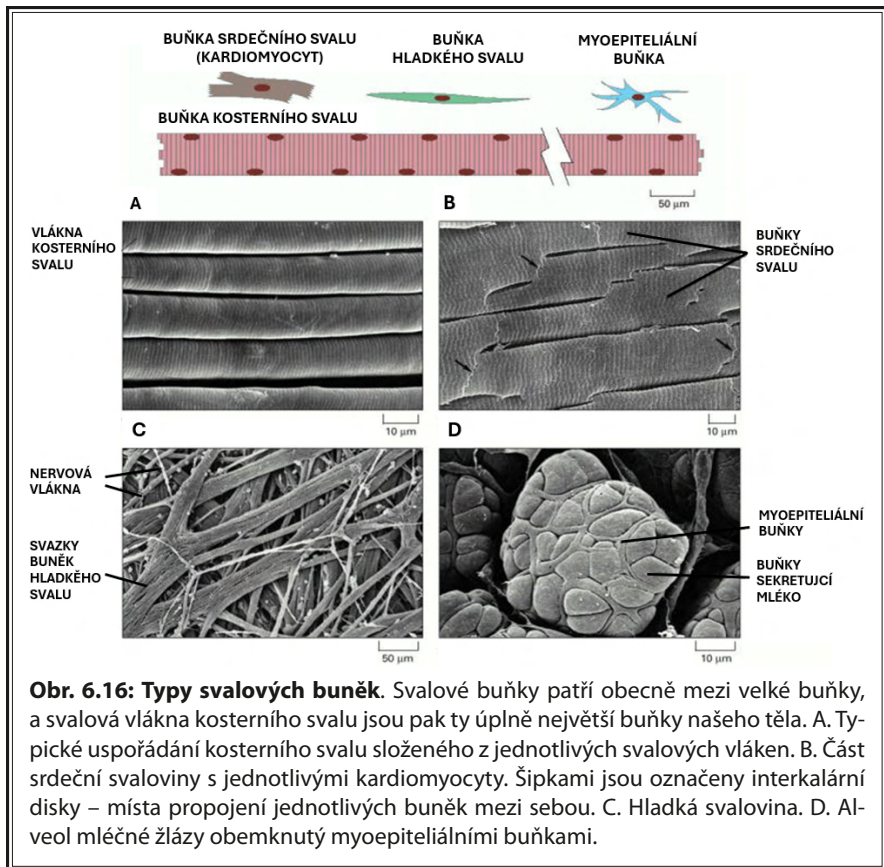
**Obr. 6.14: Hyperplázie a hypertrofie.** Tkáně a orgány se mohou zvětšovat dvojnásobným způsobem. Buď dojde ke zvětšení počtu buněk dělením (hyperplázie), nebo ke zvětšení samotných buněk (hypertrofií). Hypertroficky se pomocí opakované endomitózy (mitózy, kde nedojde k rozdělení ani jádra – karyokinezi, ani buňky – cytokinezi) zvětšují megakaryocyty. U kardiomyocytů může dojít ke karyokinezi, která není následovaná cytokinezi. Obdobně hypertroficky se mohou zvětšovat jaterní buňky – kombinací zvyšování počtu jader v buňkách a jejich následnou polyploidizací.

**kap. 6.1).** Jak kosterní, tak srdeční svalovina jsou „pruhované“ – vzor vycházející z geometricky uspořádané soustavy **sarkomer** – svalových jednotek zajišťujících sva-  
lový stah (**obr. 6.15**). Funkční jednotka kosterní svaloviny, tzv. kosterní vlákno, je na  
rozdíl od srdeční a hladké svaloviny soubuním (syncytiem) vzniklým splynutím vel-  
kého množství myoblastů.

V jednom vláknu se tak mohou nacházet desetitisíce buněčných jader. Jedná se  
o adaptaci na potřebu existence mimořádně velké mechanické jednotky, která je často  
stejně dlouhá jako samotný sval a je aktivována jako jeden celek. Buňky hladké sva-  
loviny mají typicky jedno jádro, u srdeční se pak vyskytují často jádra 2–3, maxi-  
málně 4. Buňky srdeční svaloviny (kardiomyocyty) a některé buňky hladké svaloviny



**Obr. 6.15: Funkční morfologie sarkomery.** Sarkomera je funkční jednotkou koster-  
ního a srdečního svalu, jejich pravidelné uspořádání je zodpovědné za jejich typické  
příčné pruhování. Součástí sarkomery je celá řada proteinů. Myosin je molekulární  
motor využívající ATP pro pohyb po aktinovém vlákne vedoucí ke kontrakci (zkrácení)  
sarkomery. Délku aktinového vlákna určuje délka nebulinu. Titin je molekulární pru-  
žinou vracující sarkomeru do původní délky poté, co se v cytoplazmě sníží koncent-  
race  $Ca^{2+}$  iontů a troponin/tropomyosinový komplex zabráni vazbě myosinových hlav  
na aktinové vlákno. CapZ,  $\alpha$ -aktinin a tropomodulin jsou strukturální proteiny sarko-  
mery zajišťujícími mj. její stabilitu a optimální uspořádání.



**Obr. 6.16: Typy svalových buněk.** Svalové buňky patří obecně mezi velké buňky, a svalová vlákna kosterního svalu jsou pak ty úplně největší buňky našeho těla. A. Typické uspořádání kosterního svalu složeného z jednotlivých svalových vláken. B. Část srdeční svaloviny s jednotlivými kardiomyocyty. Šipkami jsou označeny interkalární disky – místa propojení jednotlivých buněk mezi sebou. C. Hladká svalovina. D. Alveol mléčné žlázy obemknutý myoepiteliálními buňkami.

se chovají jako tzv. funkční syncytium – tedy jako by tvořily jeden celek. Je to možné díky vodivým spojům, které mezi nimi přenášejí elektrické signály a umožňují koordinované stahy. I když má každá buňka vlastní jádro, jsou natolik propojené a sladěné, že se chovají jako jedna svalová jednotka (**obr. 6.16**).

### *Hladká svalovina*

**Hladká svalovina** je tvořena buňkami s jedním jádrem bez příčného pruhování. Jedná se o svalovinu, jejíž stah není ovládan vůlí. Hladké svaly se typicky vyskytují ve stěnách dutých orgánů, jako je trávicí trakt (kromě horní části jícnu a konečníku, kde je mj. vůlí ovládaná kosterní svalovina), v močovém měchýři nebo děloze a ve stěnách cév, dýchacích cest, močovodu a reprodukčních vývodů. V oku savců se pak podílejí na změně tvaru duhovky nebo mění tvar čočky. V kůži hladké svaly slouží k napřímení chlupů v reakci na chlad nebo strach. Hladkou svalovinu dělíme do dvou typů. Tzv. jednotková (syncytiální) funguje jako navzájem propojená signalizační jednotka, kde se mnoho buněk propojených vodivými spoji stahuje podobně jako syncytium kos-

terní svaloviny. Druhým typem hladké svaloviny je multi-jednotkový hladký sval, kde se každá svalová buňka stahuje nezávisle na ostatních buňkách. Většina hladkých svalů funguje jako jedna signalizační jednotka – to znamená, že se celý sval buď stahuje, nebo relaxuje (cévy kromě velkých elastických tepen, vylučovací soustava, trávicí soustava). Multi-jednotkové hladké svaly pak najdeme ve stěně velkých elastických tepen, v průdušnici nebo oční duhovce. Buňky hladké svaloviny si na rozdíl od srdeční a kosterní svaloviny zachovávají mitotickou aktivitu a jsou schopné buněčného dělení. Tímto způsobem může dojít k regeneraci jejich poškození. Alternativou je jejich diferenciací z mezenchymálních kmenových buněk, např. pericytů. Obecně lze konstatovat, že poškozená hladká svalovina se lehce a poměrně rychle regeneruje (na rozdíl od poškození kosterní a zvláště srdeční svaloviny.)

### *Kosterní svalovina*

Kosterní svalovina je syncytiální, příčně pruhovaná a typicky ovlivnitelná vůlí. Pruhovanost je dána přítomností periodicky uspořádaných sarkomer. Zásadními molekulami podobně jako u ostatních typů svalů jsou zde aktin a myosin II. Se všemi kosterními svaly je asociována pojivová tkáň, která celé struktuře uděluje mimořádnou mechanickou odolnost. Každé svalové vlákno je obaleno **endomysiem** složeným z kolagenních vláken, skupina svalových vláken (typicky 10–100) pak **perimysiem**, celý sval obaluje **epimysium**. Epimysium pak jednotlivé svaly připojuje ke šlachám, které zajišťují připojení ke kostem. Uvnitř svalů jsou vmezeřeny deriváty svalových buněk – **svalová vřeténka** – mechanoreceptory informující CNS o mechanickém stavu (poloze a napětí) konkrétního svalu.

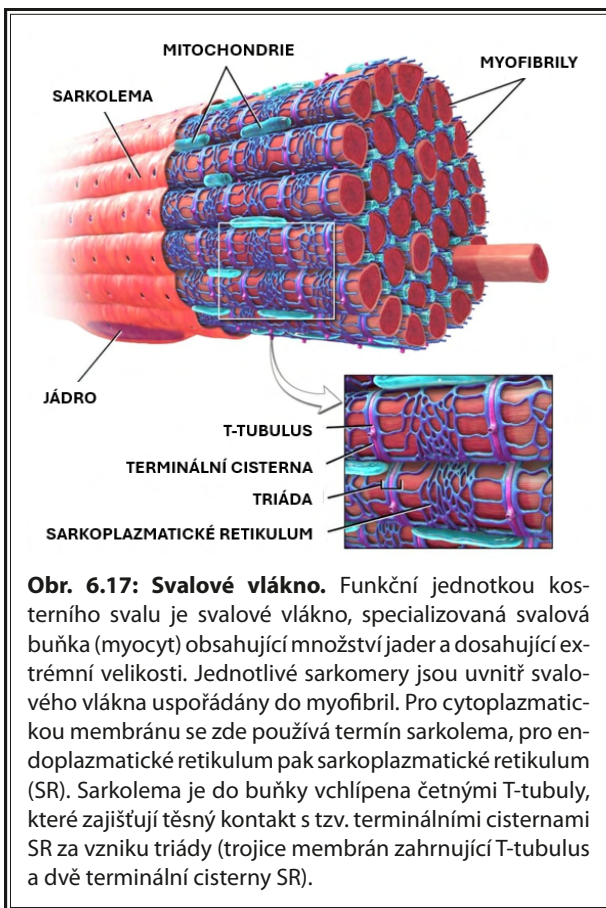
Kromě **svalových vláken** (myocytů) se ve svalu nacházejí mezi bazální laminou, která je zde tvořena endomysiem, a sarkolemou (cytoplazmatickou membránou svalové buňky) tzv. **satelitní buňky**, které mohou být při poškození nebo při svalové zátěži aktivovány k dělení a diferenciaci. Satelitní buňky je možné považovat za kmenové buňky kosterního svalu schopné zajistit doplnění dalších jader nezbytných pro růst svalu a jeho regeneraci (i když pomalou a omezenou). Vznik jednotlivých myofibril se odehrává před narozením, za fyziologických podmínek později dochází jen k zvětšování jejich velikosti.

Svalová vlákna (konkrétní buňky kosterního svalu, **obr. 6.17**) se dělí do celé řady typů dle morfologických a funkčních charakteristik. Podle jednoho typu klasifikace je dělíme na **pomalá** (s nízkou silou a pomalu unavitelná), **rychlá** (velká síla, rychle unavitelná) a **intermediární** (s vlastnostmi na pomezí obou předchozích typů). Dále je možné svalová vlákna dělit podle množství mitochondrií, množství metabolických enzymů, či barvy při barvení nejrůznějšími histologickými barvivy. Typický sval je mozaikou různých typů svalových vláken. **Svalová vlákna typu I**, pomalá, též označovaná jako červená, jsou bohatě prokrvena kapilární sítí a mají velké množství mitochondrií a **myoglobinu** (protein podobný hemoglobinu, typické červené barvy, vytvářející ve svalu zásobu kyslíku). Tento typ vláken se vyznačuje aerobním metabolismem s využitím sacharidů a tuků jako zdroje energie. **Svalová vlákna typu II** (bílá,

rychlá) se rychle stahují, rychle se ale unaví. Jsou tedy zodpovědná za okamžitou svalovou odezvu, která může fungovat za anaerobních podmínek, kdy jako zpłodina glykolytického metabolismu vzniká kyselina mléčná způsobující únavovou bolest svalů. Typ IIb je typické „bílé“ anaerobní glykolytické svalové vlákno s nejmenším množstvím mitochondrií a myoglobinu. U malých zvířat, např. u hlodavců, se jedná o nejběžnější typ svalového vlákna – to vysvětluje nevýraznou barvu jejich svaloviny. Extrémní zastoupení rychlých bílých svalových vláken mají ve svých kosterních svalech i gepardi.

Existuje genetická podmíněnost poměru jednotlivých typů svalových vláken jasně korelující s typem práce, kterou příslušný sval dokáže zastávat – aerobní vs. anaerobní, unavitelný vs. neunavitelný, rychlý vs. pomalý. Příslušné genetické polymorfismy (existence různých alel) u člověka mají zajímavou geografickou distribuci. Například mezi elitními běžci na střední a dlouhé tratě opakovaně dominují sportovci pocházející z vysokohorských oblastí východní Afriky, především z Keni (zejména kmen Kalenjín) a Etiopie (oblast Arsi nebo město Bekoji). Z těchto několika geograficky omezených regionů pochází mimo-

řádně vysoký počet olympijských vítězů a světových rekordmanů. U těchto populací se zvažuje kombinace genetických predispozic (např. polymorfismy ovlivňující metabolismus kyslíku či stavbu svalových vláken), fyziologických adaptací na život ve vyšších nadmořských výškách a kulturních faktorů (běžné každodenní běhání do školy, prestiž sportovních úspěchů). Naopak sprinterské disciplíny (např. 100 a 200



**Obr. 6.17: Svalové vlákno.** Funkční jednotkou kosterního svalu je svalové vlákno, specializovaná svalová buňka (myocyt) obsahující množství jader a dosahující extrémní velikosti. Jednotlivé sarkomery jsou uvnitř svalového vlákna uspořádány do myofibril. Pro cytoplazmatickou membránu se zde používá termín sarkolema, pro endoplazmatické retikulum pak sarkoplazmatické retikulum (SR). Sarkolema je do buňky vchlípena četnými T-tubuly, které zajišťují těsný kontakt s tzv. terminálními cisternami SR za vzniku triády (trojice membrán zahrnující T-tubulus a dvě terminální cisterny SR).

metrů) ovládají především sportovci původem ze západní Afriky nebo jejich potomci v Karibiku a USA.

### *Srdeční svalovina*

Buňky srdeční svaloviny, zvané **kardiomyocyty** (myokardiocyty), jsou, podobně jako buňky kosterní svaloviny, příčně pruhované. Na rozdíl od kosterní svaloviny mají kardiomyocyty obvykle jedno jádro (mohou mít však až čtyři). Typickým znakem kardiomyocytů je mimořádné množství mitochondrií, které zajišťují spolu s efektivním prokrvením srdce okysličenou krví efektivní oxidativní metabolismus a s tím spojenou neunavitelnost srdeční tkáně.

V srdci můžeme nalézt dva typy buněk – kardiomyocyty a buňky zajišťující srdeční vzruchovou autonomii (buňky srdečního **pacemakeru**, tedy buňky udávající rytmus stahů). Kardiomyocyty tvoří stěnu komor a síní a zajišťují jejich kontrakci nezbytnou pro pumpování krve krevním řečištěm. Buňky zajišťující srdeční samočinnost (automacii) jsou zodpovědné za periodické generování elektrických signálů rozváděných po srdci na přesně určená místa. Cílem je, aby vzruchová a kontrakční vlna kardiomyocytů optimálním způsobem vytvářela deformaci srdeční svaloviny v efektivním cyklu koordinujícím stah dvou komor a dvou síní. Vlákna rozvádějící signály po srdci označujeme jako **Purkyňova vlákna**. Obsahují méně myofibril než kardiomyocyty, jedná se ale o jasný derivát srdeční svaloviny. Navíc tyto buňky, kromě schopnosti autonomně generovat a rozvádět akční potenciály, musejí být schopné signály přijímat z axonů mozkových nervů. Oba typy srdečních buněk jsou navzájem pevně propojeny tzv. **interkalárními disky** dobře viditelnými v optickém mikroskopu. Jejich součástí je kromě molekul zajišťujících velice pevné mezibuněčné propojení i velké množství vodivých spojů. Tím je zajištěno efektivní propojení kardiomyocytů mezi sebou, které tak mohou, podobně jako některé hladké svaly, fungovat jako jedna kontraktilní jednotka.

Důležitou okolností pro histologickou organizaci srdce je, že v okamžiku narození je tvořeno konkrétním počtem buněk, který se v podstatě po celý život zachovává. Srdce se tedy během růstu do konce puberty zvětšuje zvětšováním velikosti buněk – s tím je spojeno i zvyšování počtu jader kardiomyocytů (**obr. 6.14**). Buněčná obměna srdeční svaloviny je velice omezená. Během života se zřejmě obmění maximálně jedna polovina kardiomyocytů, druhá je součástí srdce po celý život! Zvětšování kardiomyocytů neprobíhá jen v ontogenezi, ale může být indukováno vysokou srdeční námahou (např. při extrémním sportovním tréninku), popř. jako kompenzace po poškození srdečního svalu (např. po infarktu myokardu).

### **6.5 Nervová tkáň**

**Nervová tkáň** je hlavní součástí nervového systému. U nás obratlovců rozlišujeme **centrální nervový systém** (CNS – mozek a mícha) a **periferní nervový systém** (PNS – periferní nervy a ganglia). Na buněčné úrovni jsou oba typy nervového systému

(CNS i PNS) tvořeny **neurony** a **gliovými** buňkami, které neuronům asistují a zajišťují homeostázu nervového systému, včetně imunitních funkcí (**obr. 6.18**).

**Neuron (nervová buňka)** je vysoce specializovaným buněčným typem schopným integrovat přicházející informaci často z mnoha zdrojů v rozhodnutí, zda vyslat elektrický signál či nikoliv. Neurony fungují jako miniaturní výpočetní jednotky s často mimořádně vysokým počtem vstupů (synapse na dendritické části a těle neuronu) a jedním informačním výstupem (axonem). Jsou to elektricky excitovatelné buňky schopné přenášet nervový vzruch až na vzdálenost několika metrů. Typický neuron má kompaktní buněčné tělo, dendrity a jeden axon. **Dendritická část** neuronu je často vysoce větvená (tzv. dendritický strom) a vybíhá stovky mikrometrů daleko. Významně rozvětvené neurony (např. **Purkyňovy buňky** v mozečku) mohou mít i více než tisíc dendritických větvení, která umožňují kontakt s desítkami tisíc jiných neuronů. **Axon** vystupuje z neuronu v místě zvaném axonální konus (hrbolek). Axon se může větvit stejně, ale i vícekrát než dendrity. Na konci axonu je tzv. axonální zakončení, kde u obratlovců obvykle dochází k exocytóze neurotransmiterů (neuropřenašečů) do synaptické štěrbině. Většinou platí, že neuron přijímá informace dendrity a tělem a vysílá axonem.<sup>41</sup> Signály mohou být aktivační nebo inhibiční v závislosti na konkrétním neurotransmiteru, receptoru a příslušné signalizační dráze. Plně diferencované neurony nejsou schopné se nadále dělit. Nervové buňky vznikají diferenciací z **neuronálních kmenových buněk**, přičemž v dospělosti je tento děj významně omezen.

I v dospělém mozku člověka tedy dochází k omezené obnově nervových buněk, zejména v oblasti hipokampu, který hraje důležitou roli v učení a paměti. Někteří živočichové, například ptáci, kteří si dělají zásoby na zimu, mají schopnost tvořit v hipokampu nové neurony ve velkém množství. Jejich mozek se tak přizpůsobuje potřebě efektivně ukládat a vybavovat informace o umístění zásob. Tato schopnost je u některých ptáků (například u vrabců a sýkor) mnohem výraznější než u jiných druhů, což naznačuje, že neurogeneze může být silně ovlivněna specifickými ekologickými a behaviorálními potřebami daného druhu.

Neurony patří mezi nejmenší i největší buňky v těle. Výběžky neuronů jsou přibližně mikrometr silné, mohou ale mít mimořádnou délku. U člověka se může jednat o více než metr. Můžeme to pozorovat např. u motoneuronů ovládajících z páteře prsty na nohou nebo u senzoryckých neuronů přenášejících informace v opačném směru po až 1,5 m dlouhé nepřerušené axonální dráze. U žiraf můžeme nalézt kontinuální několikametrové neurony běžící po celé délce jejich krku. Dle single-cell transkriptomických analýz je neuronů obrovské množství typů (minimálně tisíce). Jednou z možností rozdělení neuronů je podle funkce na **senzorycké (afferentní)** přenášející informaci z PNS do CNS, **motorické (eferentní)** vysílající akční potenciály z CNS ke svalům a žlázám, a **interneurony**, které signalizačně propojují jednotlivé neuronální populace a jejichž výběžky jsou omezeny na určitou oblast mozku nebo

<sup>41</sup>V některých případech mohou být i synaptická propojení mezi axony, popř. mezi dendrity.

míchy. Podle tvaru neurony dělíme na **multipolární** s 3 a více výběžky (nejčastější), **bipolární** (se dvěma výběžky – jedním dendritem a jedním axonem), **pseudounipolární** (neurony s jedním výběžkem, který se větví v dendrit a axon – elektrický signál tak obchází tělo nervové buňky) a **unipolární** buňky (unikátní typ neuronů v mozečku s jediným výběžkem – dendritem, který se dále větví do tzv. dendriol).

V lidském mozku je přibližně **70–90 miliard neuronů** (10–20 miliard v mozkové kůře a 55–70 miliard v mozečku). Každý neuron pak vytváří průměrně 7000 nervových spojů s dalšími neurony. Odhadovaný počet synapsí v lidském mozku se pohybuje mezi  $10^{15}$  v dětském mozku po  $10^{14}$  v mozku dospělém. Přestože by se mohlo zdát, že „více synapsí = chytrější mozek“, pravý opak je částečně pravdou. Dětský mozek je vývojově „přesycen“ synapsemi, které vznikají ve velkém množství v prvních letech života. V dospívání však dochází k tzv. **synaptické eliminaci (pruningu)**, kdy se nepotřebné nebo málo využívané spoje selektivně odstraňují. Tento „úklid“ umožňuje mozku být efektivnější, rychlejší a úspornější – podobně jako když odstraníme zbytečné větve ze stromu, aby ty důležité mohly růst silněji. Tento proces je klíčový pro funkce mozku spojené s myšlením a vnímáním. Jeho narušení bývá spojeno s neurovývojovými poruchami, jako je autismus nebo schizofrenie.

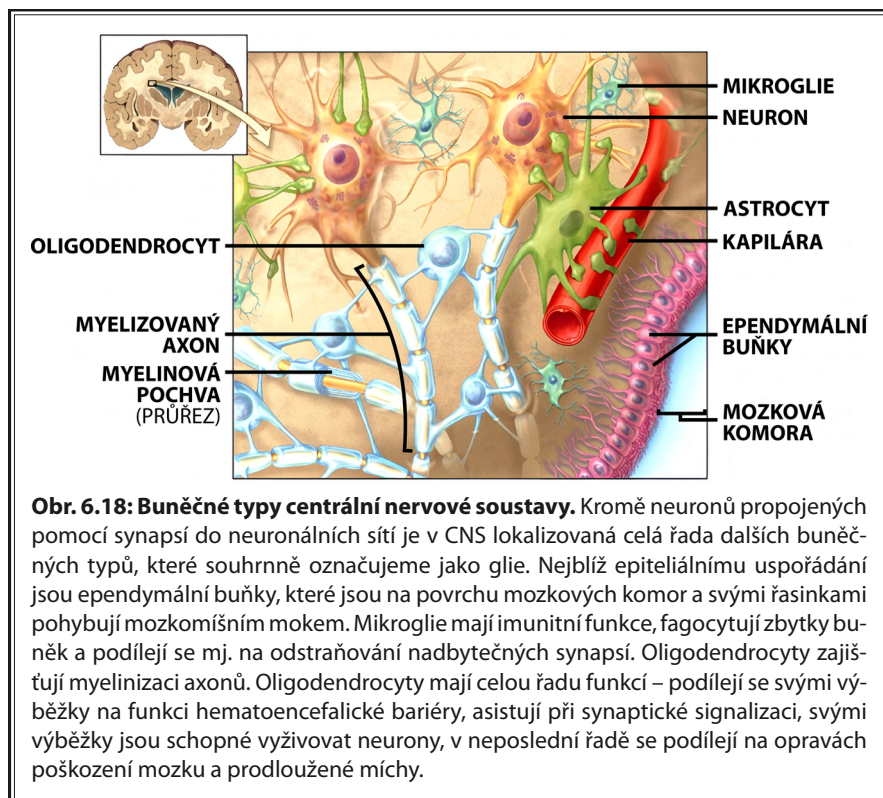
Počet neuronů u různých organismů je nepřekvapivě různý. Modelové hádátka *Caenorhabditis elegans* (hermafroditní forma) má neuronů přesně 302 (a asi 7 500 synapsí), moucha octomilka *Drosophila melanogaster* pak cca 100 000 (cca 10 milionů synapsí), mozek myši pak obsahuje 75 milionů neuronů, 23 milionů gliových buněk a 7 milionů endoteliálních buněk tvořících mozkové cévy ( $10^{12}$  synapsí), u slona se pak jedná o cca 250 miliard neuronů v celém mozku, ale jen cca 6 miliard v koncovém mozku.

**Gliové buňky** je možné rozdělit do několika základních kategorií. **Oligodendrocyty** se nacházejí pouze v CNS. Jejich hlavní funkcí je podpora signalizace axonů tvorbou **myelinových pochev** (myelinizací). Jejich ekvivalentem v PNS jsou **Schwannovy buňky** původem z neurální lišty. Oligodendrocyty však svými výběžky mohou současně vytvářet několik myelinových pochev, buňky Schwannovy jen jednu. Samotná tvorba myelinových pochev probíhá obtáčením výběžku oligodendrocytu nebo celé Schwannovy buňky kolem příslušné části axonu. Výsledkem je až několika-mikrometrová mnohamembránová struktura s unikátními izolačními vlastnostmi. Myelinová pochva urychluje přenos signálu po axonu přibližně desetkrát bez nutnosti zvětšení průměru axonu.

Schwannovy buňky plní podobné funkce jako oligodendrocyty. V PNS se kromě myelinizace uplatňují při vývoji a regeneraci nervových vláken, produkují růstové faktory a mezibuněčnou hmotu, případně prezentují antigeny T-lymfocytům (viz **rámček 6.F**). Existuje řada patologií, které jsou spojeny se špatnou funkcí Schwannových buněk a myelinizace. Například **lepra**, bakteriální infekce způsobená *Mycobacterium leprae*, může poškodit Schwannovy buňky, což vede k poškození nervových vláken a ztrátě jejich senzitivity. Autoimunitní onemocnění jako syndrom

Guillain–Barré může být spuštěno infekcemi (např. virem Zika nebo bakterií *Campylobacter jejuni*), při nichž imunitní systém napadá Schwannovy buňky, což způsobuje zánět a poškození myelinu. Některá genetická onemocnění, jako Charcot–Marie–Toothova nemoc, jsou způsobena mutacemi v genech pro myelinové proteiny. To může vést k degeneraci Schwannových buněk a následně k progresivnímu poškození nervových vláken.

Další gliové buňky, **astrocyty** (astroglie) jsou skutečnými „hvězdnými“ buňkami CNS, které zde zastávají celou řadu zásadních funkcí včetně různých pomocných a udržebářských rolí. Podílejí se na **utváření** hematoencefalické bariéry, na fungování synapsí (transport iontů, vychytávání a metabolizování neurotransmiterů), regulují myelinizaci a důležitou roli hrají i při hojení tkáňového poškození. Některé silně protažené slouží jako pomyslná lana navádějící migraci neuroblastů, z nichž se diferencují neurony. Kromě toho jsou astrocyty schopné skladovat velké množství glykogenu i podílet se na glukoneogenezi – oběma způsoby (získáním glukózy z glykogenu i syntézou *de novo*) tak udržují v mozku dostatečnou koncentraci glukózy pro výživu neuronů. Kromě toho jsou astrocyty schopné neuronům glukózu anaerobně „před-



**Obr. 6.18: Buněčné typy centrální nervové soustavy.** Kromě neuronů propojených pomocí synapsí do neuronálních sítí je v CNS lokalizovaná celá řada dalších buněčných typů, které souhrnně označujeme jako glie. Nejblíže epiteliálnímu uspořádání jsou ependymální buňky, které jsou na povrchu mozkových komor a svými řasinkami pohybují mozkomíšním mokem. Mikroglie mají imunitní funkce, fagocytují zbytky buněk a podílejí se mj. na odstraňování nadbytečných synapsí. Oligodendrocyty zajišťují myelinizaci axonů. Oligodendrocyty mají celou řadu funkcí – podílejí se svými výběžky na funkci hematoencefalické bariéry, asistují při synaptické signalizaci, svými výběžky jsou schopné vyživovat neurony, v neposlední řadě se podílejí na opravách poškození mozku a prodloužené míchy.

**6.F KREV A GENETICKÁ DIVERZITA ČLOVĚKA.** Vysokohorská populace Tibetanů má unikátní variantu genu *EPAS1*, která reguluje odpověď na nízkou koncentraci kyslíku v ovzduší. Tato varianta pochází z křížení s vymřelými Denisovany a umožňuje Tibetanům přežít ve velkých nadmořských výškách bez patologického zvýšení počtu červených krvinek, což snižuje riziko srdečních a cévních komplikací. U mořských nomádů etnika Bajau z jihovýchodní Asie byla zase popsána mutace v genu *PDE10A*, která vede ke zvětšení sleziny. Slezina slouží jako rezervoár červených krvinek – při potápění se stáhne a uvolní do oběhu krev bohatou na kyslík. Bajau tak zvládají potápění na jeden nádech po dobu několika minut. Vyšší zásobené tkáni kyslíkem díky mutaci (tentokrát v EPO receptoru pro **erythropoetin**) měl také finský běžec na lyžích Eero Mäntyranta. Mutace vedla k jeho trvalé aktivaci a zvýšenému počtu červených krvinek. Tento „přirozený doping“ mu poskytoval významnou výhodu ve vytrvalostních disciplínách – a byl přítomen i u dalších členů jeho rodiny. Mutace týkající se červených krvinek a cévního systému se však netýkají jen kyslíku. Jedna z mutací v hemoglobinu (varianta HbS) způsobuje změny tvaru tohoto proteinu, který se následně promítá do srpkovitého tvaru červených krvinek a tím zhoršuje proudění krve. (Vzniká onemocnění **srpkovitá anémie**.) Navzdory tomu je v oblastech tropické Afriky a Středního východu tato mutace široce rozšířená. Důvodem je **balancující selekce**: heterozygoti v tomto genu netrpí srpkovitou anémií a mutace výrazně zvyšuje jejich odolnost vůči malárii.

trávit“ pomocí glykolýzy a dodat jim laktát skvěle využitelný oxidativním metabolismem. Mezi buňkami našeho těla vytvářejí jednu z nejkompexnějších tvarových variací s obrovským množstvím specializovaných výběžků, které u jedné buňky mohou zajistit kontakt se stovkami tisíc až dvěma miliony neuronů najednou! Astrocyty jsou navíc mezi sebou propojeny vodivými spoji, což z nich vytváří propojenou funkční síť. To umožňuje, aby se jejich prostřednictvím šířily informace na dlouhé vzdálenosti.

**Mikroglie** jsou tkáňové makrofágy CNS s imunitní a obecně fagocytickou funkcí. Mají původ ve žlutokovém váčku a pronikají do CNS v rané embryogenezi. V mozku tvoří početnou populaci, která je zde po celý život a která se sama obnovuje (není doplňována imunitními buňkami odvozenými z buněk v kostní dřeni).<sup>42</sup> Zásadní funkcí mikroglie je fagocytóza buněčného odpadu, potenciálních patogenů nebo apoptotických tělísek. Mikroglie mohou fagocytovat i synapse – jedná se o jeden z důležitých mechanismů zapomínání. Obecně je možné konstatovat, že mikroglie se podílejí na plasticitě nervových spojů v mozku, včetně vzniku nových spojů.

<sup>42</sup>Tento fyziologický stav může být modifikován při masivní infekci, kdy je oslabena izolační funkce hematoencefalické bariéry. Myeloidní buňky (původem z kostní dřeni) imigrují do CNS. Poté, co infekce odezní, je možné pozorovat návrat do původního „microglia-only“ stavu.

Posledním typem glií, který zde zmíníme, jsou **ependymové buňky** (**ependymocyty**) tvořící ependym, cylindrický epitel, jenž vystýlá vnitřní povrch mozkových komor a míšního kanálku. Specifickým rysem těchto buněk je, že jejich apikální strana je opatřena řasinkami, které svým pohybem zlepšují pohyblivost mozkomíšního moku uvnitř dutin. Dále se na apikální straně nacházejí mikrovilli schopné absorbovat mozkomíšní mok. Membrána bazální strany ependymocytů je pak opatřena výběžky, které jsou spojeny s astrocyty. Epitel ependymálních buněk společně s měkkou plenou mozkovou (*pia mater*) a hustou sítí vlásečnic tvoří **choroidní plexus**, který umožňuje tvorbu mozkomíšního moku. Zvláštním druhem ependymálních buněk jsou tzv. tancyty, které se nachází ve třetí mozkové komoře a jejich výběžky se podílejí na přenosu hormonů z mozkomíšního moku do hypothalamu.

Buněčná rodina gliových buněk je však mnohem obsáhlejší. Satelitní gliové buňky zajišťují funkční podporu nervových buněk v periferních gangliích. Enterické gliie se nacházejí v trávicím traktu a asistují zde střevnímu nervovému systému. V sítnici se nacházející Müllerovy buňky mají významnou strukturní funkci, zajišťují homeostázu iontů a metabolických látek, a podílejí se na odstraňování odpadních produktů.

**6.G IMUNITNÍ BUŇKY.** Imunitní systém byl detailně popsán v **brožuře 54. a 55. ročníku BiO**; zde uvádíme jen stručný přehled imunitních buněk. Na okraj zmiňme, že pro adaptivní imunitu jsou zásadní tzv. MHC glykoproteiny. **MHC I** se vyskytují na membráně většiny buněk těla, kde vystavují kusy proteinů získané z vnitřku buňky. Imunitní buňky tyto kusy kontrolují a podezřelé buňky případně zabíjejí. **Antigen-prezentující buňky** nesou navíc **MHC II**, na kterém vystavují pohlcený materiál.

**Granulocyty** – bílé krvinky vrozené imunity s granuly viditelnými pod mikroskopem.

- **Neutrofilly** – nejpočetnější bílé krvinky (60–70 %) v krvi, krátkověké a velmi pohyblivé. Fagocytují bakterie, kvasinky a parazity, ničí je oxidačním vzplanutím nebo „netórou“ – vypuštěním obsahu svého jádra do lepicí sítě zachycující patogeny.
- **Bazofily** – podílejí se na alergických reakcích a zánětu. Uvolňují histamin a serotonin (rozšiřování/stah cév), heparin (proti srážení krve) a bojují proti parazitům. Funkčně podobné **žírným buňkám**, které navíc působí např. i v mozku nebo žaludku.
- **Eosinofily** – tkáňové buňky s granuly barvitelnými eosinem. Likvidují mnohobuněčné parazity uvolněním toxických látek, ale mají i regulační roli v imunitě.

• • •

...

**Monocyty** – největší bílé krvinky, cirkulující prekurzory **makrofágů**, osteoklastů a myeloidních dendritických buněk. Do zánětlivých míst migrují a podle signálů z okolí se diferencují.

**Dendritické buňky** – propojují vrozenou a adaptivní imunitu. Jako profesionální antigen-prezentující buňky vyhodnocují signály z receptorů pro vzory typické pro patogeny (PAMP) i pro poškození buněk (DAMP). Podle vyhodnoceného kontextu informují T-lymfocyty. Jsou ve všech tkáních, hlavně na rozhraní s vnějším prostředím (kůže, plíce, střevo).

**Lymfocyty** – buňky adaptivní imunity.

- **T-lymfocyty**

- **Pomocné (Th)** – rozpoznávají antigeny na MHC II pomocí T-buněčného receptoru a koreceptoru CD4. Aktivují B-lymfocyty k tvorbě protilátek a makrofágy k účinnější likvidaci patogenů. Jejich úbytek při infekci HIV vede k AIDS.
- **Regulační (Treg)** – také s koreceptorem CD4, ale potlačují imunitní odpověď, brání autoimunitě a pomáhají ukončit reakci po odstranění patogenu. Některé nádory je využívají k vlastní ochraně.
- **Cytotoxické (Tc)** – buňky s koreceptorem CD8 rozpoznávající cizorodé peptidy na MHC I. Usmrcují infikované buňky perforiny a granzymy nebo přes receptor Fas („políbek smrti“).

- **B-lymfocyty** – produkují **protilátky** a mohou měnit geny kódující jejich vazebnou oblast. Exprimují MHC II a spolupracují s Th buňkami.

- **Plazmatické buňky** v kostní dřeni produkují protilátky, **paměťové buňky** přežívají roky. Protilátky mohou neutralizovat patogeny nebo je označit pro fagocytózu a aktivaci komplementu.

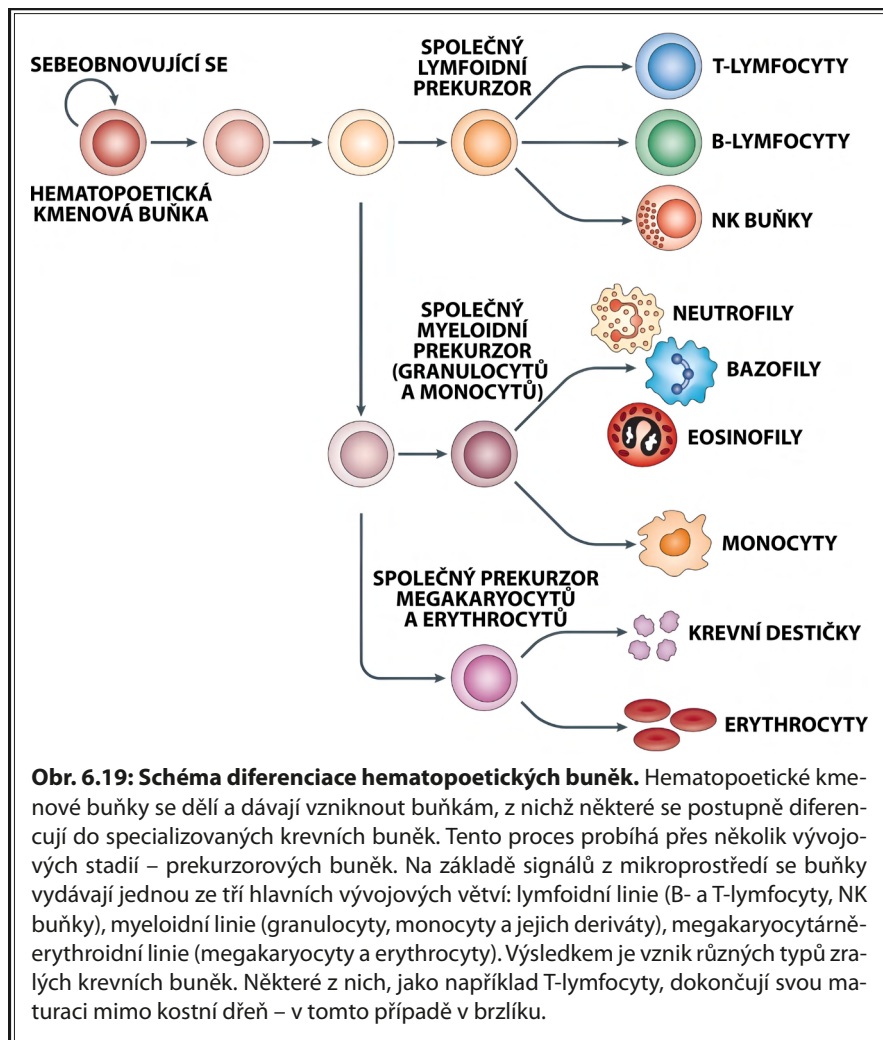
- **NK buňky** – přirození zabijáci (*natural killers*), likvidují buňky bez MHC I (např. při virové infekci nebo nádorové transformaci). Vyhodnocují rovnováhu aktivačních a inhibičních signálů; aktivace vede k apoptóze cílové buňky.

## 6.6 Krvinky

**Krev** sestává z krevních buněk (krvinek) a krevní plazmy. Krvinky se různou mírou neustále obnovují; každý den v **kostní dřeni (hematopoetickém – krvetvorném – orgánu)** z tohoto důvodu vzniká  $10^{11}$ – $10^{12}$  nových krvinek diferenciací z hematopoetické kmenové buňky. Jednotlivé buněčné typy vznikají v konkrétních mikroprostředích kostní dřene s unikátními koncentracemi diferenciacních faktorů. Hematopoéza se skládá z několika základních vývojových linií, mezi něž patří např. erythropoéza (vznik červených krvinek), lymfopoéza (vznik lymfocytů) granulopoéza (vznik granulocytů) nebo trombopoéza (vznik krevních destiček), viz též **rámec**

**6.F.** Hematopoéza probíhá po narození v kostní dřeni. Ve vyvíjejícím se zárodku začíná ve žlutkovém váčku, pak se přesouvá do sleziny a jater. Kromě základní hematopoézy v kostní dřeni se na zrání, diferenciaci a selekci jednotlivých linií podílí slezina, brzlík a lymfatické uzliny. V krvi se nachází celá řada krevních elementů, které můžeme rozdělit na červené a bílé krvinky (**rámeček 6.G**) a krevní destičky.

**Červené krvinky (erythrocyty)** jsou zdaleka nejvíce zastoupeným buněčným typem našeho těla – tvoří více než 80 % všech buněk (84 %, 20–30 bilionů) a zároveň jsou nejčastějšími krevními elementy. Jako jediné krvinky nejsou schopné přestupovat přes endoteliální stěnu do tkání. Charakteristickou vlastností savčích erythrocytů



**Obr. 6.19: Schéma diferenciacie hematopoetických buněk.** Hematopoetické kmenové buňky se dělí a dávají vzniknout buňkám, z nichž některé se postupně diferencují do specializovaných krevních buněk. Tento proces probíhá přes několik vývojových stadií – prekurzorových buněk. Na základě signálů z mikroprostředí se buňky vydávají jednou ze tří hlavních vývojových větví: lymfoidní linie (B- a T-lymfocyty, NK buňky), myeloidní linie (granulocyty, monocyty a jejich deriváty), megakaryocytárně-erythroidní linie (megakaryocyty a erythrocyty). Výsledkem je vznik různých typů zralých krevních buněk. Některé z nich, jako například T-lymfocyty, dokončují svou maturaci mimo kostní dřeň – v tomto případě v brzlíku.

po narození jedince je absence jádra a vysoká koncentrace hemoglobinu v cytoplazmě (33 %, až 300 milionů molekul na jednu buňku). Díky tomu je v erythrocytech uloženo 2,5 gramů železa, tedy cca 65 % celkového množství železa v těle. Životnost erythrocytů je zpravidla 100–120 dní. Červené krvinky vznikají erythropoézou z vývojových předchůdců – retikuloblastu a retikulocyty, přičemž každou sekundu jich vzniká na 2,5 milionu. Diferenciace do zralé červené krvinky trvá u člověka přibližně 7 dní. Mechanismus enukleace (odhození jádra) je modifikované buněčné dělení, při němž vzniká tzv. pyrenocyt (membránový váček obsahující jádro a některé vyříděné proteiny a organely) a bezjaderný **retikulocyt**. Významnou roli hrají při diferenciaci červených krvinek makrofágy, které fagocytují pyrenocyty. Retikulocyty, které opouštějí krevní řečiště, obsahují ještě zbytky organel a tvoří cca 1 % cirkulujících červených krvinek. U lidí mají červené krvinky typický bikonkávní (dvojduť) tvar s vysokou elasticitou membrány. Kvůli nepřítomnosti mitochondrií nedokáží erythrocyty využívat kyslík, který přenášejí. Vzhledem k absenci jádra i proteosyntézy se nedokáží dělit a jejich metabolický obrat na úrovni proteinů je zastaven. Nemohou tedy být infikovány žádnými viry nebo se stát buňkami nádorovými. Červené krvinky různých druhů obratlovců však mají rozdílné tvary a velikosti. Kromě savců je jejich součástí obvykle jádro (s výjimkou některých mločků, **kap. 4**, a paprskoploutvých ryb stříbrníků rodu *Maurolicus*). Nejznámějšími dospělými obratlovci bez erythrocytů a hemoglobinu jsou antarktické ryby ledařky (Channichthyidae) žijící ve studené, kyslíkem bohatě zásobené vodě. Červené krvinky, hemoglobin a myoglobin obvykle postrádají i asijské rybky salangové (Salangidae), pravděpodobně jako důsledek zachování larválních znaků do dospělosti. Larvy úhořů, murén a jejich příbuzných (tzv. leptocefalové larvy) rovněž nemají hemoglobin.

**Krevní destičky** vznikají odštěpováním váčků z buněk **megakaryocytů** v kostní dřeni a částečně i plicích. Z jednoho megakaryocytu vzniká 1000–3000 destiček. Megakaryocyty jsou mimořádně velké a mají velmi vysokou ploidii (u lidí až 128n) díky **endomitóze** – opakovanému zdvojení DNA bez rozdělení buňky (**obr. 6.14**). Destičky přežívají v cirkulaci průměrně 8–9 dní a jsou následně odbourány makrofágy ve slezině a játrech. Bezjaderná podoba krevních destiček je typická pro savce; u ostatních obratlovců cirkulují jaderné **trombocyty**, které mohou mít i další funkce, například fagocytózu. Krevní destičky se podílejí na opravě poškozené tkáně a zejména na vzniku sraženiny zastavující krvácení. Po přichycení k porušenému endotelu se rozprostrou a **degranulují** – uvolní obsah granul s látkami spouštějícími srážecí kaskádu i podporujícími regeneraci. Aktivovat je může i přítomnost bakterií nalepených na endotel; v takovém případě se destičky dokážou pohybovat po jeho povrchu, bakterie shromažďovat do „hromádek“ a tím usnadňovat jejich pohlcení neutrofilů, odborníky na bakteriální fagocytózu.

**6.H NOVÉ POLOŽKY V BESTIÁŘI.** (*M. Janouch*) V nedávné době se objevilo několik dříve neznámých lidských patogenů, které se rychle rozšířily a zanechaly za sebou mnoho mrtvých a ještě více různých trvalých následků. Pandemie nemoci COVID-19 se stala opravdu příslovečnou „černou labutí“ a její následky budeme pociťovat ještě dlouho. Zaskočil nás ale i prudký nárůst výskytu (oproti COVID-19 předtím ovšem známých) opičích neštovic nebo horeček Zika a Ebola. Drtivá většina nově popsanych lidských patogenů je ale nesmírně vzácná, některé jsou známé třeba jen z jediného případu. V následujícím textu vám ukážeme pár příkladů čerstvě objevených původců lidských nemocí, abyste získali představu, jak mohou vypadat nově popisovaní původci lidských nemocí. Samozřejmě to bude jen hrubý nástin: patogenů člověka je nepřeberné množství a momentálně žijeme ve – v tomto směru – velice „plodné“ době, kdy se kvůli našim aktivitám vynořuje spousta nových trapičů. Díky rozvinutým biologickým metodám je dokážeme identifikovat lépe než kdy dřív.

***Leishmania orientalis*** (původně *L. siamensis*) je jednobuněčný parazit ze skupiny Euglenozoa: Kinetoplastea přenášený krevsajícím hmyzem, konkrétně flebotomy (Diptera: Phlebotominae). Poprvé byl zřejmě zachycen roku 2008 ve vzorcích pětapadesátiletého předtím zdravého Thajce s leishmaniovou infekcí vnitřních orgánů (tzv. viscerální leishmaniózou). V dalších letech vyšlo najevo, že *L. orientalis* je možná relativně často přítomná u Thajců s infekcí HIV, aniž by jim působila jakékoliv problémy. Zdrojem nejspíš může být člověk a velmi pravděpodobně také další, dosud neidentifikovaní savci.

Bakterie ***Midichloria mitochondrii*** je zatím spojena s nemocí člověka jen v jednom případě, ale zařazujeme ho pro jeho zajímavost. Jedná se o bakteriálního symbionta klíštět, včetně našeho klíštěte obecného (*Ixodes ricinus*), známého už od roku 2004 (a ano, jeho jméno je narážkou na Star Wars – tam jsou tzv. midichloriany popisovány jako symbionti mj. člověka, kterému propůjčují různé schopnosti). *Midichloria mitochondrii* žije v mitochondriích klíštěcích oocytů. V únoru 2025 byl publikován článek, který dobře zdokumentoval přítomnost *M. mitochondrii* v osmítýdenním potraceném plodu na jihovýchodě USA, přičemž matka 14 dnů před potratem měla problémy s vyrážkou po kousnutí klíštětem. Žádný jiný klíštětem přenášený patogen u ní nebyl prokázán.

**Henipavirus Langya** (podle nového názvosloví *Parahenipavirus langyaense*) patří do příbuzenstva virů Hendra a Nipah, známých (a nepříjemných) lidských patogenů, které jsou schopné vyvolat těžká horečnatá onemocnění s různými závažnými komplikacemi. Popsán byl roku 2022 ve východní Číně, kde byl doložen u 35 lidí během několika let. Vyvolal u nich širokou paletu onemocnění, od lehkého horečnatého onemocnění po těžké orgánové se-

•••

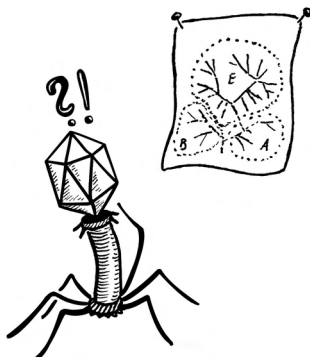
•••

lhání. Hlavním rezervoárem nákazy jsou pravděpodobně bělozuby. Přenos probíhá přes sliznici dýchacích cest a mezi lidmi nebyl zaznamenán.

**Nairovirus Yezo** (podle nového názvosloví *Orthonairovirus yezoense*) je příbuzný viru krymsko-konžské hemoragické horečky, velmi nebezpečné nákazy přenášené hlavně klíšťaty. Poprvé byl jeho nález hlášen v Japonsku roku 2021, přes dvacet dalších pravděpodobných případů bylo popsáno v Japonsku a severovýchodní Číně. Infikovaní lidé měli většinou horečku a různé další problémy, včetně vyrážky nebo postižení jater. Nikdo nezemřel. Zprávy popisující nové patogeny přenášené klíšťaty jsou obecně relativně časté, ať už se jedná o viry či bakterie.

**Lawsonella clevelandensis** je Gram-pozitivní tyčinkovitá bakterie, vzdáleně příbuzná původci záškrtu a především mnoha běžným lidským symbiontům. Poprvé byla popsána roku 2013 z Clevelandu v USA. Od té doby byla izolována z celkem osmi dalších pacientů v Severní Americe a Evropě. Většinou se jednalo o pacienty s velmi závažnými diagnózami (pokročilá rakovina aj.). *Lawsonella clevelandensis* u nich vyvolávala abscesy (ohraničená hnisavá ložiska zánětu) v játrech a jiných tkáních. Podstatná část nově popisovaných lidských patogenů jsou právě bakterie (nebo houby) vyvolávající různá lokalizovaná zánětlivá onemocnění u pacientů s podlomenou imunitou.

**Pythium aphanidermatum** je dlouho známý druh oomycety způsobující hnilobu kořenů rostlin. V letech 2011 a 2021 byly zveřejněny dva případy lidské infekce tímto organismem. První byl americký voják, který málem zahynul při výbuchu nástražného zařízení v Afghánistánu (utržená rána zřejmě otevřela cestu nákaze), a druhá byla thajská žena s vrozenou poruchou hemoglobinu. V obou případech *P. aphanidermatum* prorůstalo cévní stěnou a vedlo k závažným komplikacím, které nakonec stály pacienty život. Zdá se, že špatně prokrvované nohy jsou podobné kořenům více, než si jsme ochotni připustit.





---

## 7. OCHRANA BIODIVERZITY

---

Světové ekosystémy jsou prakticky bez výjimky přímo či nepřímo ovlivněny činností člověka. Odlesňování, urbanizace a přeměna krajiny na zemědělskou půdu vedou ke ztrátě životního prostoru mnoha druhů organismů. Ztráta přirozených stanovišť je často zhoršena globálně zvýšeným znečištěním, měnicím se klimatem a kompeticí s invazními druhy. Lidské aktivity však mohou mít na konkrétní druhy organismů různé dopady, a prosté tvrzení, že „lidé mají čistě negativní vliv“ není pravdivé. Příkladem vyvracejícím toto tvrzení jsou organismy, které umí využívat změn vytvořených člověkem, a vliv člověka na jejich populace je tedy pozitivní (takové druhy označujeme jako **synantropní**, jedná se např. o potkana obecného, *Rattus norvegicus*). Na druhou stranu, u většiny druhů lidské aktivity vedly spíše ke snížení populačních velikostí, a u mnoha až k vyhynutí. Vzhledem k tomu, že vliv na okolní přírodu je globálním fenoménem, tak je užitečné tento vliv nějak kvantifikovat, abychom mohli deketovat míru, s jakou jsou jednotlivé ekosystémy ohrožené.

Jednou z možností, jak relativně objektivně posoudit to, jakým způsobem dochází k proměnám přírody (a jaký vliv na ni může mít člověk) nám poskytuje právě biodiverzita a její vývoj v čase. Cílem těchto stránek bude seznámit se s praktickými příklady a způsoby, jakými jsou naše znalosti o biodiverzitě aplikovány v praxi a jak nám znalosti o biodiverzitě mohou pomoci k její ochraně.

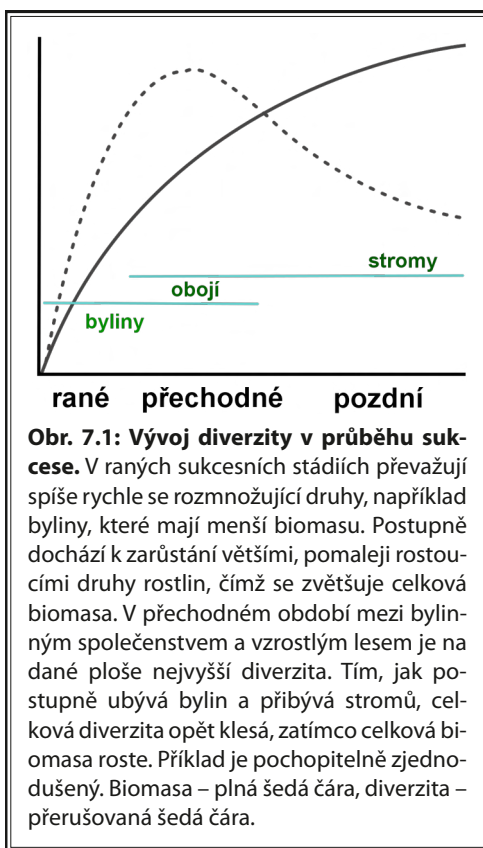
### 7.1 Diverzita v krajině a její proměny

Příroda kolem nás není statická, ale neustále v ní dochází k dynamickým změnám. Ve velmi zjednodušené podobě si můžeme tyto změny představit jako vývoj od „raných společenstev“ (představte si třeba zarůstající dno nedávno vypuštěného rybníka) až po dlouhodobě stabilní stadium, které pro zjednodušení můžeme nazývat **klimax**. V podmínkách střední Evropy by takovým klimaxovým stadiem byl povětšinou smíšený les s převahou dubu a borovice, ve vyšších polohách vystřídáný bukem a jedlím. Koncept klimaxu je značně idealizovaný a v dnešní době již překonaný (detailnější rozbor viz **brožura 56. ročníku BiO**, kap. 5), ale nabízí zjednodušení, které nám pomůže lépe vysvětlit průběh změn, ke kterým v ekosystémech dochází. K přeměně z raných společenstev po klimaxová dochází procesem, který se nazývá **sukcese**, během které dochází k postupnému vývoji vegetace a půdy doprovázené změnou dostupnosti živin, a v případě lesních ekosystémů také snižování dostupnosti světla v podrostu. Proti tomuto vývoji však působí procesy, které naopak ekosystém narušují a vrací do dřívějších sukcesních stadií. Takové narušení může mít mnoho podob, ať už se jedná například o narušení drnu kopýtkem ovce, pád stromu, rozsáhlý požár o rozloze 1000 hektarů, či dopad meteoritu. Obecně taková narušení označujeme jako **disturbance**. Samozřejmě záleží na povaze a rozsahu disturbance, do jakého sukcesního stadia se ekosystém navrácí. Zároveň je důležité mít na paměti i časové měřítko sukcesního vývoje, neboť řada procesů může být velmi pomalých

(například dlouhodobé biochemické procesy v půdě) a mohou tedy značně pozměnit náš pohled na to, co můžeme chápat jako dlouhodobě stabilní stadium.

Z hlediska biodiverzity je však důležité mít na paměti, že každé sukcesní období (buť se jedná o kontinuální vývoj, ne o střídání oddělených fází) je tvořené druhy pro toto stadium typickými. Diverzita každého z těchto sukcesních období může být tedy víceméně podobná, a z hlediska druhové pestrosti může být stejně bohaté rané sukcesní bylinné společenstvo jako klimaxový les. Nejvyšší možné biodiverzity je tedy možné dosáhnout tehdy, kdy je v rámci sledovaného ekosystému přítomno více sukcesních stádií najednou. Příkladem může být pád stromu ve vzrostlém zapojeném lese, který otevře prostor pro světlomilné rostliny, které by v jinak tmavém lese neměly šanci – dohromady se tak v zapojeném lese vyskytuje i místo obývané světlomilnými druhy, a celková diverzita narůstá (**obr. 7.1**).

Pro vytvoření podmínek vhodných jak pro druhy vyžadující stabilní stanoviště, tak pro druhy osidlující disturbované lokality, a tedy udržení nejvyšší možné diverzity, je nezbytné udržovat vedle sebe lokality v různých stádiích sukcesního vývoje. Z toho důvodu patří dnes mezi běžné ochranné praktiky například **pastva, vyřezávání náletových dřevin, či dokonce vypalování a pojezd vojenské techniky**, neboť přirozené disturbance jsou v současné, člověkem zcela regulované středoevropské krajině, velmi vzácné. Zajímavé je také využívání lokalit na postindustriálních stanovištích, jako jsou např. bývalé lomy, pískovny či důlní výsyvky, které často představují prostředí vhodné pro rané sukcesní společenstva, a mohou se tak stát cennými stanovišti hostícími řadu ohrožených druhů. Na tomto místě je také důležité zmínit, že samotné množství druhů nemusí být vždy nejlepším ani dostatečným měřítkem k posouzení toho, jak je daná lokalita cenná z hlediska biodiverzity (záleží také na přítomnosti vzácných/ohrožených druhů).



**Obr. 7.1: Vývoj diverzity v průběhu sukcese.** V raných sukcesních stádiích převažují spíše rychle se rozmnožující druhy, například byliny, které mají menší biomasu. Postupně dochází k zarůstání většími, pomaleji rostoucími druhy rostlin, čímž se zvětšuje celková biomasa. V přechodném období mezi bylinným společenstvem a vzrostlým lesem je na dané ploše nejvyšší diverzita. Tím, jak postupně ubývá bylin a přibývá stromů, celková diverzita opět klesá, zatímco celková biomasa roste. Příklad je pochopitelně zjednodušený. Biomasa – plná šedá čára, diverzita – přerušovaná šedá čára.

stanovišť je množství druhů zvýšeno zejména výskytem ruderálních a invazních druhů, které předmětem ochrany nejsou.

Výše zmíněné způsoby ochrannářské praxe mají své místo v kontextu středoevropské krajiny, kde prakticky neexistuje místo, které by nebylo ovlivněno lidskou činností. V globálním měřítku však samozřejmě nalezneme také území, která jsou primárními, vůbec či jen málo dotčenými ekosystémy. V případě takových prostředí je naopak vhodným managementem naprostá **bezzásahovost**, která omezuje tlak lidské civilizace a zachovává ekosystém v podobě, ve které dochází k disturbancím a následné sukcesi přirozeně. Ve středoevropské krajině má aplikace tohoto přístupu pouze limitované využití, například v případě horských lesů či rašeliníšť.

### *Velikost a propojenost*

Pro vytvoření efektivního a funkčního ochrannářského managementu je dobré dopředu vybrat druh či biotop, na který bude ochrana zaměřena. Pro tyto účely se využívají tzv. **deštníkové druhy**. Jedná se o ohrožené druhy, u kterých dobře známe jejich ekologické nároky, a které se vyskytují na biologicky zajímavých lokalitách. Ochranou takového druhu, „skryjeme pod deštník“ také ochranu dalších ohrožených druhů vázaných na tuto lokalitu. Nebývá náhodou, že jsou jako deštníkové druhy často voleni emblematictí zástupci, tzv. **vlnkové druhy**, vynikající většinou barvou či velikostí, které lze snadno rozpoznat, což zvyšuje atraktivitu a podporu ochrannářského managementu u širší veřejnosti (širší neodborná veřejnost bude ochotněji chránit louku proto, že na ní rostou orchideje, než kvůli výskytu vzácné ostrice). Typicky jsou mezi vlnkové druhy vybírání zejména velcí savci (pokud možno roztomile vypadající), ale v kontextu naší krajiny se můžeme setkat například se společenstvy starých stromů, které jsou chráněny pod „deštníkem“ brouka páchníka hnědého (*Osmoderma barnabita*).

Při navrhování ochrany se dříve či později dostaneme do konfliktu s jinými zájmy lidské populace, které mají většinou ekonomické pozadí (zejména se jedná o rostlinnou produkci a urbanistický rozvoj). Tato odvětví mají navíc vzhledem k rychlé ekonomické návratnosti většinou politickou podporu, což vytváří tlak na ochrannářské projekty, které jsou nuceny k mnoha ústupkům. Zejména se bude jednat o ústupky v podobě zmenšení plochy území, která má být chráněna. Ze strany ochrany je naopak snaha zachovat na daném místě maximální biodiverzitu (včetně např. ochrany chudých stanovišť s nižší diverzitou vzácných druhů, které ale dohromady zvyšují diverzitu na regionální úrovni). Otázkou zůstává, jakým způsobem vhodně určit tuto kompromisní velikost tak, abychom efektivně chránili co největší biodiverzitu na co nejmenší ploše?

Prvním kritériem, které nás zajímá, je samotná velikost rezervace či chráněného území, která je nutná pro udržení životaschopné populace námi sledovaného organismu. Právě dostatečná velikost populace je zcela zásadní pro její dlouhodobě udržitelný vývoj (o riziku spojeném s nízkou populační velikostí se blíže dočtete v kap. 1 v **brožuře 56. ročníku BiO**). Zároveň je důležité mít také na paměti, že ne všichni je-

dinci z populace se aktivně podílejí na rozmnožování a předávají své geny do dalších generací. Pokud bychom počítali jen aktivně se rozmnožující jedince, tak zjednodušeně hovoříme o tzv. **efektivní velikosti populace** – v té nejsou zahrnuti například jedinci, kteří už jsou moc staří a již se nerozmnožují, nebo jedinci, kteří pouze pomáhají rozmnožujícím se jedincům. V extrémních případech, jako jsou eusociální živočichové (např. mravenci či některé včely), může být rozdíl mezi velikostí populace a efektivní velikostí populace velmi výrazný.

Velikost území, na kterém se stabilně udrží daná populace, bývá nepřímo úměrná množství zdrojů limitujících tuto populaci. (Čím méně zdrojů zde je, tím větší musí toto území být.) Příkladem limitace může být například množství potravy, ale třeba také dostatek vhodných hnízdišť. Kupříkladu populace dutinových ptáků jsou často limitovány právě nedostatkem míst k hnízdění, nezávisle na dostatku potravy v okolí. Takovou populaci je poté možné podpořit například vytvořením umělých hnízdních dutin (ptačích budek), což sníží velikost území, kterou populace sledovaného druhu vyžaduje. Z hlediska ochrany populací nás tedy zajímá jak celková velikost populace, tak efektivní velikost populace.

V rámci naší fragmentované a hustě osídlené krajiny je samozřejmě velmi obtížné vytvoření souvislého propojeného chráněného území. Strategie, která je proto využívána, je vytvoření mozaiky menších chráněných území (jako „chráněné území“ v tomto kontextu chápeme území s jakýmkoli stupněm ochrany, od maloplošných přírodních památek až po národní parky, viz **rámec 7.A**). Každé z těchto chráněných území je možné zacílit na konkrétní vlajkové druhy, které se pohromadě nevykytují, a současně přispět k ochraně dalších ohrožených druhů jejich deštníkovým efektem. Právě cílená ochrana konkrétních druhů umožňuje optimalizaci managementu dané lokality tak, aby co nejlépe odpovídal potřebám a limitacím sledovaných organismů. Systém malých chráněných území navíc může, pokud je správně navržený, efektivně chránit také již zmíněnou genetickou diverzitu druhů, protože umožňuje s využitím stejné plochy chránit geneticky rozdílné populace (oproti tomu, kdybychom na stejně velké souvislé ploše chránili geneticky homogenní populaci).

Na druhou stranu, tento systém přináší pro řadu druhů problém, který představuje propojení těchto malých chráněných území. Populace organismů se v rámci svých schopností šíří v krajině, a chráněné území pro ně může představovat jakési refugium, místo, kde se populace může usadit, zvětšit a odkud se poté může dále šířit. Opět je tedy zásadní, na jaké druhy je zacílená naše ochrana, neboť schopnosti šíření (**disperze**) se mohou mezi jednotlivými skupinami organismů diametrálně lišit, a v případě plánování sítě chráněných území je potřeba pamatovat na to, aby tato území byla z pohledu populací námi chráněných organismů propojena; tedy, aby mezi těmito oblastmi nebyly bariéry, které by znemožňovaly vzájemný kontakt jedinců z obou populací. Tuto vlastnost (propojenost) označujeme jako **konektivitu**, a mimo jiné úzce souvisí s migracemi organismů v kratším časovém měřítku. Řada druhů organismů během svého života aktivně překonává velké vzdálenosti (napří-

klad migrující ptáci, ryby apod.). Během putování krajinou však organismy naráží na problémy spojené s hustým osídlením krajiny a její fragmentací, a zejména pro větší obratlovce neschopné letu může být průchod krajinou velmi riskantní. Z toho důvodu je snaha udržovat v krajině **biokoridory** umožňující migrujícím organismům volný průchod. Velmi významnými biokoridory jsou například vodní toky, meze a remízky v polích, či prosekané bezlesé pásy pod dráty elektrického vedení. Extrémním případem omezení pohybu organismů jsou překážky na vodních tocích (jezy, přehrady apod.). Ochranařským řešením, které se snaží řešit přítomnost těchto bariér jsou tzv. rybí přechody, tedy kanály s mírnějším sklonem, které alespoň některým druhům vodních organismů umožňují migraci proti směru toku.

**7.A SYSTÉM OCHRANY PŘÍRODY V ČR.** Zvláště chráněná území na území České republiky lze rozdělit do několika kategorií dle velikosti a stupně ochrany, kterou danému území poskytuje. Navzájem se tato území samozřejmě mohou překrývat – maloplošné chráněné území tedy může přidat dodatečný stupeň ochrany například cennému ekosystému v rámci národního parku či CHKO. U následujících kategorií naleznete příklady z oblasti Šumavy s popisem předmětu ochrany tak, jak je uveden na veřejném portálu AOPK ČR (delší popis uvádíme pouze u maloplošných území).

*Velkoplošná území*

**Národní parky (NP)** – ochrana větších celků a přírodních procesů zde probíhajících (např. NP Šumava) a dále **chráněné krajinné oblasti (CHKO)** – ochrana krajiny, která je přírodního i kulturního charakteru (např. CHKO Šumava).

*Maloplošná území*

**Národní přírodní rezervace (NPR)** – ochrana ekosystému národního či mezinárodního významu (např. NPR Boubínský prales: Původní lesní porosty 5. a 8. vegetačního stupně v masivu Boubína s výskytem vzácných a ohrožených druhů rostlin a živočichů tvořené především kyselými, klenovými a jeřábovými smrčínami, kyselými, svěžími a vlhkými bukovými smrčínami a klenosmrkovými, svěžími a vlhkými smrkovými bučinami mající z části charakter původního pralesa.)

**Národní přírodní památka (NPP)** – ochrana geologických či geomorfologických fenoménů národního či mezinárodního významu (např. NPP Blanice: Pramenná oblast řeky Blanice s evropsky významným nalezištěm perlorodky říční. Územní celek s vysokými přírodními hodnotami se zastoupením málo ovlivněných, vodních, lučních, rašelinných a lesních společenstev.)

**Přírodní rezervace (PR)** – ochrana ekosystémů regionálního významu (např. PR Rašeliniště u Martinála: Původně se vyvíjející přechodové rašeliniště /NATURA 2000 – 7140, typ přírodního stanoviště – přechodová rašeliniště

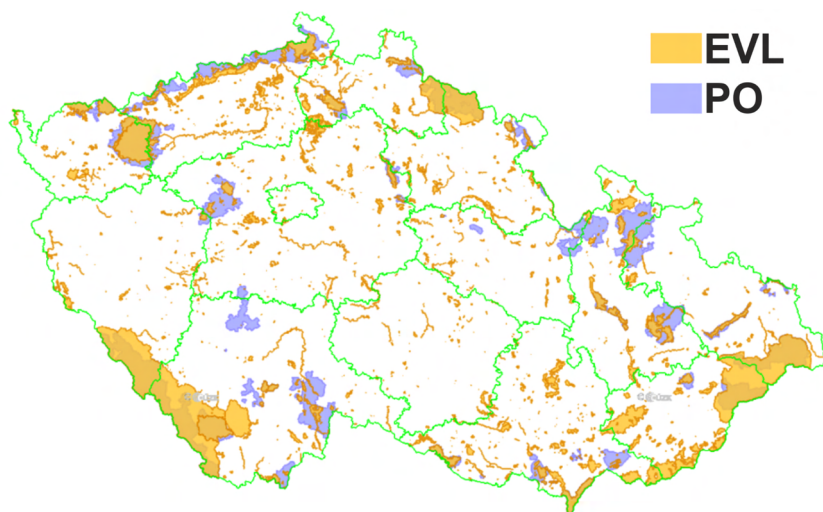
•••

•••

a třasoviště;/ přirozeně se vyvíjející podhorské a horské smilkové trávníky s jařovcem.)

**Přírodní památka (PP)** – ochrana geologických či geomorfologických fenoménů regionálního významu (např. PP Slavkovické louky: Prameništění a vlhké louky a lesní porost na pestré sérii krystalinika s výchozy krystalických vápenců, významná flóra.)

Kromě těchto zvláště chráněných území jsou v České republice vyhlášeny také evropsky významné lokality a ptačí oblasti v rámci již zmíněné evropské sítě Natura 2000. Tyto oblasti se mohou, ale nemusí překrývat se sítí zvláště chráněných území, a dohromady pokrývají 14,2 % území státu (**Obr. 7.A.1**).



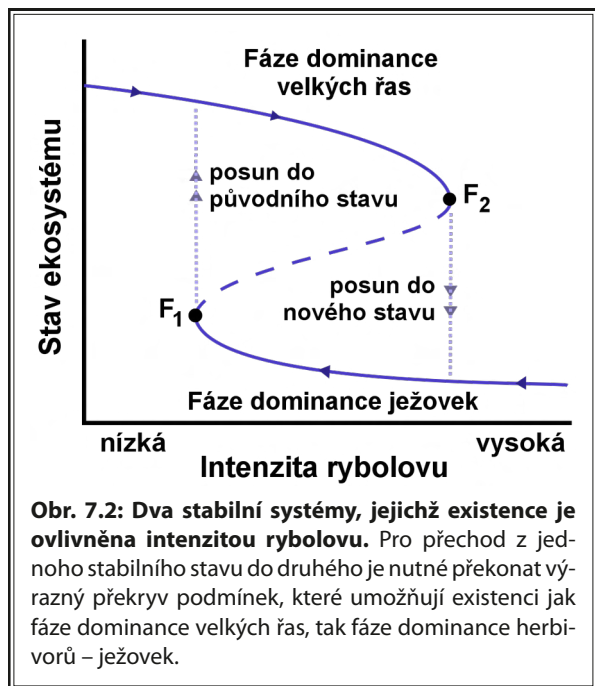
**Obr. 7.A.1:** Mapa evropsky významných lokalit (EVL) a ptačích oblastí (PO) na území ČR.

## 7.2 Ochrana ve vodních ekosystémech

Ve vodním prostředí ještě chvíli zůstaneme, přesuneme se ale ze sladkých vod do moří a oceánů, jejichž biologická rozmanitost je vystavena odlišným vlivům, nežli tomu je v případě suchozemských ekosystémů. Zatímco na souši je zásadním problémem kompetice o prostor mezi člověkem a „divokou přírodou“, v mořských ekosystémech je tato kompetice pouze velmi omezená, čistě proto, že moře a oceány k plošné produkci nevyužíváme, s výjimkou bodově lokalizovaných akvakultur. Oproti tomu mořské ekosystémy čelí výraznému tlaku ze strany lidské populace zejména nepřímo vlivem globální změny klimatu a přímo vlivem intenzivního (rybo)lovu, který z ekosystému odstraňuje jedny z vrcholových článků potravních řetězců – ryby.

Intenzivním rybolovem jsou primárně zasaženy samotné rybí populace, které mohou v extrémním případě zcela kolabovat, jako se to stalo počátkem tisíciletí v případě tresky obecné (*Gadus morhua*) v Baltském moři. V případě ochrany lovených, volně žijících populací ryb je využíván systém regulací a „loveckých povolenek“, které by měly omezovat lov pod úroveň, která by pro danou populaci byla devastující. Problémem tohoto systému je nedostatečná mezinárodní koordinace a limitace kontroly lovu v mezinárodních vodách, ve kterých žádný stát nemůže prosazovat své právo (a tedy ani nastavené rybolovné limity).

Kromě vlivu na lovené populace jsou rybolovem zasaženy také další vodní organismy. Tento vliv může být přímý, kdy jsou ekonomicky nezajímavé organismy vyloveny spolu s rybami (tzv. **bycatch**). Takto vylovené organismy jsou obvykle vyříděny a vyvrženy zpět do moře, ale jejich mortalita bývá většinou velmi vysoká (zejména u organismů žijících na dně, které jsou vyhozeny do volného oceánu).



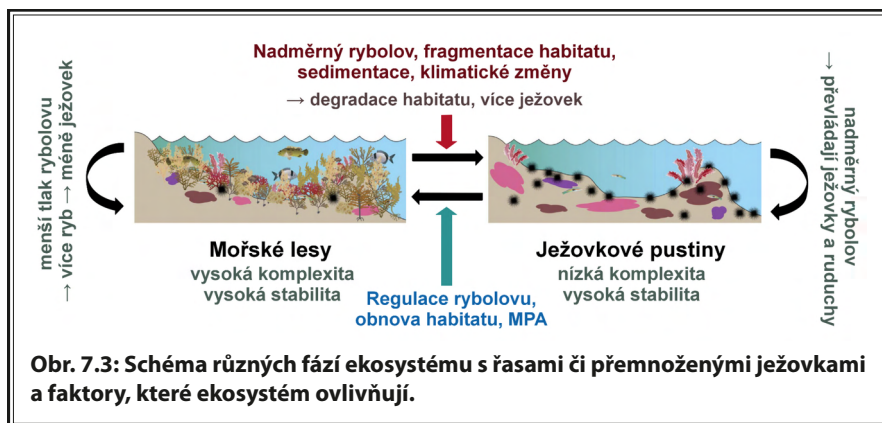
stabilní fáze chudého systému, ve kterém dominují pouze nestravitelné kalcifikující ruduchy a malé vláknité řasy, které jsou dále spásány ježovkami. Hlavním problémem je právě zmíněná stabilita systému, která vyžaduje výraznou změnu podmínek k tomu, aby byl možný fázový posun zpět do systému s řasovou dominancí (viz **obr. 7.2** a **obr. 7.3**).

Nepřímým vlivem intenzivního rybolovu je dopad na ekosystémy, ve kterých hrají ryby důležitou ekologickou kontrolní funkci. Příkladem může být nárůst populací ježovky dlouhoostné (*Paracentrotus lividus*) na lokalitách, kde byla rybařením odstraněna většina ryb, které se ježovkami živí. Přemnožení ježovek má za následek degradaci řasového porostu, který spásají, a vede k fázovému posunu celého ekosystému – ze stabilního systému s vysokou diverzitou s dominancí velkých řas, do druhé

Naštěstí v řadě případů se jedná o vratné změny a vhodnými zásahy je možné ekosystém vrátit do původního stavu – v našem případě do stavu s dominantními velkými řasami (a vyšší biodiverzitou). V mořském prostředí se globálně nejlépe osvědčilo zakládání mořských rezervací (**MPA**, *Marine Protected Area*), které fungují na podobném principu jako například naše národní parky – rezervace je rozdělena na zóny s různými stupni regulace aktivit, které je možné v různých zónách provádět, zejména rybaření a turistické aktivity (např. potápění). Centrální bezzásahové oblasti poté slouží jako zdrojová území, odkud se obnovený ekosystém může šířit často i za hranice MPA.

Existence takových „bezzásahových“ oblastí navíc může být zcela klíčová pro to, aby komplexní mořské ekosystémy přežily tlak vyvolaný globální změnou klimatu. Zásadní je v tomto směru zejména globální nárůst teploty v povrchových vrstvách moří a oceánů. Vzhledem k nedostatku měření před rokem 1900 jsou současné teplotní odchylky počítané jako rozdíl od průměru, který byl naměřený v průběhu 20. století (častěji ve druhé polovině 20. století). Odchylky od tohoto průměru se regionálně liší, a k nejrychlejšímu ohřevu moří dochází zejména v polárních oblastech. Naopak jen v několika částech oceánu dochází k ochlazení, a to zejména v oblasti severního Atlantiku, kde se cirkulující povrchové proudy zanořují a propojují se s hlubokomořskými proudy. Vliv změny teploty na pohyb mořských proudů by měl na biodiverzitu jistě dramatický dopad, ale vzhledem k nedostatku historických dat je velmi obtížné predikovat možný budoucí vývoj.

Samotný nárůst teploty může mít však velmi výrazný vliv na podobu mořských ekosystémů. Zejména v polárních oblastech, ve kterých dochází k výraznému ohřevu povrchových vod, dochází k přímému ovlivnění potravního řetězce napříč celým ekosystémem. Hlavními primárními producenty v těchto oblastech jsou totiž řasy a sinice, které jsou nárůstem teploty ovlivněny. Prorůstají mořským ledem a během jarního tání jsou z tohoto ledu uvolňovány. Poté slouží jako klíčový zdroj potravy bentických ekosystémů (v polárních oblastech tvořených zejména houbovci a mechov-



**Obř. 7.3:** Schéma různých fází ekosystému s řasami či přemnoženými ježovkami a faktory, které ekosystém ovlivňují.

kami). Vlivem vyšších teplot dnes dochází ke snižování velikosti zaledněné plochy oceánu a ke zkracování období, po které trvá zalednění. Řasy a sinice tedy mají méně prostoru a kratší čas k produkci, což vede ke snížení vyprodukované biomasy a dostupnosti potravy pro konzumenty.

S vlivem nárůstu teploty se však můžeme setkat i v nám blízkém Středozezemním moři. Zdejší ekosystémy se vlivem narůstajících teplot postupně přesouvají do vod chladnějších, a to buď do vyšších zeměpisných šířek, anebo do větších hloubek. Samozřejmě, přesun do větších hloubek není možný pro primární producenty, kteří zde přicházejí o zdroj životní energie – světlo. Naopak v teplejších částech Středozezemního moře jsou ekosystémy nahrazovány teplomilnými druhy. Typickou původní teplomilnou rybou, které v současnosti expanduje Středomořím, je kněžík paví (*Thalassoma pavo*), ale za zmínku stojí také řada tropických ryb, které migrují skrze Suezský průplav a díky vyšším teplotám zde nacházejí vhodná stanoviště. Asi nejvýraznějším migrantem, který se v dnešní době šíří východním Středomořím, je obávaný perutýn (*Pterois* sp.).

Dalším fenoménem, se kterým se v dnešní době potýkají mořské organismy, je **okyselování moří**, ke kterému dochází vlivem navýšení koncentrace  $\text{CO}_2$  v ovzduší. Plynný oxid uhličitý se rozpouští v mořské vodě, se kterou reaguje za vzniku kyseliny uhličitě ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ). Ta se dále rozpadá na hydrogenuhličitan ( $\text{HCO}_3^-$ ) a volné vodíkové ionty ( $\text{H}^+$ ), které snižují pH oceánu, čímž dochází k jeho okyselování. Tento proces narušuje rovnováhu mezi jednotlivými formami uhlíku ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ) a snižuje koncentraci uhličitanových iontů ( $\text{CO}_3^{2-}$ ), které jsou nezbytné pro tvorbu schránek kalcifikujících mořských organismů, jako jsou koráli a měkkýši. Okyselení oceánů tedy představuje velmi významný stresor, který působí na mnoho bezobratlých organismů například pomalejším růstem nebo vyšší citlivostí k napadení patogeny, a může velmi omezovat jejich schopnost vyrovnat se s dalšími změnami prostředí – třeba s těmi vyvolanými nadměrným lovem.

Jak vidno z předchozích odstavců, biodiverzita moří a oceánů je v dnešní době pod velmi výrazným tlakem, který může mít jak globální (teplota, acidifikace), tak lokální (rybolov) charakter. Samozřejmě se nejedná o jediné stresory, kterým mořské organismy čelí – mezi dalšími by šlo zmínit například znečištění (zvukové, světelné, znečištění hnojivy, či obalovými materiály), které ještě více snižuje obranyschopnost narušených ekosystémů. Bodová ochrana v podobě mořských rezervací může pomoci v zachování fragmentů fungujících komplexních ekosystémů, ale sama o sobě nestačí.



---

## DOPORUČENÁ LITERATURA

---

Zájemci o rozšíření obzorů nad rámec brožury níže naleznou odkazy na českou i zahraniční literaturu. Vybírali jsme jak zdroje, které systematicky rozšiřují témata probíraná v brožurce, tak i zdroje, kde jsou popsány nějaké zajímavé fenomény u pár konkrétních organismů. K řadě popularizačních článků uvedených níže jsou dostupné také pracovní listy.

### UČEBNICE A POPULARIZAČNÍ KNIHY

- Bennett, J. E., Dolin, R., & Blaser, M. J. (2015): **Mandell, Douglas, and Bennett's Principles and Practice of Infectious Diseases**. Elsevier/Saunders.
- Brusca, R. C., Giribet, G., & Moore W. (2022): **Invertebrates**. Sinauer Associates.
- Croce, R., Grondelle, R. van, Amerongen, H. van, & Stokkum, I. van. (2018): **Light Harvesting in Photosynthesis**. CRC Press.
- Doody, J. S., Dinets, V., & Burghardt, G. M. (2021): **The Secret Social Lives of Reptiles**. Johns Hopkins University Press.
- Formicki, K. (ed.), & Kirschbaum, F. (ed.) (2019): **The Histology of Fishes**. CRC Press.
- Gaisler, J. & Zima, J. (2018): **Zoologie obratlovců**. Academia.
- Gill, F. B., & Prum, R. O. (2019): **Ornithology**. W. H. Freeman and Company.
- Holec, J., Bielich, A., & Beran, M. (2012): **Přehled hub střední Evropy**. Academia.
- Horsák, M., Juříčková, L., & Picka, J. (2013): **Měkkýši České a Slovenské republiky**. Kabourek.
- Hošek, J. (2007): **Saola aneb největší zoologické objevy posledních let**. Scientia.
- Kardong, K. V. (2019): **Vertebrates: Comparative anatomy, function, evolution**. McGraw-Hill Education.
- Kaštovský, J., Hauer, T., Geriš, R., Chattová, B., Jurán, J., Lepšová-Skácelová, O., Pítelková, P., Pusztaí, M., Škaloud, P., Šťastný, J., Čapková, K., Bohunická, M., & Mühlsteinová, R. (2018): **Atlas sinic a řas ČR 1 & 2**. powerprint, Praha.
- Kubín, J., & Wipplingerová, M. (2024): **Základní přehled našich důležitých skupin a běžných taxonů sinic a řas**. Algologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity.
- Mikátová, B., Vlašín, M., Kodejš, K., & Knotek, Z. (2021): **Ochrana plazů**. Český svaz ochránců přírody (ČSOP) Hradec Králové.
- Murray, P. R., Rosenthal, K. S., & Pfaller, M. A. (2016): **Medical Microbiology**. Elsevier.
- Pazourek, J., & Votrubová, O. (1997): **Atlas of Plant Anatomy**. Peres Publishers.
- Petr, J. (2020): **Desatero smyslů: Jak lidé a zvířata vnímají okolní svět**. Argo/Dokořán.
- Petr, J. (2024): **Desatero pohybů: Zvířata na souši, ve vodě a ve vzduchu**. Argo/Dokořán.
- Sætre, G. P., & Ravinet, M. (2019): **Evolutionary Genetics: Concepts, Analysis, and Practice**. Oxford University Press.
- Sheldrake, M. (2022): **Propletený život: Jak houby utvářejí svět, mění naši mysl a ovlivňují budoucnost**. Kazda.
- Shubin, N. (2009): **Ryba v nás**. Paseka.
- Šípek, P. a kol. (2025): **Atlas hmyzu: Průvodce českou přírodou**. Edika.
- Volf, P., Horák, P. a kol. (2007): **Paraziti a jejich biologie**. Triton.
- Votýpka, J., Kolářová, I., Horák, P. a kol. (2023): **O parazitech a lidech**. Triton.
- Wells, K. D. (2007): **The Ecology and Behavior of Amphibians**. The University of Chicago Press.
- Zrzavý, J., Mihulka, S., Storch, D., Burda, H., & Begallová, S. (2017): **Jak se dělá evoluce – Labyrintem evoluční biologie**. Dokořán/Argo.
- Žďárek, J. (2021): **Ohrožení hmyzem?** Academia.

## POPULARIZAČNÍ ČLÁNKY

- Ananbeh, H., & Kupcová Skalníková, H.: **Ze života bílkovin aneb Na tvaru záleží.** Živa 6/2020, str. 282–285.
- Bezányiová, K.: **Žabky na hladině.** Vesmír 104, 144, 2025/3.
- Bezányiová, K.: **Žlutkový váček, struktura mnoha funkcí.** Vesmír 103, 44, 2024/1.
- Čepička, I.: **Diverzita protist.** Živa 5/2019, str. 220–223.
- Čepička, I.: **Milostný život nálevníků.** Vesmír 104, 282, 2025/5.
- Černý, J.: **O prázdných v nás.** Vesmír 104, 214, 2025/4.
- Černý, R.: **Čtvrtá vrstva.** Vesmír 89, 478, 2010/7.
- Dolejš, P.: **Co všechno víme o nohatkách?** Živa 3/2016, str. 129–131.
- Forstová, J., & Fraiberk, M.: **Diverzita virů.** Živa 5/2019, str. 212–215.
- Halašková, M., & Steklíková, K.: **Chrupavka – tkáň mnoha funkcí.** Živa 1/2023, str. XXV–XXVII.
- Kratochvíl, L., Altmanová, M., & Straková, B.: **Panoptikum způsobů určení pohlaví a přechodů mezi nimi.** Vesmír 102, 536, 2023/9.
- Moravec, J., & Bulantová, J.: **Jak neuklouznout na šikmé ploše aneb Mocná síla adheze u žab a ještěřů.** Živa 4/2023, str. 184–188.
- Musilová, Z.: **Nová fylogeneze paprskoploutvých ryb.** Živa 4/2016, str. XCV–XCVII.
- Musilová, Z.: **Skrýta rozmanitost pod vodní hladinou: evoluce druhově nejbohatší skupiny obratlovců.** Živa 4/2016, str. 175–178.
- Naňka, O.: **Kost je živý orgán.** Živa 1/2023, str. 28–33.
- Nedvěd, O., & Kuchta, R.: **Živočišný kmen Cyclophora v Čechách.** Vesmír 84, 344, 2005/6.
- Novák, K.: **Šestnáct obětí, překvapivý pachatel.** Vesmír 93, 489, 2014/9.
- Novák, L., & Novák Vančlová, A.: **Symbiózy napříč stromem života: soužití eukaryot a prokaryot 2.** Živa 2/2018, str. 84.
- Novotný, M.: **Revoluce, ne evoluce – jak se neutopit v záplavě biologických dat.** Živa 3/2025, str. LXXXVII–LXXXVIII.
- Novotný, M.: **Tajemství tvarů – predikce 3D struktury proteinů.** Živa 3/2025, str. 116–118.
- Pergner, J., & Soukup, V.: **Život bez hlavy.** Vesmír, on-line článek, 6. 1. 2016.
- Reichard, M.: **Ryby, které zadržují dech.** Vesmír 98, 616, 2019/11.
- Soldán, Z., & Janošík, L.: **Poikilohydrie mechorostů – úspěšná evoluční alternativa.** Živa 6/2023, str. 283–286.
- Soukup, A.: **Suchozemské rostliny a voda.** Živa 2/2023, str. 74–76.
- Šípek, P.: **Zaostřeno na detail – povrchové struktury a morfologie těla u šestinohých.** Živa 3/2023, str. 129–132.
- Špaček, J.: **Pásemnička sladkovodní v České republice.** Živa 1/2014, str. 26–28.
- Vosolsobě, S.: **Kdy se rostlina stala rostlinou.** Živa 1/2020, str. 6–9.
- Vrtiška, O.: **Hlubokomořské chovatelky metanožroutů.** Vesmír 104, 403, 2025/7.
- Zouhar, P.: **Bílá tuková tkáň: víc než jen skladiště.** Živa 4/2020, str. 168–169.
- Zouhar, P.: **Hnědá tuková tkáň: tuk, který páli tuk.** Živa 4/2020, str. LXXXIX–XC.

## ODBORNÉ ČLÁNKY

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., ... & Zhang, Q. (2019). **Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes.** *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66(1), 4–119.
- Jared, C., Mailho - Fontana, P. L., & Antoniazzi, M. M. (2021). **Differences between poison and venom: An attempt at an integrative biological approach.** *Acta Zoologica*, 102(4), 337–350.
- Hopkins, G. R., & Brodie Jr, E. D. (2015). **Occurrence of amphibians in saline habitats: a review and evolutionary perspective.** *Herpetological Monographs*, 29(1), 1–27.
- Keeling, P. J., & Eglit, Y. (2023). **Openly available illustrations as tools to describe eukaryotic microbial diversity.** *PLoS Biology*, 21(11), e3002395.
- Kraft, P., Vaškaninová, V., Mergl, M., Budil, P., Fatka, O., & Ahlberg, P. E. (2023). **Uniquely preserved gut contents illuminate trilobite palaeophysiology.** *Nature*, 622(7983), 545–551.

- Maloney, T., Phelan, R., & Simmons, N. (2018). **Saving the horseshoe crab: A synthetic alternative to horseshoe crab blood for endotoxin detection.** *PLoS Biology*, 16(10), e2006607.
- Oren, A., & Garrity, G. M. (2021). **Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes.** *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 71(10), 005056.
- Poulin, R. (2014). **Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints.** *International Journal for Parasitology*, 44(9), 581-589.
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). **A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing.** *Nature*, 526(7574), 569-573
- Sato, S., Appeldorff, C., Wangenstein, O. S., Garcés-Pastor, S., Laumer, C. E., Herranz, M., Giribet, G., Renault, D., Möller, P. R., & Worsaae, K. (2025). **Phylogenomics of the rarest animals: a second species of Micrognathozoa identified by machine learning.** *Proceedings B*, 292(2041), 20242867.
- Sewell, T. R., Longcore, J., & Fisher, M. C. (2021). **Batrachochytrium dendrobatidis.** *Trends in Parasitology*, 37(10), 933-934.
- Steinmetz, P. R., Aman, A., Kraus, J. E., & Technau, U. (2017). **Gut-like ectodermal tissue in a sea anemone challenges germ layer homology.** *Nature Ecology & Evolution*, 1(10), 1535–1542.
- Zuntini, A. R., Carruthers, T., Maurin, O., Bailey, P. C., Leempoel, K., Brewer, G. E., ... & Knapp, S. (2024). **Phylogenomics and the rise of the angiosperms.** *Nature*, 629(8013), 843–850.

## INTERNETOVÉ ODKAZY A VIDEA

- plakáty rostlinné fylogeneze (odkazy na ResearchGate): [https://www.researchgate.net/publication/323256014\\_Tracheophyte\\_Phylogeny\\_Poster\\_TPP\\_2022](https://www.researchgate.net/publication/323256014_Tracheophyte_Phylogeny_Poster_TPP_2022) (Tracheophyta), [https://www.researchgate.net/publication/330379214\\_Angiosperm\\_phylogeny\\_poster\\_APP\\_-\\_Flowering\\_plant\\_systematics\\_2019](https://www.researchgate.net/publication/330379214_Angiosperm_phylogeny_poster_APP_-_Flowering_plant_systematics_2019) (krytosemenné)
- přednášky České mikrobiomové společnosti: <https://www.mikrobiom-cms.cz/zname-sve-spolubydlici-mikrobiom-a-my/>
- video tany s láčkovkou: [https://youtu.be/TwL7K\\_loRjM?si=1c1FkkY6I-qgm9tu](https://youtu.be/TwL7K_loRjM?si=1c1FkkY6I-qgm9tu) – ze kap. 5.3
- web CIDRAP (Center for Infectious Disease Research and Policy): <https://www.cidrap.umn.edu>
- web databáze AlgaeBase: <https://www.algaebase.org/>
- web databáze AmphibiaWeb: <https://amphibiaweb.org/>
- web databáze FishBase: <https://www.fishbase.org/home.php>
- web databáze Skull Base: <https://www.skullbase.info/>
- web databáze WoRMS (World Register of Marine Species): <https://www.marinespecies.org/>
- web GBIF (Global Biodiversity Information Facility): <https://www.gbif.org/>
- web Hoax.cz: <https://www.hoax.cz/hoax/leptospiroza---zakladni-hygiena/> – rozbor hoaxu o leptospiroze ze kap. 2.2
- web Human Cell Atlas: <https://www.humancellatlas.org/>
- web Mezinárodního výboru pro taxonomii virů (ICTV): <https://ictv.global>
- web Sinice a řasy.cz (Algologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta JU): <https://www.sinicearasy.cz/home> – s odkazy ke stažení *Atlasu sinic a řas ČR a Základního přehledu našich důležitých skupin a běžných druhů sinic a řas* z kap. 5.1

## ZDROJE OBRÁZKŮ

- Obr. 1.1:** Michal Ptáček  
**Obr. 1.2:** Vojtěch Brož  
**Obr. 1.3:** Albert F. Damaška  
**Obr. 1.4:** Albert F. Damaška  
**Obr. 1.A.1:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 1.5:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 1.D.1:** Albert F. Damaška  
**Obr. 1.E.1:** Alex2guess, Wikimedia Commons, CC BY 3.0  
**Obr. 1.F.1:** Martin a Ondřej Pelánkovi  
**Obr. 2.1:** Michal Ptáček  
**Obr. 2.2:** Michal Ptáček dle DOI: 10.1146/annurev-micro-040921-050212  
**Obr. 2.3:** DOI: 10.1038/s41586-022-05550-y, DOI: 10.1038/s41586-019-1916-6  
**Obr. 2.4:** [https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Microbiology/Microbiology\\_%28Bruslind%29/04%3A\\_Bacteria%3A\\_Cell\\_Walls](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Microbiology/Microbiology_%28Bruslind%29/04%3A_Bacteria%3A_Cell_Walls), upraveno  
**Obr. 2.5:** Michal Ptáček dle předlohy od Jaroslava Nunváře  
**Obr. 2.6:** Michal Ptáček dle DOI: 10.1074/jbc.REV120.011473 a [https://www.vetbact.org/images/terms/large/191212\\_final\\_eng.jpg](https://www.vetbact.org/images/terms/large/191212_final_eng.jpg)  
**Obr. 2.A.1:** <https://emedicodiary.com/que/505/gram-staining-procedure>, upraveno  
**Obr. 2.7:** <https://courses.lumenlearning.com/suny-microbiology/chapter/nonproteobacteria-gram-negative-bacteria-and-phototrophic-bacteria/>, upraveno  
**Obr. 2.8:** Kateřina Bezányiová dle <https://phycolab.ua.edu/wp-content/uploads/2019/06/3.-Cyanobacteria.pdf>  
**Obr. 2.B.1:** Kateřina Bezányiová dle specifikací Martina Janoucha  
**Obr. 3.1:** Michal Ptáček, Kateřina Bezányiová  
**Obr. 3.2:** DOI: 10.1371/journal.pbio.3002395, CC BY 4.0, upraveno  
**Obr. 3.3:** Ernst Haeckel, *Kunstformen der Natur* (1904), volné dílo, upraveno  
**Obr. 3.4:** Kateřina Bezányiová dle specifikací D. Čičovského  
**Obr. 3.5:** Bintree, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, Katie Hodge, Wikimedia Commons, CC BY-NC-SA 2.0  
**Obr. 3.6:** Idéallités, Wikimedia Commons, CC BY-SA 4.0, Luis Alvaz, Wikimedia Commons, CC BY-SA 4.0  
**Obr. 3.7:** Anxo Resúa, Wikimedia Commons, CC BY-NC-SA 2.0, upraveno  
**Obr. 3.8:** Mushroom Observer, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0  
**Obr. 3.9:** Tereza Maxerová (Fluorescenční noc, 2018)  
**Obr. 3.10:** Anxo Resúa, Wikimedia Commons, CC BY-NC-SA 2.0, upraveno  
**Obr. 4.1:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 4.2:** Kateřina Bezányiová dle Melvyn Yeo (CC BY-NC 4.0) a Brusca, R. C., Giribet, G., & Moore W. (2022): *Invertebrates*. Sinauer Associates.  
**Obr. 4.3:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 4.4:** Kateřina Bezányiová dle DOI: 10.1038/s41559-017-0323-3  
**Obr. 4.5:** Debivort at English Wikipedia, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, upraveno  
**Obr. 4.6:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 4.7:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 4.8:** Kateřina Bezányiová  
**Obr. 4.9:** Corbari L. & Leprieur S., Wikimedia Commons, CC-BY-4.0  
**Obr. 4.10:** DOI: 10.1098/rspb.2007.1327, upraveno  
**Obr. 4.11:** Gullan, P. J., & P. S. Cranston, P. S. (2014): *The Insects: An Outline of Entomology*. Wiley-Blackwell, upraveno.  
**Obr. 4.12:** DOI: 10.1007/978-3-030-18202-1\_6, upraveno

- Obr. 4.13:** A. Islands in the Sea 2002, NOAA/OER, volné dílo, B. Nick Hobgood, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0
- Obr. 4.14:** A. DOI: 10.1038/ncomms1355, upraveno; B. Tom McHugh / Science Source, upraveno; C. Arsty / Dreamstime.com, upraveno
- Obr. 4.15:** Benedikt Janda
- Obr. 4.16:** A. Silke Baron, Wikimedia Commons, CC BY 2.0, B. Ghedo, Wikimedia Commons, volné dílo
- Obr. 4.17:** Richard Hertwig, 1902, volné dílo
- Obr. 4.18:** A. Clinton & Charles Robertson, Wikimedia Commons, CC BY 2.0, B. Vassil, Wikimedia Commons, volné dílo
- Obr. 4.19:** A. Ifremer, Wikimedia Commons, CC BY 4.0, B. H. Zell, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0
- Obr. 4.20:** James St. John, Wikimedia Commons, CC BY 2.0
- Obr. 4.21:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 4.22:** Kateřina Bezányiová, překresleno dle [https://www.researchgate.net/publication/282360065\\_Scolecormorphus\\_vittatus\\_behaviour](https://www.researchgate.net/publication/282360065_Scolecormorphus_vittatus_behaviour)
- Obr. 4.23:** Kateřina Bezányiová, překresleno podle Wells K. D. (2007): The Ecology And Behavior Of Amphibians. University of Chicago Press.
- Obr. 4.24:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 4.25:** Kateřina Bezányiová
- Obr. 4.1.1:** Kateřina Bezányiová na základě K. V. Kardong (2019): Vertebrates: Comparative anatomy, function, evolution. McGraw-Hill Education.
- Obr. 5.A.1:** Michal Ptáček, PDB 8Z81, 7VY2
- Obr. 5.1:** Tomáš Hauer, Siniceřasy.cz, <http://galerie.siniceřasy.cz/thumbnail/800x600/var/files/galerie/rhodophyta/composogon/compos3.jpg> (A), David Pérez (DPC), Wikimedia Commons, CC-BY-SA-4.0, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hildenbrandia\\_rivularis\\_01\\_by-dpc.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hildenbrandia_rivularis_01_by-dpc.jpg) (B)
- Obr. 5.2:** [https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/australian-antarctic-division/key/prasinophyte\\_key/Media/Html/Pyramimonas\\_gelidicola.htm](https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/australian-antarctic-division/key/prasinophyte_key/Media/Html/Pyramimonas_gelidicola.htm) Harðardóttir, S., Lundholm, N., Moestrup, Ø. et al. Description of *Pyramimonas diskoicola* sp. nov. and the importance of the flagellate *Pyramimonas (Prasinophyceae)* in Greenland sea ice during the winter–spring transition. *Polar Biol* 37, 1479–1494 (2014). <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1538-2> (vpravo)
- Obr. 5.3:** Michal Ptáček
- Obr. 5.4:** Michal Ptáček (B,C), siniceřasy.cz; Kristýna Mohlová (A), Jan Kaštovský (D)
- Obr. 5.5:** Michal Ptáček (A), Show\_ryu, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, [https://en.wikipedia.org/wiki/Chara\\_braunii#/media/File:Chara\\_braunii\\_1.JPG](https://en.wikipedia.org/wiki/Chara_braunii#/media/File:Chara_braunii_1.JPG) (B)
- Obr. 5.6:** Jan Kaštovský (A: *Spirogyra* sp.), Michal Ptáček (B–F: *Micrasterias thomassii*, *Closterium diana*, *Zygnema* sp., *Mougeotia* sp., *Staurastrum lapponicum*)
- Obr. 5.7:** siniceřasy.cz; Jan Kaštovský (vpravo), Patrick Keeling (vlevo)
- Obr. 5.8:** Michal Ptáček (*Pinnularia neomajor*, *Gomphonema acuminatum*, *Discostella stelligera*)
- Obr. 5.9:** Michal Ptáček (*Synura* sp., *Mallomonas* sp., *Dinobryon divergens*)
- Obr. 5.10:** Tomáš Hauer, Siniceřasy.cz (A), Laboratory of Plant Systematics and Phylogeny, University of Tsukuba, Japan ([https://web.archive.org/web/20120128143258/http://www.biol.tsukuba.ac.jp/%7Einouye/ino/st/x/x\\_pic.html](https://web.archive.org/web/20120128143258/http://www.biol.tsukuba.ac.jp/%7Einouye/ino/st/x/x_pic.html)) (B)
- Obr. 5.11:** Enric Sala, National Geographic (vlevo), <https://www.outerhebridesalgae.uk/marine/marine-species.php?id=50> (uprostřed), M.D. Guiry (<https://www.seaweed.ie/descriptions/Fucus-vesiculosus.php>)
- Obr. 5.12:** [https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1851-23722012000100001&lang=pt](https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-23722012000100001&lang=pt) (A); Anita Slotwinski, Tasmanian Aquaculture and Fisheries Institute & University of Tasmania, Australia (<http://www.aquasymbio.fr/en/pedinomonas-noctilucae-noctilucae-scintillans>) (B); Michal Ptáček (C–E: *Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*, *Peridinium bipes*)

- Obr. 5.13:** Stig Bjarte Haugen, Norwegian Institute of Marine Research, <https://earthobservatory.nasa.gov/images/145151/beauty-and-a-burden-in-the-norwegian-sea>, Lamiot, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:HaptonemaChrysochromulinaFL.jpg>
- Obr. 5.14:** Michal Ptáček
- Obr. 5.15:** Jan Martinek
- Obr. 5.16:** Stanislav Vosolsobě
- Obr. 5.17:** Stanislav Vosolsobě
- Obr. 5.18:** Jan Martinek (snímky), Stanislav Vosolsobě (schéma)
- Obr. 5.19:** A. Christian Fischer, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, B, C. DOI: 10.1016/j.jisci.2024.109889
- Obr. 5.20:** Michal Ptáček
- Obr. 5.21:** A. Petr Berka, Wikimedia Commons, volné dílo, B. Gianmaria Bonari, Botanická fotogalerie, [https://www.botanickafotogalerie.cz/highslide/images/large/161/Lilium\\_bulbiferum8.jpg](https://www.botanickafotogalerie.cz/highslide/images/large/161/Lilium_bulbiferum8.jpg)
- Obr. 5.22:** A. Rendra Regen Rais, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, B. Noah Elhardt, Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0
- Obr. 6.1:** DOI: 10.1038/s44161-022-00028-6, upraveno
- Obr. 6.2:** Alberts et al. (2002): Molecular Biology of the Cell. Garland Science. Upraveno.
- Obr. 6.3:** A. Don W. Fawcett / Science Source, B. [https://medcell.org/histology/epithelia\\_lab/cilia\\_em.php](https://medcell.org/histology/epithelia_lab/cilia_em.php)
- Obr. 6.B.1:** Thomas Spletstoesser; upravil Martin Trávníček. <https://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:VirusBaltimoreClassification.svg>
- Obr. 6.4:** DOI: 10.1038/s41580-020-0237-9, upraveno
- Obr. 6.5:** DOI: 10.1038/nrc1166, upraveno
- Obr. 6.6:** DOI: 10.3109/10408444.2013.768596, upraveno
- Obr. 6.7:** Lodish et al. (2016): Molecular Cell Biology. W. H. Freeman and Company. Upraveno.
- Obr. 6.8:** Marieb, E. N. (2004): Human Anatomy & Physiology: Instructor's Resource CD-ROMs. Pearson-Benjamin Cummings. Upraveno.
- Obr. 6.9:** [https://thoracickey.com/14-endothelial-function/#R\\_c14-fig-0001](https://thoracickey.com/14-endothelial-function/#R_c14-fig-0001), <https://my.clevelandclinic.org/health/body/21788-continuous-capillaries>
- Obr. 6.10:** DOI: 10.1681/ASN.2008030329, DOI: 10.3389/fnene.2010.00005
- Obr. 6.11:** James Perkins, <https://www.rit.edu/spotlights/blood-brain-barrier>
- Obr. 6.12:** DOI: 10.1007/978-3-030-60216-1\_6, upraveno
- Obr. 6.13:** A. Encyclopædia Britannica, <https://www.britannica.com/science/tooth-anatomy#/media/1/599469/112882>, B. <https://pocketdentistry.com/8-tooth-anatomy/>
- Obr. 6.14:** Koeppen, B. M., & Stanton, B. A (2008): Berne & Levy Physiology. Mosby. Upraveno.
- Obr. 6.15:** DOI: 10.1016/B978-0-12-394447-4.20065-5, upraveno
- Obr. 6.16:** Alberts et al. (2002): Molecular Biology of the Cell. Garland Science. Upraveno.
- Obr. 6.17:** Lucinda Hampton, Wikimedia Commons, CC BY-NC 4.0, upraveno
- Obr. 6.18:** Mescher, A.L. (2010): Junqueira's Basic Histology: Text & Atlas. McGraw-Hill Medical. Upraveno.
- Obr. 6.19:** DOI: 10.1038/nri3062, upraveno
- Obr. 7.1:** Kateřina Bezányiová, překresleno dle DOI: 10.1579/0044-7447-32.6.428
- Obr. 7.A.1:** Digitální registr ÚSOP AOPK ČR: [https://drusop.nature.cz/mapa/drusop/?c=-565156.55%3A-1093279.85&z=2&lb=blank&ly=cuzk\\_km%2Ccuzk\\_pk%2Cps%2Cevl%2Cpo&lbo=1&lyo=USOP%3A1](https://drusop.nature.cz/mapa/drusop/?c=-565156.55%3A-1093279.85&z=2&lb=blank&ly=cuzk_km%2Ccuzk_pk%2Cps%2Cevl%2Cpo&lbo=1&lyo=USOP%3A1), upraveno
- Obr. 7.2:** Kateřina Bezányiová dle DOI: 10.1038/35098000
- Obr. 7.3:** DOI: 10.3389/fmars.2021.649873, upraveno



Přírodovědecká  
fakulta  
Faculty  
of Science

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



**OBJEVUJ, CO JINÍ PŘEHLÍŽEJÍ**



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

# Chceš rozhodovat o tom, v jakém světě budeme žít?

Chraň životní prostředí  
uvědoměle a profesionálně.



Studium na FŽP ti otevře nové obzory!



#naturefuture



Fakulta životního  
prostředí



# Základy biologie

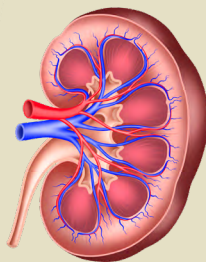
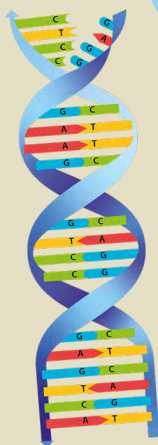
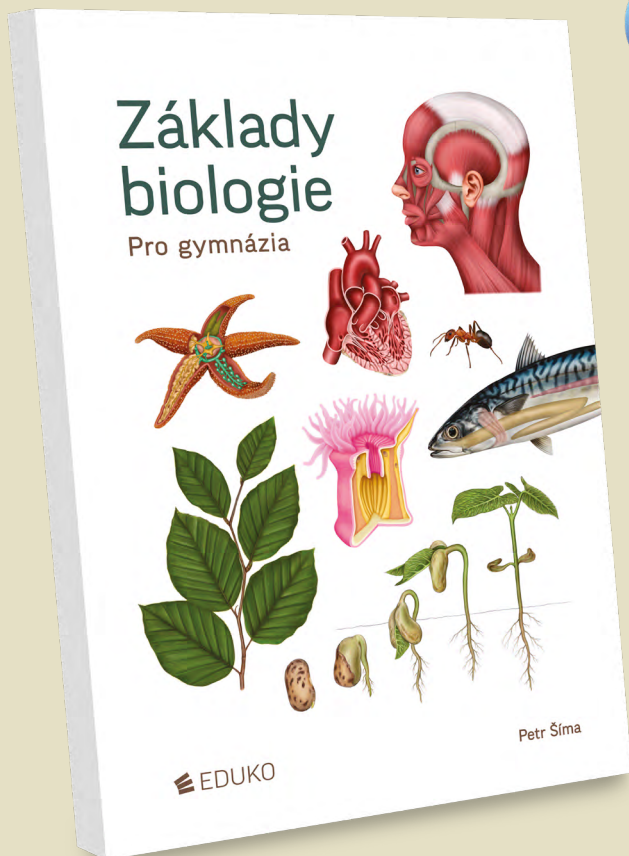
Pro gymnázia

se schvalovací doložkou MŠMT

Vydání 2025  
včetně celku  
Ekologie a ochrana  
přírody.

Nově kód  
pro přístup  
k online učebnici  
v každé papírové  
knize.

Vše podstatné  
v jedné učebnici  
o 170 kapitolách.



 EDUKO

## 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://entospol.cz)



nový bakalářský studijní program

# Integrovaná ochrana přírody

**Zdravá a funkční krajina / Smysluplná  
péče / Multioborový přístup**

**Bakalářské studijní programy:** Arboristika, Biomateriály,  
Integrovaná ochrana přírody, Krajinářství, Lesnictví,  
Myslivost, Stavby na bázi dřeva, Technologie a management  
zpracování dřeva, Výroba a design nábytku



Financováno  
Evropskou unií  
NextGenerationEU



NÁRODNÍ  
PLÁN OBNOVY

MS  
MĚ  
MĚ  
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

- MENDELU
- Lesnická
- a dřevařská
- fakulta

# MUNI SCI



5 mm

## Kráska přírody spočívá v detailu

Kolorovaný snímek květu bergenie srdčité pořízený  
skenovacím elektronovým mikroskopem Mira3  
na Ústavu fyziky a technologií plazmatu  
a centru CEPLANT, Přírodovědecké fakulty MU.  
Autorka Mgr. Jana Jurmanová, Ph.D



# Tady začíná tvůj příběh...

## 1 U 2 FYZIKA

Biofyzika ◦  
Fyzika nanostruktur ◦  
Fyzika + další obor (včetně učitelství) ◦

## 1 U 2 GEOGRAFIE SOCIÁLNÍ

Ekonomická geografie ◦  
Politická a kulturní geografie ◦  
Geografie + další obor (včetně učitelství) ◦

## 1 U 2 INFORMATIKA

Aplikovaná informatika ◦  
Informatika ◦  
Softwarové systémy ◦  
Informatika + další obor (včetně učitelství) ◦

## BIOLOGIE 1 U 2

◦ Systematická biologie a ekologie  
◦ Experimentální biologie  
◦ Biologie + další obor (včetně učitelství)

## GEOGRAFIE ENVIRONMENTÁLNÍ 1

◦ Fyzická geografie  
◦ Kartografie a geoinformatika  
◦ Ochrana a tvorba krajiny

## CHEMIE 1 U 2

◦ Chemie  
◦ Chemie + další obor (včetně učitelství)

## MATEMATIKA 1 U 2

◦ Data Science  
◦ Matematika  
◦ Matematika + další obor (včetně učitelství)

**1**

studium jedné  
specializace

**U**

studium  
učitelství

**2**

studium dvou  
specializací

tvoje univerzita

tvůj příběh



# 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 v Ústí nad Labem



[prf.ujep.cz](http://prf.ujep.cz)

Vzdělávání v oblastech biologie,  
fyziky, geografie, chemie,  
informatiky, matematiky  
a nanotechnologií



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)





Přírodovědecká  
fakulta

# Studuj Přírodu

## Biologie, ekologie a životní prostředí

Biologie a ekologie

Experimentální biologie

Experimentální biologie rostlin

Molekulární a buněčná biologie

Biologie pro vzdělávání

Biologie a environmentální  
výchova pro vzdělávání

Ekologie a ochrana životního  
prostředí

Botanika

Hydrobiologie

Zoologie

Strukturní biologie

Fytopatologie

Ochrana a tvorba krajiny

Chemická biologie rostlinných surovin

Bioanalytická laboratorní diagnostika  
ve zdravotnictví - Experimentální biologie

INDIVIDUÁLNÍ PŘÍSTUP

KVALITNÍ STUDIJNÍ ZÁZEMÍ

MODERNĚ VYBAVENÉ LABORATOŘE

ZAPOJENÍ DO VÝZKUMNÝCH PROJEKTŮ



Univerzita Palackého  
v Olomouci

[www.studujprf.upol.cz](http://www.studujprf.upol.cz)



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

=biologie v souvislostech

 <https://natur.cuni.cz/zivotni-prostredi>

 @environmental.science

 @ustav\_pro\_zivotni\_prostredi

# Krása nesmírná

## aneb Biodiverzita – rozmanitost života

---

Biologická olympiáda 2025–2026, 60. ročník  
přípravný text pro kategorie A, B

**Mgr. Kateřina Bezányiová** (*Ústav živočišné fyziologie a genetiky AV ČR, v. v. i., Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**Bc. Vojtěch Brož** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**prof. RNDr. Jan Černý, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**Daniel Čičovský** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**Mgr. Albert F. Damaška, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**Mgr. Jakub Hradečný** (*Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů České zemědělské univerzity*)

**Bc. Benedikt Janda** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**MUC. Martin Janouch** (*3. lékařská fakulta Univerzity Karlovy*)

**Mgr. Kateřina Kubíková** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**RNDr. Jaroslav Nunvář, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**Ondřej Pelánek, MSci** (*Department of Zoology, University of Cambridge*)

**Mgr. Hana Petržílková** (*EMBL Grenoble*)

**Mgr. Michal Ptáček** (*Matematicko-fyzikální fakulta Univerzity Karlovy*)

**Bc. Jaroslav Rohel** (*Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity*)

**Mgr. et Mgr. Petr Soukal, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

**MUC. Ondřej Šimek** (*3. lékařská fakulta Univerzity Karlovy*)

**Mgr. Martin Trávníček** (*Ústav molekulární genetiky AV ČR, v. v. i.*)

**Mgr. Stanislav Vosolsobě, Ph.D.** (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

*Editor: Kateřina Bezányiová*

*Ilustrace: Kateřina Bezányiová*

*Grafická úprava: Michal Ptáček, Lua<sub>T</sub><sub>E</sub>X*

*Vytiskla Tiskárna Justprint.cz s.r.o.*

*28. října 341/184, 709 00 Ostrava – Mariánské Hory*

*Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,*

*Špálova 23, 162 00 Praha 6*

*Vydáno roku 2025*

*Neprodejné*

*ISBN 978-80-7444-114-1*