

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Biologická olympiáda 2018–2019, 53. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Mládí vpřed!

Magdalena Bohutínská, Lucie Buchbauerová, Jan Černý,
Albert František Damaška, Lukáš Janošík, Karel Kodejš,
Tereza Matějková, Michael Mikát, Tereza Nedvědová, Jiří
Pergner, Doubravka Požárová, Vladimír Soukup, Martin
Těšický, Aneta Tremarová, Stanislav Vosolsobě



Praha 2018

Česká zemědělská univerzita v Praze
Ústřední komise Biologické olympiády



Poděkování za odbornou recenzi:

Mgr. Robert Černý Ph.D.
RNDr. Lenka Libusová, Ph.D.
Mgr. Juraj Sekereš

Poděkování za pedagogickou recenzi:

RNDr. Jana Dobroruková
RNDr. Milan Dundr
PhDr. Ivo Králíček, Ph.D.
Mgr. Petr Šíma

Poděkování za spolupráci:

MUC. Daniel Bohutínský
Mgr. Jaroslav Icha, Ph.D.
Mgr. Libor Mořkovský
Ing. Mgr. Jana Pilátová
Bc. Květa Trávníčková
Veronika Valouchová

Biologická olympiáda 2018–2019, 53. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Mládí vpřed!

Magdalena Bohutínská, Lucie Buchbauerová, Jan Černý,
Albert František Damaška, Lukáš Janošík, Karel Kodejš,
Tereza Matějková, Michael Mikát, Tereza Nedvědová, Jiří
Pergner, Doubravka Požárová, Vladimír Soukup, Martin
Těšický, Aneta Tremerová, Stanislav Vosolsobě

© Albert František Damaška, Magdalena Bohutínská, Lucie Buchbauerová, Jan Černý, Lukáš Janošík, Karel Kodejš, Tereza Matějková, Michael Mikát, Tereza Nedvědová, Jiří Pergner, Doubravka Požárová, Vladimír Soukup, Martin Těšický, Aneta Tremerová, Stanislav Vosolsobě, 2018

ISBN 978-80-213-2868-6

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY
Praha 2018

OBSAH

1. Mládí ekosystémů (<i>L. Buchbauerová</i>)	9
2. Základní poznatky embryogeneze živočichů (<i>T. Matějková</i>)	20
2.1 Oplození.....	21
2.2 Stručná fylogeneze živočichů	23
2.3 Raná embryogeneze	25
3. Embryogeneze obratlovců: od neuruly	
k faryngule (<i>J. Pergner, V. Soukup</i>)	37
3.1 Neurulace	37
3.2 Neurální lišta a hlavové plakody	45
3.3 Segmentace mezodermy – tvorba somitů neboli somitogeneze	50
3.4 Vývoj hltanové oblasti embrya	55
4. Ontogeneze člověka	58
4.1 Specifika embryonálního vývoje člověka (<i>A. Tremrová</i>)	58
4.2 Růst a vývoj dítěte po narození (<i>T. Nedvědová</i>)	66
4.3 Hormonální vývoj člověka (<i>T. Nedvědová</i>)	68
5. Ontogenetické systémy u bezobratlých živočichů	76
5.1 Larvální vývoj bezobratlých (<i>K. Kodejš</i>)	76
5.2 Ontogenetický vývoj hmyzu (<i>A. F. Damaška</i>)	88
6. Chování živočichů v souvislosti s ontogenezí	98
6.1 Péče o potomstvo (<i>M. Mikát</i>)	98
6.2 Ontogeneze chování u obratlovců (<i>M. Těšický</i>)	110
7. Udržování tkáňové integrity mnohobuněčných živočichů (<i>J. Černý</i>).....	122
7.1 Kmenové buňky.....	122
7.2 Regenerace – být stále mlád (i s pomocí kmenových buněk)	130
8. Mládí rostlin	141
8.1 Klíčení semen (<i>M. Bohutínská, D. Požárová</i>)	149
8.2 Jaro: každoročně se opakující mladost rostliny (<i>S. Vosolsobě</i>)	153
9. Mládí hub (<i>L. Janošík</i>)	166
9.1 Šíření spor	167
9.2 Klíčení spor	168
9.3 Růst mycelia	169

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

www.biologickaolympiada.cz

10. Doporučená literatura	170
10.1 Knihy	170
10.2 Články v češtině	170
10.3 Články v angličtině	170
10.4 Webové zdroje	170
11. Zdroje obrázků	171

Úvod

Téma Biologické olympiády je tu pro vás letos šito zrovna na míru. Když jsme mladí, máme často radostnou tendenci si užívat příjemného období, kdy jsme sice zavaleni různými starostmi, ale také plni energie a neotřelých nápadů, které už by nikoho „zkušenějšího“ nenapadly. Ke stáru pak častokrát rádi vzpomínáme na ona bujará léta a překotné tempo životních zvratů, z nichž se nejlépe vzpomíná na ty krásné. Jistě vás to nepřekvapí, ale i všelijaké organismy procházejí během svého mládí řadou velkých zvratů a musí řešit mnoho důležitých otázek, na kterých závisí celý jejich další život, a často i evoluční úspěch, tedy úspěch v předání svých genů do další generace. Jejich zvraty jsou však mnohdy opravdu bouřlivé, a nechybí v nich často úplná přestavba těla, rozpad těla na mnoho malých těl nebo kanibalismus. Jiným organismům se zas poštěstilo to, po čem mnozí lidé tak touží – zůstat stále mlád, nikdy nedospět a celý život, včetně rozmnožování, prožít v „dětském věku“, tedy ve stádiu larvy. Molekulární a buněčná biologie však dnes poznává řadu opravných a regeneračních procesů v našem těle, které by mohly stárnutí částečně odvrátit i u lidí. S mládím je pak jistě spojené i jaro, kdy ostatně mnoho mládat v přírodě přichází na svět a všechno se zdá takové nové, krásné a plné mladického života. Za každoroční krásou jarní přírody však stojí řada neméně velkých příběhů, které se odehrávají kdesi uvnitř rostlinných těl a uvádějí celou jarní pohodu v chod. I samy ekosystémy pak mají své období mládí, kdy na holé zemi začnou růst první rostliny a ještě daleko je k tomu, aby na místě stál starý les. Pokud vás při četbě předchozích řádek napadly nadšené otázky a rádi byste se dozvěděli víc, vězte, že právě pro vás je tu tato brožura. A najdete v ní i vyprávění o mnoha dalších, neméně velikých a krásných příbězích mládí v přírodě na této Zemi.

Možná se vám při četbě brožury stane, že je sice nějaký příběh mládí (pravděpodobně z oboru buněčné biologie) v textu vysvětlen, ale k pochopení celého příběhu vám schází informace o tom, jak funguje projev informace v DNA ve vlastním těle organismu. V takovém případě se prosím obraťte na své učitele biologie, kteří vám jistě rádi osvětlí několik relativně jednoduchých základních buněčných procesů, jako jsou především **transkripce a translace (exprese genu)** a jejich **regulace**. Úvod do těchto procesů naleznete též v první kapitole *brožury 48. ročníku BiO – Komunikace*. Na konci brožury pak k řadě témat najdete rozšiřující doporučenou literaturu. V textu brožury jsou také některé části psány šedou barvou. Tyto části představují rozšiřující informace k základnímu textu brožury, které jsou sice velmi zajímavé, ale jsou určitou nadstavbou. Z obsahu šedého textu nebudou určité vycházet žádné úlohy pro kategorii B, ale ani úlohy kategorie A nebudou stát především na nich. Závěrem je nutné vás ujistit, že z brožury budou vycházet **praktické a teoretické úlohy**. Test je na tématu ročníku BiO nezávislý a je ze všeobecných biologických znalostí. Rozhodně se také informace z brožurky nebiřte, spíše se snažte o pochopení problému a znalost příkladů. V úlohách po vás nebudeme chtít opakování frází z brožury, ale orientaci v biologickém myšlení v příkladech. Ani

dokonalá znalost brožury není podmínkou bodového zisku – v úlohách se často ptáme i na věci, které znáte z hodin biologie.

Doufáme, že si v překotném životě mládí najdete čas a energii k řešení Biologické olympiády a přejeme vám mnoho příjemných okamžiků a nových odpovědí při četbě této brožurky.

Autoři

1. MLÁDÍ EKOSYSTÉMŮ

Právě žijeme v době nazývané **holocén** – v nejmladším geologickém období čtvrtohor (kvartéru) a celé historie Země, které začalo s koncem poslední doby ledové přibližně 8 300 let před našim letopočtem, tedy asi před 10 300 lety. V dobách ledových byla krajina střední Evropy, na kterou se budeme v první kapitole zaměřovat, charakterizována parkovitou tajgou v nížinách a pahorkatinách, zatímco na horách vládla tundra. Žili zde mamuti (*Mammuthus* sp.), srstnatí nosorožci (*Coleodonta antiquitatis*), obří jeleni (*Megaloceros giganteus*) či jeskynní medvědi (*Ursus spelaeus*). Situace se změnila právě s příchodem holocénu, kdy tato podivuhodná zvířata (tzv. megafauna) postupně vymřela a se změnou klimatu se k nám rozšířily lesy spolu s dnešními druhy velkých býložravců. V tomto období se také začaly tvořit dnešní půdy a řeky si prorazily dnešní podobu svých koryt. Na následujících řádcích je pro vás připraven přehled toho, jaké složky dnes naši středoevropskou krajinu tvoří, jak se vyvíjí, a neustále mění či mládnou.

1.1 Ekosystémy

Ekosystém je celek složený ze živých organismů a prostředí, ve kterém tyto organismy v daném časoprostoru žijí. Společenstvo žijící v ekosystému se skládá z jednotlivých **populací** – souborů jedinců jednoho druhu existujících v daném času a prostoru. Populace druhů a jejich velikosti v krajině závisí na rozšíření a propojení nebo naopak izolovanosti vhodných ekosystémů. Je-li ekosystém příliš fragmentovaný, jednotlivé populace jsou příliš malé a trpí vlivy náhody a genetických jevů. Kromě toho, že se v malé populaci snadněji fixují škodlivé mutace (dochází k tzv. genetickému driftu), může v malé populaci docházet k nežádoucím posunům poměru pohlaví jedinců a ke snižování efektivní velikosti populace (počtu jedinců v populaci, kteří se v danou chvíli mohou rozmnožovat). Naopak v případě, že je ekosystém příliš rozsáhlý a homogenní (málo pestrý – geologicky, geomorfologicky, vegetačním krytem apod.), získávají v něm navrch populace pouze několika konkurenčně silných druhů, a vzácné druhy jsou potlačovány (klesá biologická diverzita ekosystému). V případě vhodného propojení ekosystémů, které umožní migraci jednotlivců mezi jednotlivými populacemi, vzniká z populací **metapopulace**. Dílčí populace pak mohou na některém stanovišti strádat, v ideálním případě jsou ale zachráněny díky migraci jedinců z jiné, zdrojové populace v okolí.

Součástí dynamiky určitého systému – populace, metapopulace, stanoviště nebo ekosystému – jsou **disturbance**. Jedná se o spíše bodové, než prostorově rozsáhlé, narušení systému, jež má jednorázový účinek (na rozdíl od katastrofy s dalekosáhlými dopady nebo dlouhodobého působení stresu), přičemž se ale v čase může periodicky opakovat. Příkladem mohou být maloplošné požáry, záplavy, místní sesuvy půdy, pád stromu v lese, výkyv počtů listožravého hmyzu, nebo vichřice. Účinek disturbance je samozřejmě často negativní z pohledu jedince – například toho, na kterého spadne strom. Nicméně přirozené disturbance na ekosystémy a populace působily odjakživa a hrají v dynamice těchto systémů velmi důležitou roli – brzdí

totiž jejich **sukcesi** (následnost; posloupnost; vývoj společenstva v místě a čase) – a omlazuje je.

V průběhu času v krajině působením disturbancí vzniká proměnlivá mozaika stanovišť a populací optimálních velikostí, která má často vysokou biologickou diverzitu a která poskytuje prostor pro druhy s různými životními strategiemi. U rostlin i živočichů rozlišujeme r- a K-strategii. Pojmenování těchto strategií vychází z parametrů tzv. logistické rovnice populačního růstu:

$$\Delta N / \Delta t = r \times N \times (K - N) / K,$$

kde r značí růstovou rychlost, K nosnou kapacitu prostředí, t čas a N velikost populace. Zástupci r-strategů investují svoji energii do počtu a mobility svého potomstva na úkor jeho konkurenceschopnosti. Takovéto druhy většinou potkáte na stanovišti, kde zrovna probíhá iniciální (počáteční) fáze sukcese. Naproti tomu K-strategové investují do kvality svých potomků, raději než do jejich kvantity. Pomocí menšího počtu velkých a konkurenčně zdatných mláďat nebo semen K-strategové postupně nahrazují r-strategie na místech, která se tímto nahrazováním dostávají do pokročilejších stádií sukcese. Mezi těmito extrémními typy životních strategií existují různé typy přechodové. U rostlin se dále uvažuje o strategiích R-, C- a S-. R-strategové jsou adaptováni na ruderalní nebo rumištní typy stanovišť, která jsou typická vysokou mírou disturbancí, a svými charakteristikami v podstatě splývají s r-strategy. C-strategové mají vlastnosti, které jim umožňují být silnými konkurenty, zatímco S-strategové bývají dobře přizpůsobeni vysoce stresovým podmínkám, které dlouhodobě působí na jejich stanoviště. V následujících odstavcích představíme jednotlivé ekosystémy, které lze nalézt v naší krajině, a způsoby, kterými tyto ekosystémy a jejich populace druhů mládnou – tedy typy disturbancí, jež na ně působí. Měřítkem mládí ekosystémů je v celé této kapitole stádium sukcese, ve kterém se zrovna daný ekosystém nachází.

V celém období holocénu dochází ke stále výraznějšímu nahrazování přirozených disturbancí působením všudypřítomného člověka, což má někde na fungování nebo zachování ekosystémů kladný efekt, jinde záporný (zvláště v kombinaci se současnými změnami klimatu). Člověk přímo nebo nepřímo zavádí do přírody nepůvodní organismy nebo patogeny, které mohou směr sukcese původních ekosystémů velmi ovlivnit. Způsobil také v krajině bezprecedentně rychlé a intenzivní změny, které vedly ke snížení její mozaikovitosti, silné eutrofizaci (nadměrnému přísunu živin), vysušení v důsledku meliorací, a tím vším i výrazným změnám samotné struktury a fungování krajiny. Na druhou stranu člověk přispěl ke vzniku zcela nových ekosystémů, které v některých případech představují plnohodnotnou náhradu přírodních ekosystémů, jež působením člověka zanikly.

Bezlesí

Ačkoli v následující podkapitole píšeme, že listnaté nebo smíšené lesy jsou u nás skoro všude původním přirozeným ekosystémem, bezlesá stanoviště u nás vždy existovala. Les je u nás tzv. klimaxovým ekosystémem – pomyslným konečným

stádiem vývoje stanovišť. My už ale z úvodu této kapitoly víme, že nic jako klimax prakticky neexistuje, respektive že může na určitém místě existovat určitou dobu, než se účinkem nějaké disturbance nebo působením člověka (způsobem obhospodařování – **managementem**) vrátí do určitého ranějšího stádia sukcese.

Primární bezlesí jsou lesem přirozeně nezarostlá místa. Druhy primárního bezlesí v holocénu přežívaly na stanovištích, která zůstávala i přes příznivé podmínky klimatu v raných stádiích sukcese – na skalách (protože tam není půda, na kterou by se uchytily konkurenčně zdatné druhy), píscích (kde je málo živin a substrát se pohybuje), hadcích (ty jsou díky svému chemickému složení v podstatě toxické), alpinských holích (tam zůstává zima) a rašeliništích (která jsou moc podmáčená na to, aby na nich rostly a žily běžné druhy). Nicméně primární bezlesí se od dob ledových dochovalo (paradoxně) i přímo uvnitř lesů! V nížinných lesích odjakživa vyvíjely druhy velkých býložravých savců pastevní tlak na různé dřeviny – podle tzv. Verovy hypotézy zde mohla vznikat až taková stanoviště, která představovala jakousi evropskou savanu s dominantními světlomilnými druhy dřevin, jako je například dub (*Quercus* sp.). Vedle pastevního tlaku býložravců zde navíc působily zmíněné disturbance (vítr, požáry, záplavy, nálety herbivorního hmyzu, pády jednotlivých stromů, sesuvy půdy a další).

Jakkoli jsou dnes ekosystémy primárního bezlesí vzácné, druhy na ně vázané mohou alespoň v nějaké míře přežívat v **sekundárním bezlesí**, které vytvořil svou činností člověk. Sekundární bezlesí představuje ekosystémy jako jsou pole, louky, obydlené plochy, pastvou udržované primárně bezlesé stepi či slániska a jeho vznik tedy souvisí se vznikem zemědělství, které se na našem území začalo praktikovat v období neolitu, zhruba 6000 až 4000 př. n. l. Po neolitickém žďaření zavádí člověk v eneolitu (4400–2000 př. n. l.) trávoplní systém (s loukami pasenými dobyt看), který v době železné (800–400 př. n. l.) modifikuje na trojpolní systém (a zároveň s obhospodařováním polí seče louky kosou). V období baroka, 17.–18. století n. l., začíná člověk kromě polí hnojit hnojem i louky – do tohoto období tedy zřejmě spadají počátky eutrofizace krajiny, která má za následek urychlení sukcese (na stanovišti nedostanou šanci uchytit se druhy oligotrofních, tedy málo úživných, stanovišť a časných sukcesních stádií). V polovině 19. století n. l. se u nás naplno rozjíždí trend tvorby průmyslové krajiny, čemuž v minulém století nasadil korunu minulý politický režim.

V extenzivní zemědělské krajině kdysi přežívalo mnoho druhů živočichů, jako jsou třeba koroptev (*Perdix perdix*), křepelka (*Coturnix coturnix*), tuňák obecný (*Lanius collurio*), čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*) nebo sysel obecný (*Spermophilus citellus*). Se zavedením intenzivních postupů obhospodařování krajiny a zavedením „velkých širých (rodných) lánů“ (a tím pádem ztrátou heterogenity krajiny) ztrácí tyto druhy životní (hnízdni) prostředí a potravní nabídku, zatímco jim čím dál více konkurují druhy, které jsou schopné se těmito podmínkám přizpůsobovat, nebo využívají stanoviště, která se dnes již neobhospodařují nebo prostě ruderalizují – například bývalé louky, které vyhledává chrástal (*Rallus* sp.).

Stanoviště vzniklá sekundárně z pastvin po primárním bezlesí představují **louky, pastviny a travnaté meze**. Jsou na ně vázané mnohé vzácné druhy organismů, jako jsou například orchideje (Orchideaceae) nebo bezobratlí živočichové. V našich podmínkách tato místa poměrně rychle (většinou do deseti let, stejně jako např. níže zmíněné lomy nebo pískovny) zarůstají křovinami, později i lesem. Křoviny na mezích jsou jistě velmi důležité jako úkryty pro mnohé druhy živočichů, nebo například jako prostředí pro růst lišejníků, nicméně na biologicky hodnotných loukách nebo pastvinách je jejich výskyt nežádoucí. Poměrně snadno se růstu křovin zabránil pravidelným sečením nebo spásáním stanovišť, přičemž v případě sečení je třeba dbát na to, aby se všechna místa neposekala úplně najednou, ale nechaly se na dané lokalitě tzv. živné pásy, které využijí různá vývojová stadia drobných druhů živočichů – například motýlů (Lepidoptera). Důležité je také rozhodnout, zda se posečená biomasa z lokality odveze (čímž by se stanoviště ochudilo o živiny), nebo ponechá (což je zase výhodné, pokud chceme, aby se na místě uvolnila a uchytila semena z posečených rostlin). Spásáním se stanoviště zpravidla o živiny neochudí, ale dojde k narušení kompaktního drnu vegetačního pokryvu, což umožní uchycení konkurenčně méně zdatným rostlinám.

Dalším významným typem bezlesí jsou v naší krajině **mokřady**. Vznikají na maloplošných zamokřených místech, zejména v okolí větších řek se slepými rameny. Zahrnují biotopy, jako jsou **periodicky zaplavované tůně**, na které jsou vázány kriticky ohrožené živočichové, jako například listonožkové (*Triops cancriformis*, *Lepidurus apus*) nebo žabronožky (Anostraca), kteří jsou přizpůsobení jejich periodickému vysychání. Mokřady jsou i zrašelinělé louky (sekundárně vznikají změnou poměrů ve spodní vodě na stanovišti) nebo přímo **rašelinistiště**. Ve vlhčích částech říčních niv nebo slepých ramenech řek mohou růst i dřeviny, například olše (*Alnus* sp.), vrby (*Salix* sp.) nebo topoly (*Populus* sp.), aniž by se tím fungování mokřadu narušilo – tvoří se tam tzv. **měkký luh**. Naproti tomu pokud rašelinistiště začnou ve velké míře přerůstat břizami (*Betula* sp.) nebo borovicemi (*Pinus* sp.), může tento směr sukcese ohrozit vzácné druhy rostlin vázaných na toto stanoviště, jako například můžeme uvést masožravou rosnatku okrouhlolistou (*Drosera rotundifolia*). Podoba okolí **vodních toků** (řek, potoků a vodotečí) se samozřejmě mění v jejich průběhu – okolí horských potůčků není zdaleka tolik ovlivněno, jako je tomu u dolních toků s nivami, do kterých se řeky periodicky vylévají (pokud tedy nejsou uměle regulované). Zajímavostí je, že říční nivy nebyly nikdy tak intenzivně zanesené odplavenou půdou, aby v nich vznikl typ porostu, který dnes známe jako **tvrdý luh**. K tomu došlo až v důsledku vyčerpání půd a změn krajiny v době vrcholné středověké kolonizace, jež následovala období morových ran a válek.

Vřesoviště, písečné duny a stepní trávníky jsou typickými příklady primárního bezlesí, které je dnes v naší krajině velmi vzácné. U těchto ekosystémů byl vždy hlavním ekologickým inženýrem požár. Pod pojmem „požár“ si ale v tomto případě nepředstavujte naprostou zkázu. Požár, který zajistí existenci těchto typů stanovišť, má charakter spíše mírného „přebílení“, které má destruktivní účinek

pouze na dřeviny zde rostoucí, čímž zajistí setrvání stanoviště v iniciálním stádiu sukcese. V dnešní době je však používání otevřeného ohně k managementu těchto (i jiných) ekosystémů zakázáno, tudíž i na vřesovištích, dunách a trávnících se musíme uchýlit ke klasickému prořezávání dřevin ručně, kosení, nebo pasení.

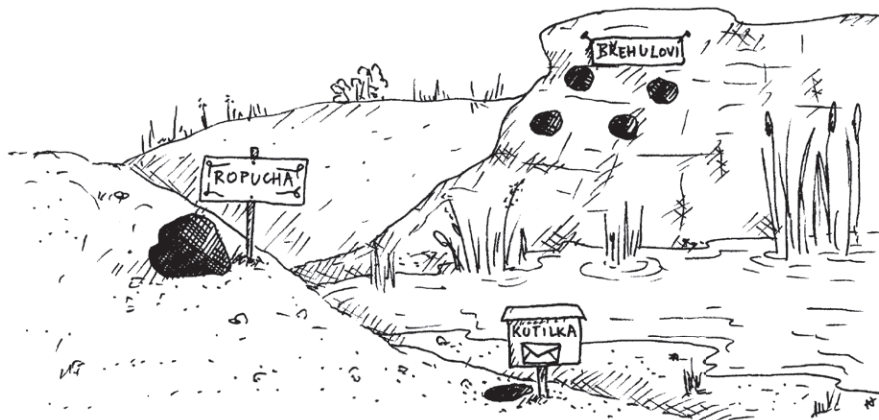
Mezi významná bezlesá stanoviště v krajině patří i nově vzniklé pozůstatky po průmyslové aktivitě. **Lomy** jsou v současné krajině dobrou příležitostí k ochraně různých skalních společenstev a ekosystémů. Průběh ekologické sukcese v konkrétních lomech samozřejmě závisí na podloží, kvůli kterému byl lom otevřen, a na klimatických podmínkách, nicméně obecně platí, že lomy poměrně rychle zarůstají, neboť jsou často obklopeny bohatým *species pool* (tj. „zásoba“ druhů přítomných v blízkosti, které mohou stanoviště rychle kolonizovat). Záleží tedy na nás, zda chceme, aby lom po opuštění těžby co nejrychleji splynul s okolím (v kterémžto případě se tedy nemusíme o lom starat), nebo zda v něm chceme využít příležitosti k zachování nějakého iniciálního stádia sukcese, jež jako útočiště využije mnoho vzácných organismů (kdy se opět musíme uchýlit alespoň k občasnému prořezání dřevin – nebo otevření dalšího lomu v těsné blízkosti).

Haldy a výsyvky tvořené hlušinou vzniklé v důsledku těžby například hnědého nebo černého uhlí jsou po lomech druhým příkladem ekosystémů, kde probíhá **primární sukcese**, neboť na takovém stanovišti není vytvořena půda, která by obsahovala semennou banku, prostor pro uchycení pionýrských rostlin atd. Haldy a výsyvky bývají často větších rozměrů, což biologům umožňuje sledovat sukcesi na nové výsypce v čase i prostoru – většinou trvá déle, než je organismy (houbami, řasami, bezobratlými) osídlen i střed výsyvky, zatímco okraje jsou osídlovány bezprostředně po jejím vytvoření v závislosti na skladbě druhů v okolí (*species pool*). Jinak se bude půda tvořit pod olší (*Alnus* sp.) nebo lípou (*Tilia* sp.), které mají listy bohaté na živiny, jimiž se živí půdní bezobratlí; jinak se bude tvořit pod jehličnany nebo duby (*Quercus* sp.).

Další porovnání nabízí výsyvky ponechané spontánní (samovolné) sukcesi versus výsyvky, které byly z nějakého důvodu remediovány (proběhla na nich technologická manipulace za účelem zlepšení žádoucích vlastností – například zpevnění svahu, zavezení povrchu vrstvou půdy jako ochrana před zahořením atp.) nebo rekultivovány (vlastnosti výsyvky byly pozměněny za účelem rekreačního, zemědělského či lesnického využití, a to především různými řízenými výsadbami keřů a stromů). Dosavadní pozorování nejen českých vědeckých týmů ukazují, že pokud je to možné, je z hlediska biologické hodnoty nejlepší a nejvýhodnější ponechat výsyvku samovolnému vývoji. Nutno však dodat, že tento proces spontánní sukcese je oproti umělým rekultivacím pomalejší – do pokročilejšího stádia sukcese, které znamená přítomnost křovin a stromů, se výsyvka dostane přibližně za 15 let. Biolog má ovšem radost i z míst, která na výsypce zůstávají holá (například erodovaný svah, nebo místo s toxickým substrátem), která vděčně využijí například samotářské včely nebo kutilky (Sphecidae), nebo z depresí (sníženin) na výsypce, ve kterých postupně vzniká mokřad.

Plnohodnotnou náhradou písčiny dun v krajině tvoří další pozůstatek po těžbě – **pískovny**, kde mají možnost se uchýlit konkurenčně slabé druhy, které již nemají jiné místo pro život. Znovu zde záleží na rostlinách, jež se tam uchytí jako první, kterým přesně směrem se sukcese v pískovně bude ubírat (znovu můžeme srovnat důsledky přítomnosti olše a vrby v kontrastu s přítomností borovice a břízy – v prvním případě bude stanoviště mnohem rychleji obohaceno živinami). Ovšem pokud je do pískovny umožněn řízený vstup (vázaný především na určité období roku) například motorkářům, kteří svou aktivitou působí proti směru sukcese a zarůstání pískovny, radují se nejen samotářské včely a kutilky, ale i někteří obojživelníci, jako např. ropucha krátkonohá (*Epidalea calamita*). Svislé stěny opuštěných pískoven také představují ideální hnízdní podmínky pro břehuli říční (*Riparia riparia*) nebo vluh pestrý (*Merops apiaster*).

Popílkoviště, jako odpad elektráren, a **odkaliště**, zbytky po procesech zpracování rud nebo po chemickém průmyslu, jsou nejextrémnějším příkladem ekosystému, kterým se v této kapitole budeme zabývat. Obsahují toxické látky, nebo toxické koncentrace běžných látek (například sůl) a mají nestabilní, ale zároveň homogenní povrchy, které mají sklon se přehřívát (i více než na 50°C). Sukcesi na nich umožní kolonizace povrchu mikroorganismy (houbami a řasami), které vytvoří biologickou krustu, což vede ke snížení extremity stanoviště a zlepšení možnosti uchycení rostlin (bylin, břízy (*Betula* sp.), topolu osiky (*Populus tremula*), vrb (*Salix* sp.)). Po tom, co kořeny těchto prvních kolonizátorů prorostou do toxických vrstev substrátu, tyto rostliny hynou – opět ale svou biomasou zlepši podmínky pro růst jejich následovníků. Sukcese na popílkovištích a odkalištích se dá urychlit navesením již mrtvé biomasy na stanoviště. (*O postindustriálních stanovištích jako nové šanci pro biodiverzitu se můžete více dočíst v přípravném textu BiO 2017 – Když musíš, tak musíš nebo v brožurce BiO 2010 – Ochrana přírody z pohledu biologa, která se věnuje všem stanovištím zmíněným v této kapitole*).



Oblasti, které byly zabrány jako **vojenské výcvikové prostory** (újezdy), jsou také velmi zajímavé, neboť byly ušetřeny změn v důsledku intenzivního zemědělství. Zároveň na ně působí přiměřené množství disturbancí přiměřeného rozsahu – vznikají zde různé krátery nebo místní požáry. Výsledkem tohoto působení jsou pláne s vřesovišti, vlhkými oligotrofními loukami, suchými stráněmi, nebo mokřady – zkrátka proměnlivá mozaika vzácných ekosystémů uprostřed všední krajiny. Za zmínku stojí také ekosystémy vznikající v bezpečnostních pásmech újezdů – řídké i husté porosty dřevin a novodobé pralesy, které díky nepřítomnosti lidí využívají jako svůj domov rysy (*Lynx lynx*), tetřivci (*Lyrurus tetrix*) a další vzácné a ohrožené organismy vázané na pestrý škálu sukcesních stádií ekosystémů. Řada těchto ploch přestala být armádou v posledních dvaceti letech využívána, což (pokud chceme zachovat jejich pestrost a jedinečnost) vytváří prostor pro vyhlášení nových chráněných území, závody terénních vozidel nebo pastvu velkých kopytníků – třeba divokých koní.

Lesy

Listnaté nebo **smíšené lesy** jsou u nás skoro všude (zejména v nížinách a pahorkatinách) původním přirozeným ekosystémem. Vznik lesa je přirozeně blokován pouze na místech, která jsou příliš eutrofizovaná, toxická, velmi suchá, nebo naopak podmáčená, o kterých jste se dočetli v podkapitole o bezlesých ekosystémech. Listnatý les také nevznikne na místech, kde je třeba i působením člověka umožněn růst pouze několika málo konkurenčně schopných bylin (jako jsou třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*) nebo chřastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea*)).

Nejvíce jsou naše listnaté lesy na ústupu kvůli plošnému pěstování smrkových monokultur, jehož počátky sahají do období 17. a 18. století (ach to baroko!). Před zavedením monokultur dřevin byly světlé listnaté lesy udržovány v rámci extenzivního hospodaření, kdy se v nich pásal dobytek (což nahrazovalo působení původních velkých býložravců) a kdy se do lesů chodilo hrabat opad k využití jako stelivo, nebo řezat větve stromů za účelem získání krmiva pro dobytek, tzv. letniny – takovým způsobem u nás vznikaly světlé **pastevní lesy** vzhledu dnešních anglických parků. Extenzivním hospodařením u nás dále vznikaly **nízké lesy**, kácené pro získání např. stavebního dřeva jednou za 5–30 let, jejichž ekvivalenty dnes vidíme pouze pod elektrickým vedením nebo podél železnic. Pokud kácením vznikla pařezina s výskytem různých starých roztroušených stromů, kde se jednou za 15–50 let sekalo pouze spodní stromové patro na otop, jednalo se o tzv. **střední les**. Před působením člověka na ekosystém listnatých lesů byl tento typ stanoviště pravděpodobně udržován aktivitou zmíněných býložravců, kteří velmi selektivně působili na zmlazování zastoupených druhů stromů – konkurenčně zdatný je například buk (*Fagus sylvatica*) nebo jasan (*Fraxinus* sp.), naopak dub (*Quercus* sp.) je výrazně světlomilný, zatímco ve spodních patrech lesů byly běžně přítomny jako příměsi líska (*Corylus avellana*), bříza (*Betula* sp.), habr (*Carpinus* sp.) apod.

Ačkoli je dnes většina listnatých lesů potlačena výskytem smrkových monokultur a management pomocí pastvy dobytka, nedej bože vypalování, v nich u nás není povolený, probíhají v současnosti pokusy o převádění stávajících monokultur na přírodě bližší lesy (hlavně co se týče druhové skladby), neboť se znovu přichází na to, že takové lesy jsou v dlouhodobém měřítku mnohem stabilnější. Obnova biologicky hodnotných lesů na dnes nelesních stanovištích (včetně monokultur) je však složitá z toho důvodu, že trvá dlouho (alespoň 40–80 let), než se pro ně vytvoří vhodná půda (o které pojednává samostatná následující kapitola).

Jehličnaté horské lesy (s dominantním zastoupením smrku (*Picea abies*) s příměsí jedlí (*Abies alba*), buků (*Fagus* sp.) a případně borovic (*Pinus* sp.)) se na našem území byly odjakživa schopné udržovat také bez přičinění člověka – hlavními ekologickými inženýry jsou v nich kůrovec (lýkožrout smrkový (*Ips typographus*)) a vítr. Přirozené fluktuace (kolísání) populací kůrovce v kombinaci s náhodnými vlivy ojedinělých vichřic zajišťují, že v jehličnatých lesích vznikají místa, kde stromy snadněji zmlazují (pod starým stromem zlomeným vichřicí a/nebo napadeným kůrovcem, nebo přímo na mrtvém rozkládajícím se dřevě padlého stromu) vedle míst, která by se dala označit pojmem prales. Původní horské jehličnaté lesy máme možnost na našem území nalézt v národních parcích, kde se ke štěstí samotného ekosystému pořád ještě respektuje jejich člověkem nerušený vývoj, jehož přírozonou součástí jsou jak „holiny“, kde jsou populace jehličnatých stromů zastoupeny hlavně semenáčky, tak pralesy se vzrostlými stromy.

Půda

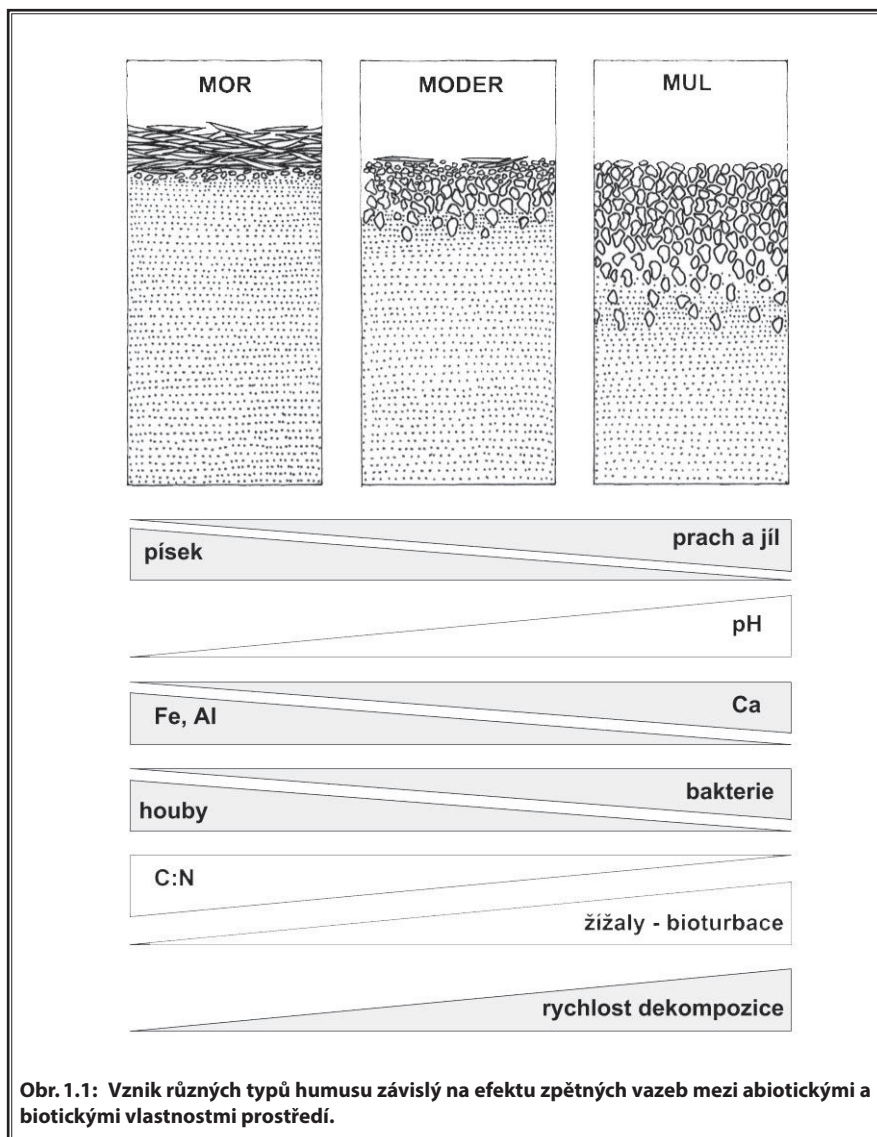
Půda je svrchní vrstva většiny terestrických ekosystémů – zvětralá vrstva zemské kůry, která obsahuje mrtvé i živé organismy a produkty jejich metabolismu. Z fyzikálního hlediska je to třífázový systém s vodou jako kapalnou fází, vzduchem jako plynou a pevnými částicemi o různém minerálním a organickém podílu. Poskytuje živiny a samotné životní podmínky pro takovou spoustu organismů, že jejich diverzita na povrchu a uvnitř půdy ve většině biomů několikanásobně převyšuje diverzitu organismů žijících nad povrchem. Procesy v půdě hrají zásadní roli v lokálních i globálním koloběhu biogenních prvků. Se vznikem půdy velmi úzce souvisí interakce půdních částic s půdními organismy, a (nejen potravní) interakce organismů mezi sebou. Následující text okolnosti vzniku půdy popisuje.

Abiotické vlastnosti prostředí ovlivňují, kteří zástupci mikroorganismů se na zvětralem substrátu uchytí nejlépe. **pH** geologického substrátu (horniny, z níž půda vzniká erozí), které je nižší než 7, tolerují nejlépe houby (Fungi). Neutrální pH obecně svědčí přítomnosti bakterií, zatímco pH vyšší než 7 preferují specializovanější kmeny bakterií (Bacteria), hlavně aktinomycety (Actinobacteria, Actinomycetes). Na přítomnosti mikroorganismů dále závisí přítomnost dalších organismů, jak jsme si popsali již například v kapitole o vývoji popílkovišť a odkališť, která vynikají extrémní **salinitou**. Geologický substrát eroduje v důsledku působení klimatu na různě velké částčky – půdy vzniklé na různých substrátech

mají různou **zrnitost**. Částčky větší než 0,05 mm tvoří **písek**, částčky menší než 0,002 mm tvoří **jíly**. Částčky, jejichž velikost spadá do rozmezí 0,002–0,05 mm, se nazývají **prach**. Velikosti částček půdy odpovídá velikost **pórů** mezi nimi – a velikostí pórů je ovlivněn obsah a perkolace (průchod) vody v půdě a provzdušnění půdy (nejjemnější půda zadržuje vodu nejlépe, což ale znamená, že se do ni vejde méně vzduchu). Čím jemnější částčky půdy, tím lépe shlukují (tvoří **agregáty**) a tím jsou vhodnější pro sorpci – mají schopnost poutat ionty nebo celé molekuly různých sloučenin z půdního roztoku do pevné fáze a tím je chránit proti vyplavení – živiny se tak mohou stát v substrátu dostupnějšími pro rostliny, nebo naopak v substrátu úplně znehybnět.

Biotické faktory vytváří v půdě s těmi abiotickými systém zpětných vazeb, jejichž silou je směřován další vývoj půdy. Obsah **opadu** rostlinného původu a **organické hmoty** obecně je v půdě zásadní pro **detritovou potravní síť**. Organická hmota zlepšuje schopnosti půdního substrátu sorbovat jiné látky a zadržovat vodu, ovlivňuje půdní pH (podle toho, z jakého podílu je tvořena opadem a z jaké rostliny opad pochází), a tím i mobilitu látek v půdním profilu (například ionty různých kovů mají odlišnou dostupnost pro rostliny za různých hodnot pH).

Již výše zmíněné houby, řasy a bakterie (včetně sinic (Cyanobacteria) a aktinomycet (Actinobacteria, Actinomycetes)) představují zástupce půdní **mikroflóry**. Tyto mikroorganismy mají velmi pestrout a variabilní enzymatickou výstavu, pomocí které katalyzují prakticky všechny významné chemické reakce v půdě. Tvoří základní kroky detritovorního řetězce (někteří jsou saprofágové). Navíc se podílejí na půdní struktuře – jejich buněčné obaly stmelují půdní částice do agregátů. **Mikrofauna** v půdě představují zástupci mikroskopických eukaryot napříč všemi říšemi – Amoebozoa, Excavata, Ciliophora a další, kteří se v půdě živí predací půdní mikroflóry. **Mezofauna** se skládá ze zástupců vířníků (Rotifera), hlístic (Nematoda), želvušek (Tardigrada), roztočů (Acari), chvostoskoků (Collembola), vidličňatek (Diplura) a hmyzenek (Protura). V půdě se živí opět mikroflórou, nebo konzumací opadu – do tvorby půdy tedy přispívají produkcí drobných exkrementů, které pozměňují půdní strukturu a představují prostředí, jež je přednostně osídlováno mikroflórou a mikrofaunou. **Makrofauna** je v půdě zastoupena obrovským množstvím taxonů ze skupin pavoukoců (Arachnida), stejnonožců (Isopoda), žížal (Lumbricina), roupic (Enchytraeidae), měkkýšů (Mollusca), mnohonožek (Diplopoda), stonožek (Myriapoda), brouků (Coleoptera), dvoukřídlých (Diptera), jejich larev atd. Zástupci makrofauny jsou saprofágové, dravci, nebo se živí mikrofaunou a mikroflórou. Jejich zásadní rolí je tvorba exkrementů a bioturbace (promíchávání půdního profilu), a tím pádem vliv na půdní strukturu a složení. **Kořeny** a podzemní orgány rostlin hrají významnou roli v redistribuci vody a živin – vodu i asimiláty a živiny mohou skladovat, nebo naopak čerpat. Půdu zároveň rozrušují, ale i chrání před erozí. Produkují tzv. **kořenové exudáty**, které obsahují vysokomolekulární látky tvořící hlen i nízkomolekulární látky s nejrůznějšími funkcemi – například alelopatickými, antimikrobiálními, ale i signálními (ty jsou určené pro komunikaci se



symbiotickými fixátory dusíku nebo mykorrhizními houbami). Kořenovými exudáty se živí nespočet mikroorganismů vázaných na rhizosféru (prostor bezprostředně navazující na kořeny). Kořenové exudáty mohou také měnit půdní pH. Kořeny se tedy v půdě chovají jako prostředí pro různé symbiotické organismy a tvoří základ pro půdní síť mikroorganismů.

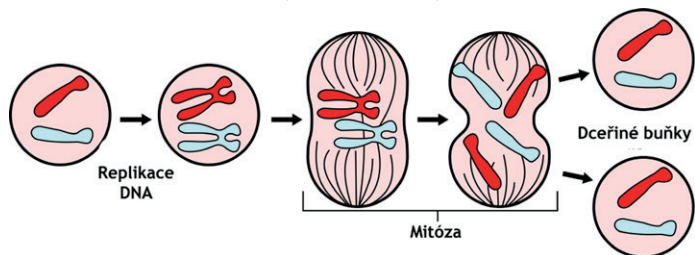
Pojďme se na závěr této kapitoly podívat na procesy probíhající ve svrchních vrstvách půdy, kde se postupem času a v závislosti na abiotických i biotických vlastnostech prostředí tvoří **humus** (viz **obr. 1.1**). Jak vyplývá z předchozího textu, i na místech podobných co do substrátu a klimatických podmínek může vzniknout docela jiný typ humusu podle toho, jaké organismy tam spolu (a s prostředím) interagují. Při tvorbě humusu jsme již ve fázi vývoje ekosystému, který podléhá sekundární sukcesi – tzn. vlivem eroze má již půda určitou zrnitost, obsahuje propagule různých organismů a není nijak extrémní – již prošla vývojem, který jsme si popsali u popílkovišť, odkališť, hald a podobných míst. Zároveň zde půda nemá extrémní vlastnosti co se týče obsahu vody.

V jehličnatém lese, který se uchytl a prospívá spíše na písčitéjších půdách, a jehož opad je poměrně kyselý a má velký poměr obsahu uhlíku ku dusíku, nebudou prospívat zástupci makrofauny zajišťující efekt bioturbace – žížaly. Opad se tedy bude hromadit na povrchu půdy a nebude zanášen do hlubších vrstev. Málo živný opad také bude pomalu zpracováván detritofágy, jejichž exkrementy tím pádem tolik nepozmění půdní strukturu. Z mikroflory budou v půdě převažovat houby. To je situace, za které na popsaném stanovišti vznikne humus typu **mor**. Naopak v lesích smíšených, jejichž opad je bohatější na dusík a není tolik kyselý, bude například pro rostliny dostupnější prvek, který v buněčných pochodech využívají jako druhého posla – vápník, zatímco toxický hliník bude dostupný méně. Změna pH povede ke zvýšení množství bakterií v půdní mikroflóře, a hlavně se zde bude dařit žížalám, které svoji aktivitou pomohou ostatním organismům „zpracovat“ opad do humusu (který se nazývá **moder**). Nakonec humus typu **mul** se bude tvořit na živných jemnozrnných půdách luk, pastvin nebo stepí.

2. ZÁKLADNÍ POZNATKY EMBRYOGENEZE ŽIVOČICHŮ

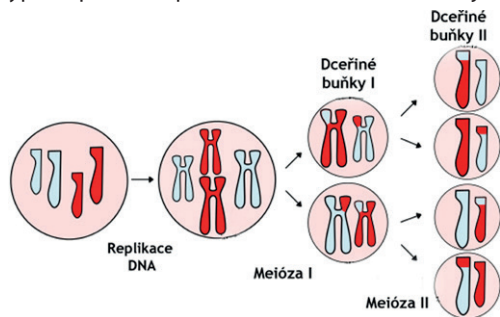
Být eukaryotickým organismem znamená mít buňku s jádrem a několika rozdílnými chromozomy, které podstupují mitózu (viz **rámček 2.A**). Být mnohobuněčným eukaryotickým organismem (jako třeba rostliny, houby nebo živočichové) znamená, že buňky, které projdou mitózou, se od sebe neoddělí, ale vytváří jednoho jedince, který se v dalších generacích rozmnožuje a vytváří stejné jedince také vytvořené z mnoha buněk. Být živočich pro většinu znamená podstupovat proces zvaný **gastrulace**, během kterého dochází k diferenciaci zárodečných vrstev, tj. ektodermu, entodermu a mezodermu (viz **rámček 2.B**). Živočichové jsou jediné organismy, které gastrulují. V současnosti se uvádí, že existuje 35 živočišných kmenů a každý kmen má trochu jiný způsob embryogeneze. Následující kapitoly se budou zabývat ranou embryogenezí některých živočišných kmenů.

2.A Mitóza a meióza. Mitóza je buněčné dělení, před nímž dochází v mateřské buňce k replikaci chromozomů (DNA), jež jsou v jeho průběhu rozděleny do dvou nových dceřiných buněk. Obě dceřiné buňky jsou geneticky identické s mateřskou buňkou.



Obr. 2.1: Mitóza.

Meióza je specializovaný typ buněčného dělení, při kterém vznikají čtyři dceřiné buňky s polovičním počtem chromozomů (DNA) v porovnání s mateřskou buňkou. V první fázi meiózy dochází k tzv. crossing-overu, kdy si homologické chromozomy vzájemně vymění určité oblasti DNA. V druhé fázi meiózy se pak tyto chromozomy rozcházejí do jednotlivých dceřiných buněk. Každá dceřiná buňka je geneticky odlišná od mateřské buňky. Meióza je typická pro vznik pohlavních buněk živočichů, tj. vajíček a spermií.



Obr. 2.2: Meióza.

2.B Zárodečné vrstvy – ektoderm, entoderm, mezoderm. Gastrulace probíhá v rané fázi embryogeneze, kdy dochází k migraci buněk embrya. Během této migrace jsou ustanoveny tzv. **zárodečné vrstvy** buněk, které se liší svými osudy. Živočichové vytvářejí zárodečné vrstvy buď dvě (ektoderm a entoderm), pak se označují jako diblastika, nebo tři (ektoderm, entoderm a mezoderm), ti jsou nazýváni triblastika. Buňky ektodermu vytvářejí povrch embrya a z něj odvozené struktury jakou je i neurální trubice. Entoderm oproti tomu umožňuje vznik trávicí soustavy a z ní oddělené dýchací soustavy. Mezoderm je vrstva buněk vznikající mezi ektodermem a entodermem, která se podílí na vzniku oporných tkání jako jsou např. kosti a chrupavky, oběhového systému, svalů, ale také pohlavní a vylučovací soustavy aj.

2.1 Oplození

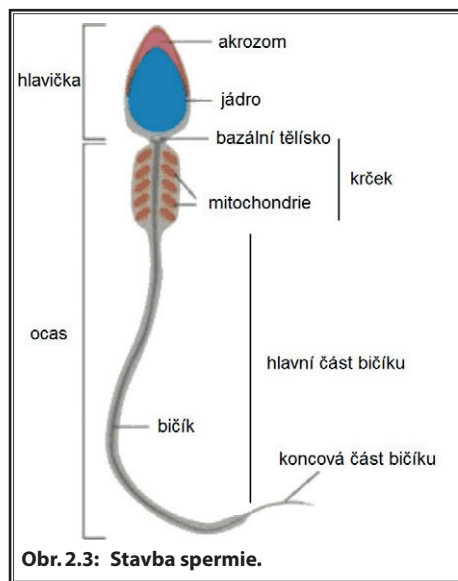
Oplození je proces, kdy gamety (pohlavní buňky) – spermie a vajíčko – splynou a tím započne vznik nového jedince. Dědičná informace nacházející se v gametách je tedy díky oplození přenesena z rodičů na potomky. Oplození se v detailech liší mezi organismy, ale obecně lze pojmenovat čtyři hlavní fáze. (1) Nejprve musí dojít ke kontaktu vajíčka se spermií a ty se musí vzájemně poznat. Takové rozpoznání je jednou z bariér mezidruhového křížení. (2) Následuje vniknutí spermie do vajíčka. To ve většině případů nastartuje reakci vajíčka, která znemožní dalším spermiím vniknutí dovnitř. Bez toho by se místo dvou haploidních jader ($1 \times$ vajíčko, $1 \times$ spermie) mohlo objevit ve vajíčku haploidních jader více a to by při jejich následném splývání dělalo nepolechu. (Jsou ale popisovány případy u pavoukovců a hmyzu, kdy do vajíčka proniklo více spermií a zárodek se přesto dál vyvíjel. Tato **polyspermie** se výjimečně vyskytuje i u obratlovců, např. u paryb nebo ocasatých obojživelníků.) (3) Po vniknutí spermie do vajíčka dojde ke splnutí jejich haploidních jader a vzniká diploidní jádro nového potomka. To se někdy označuje jako

$$n \text{♂ (spermie)} + n \text{♀ (vajíčko)} = 2n \text{ (nový jedinec)}.$$

(4) Na závěr celého procesu oplození se nastartuje dělení, které se v prvotní fázi označuje jako rýhování vajíčka. Začíná tak vývoj nového jedince.

Každá **spermie** se skládá z haploidního jádra (tj. jádra, které obsahuje jen jednu sadu chromozomů), váčku s enzymy a pohonného systému. Cytoplazma je během dozrávání spermií u většiny druhů redukována na naprosto nezbytné minimum a ponechány jsou jen ty orgány, které jsou důležité pro pohyb spermie. Jádro s DNA se nachází v přední části spermie. V blízkosti jádra bývá přítomen tzv. **akrozomální váček** neboli **akrozom**, který vznikl z Golgiho aparátu a obsahuje enzymy schopné rozštěpit proteiny a polysacharidy, což umožňuje pronikání spermie do vajíčka. Způsoby, jakými je spermie poháněna k vajíčku, se u různých druhů liší. Nejčastěji se však jednotlivé spermie pohybují pomocí bičíku tvořeného mikrotubuly, tj. cytoskeletárními proteiny. (Způsob pohybu je patrný už z názvu této struktury, představte si bič.) Pro pohyb bičíku je potřeba energie, která je v buňce běžně uložena v podobě ATP vyráběného mitochondriemi. Ty se nacházejí mezi hlavičkou a bičíkem spermie v oblasti nazývané krček.

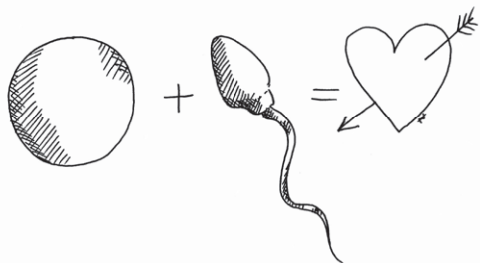
Veškerý materiál, který je nezbytný pro počáteční růst a vývoj embrya, musí být ve **vajíčku** uskladněn. To je také důvod, proč je vajíčko jednou z největších buněk organismu. Zatímco spermie se během svého vývoje zbaví většiny cytoplazmy, nezralé vajíčko (**oocyt**) si svou cytoplazmu ponechá a dokonce zvětšuje její množství. Při meiotickém dělení (viz **rámeček 2.A**) tedy nevznikají dvě rovnocenně velké buňky. Na konci meiózy vzniká pouze jedno jediné vajíčko, které si ponechá většinu cytoplazmy, ostatní tři buňky, které při meióze vzniknou, pak obsahují jen minimum cytoplazmy a hlavně DNA (říkáme jim pólóvá tělíska). Během dozrávání vajíčko produkuje také žloutek, ve kterém



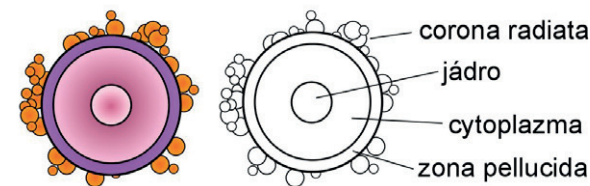
Obr. 2.3: Stavba spermie.

skladuje energii nezbytnou pro následný vývoj. Savčí embrya jsou zásobována energií od matky prostřednictvím krevního řečiště, a tak nemusí mít zásoby žloutku. Ostatní obratlovci musí mít zásoby žloutku dostatečné. Ptačí vajíčko je jediná obrovská buňka, jejíž enormní rozměr je daný přítomností velkého množství žloutku. V každém případě je vajíčko vždy větší než spermie, ačkoliv obě buňky nesou stejné (haploidní) množství genetické informace. U některých organismů je samičí jádro v haploidním stavu už v době, kdy dochází k oplození. Většina organismů ale ponechává samičí jádro v diploidním stavu (resp. ve stavu před druhým meiotickým dělením) a závěrečné dělení je spuštěno až poté, co spermie vnikne do vajíčka.

Vajíčko vylučuje látky rozpustné ve vodě, které přitahují spermie. Ty se pohybují podél zvyšujícího se gradientu těchto **atraktantů**. Popsaný pohyb spermie řadíme mezi tzv. **chemotaxe**. Po dosažení vajíčka následuje splynutí membrány akrozomu a cytoplazmatické membrány spermie, vylití enzymů z akrozomu spermie



2.C Obaly vajíčka. U vajíčka je potřeba popsat jeho vnější i vnitřní obaly. Vně cytoplazmatické membrány se nachází extracelulární matrix, díky které často spermie rozpoznávají, zda vajíčko přísluší ke stejnému druhu. U bezobratlých živočichů tento obal obvykle označujeme jako **vitelinní membránu**. Mnoho vajíček různých živočichů pak má nad vitelinní membránou další gelovitou složku (vzpomeňte na oslizlá žabí vajíčka). Jako většina biologických gelů, i tato je složena z polysacharidů, které zadržují vodu. Bezprostředně pod cytoplazmatickou membránou se nachází tenká vrstva cytoplasmu gelovitého složení, nazývaná **kortex**. V kortexu jsou také uložena kortikální granula, která svojí činností zamezují vniknutí dalších spermií do vajíčka, tj. **polyspermii**. Extracelulární matrix se u savců nazývá **zona pellucida**. Savčí vajíčko je také obklopeno vrstvou buněk, které vytvářejí jakýsi mrak kolem vajíčka, a tak jsou označovány jako **cumulus**. Tyto buňky vznikly již ve vaječníku a od uvolnění vajíčka do vejcovodu zajišťovaly jeho výživu. Nejspodnější vrstva buněk cumulu těsně sousedící se zonou pellucidou se nazývá **corona radiata**.

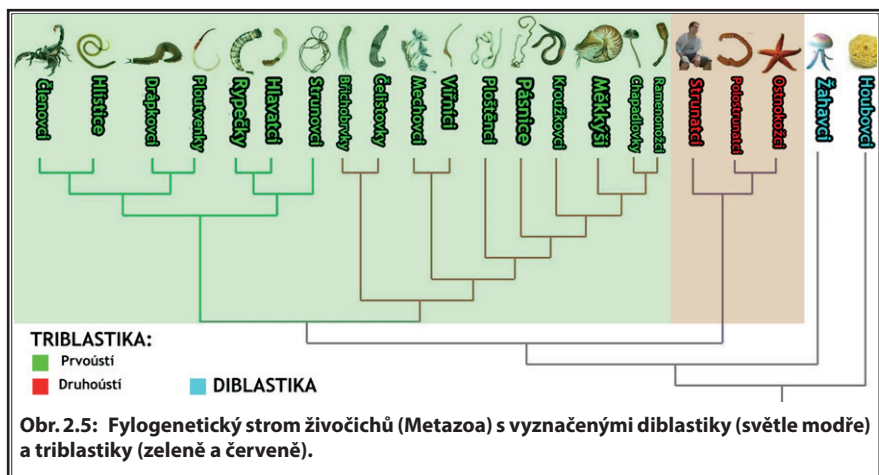


Obr. 2.4: Lidské vajíčko.

(**exocytóza**) a poté se spermie naváže na extracelulární matrix vajíčka, aby pronikla skrz ni až k samotné membráně vajíčka. Celý proces je završen splynutím membrán vajíčka a spermie. Ve vajíčku pak dojde k setkání dvou haploidních jader a jsou nastartovány počáteční procesy embryogeneze.

2.2 Stručná fylogeneze živočichů

Organismy nacházející se na bázi říše živočichů (Metazoa) mají dvě zárodečné vrstvy buněk – ektoderm a entoderm a pouze málo anebo žádný mezoderm (tj. buňky nebo tkáně mezi těmito vrstvami). Vzhledem k počtu zárodečných vrstev se tato skupina označuje jako **diblastika**. Na bázi stromu řadíme podle nejnovějších studií žebernatky (Ctenophora), houbovce (Porifera), vložkovce (Placozoa) a žahavce (Cnidaria). Houbovci mají dokonce geny pro nervový systém, ačkoliv současní houbovci žádný nervový systém nemají. Naznačuje to, že nervová soustava byla v tomto kmeni sekundárně redukována během evoluce. Dlouho se myslelo, že diblastičtí žahavci a žebernatky mají radiální symetrii a žádný mezoderm, zatímco **triblastika** (všichni ostatní živočichové) jsou symetričtí bilaterálně a mají i třetí zárodečnou vrstvu – mezoderm. Nedávné studie ale ukazují, že někteří žahavci mají mezoderm a někteří dokonce vykazují bilaterální symetrii v určitých fázích svého života. U medúz (patří mezi žahavce) se předpokládá, že potřebují svalové buňky vzniklé z mezodermu, aby mohly vykonávat svůj typický pohyb. Tento mezoderm



však pravděpodobně vznikl v evoluci nezávisle na mezodermu, který dává vzniknout svalům u hmyzu nebo obratlovců. Nezávislý vznik mezodermu u diblastik a triblastik je tak jedním z významných příkladů **konvergentní evoluce**, který nám připomíná, jak evoluce dokáže vytvořit podobné struktury při řešení podobných problémů.

Naprostá většina živočichů má tři zárodečné vrstvy a řadí se tak mezi triblastika. U společného předka všech těchto organismů vznikl mezoderm, který vytváří především svaly a cévy, a tedy umožňuje organismům postavit si větší těla a pohybovat se ve větším rozsahu. Triblastika se také nazývají **bilateria**, protože mají bilaterální (dvoustrannou) symetrii. To znamená, že jsou symetrické podle osy procházející od hlavy k ocasu a mají symetrickou pravou a levou stranu. Bilateria se dále dělí na prvoústé a druhoústé.

Prvoústí (Protostomia, řecky „prvně ústa“) zahrnují měkkýše, členovce a různé další kmeny, které by laik pravděpodobně souhrnně označil jako „červi“. Název této skupiny je odvozen podle jejich embryonálního vývoje, protože první otvor, který se na embryu objeví během gastrulace, dává v dospělosti vzniknout ústům. Řítní otvor se vytvoří později na jiném místě embrya (viz **obr. 2.6**).

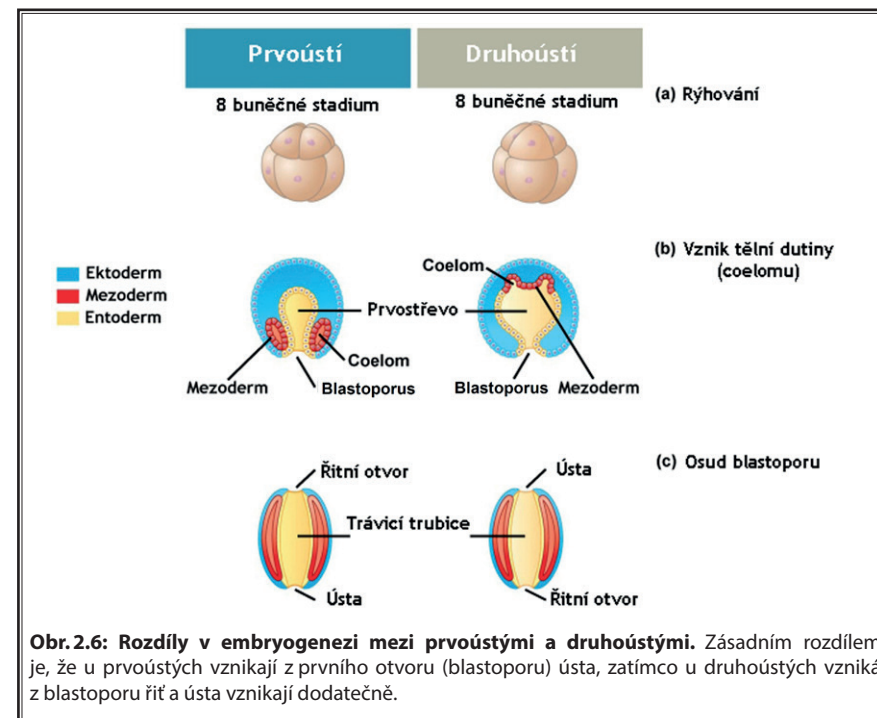
Mezi kmeny **druhoústých** patří strunatci (Chordata) a ostnokožci (Echinodermata). Možná se zdá zvláštní dávat do příbuzenského vztahu člověka (strunatec) a sumýše (ostnokožec), ale jisté vývojové mechanismy jsou těmto skupinám společné. Například je to vznik úst. Jak napovídá název druhoústí (Deuterostomia), budoucí ústa jsou vytvořena jako druhá prohlubeň. Z prvního otvoru vzniklého při gastrulaci vzniká řítní otvor. Je to tak. Měli jste dřív řítní otvor než ústa (viz **obr. 2.6**). Vzhledem k tomu, že každý kmen ať už prvoústých nebo druhoústých živočichů prodělal vlastní evoluční cestu, nalézáme v embryogenezi různých kmenů různé výjimky.

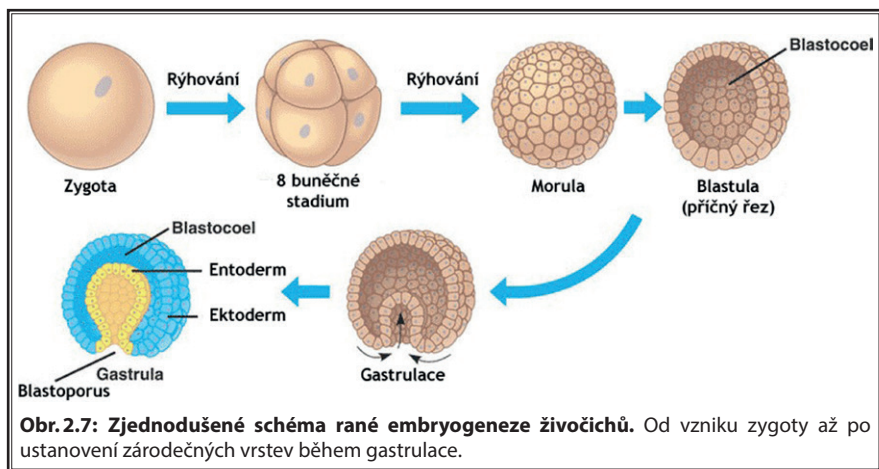
2.3 Raná embryogeneze

Embryogeneze u živočichů začíná oplozením, kdy po splynutí haploidního vajíčka a haploidní spermie vzniká diploidní buňka zvaná **zygota**. Ta se následně mitoticky dělí. Nově vzniklé buňky ale nezvětšují svůj objem, a tak jsou v rámci embrya stále menší a početnější. Takové dělení se označuje jako **rýhování vajíčka**. Rýhování dospěje do stádia s mnoha buňkami, označované jako **morula** (z latinského slova označující plod moruše, který by měl být tomuto shluku buněk nepatrně podobný; slovo *nepatrně* je pro popis podobnosti příznačné). Později se uvnitř moruly vytvoří dutina zvaná **blastocoel** a z moruly se tímto stane **blastula**. Následuje mohutná migrace buněk zvaná **gastrulace**, při které se buňky budoucího entodermu přesouvají do oblasti blastocoelu a na povrchu embrya tak zůstávají pouze buňky ektodermu. Oblast, kde se buňky entodermu zanořují do blastocoelu, se nazývá **blastoporus** (viz **obr. 2.7**).

Raný vývoj u jednotlivých triblastik

Skupina organismů se třemi zárodečnými listy (ektodermem, entodermem, mezodermem) je příliš rozsáhlá pro důkladný popis všech jejích skupin, a tak byli vybráni jen někteří zástupci. Následující výběr konkrétních organismů není náhodný. Všechny patří mezi tzv. **modelové organismy**. Tyto druhy spojuje několik vlastností, mezi které patří skutečnost, že se dají snadno chovat a rozmnožovat





v laboratorních podmínkách, jsou snadno manipulovatelní jak geneticky tak chirurgicky, mají krátký životní cyklus a mnoho potomků. Vesměs jsou to všechno tzv. r-strategové. Způsob, jakým probíhá jejich embryogeneze, je samozřejmě ovlivněn i jejich životním stylem, a tak ne vždy nám jejich výzkum může přesně zodpovědět otázky, které souvisí třeba s člověkem, který je typický K-strateg. I tak ale jejich studium přináší poznání, které můžeme použít alespoň jako výchozí hypotézu pro řešení zdravotních problémů u člověka. Bez nich bychom neměli představu vůbec žádnou a nevěděli bychom ani, jakým směrem se vydat, abychom předcházeli lidským vývojovým poruchám.

Významným modelovým organismem je **háďátka obecné** (*Caenorhabditis elegans*). Bylo mezi modelové organismy zařazeno až v 70. letech minulého století, kdy se pátralo po živočichovi, u kterého je možné identifikovat každý gen působící v embryogenezi, a zároveň je možné identifikovat původ každé buňky v těle. Háďátka bylo tedy skvělým adeptem, neboť má jen malý počet chromozomů a pouze 959 tělních (somatických) buněk, které lze snadno sledovat skrz průhlednou kutikulu. Navíc je jeho **vývoj mozaikový** (viz rámeček 2.D), což znamená, že každá

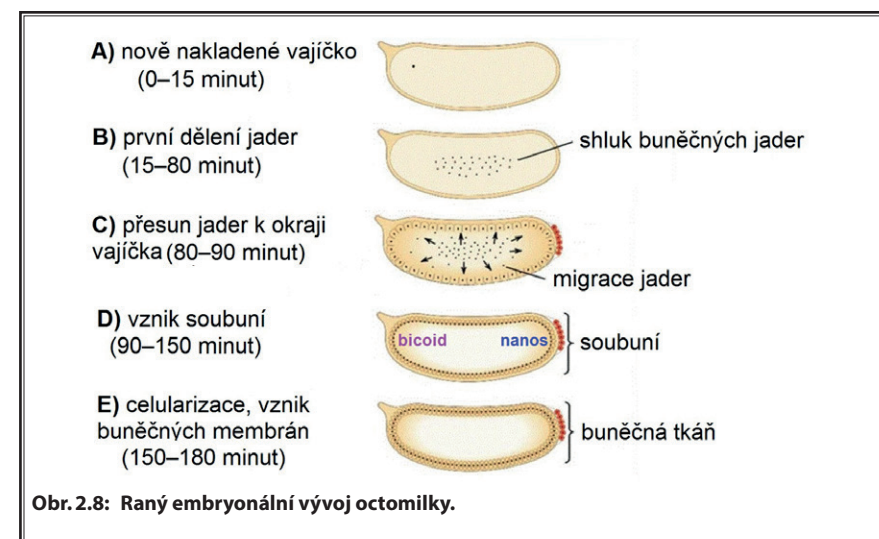
2.D Mozaikový vývoj a regulační vývoj. Mozaikový vývoj znamená, že každá buňka v embryu má předem daný svůj osud. Pokud je tato buňka zničena, embryo není schopno ji nahradit a přichází tak i o tkáň, které měly z dané buňky vzniknout. Dospělec má často přesně daný počet buněk. S tímto vývojem se můžeme setkat u háďátka *C. elegans* nebo u pláštěnců *Ciona* sp. **Regulační vývoj** je oproti tomu lépe odolný vůči poškození. Pokud dojde k poškození části embrya, okolní buňky se namnoží a nahradí chybějící sousedy. Tato schopnost je ale typická jen pro ranou embryogenezi. V pozdějších fázích už nelze vady na embryu dokonale nahradit. Takovým vývojem prochází i člověk. Toho se využívá např. při analýzách nezbytných během umělého oplodnění, kdy se odebírá část buněk z raného embrya bez toho, aby byl pozdější vývoj novorozence nějak poškozen.

buňka má předem definovaný osud, který již nelze měnit. Pokud tedy z raného embrya odebereme buňky, které mají dát vzniknout pohlavní soustavě, žádná pohlavní soustava v embryu nevznikne. To umožňuje určit osud každé buňky od stádia několikabuněčného embrya až po dospělé. Na rozdíl od obratlovců mají tedy konkrétní buňky u embryí všech háďátek úplně stejný buněčný osud, což je skvělá vlastnost pro opakování a srovnávání experimentů.

Oplození u háďátka není typický příběh, „jak spermie potkala vajíčko“. Většina jedinců *C. elegans* je hermafroditní, tj. produkují vajíčka i spermie. Oplození tedy probíhá uvnitř jedince, kdy vajíčko prochází skrz spermatéku, tj. oblast uskladňující zralé spermie. Spermie jsou malé, kulaté, bezbičíkaté, pomalu se pohybující, améboidní buňky, které ve spermatéce splývají s vajíčkem.

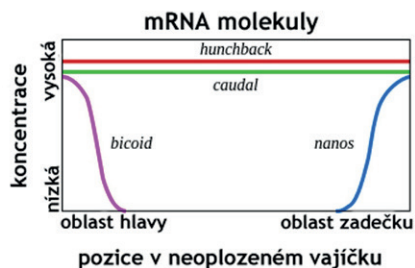
Dalším modelovým bezobratlým je octomilka (*Drosophila melanogaster*). Díky průkopnické práci Thomase Hunt Morgana v prvních dvou desetiletích 20. století toho víme o genetice octomilky víc než o jakémkoliv jiném mnohobuněčném organismu. Snahy propojit obrovské množství informací o genetice drozofily s jejím embryonálním vývojem byly dlouhou dobu neúspěšné. Muší larvy byly příliš malé pro manipulaci během experimentů a nebyly ani dostatečně průhledné, aby se jejich vývoj dal pozorovat pod mikroskopem. Propojení přišlo až s novými technikami molekulární biologie, kdy mohli vědci začít manipulovat s konkrétními geny a jejich RNA a následně sledovat změny v embryogenezi octomilky.

Vývoj octomilky se liší od ostatních popsáných organismů hned od začátku. Ještě před oplozením jsou ve vajíčku ustanovené gradienty molekul, které později určí předozadní osu a také osu záda–břicho. Kupříkladu mRNA genu *bicoid* je přítomna nejvíce v oblasti budoucí hlavy a směrem k budoucímu zadečku se její koncentrace snižuje. Oproti tomu mRNA genu *nanos* se nachází v největší koncentraci

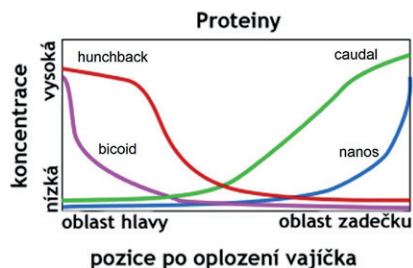


2.E Mechanismus fungování mRNA při určování hlavové a zadečkové oblasti.

Ještě před oplozením vajíčka jsou do něj samičkou uloženy (kromě jiného) mRNA genů pro určení hlavové oblasti (*bicoid*, *hunchback*) a zadečkové oblasti (*nanos* a *caudal*). Ve vajíčku jsou také přítomné mikrotubuly, které jsou polarizované a rozpínají se mezi hlavovou a zadečkovou oblastí. Můžete si je představit jako provazce spojující přední a zadní část vajíčka. K těmto mikrotubulům jsou pomocí proteinů připevněny mRNA *bicoid* a *nanos* tak, aby se nerozptylovaly po celém vajíčku, ale zůstaly pouze v oblasti hlavy (*bicoid*) a zadečku (*nanos*). mRNA genů *hunchback* a *caudal* jsou rovnoměrně rozmístěny v celém vajíčku (viz obr. 2.9A). Po oplození se začne mRNA všech genů překládat do proteinů. Ty už ale nejsou připevněny k mikrotubulům, a tak se volně rozptylují celým vajíčkem, až se dostanou do oblasti na druhé straně vajíčka, kde už jsou přítomné i proteiny a mRNA dalších genů. V tuto chvíli se jednotlivé proteiny a mRNA začnou ovlivňovat a tím určí následný osud celé oblasti. Bicoid protein blokuje překlad mRNA *caudal*, a tak se protein *caudal* v hlavové oblasti, kde je největší množství proteinu *bicoid*, téměř neobjeví. Protein *caudal* pak v zadečkové oblasti, kde došlo k jeho největšímu překladu, aktivuje další geny, které vytvoří struktury typické pro zadeček. Protein *nanos* zase blokuje překlad mRNA *hunchback* v zadečkové oblasti (viz obr. 2.9B). Všechny tyto molekuly (tj. *bicoid*, *hunchback*, *nanos* a *caudal*) jsou v podstatě morfogeny. Více o morfogenech se dozvíte v rámečku 3.A Morfogeny).

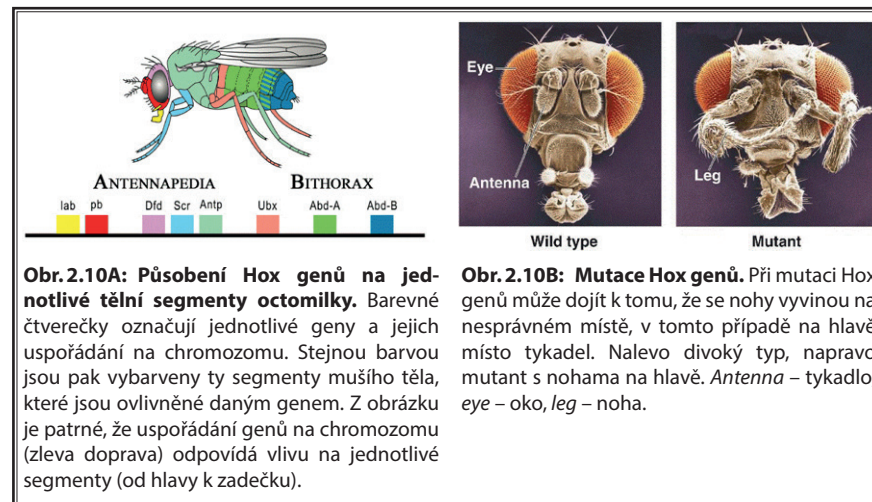


Obr. 2.9A: mRNA molekuly v neoplozeném vajíčku.



Obr. 2.9B: Proteiny po oplození vajíčka.

v budoucím zadečku a její koncentrace se snižuje směrem k hlavě. Koncentrace mRNA *bicoid* a *nanos* tedy určují prvotní „molekulární adresu“ buněk podél předozadní osy těla. Zatímco se oplozené vajíčko jiných živočichů dělí a dává vzniknout dalším kompletním buňkám, vajíčko octomilky dělí pouze své jádro a nevytváří žádné cytoplazmatické membrány. Všechna jádra až do 13. buněčného dělení tak sdílejí společnou cytoplazmu (**syncytium**, **soubuní**). Namnožená jádra se přesunou k okraji vajíčka, kde vytvoří jednu vrstvu, zatímco uprostřed buňky se nachází žloutek. Jádra tedy plavou ve společné cytoplazmě, kde už jsou připravené gradienty molekul pro určení tělních os (viz rámeček 2.E). V určité chvíli začnou kolem sebe jádra vytvářet cytoplazmatické membrány, čímž vznikají oddělené buňky. Jádra, která byla v oblasti velké koncentrace *bicoid* mRNA, dají vzniknout buňkám, jež vytvoří octomilce hlavu. Poté, co se ze syncytia stane buněčné embryo, dochází



Obr. 2.10A: Působení Hox genů na jednotlivé tělní segmenty octomilky. Barevné čtverečky označují jednotlivé geny a jejich uspořádání na chromozomu. Stejnou barvou jsou pak vybarveny ty segmenty mušního těla, které jsou ovlivněny daným genem. Z obrázku je patrné, že uspořádání genů na chromozomu (zleva doprava) odpovídá vlivu na jednotlivé segmenty (od hlavy k zadečku).

Obr. 2.10B: Mutace Hox genů. Při mutaci Hox genů může dojít k tomu, že se nohy vyvinou na nesprávném místě, v tomto případě na hlavě místo tykadel. Nalevo divoký typ, napravo mutant s nohama na hlavě. Antenna – tykadlo, eye – oko, leg – noha.

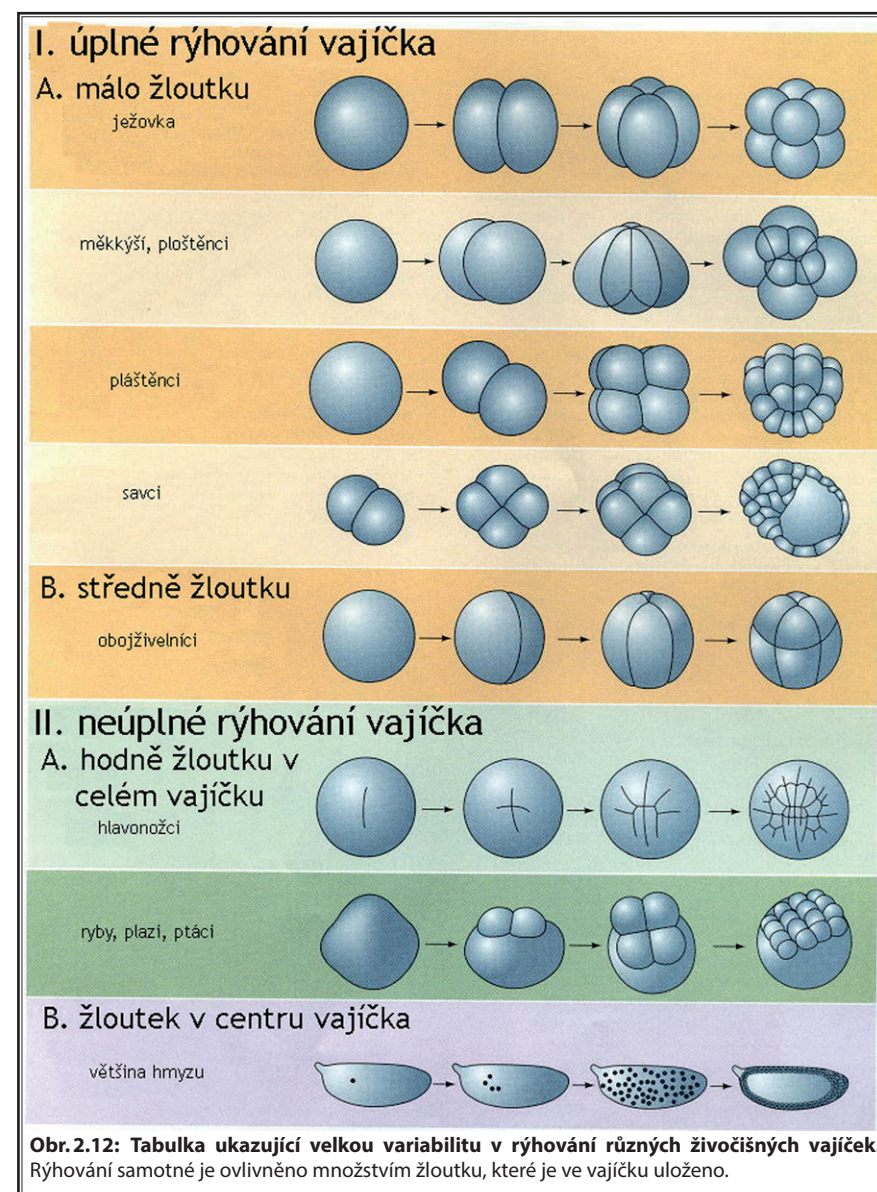
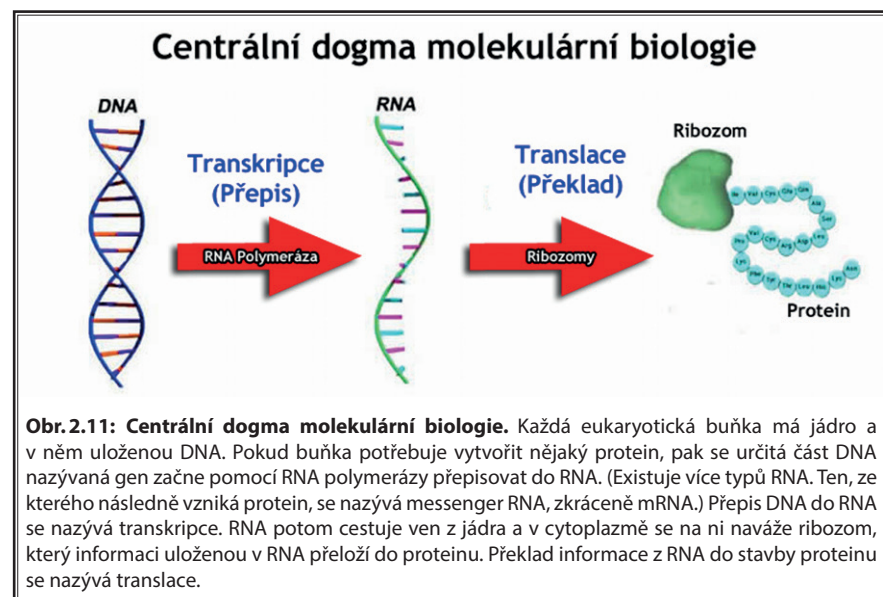
k nezbytné gastrulaci a vývoj pokračuje dál. Další buňky pak už vznikají mitotickým dělením, včetně kompletního rozdělení buněk.

Octomilka patří do kmene členovců (Arthropoda), a tak má tělo rozdělené do článků konkrétně na hlavu, hrud' a segmentovaný zadeček. Každý článek nese specifické přívěsky. Nohy vyrůstají vždy pouze z hrudi. Za normálních podmínek byste je tedy nehledali na hlavě. Křídla jsou u octomilky běžně pouze dvě. Po určení tělních os octomilky přicházejí později během embryogeneze na řadu tzv. **homeotické geny** neboli **Hox geny** určující charakteristickou strukturu každého segmentu těla. Exprese Hox genů v jednotlivých segmentech tedy určuje „molekulární adresu“ buněk podél předozadní osy podobně jako koncentrace mRNA *bicoid* a *nanos*. Hox geny ale působí s detailnějším prostorovým rozlišením – určují identitu konkrétních segmentů, čímž se liší od mRNA molekul zajišťujících hrubé rozvržení předozadní osy v raném vývoji. Homeotické geny octomilky jsou uspořádány za sebou na jednom chromozomu. Geny, které se přepisují dříve, ovlivňují vývoj přední části embrya. Geny přepisované později mají vliv na vývoj zadní části embrya. Mutace v těchto genech tak může změnit jeden segment těla na jiný. Mutaci Hox genů lze tedy vytvořit octomilku, která má na hlavě nohy místo tykadel. Hox geny byly sice prvně popsány u octomilky, později se ale ukázalo, že ovlivňují stavbu jednotlivých částí těla u všech živočichů, u kterých lze přední a zadní (příp. hlavovou a ocasní) oblast těla rozlišit. Hox geny se tak nenašly u asymetrických houbovců, u člověka i háďátka ale fungují prakticky stejně jako u octomilky (dále viz **podkapitulu Hox geny – regulátory předozadní organizace těla**).

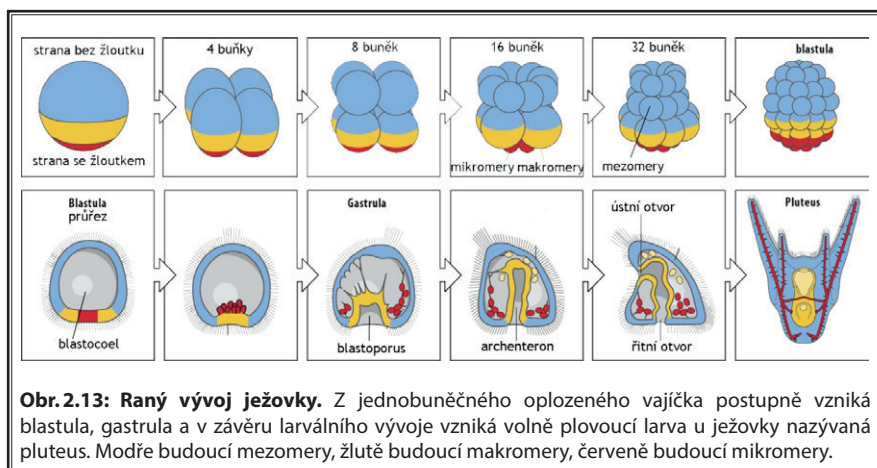
Popsáním embryogeneze dvou druhů prvoústých opouštíme tuto skupinu a přesuneme se k druhoústým živočichům. Ti zahrnují především obratlovce se všemi kruhoústými, parybami, rybami, obojživelníky, plazy, z plazů odvozenými ptáky a savci, ale také některé bezobratlé, jako jsou rozmanití ostnokožci, žaludovci,

kopinatci nebo pláštěnci. Podle ustálených biologických zvyklostí začneme s bezobratlými. Musíme mít ale stále na paměti, že nepřítomnost páteře neznamená primitivnost nebo nedostatečné přizpůsobení světu. I ježovky prodělaly stejně dlouhou evoluční cestu jako lidé, a tak vypovídají o světě svým specifickým způsobem, který je rovnocenný jakémukoliv jinému organismu. Ježovky (Echinoidea) přispěly velkým dílem k poznání ve vývojové biologii. Právě na nich byl prvně popsán regulační vývoj (viz **rámec 2.D**), kdy Hans Driesch zjistil, že z jedné blastomery oddělené od čtyřbuněčného embrya vznikne kompletní nová ježovka. V pozdějších stádiích již ale buňky ztrácejí svoji schopnost vytvořit kompletního nového jedince. Odebíráním blastomer z pozdějších stádií již vznikají poškození jedinci, kterým chybí některé buněčné linie. Na ježovkách se také poprvé dokázalo, že DNA je přítomna v každé buňce embrya a je nezbytná pro jeho vývoj; tedy že z DNA vzniká RNA, která slouží jako vzor pro výrobu proteinů (viz **obr. 2.11**). Ty potom zajišťují prakticky všechny změny odehrávající se v buňkách.

Vajíčko ježovky má poměrně malé množství žloutku, což umožňuje dělení celého vajíčka. Ve vývoji embryí totiž platí pravidlo, že žloutek zamezuje rýhování. Extrémním příkladem jsou ptáci, kde je žloutek uložen v jediné buňce a rýhování buněk se odehrává jen v malé oblasti mimo žloutek (viz **obr. 2.12**). Někaké množství žloutku ale ježovky přece jen mají. To je uloženo na budoucí břišní straně (stejně jako u většiny ostatních živočichů) a alespoň ztěžuje dělení buněk, které jsou kvůli tomu různě velké. Výsledkem je, že na břišní straně jsou zároveň buňky dosti velké (**makromery**) a úplně malé (**mikromery**). Na hřbetní straně pak vznikají středně velké buňky (**mezomery**). Uvnitř embrya pak vzniká dutina (**blastocoel**), čímž se



embryo dostává do stádia blastuly (z buněk utvořená dutá koule). Buňkám blastuly pak na povrchu vyrostou bičíky a pomocí trávicích enzymů rozpustí blastula své ochranné obaly a vylíhne se do volných vod oceánu, ve kterých díky svým bičíkům neklesne na nehostinné dno. Následuje gastrulace, která je spuštěna mikromerami.



V nich se během dělení soustředily látky, které byly ve vajíčku přítomny již před oplozením, a díky nim dokážou mikromery ovlivňovat osud sousedních buněk a donutí je tedy, aby zahájily proces gastrulace, při kterém se část buněk (budoucí entoderm a mezoderm) vchlípí dovnitř blastuly. Otvor do blastuly se příhodně nazývá **blastoporus** a ježovka, coby správný druhoústý, vytvoří později z tohoto blastoporu svůj řitní otvor. Vchlípenina samotná se nazývá prvostřevo – **archenteron**. Prvostřevo se následně protahuje, až dosáhne povrchu a otevře se do vnějšího prostoru (viz **obr. 2.13**). V místě, kde se tak stane, vzniknou ústa. Funkce mikromer je při gastrulaci nezbytná a jejich odebrání vede k zastavení celé embryogeneze ve stádiu blastuly. Pokud se mikromery z jedné ježovky transplantují na opačnou stranu druhé ježovky, budeme na blastule pozorovat vchlípnutí z obou stran. Po gastrulaci následuje vývoj, během kterého narostou larvě ježovky různé výchlípkové a brvy, jež pomáhají malé larvě najít a sežrat v mořském planktonu cokoliv příhodně velkého a zároveň se udržet ve svrchních vodách bohatých na potravu.

Pláštěnci (Tunicata) jsou svým způsobem našimi nejbližšími příbuznými – představují totiž sesterskou skupinu obratlovců. Při šnorchlování třeba ve Středozemním moři nám představa, že mezi naše nejbližší příbuzné patří rosolovitě bobky sedící na dně, jejichž nejvyšší aktivita je pasivní filtrace, možná bude připadat trochu nevhodná, ale rodinu si na rozdíl od přátel vybrat nemůžeme, a tak jistě stojí za to se u pláštěnců na chvíli zastavit. Dospělci zde degenerují nervová trubice a chorda (také zvaná struna hřbetní), k tomu si začnou vytvářet svůj ochranný plášť z **celulózy** (někdy se pro celulózu u pláštěnců používá název **tunicin** a plášť se říká tunika, odtud *Tunicata*).

Nejzvláštnějším faktem na vývoji pláštěnců je, že předozadní osa organismu je ustanovena hned při prvním dělení. Ostatní dělení pak udržují osu, a tak jsou levá a pravá strana embrya svými téměř přesnými zrcadlovými obrazy. Larvy pláštěnců mají poměrně malý počet buněk, a tak jsou skvělými kandidáty na sledování osudu

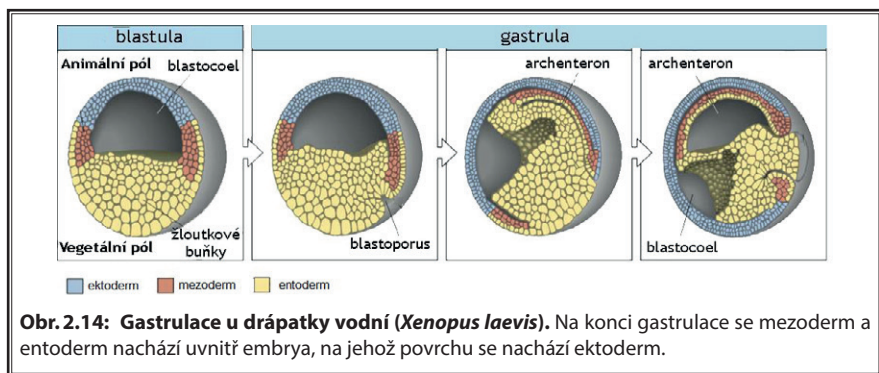
jednotlivých buněčných linií během vývoje. U pláštěnců tak byl poprvé popsán mozaikový vývoj (viz **rámeček 2.D**). Dnes už je ale zřejmé, že některé pozdější procesy v embryogenezi pláštěnců jsou ovlivněny také regulačním vývojem. Opět se tedy potvrdilo pravidlo, že nic není černobílé a většina biologických procesů je spíše kompilací různých procesů, než striktním dodržováním jednoho pravidla. Kombinací více způsobů se často ušetří energie. Všechno vzniká těmi procesy, které jsou energeticky nejvýhodnější. To platí i pro embrya.

Raný vývoj u obratlovců

Navzdory obrovské rozmanitosti dospělých obratlovců jsou si jejich embryonální vývoje vzájemně velmi podobné. Mezi nejsnadněji studovatelné obratlovce patří ryby a obojživelníci. Obě skupiny kladou stovky vajíček, která jsou najednou oplozena ve vnějším prostředí. Ryby i obojživelníci patří mezi **anamnia** (česky **bezblanné**), což znamená, že jim chybí zárodečný obal amnion. Není divu. Amnion chrání embrya suchozemských obratlovců před vyschnutím a ořezává vnějšího prostředí, což u vodních vajíček anamnií není potřeba. Navzdory této odlišnosti se embrya ryb a obojživelníků podobají ostatním obratlovcům (včetně člověka) ve způsobu vzniku orgánů, tělní osy nebo využití stejných genů.

O rybách se zmíníme jen velmi krátce. Jejich embryonální vývoj vědce poměrně dlouhou dobu příliš nezajímali, ačkoliv tvoří přibližně polovinu všech žijících obratlovců. (V roce 2014 bylo známo něco málo přes 66 tisíc druhů obratlovců, z toho byla skoro polovina ryb). Až v nedávných letech se do skupiny modelových organismů přidala rybička **dánio pruhované** (*Danio rerio*; anglicky **zebrafish**), která je v posledních letech hojně studovaná napříč všemi obory především díky svému velmi rychlému vývoji. Dánio je také první obratlovec, na kterém byly intenzivně zkoumány mutantní varianty genů zodpovědných za správnou embryogenezi. Vajíčka ryb jsou typická **velkým množstvím žloutku**, který (jak už bylo řečeno) ovlivňuje způsob rýhování. Budoucí dánio tedy vzniká na jakési žloutkové kouli, kterou do sebe pojme později během vývoje zárodek (viz **obr. 2.12**). Způsoby, kterým se určují tělní osy nebo specifikují buněčné osudy, nejsou ale nijak výrazně rozdílné od žab.

Studium obojživelníků přispělo významným způsobem k pochopení embryogeneze obratlovců. Již při kladení žabích vajíček je na první pohled zřejmé, že vajíčko má určitou polaritu. Na spodní straně se nachází buňky plné tukových kapének vytvářející žloutek, zatímco na vrchní straně, kde začne vznikat samotný jedinec, je žloutku jen velmi málo (stejně jako u ježovky, ryb, ptáků a většiny ostatních živočichů). Po vniknutí spermie následuje rýhování vajíčka, které je na spodní straně omezeno žloutkem. Ve výsledku je svrchní část rozdělena na mnoho malých buněk a dělení nepřístupná spodní část je rozdělena na málo velkých buněk. Celý tento útvar nazýváme **morula**. Vznikem blastocoelu uvnitř moruly vzniká **blastula**. Blastocoel má hned dvě funkce. Zprvu vytváří prostor, do kterého se mohou později přesunout buňky během gastrulace (tedy během vchlípnutí prvostřeva

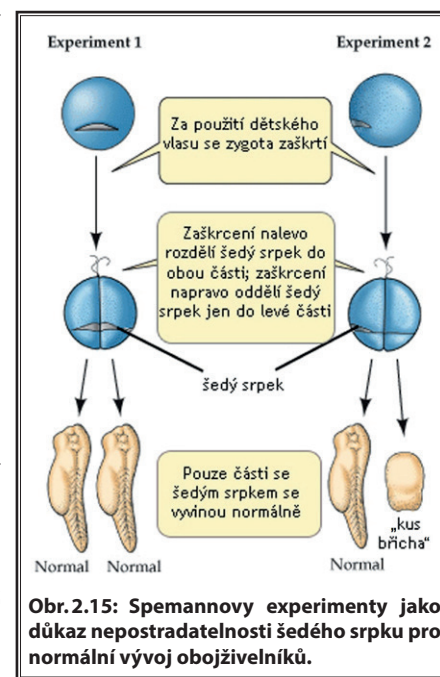


dovnitř), a za druhé odděluje dvě populace buněk – jedna se nachází nad ním a druhá pod ním – tak, aby si vzájemně nepředávaly signály (viz **obr. 2.14**). Buňky pod blastocoelem totiž dokážou proměnit buňky nad sebou v mezoderm. To se hodí buňkám, které se dostanou do dutiny během gastrulace, ze kterých vznikne mezoderm. Buňky nad blastocoelem ale musí být od těchto signálů odděleny, protože z nich má vzniknout neurální trubice.

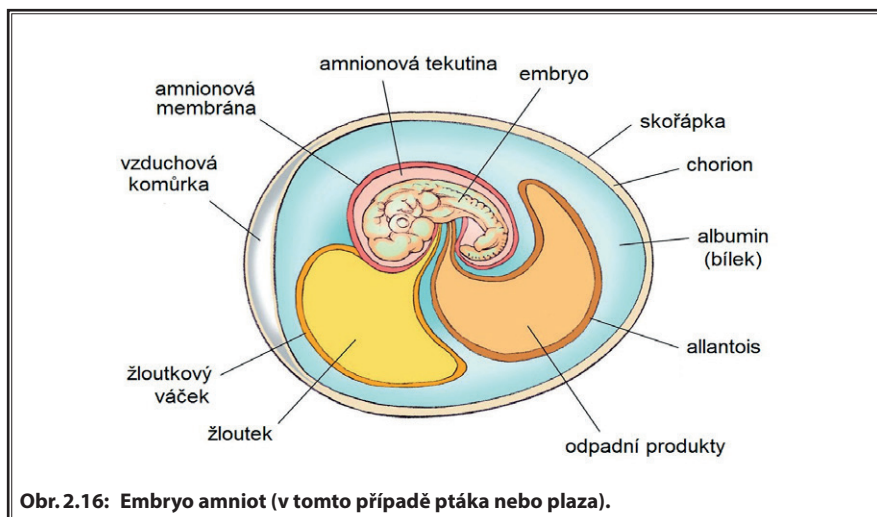
Gastrulace u obojživelníků je jedním z nejdéle studovaných procesů – studuje se již od 70. let 19. století. Většina informací, kterých se dobereme při hledání obecných gastrulačních pravidel, tak nejsou většinou *obecná* pravidla, ale právě zcela konkrétní popis gastrulace obojživelníků. Většina školních modelů ukazujících gastrulaci je modelem žáby. Zároveň se ale ukázalo, že každý obojživelník (a téměř jistě každý obratlovec) gastruluje trochu jiným způsobem. Na to musíme myslet při dělení úspěchů z závěrů o tom, co je pro nějakou skupinu typické a jakým způsobem působila evoluce. Při popisu (nejen) embryonálních procesů bychom měli mít na paměti, kterého konkrétního živočicha právě popisujeme. Vědecká komunita si své pátrání poněkud zjednodušila tím, že své úsilí zaměřila na africkou žabu **drápatku vodní** (*Xenopus laevis*). Stejně jako u bezobratlých, i u obojživelníků je potřeba, aby gastrulace vedla k následujícím: přesunutí těch částí, ze kterých vznikne entoderm, dovnitř embrya; obklopení celého embrya buňkami, které dají vzniknout ektodermu tak, že dospělý jedinec bude všude na povrchu krytý pokožkou; a umístění mezodermu právě mezi buňky entodermu a ektodermu (viz **obr. 2.14**). Ve zkratce je tedy jejím cílem ustanovit zárodečné vrstvy. To vše se podaří souhrou mnoha komplexních pohybů, jejichž popis je nad rámec tohoto textu.

S embryogenezí obojživelníků jsou úzce spjata jména Hans Spemann a Hilde Mangoldová. Možná vám připadá, že vás zatěžujeme zbytečnými jmény a vztahy mezi vědci, ale doktorská práce Spemannovy studentky Hilde Mangoldové je jednou z velmi mála studentských prací, která byla přímo ohodnocena Nobelovou cenou. A to už stojí přinejmenším za povšimnutí. Mangoldová se ale bohužel předání Nobelovy ceny nedožila, takže chudák ani žádnou cenu nedostala. Zemřela v roce 1924 ve svých 26 letech při tragickém výbuchu kuchyňského variče.

Hans Spemann začal své experimenty na obojživelnících v roce 1903, kdy ukázal, že rané blastomery čolka mají identická jádra a jsou schopné vytvořit celé pulce. Experiment vypadal následovně: krátce po oplození čolčího vajíčka vzal Spemann vlas svojí malé dcerky a pomocí něho částečně zaškrtil zygotu. Důležité je, že zygotu zaškrtil podél stejné osy, v jaké proběhlo její první dělení. Díky tomuto částečnému zaškrtnutí se dělení buněk odehrávalo jen v jedné části embrya. Během dalšího vývoje se často stalo, že jedno jádro uniklo do bezjaderné, napůl oddělené oblasti zygoty a začalo se dělit. V tuto chvíli Spemann vlasem oddělil obě poloviny úplně. Po 14 dnech se ve vajíčku nacházeli dva pulci, jeden trochu méně vyvinutý. Když ale Spemann udělal podobný experiment znovu, ale zygotu zaškrtil kolmo na osu jejího prvního dělení, místo dvou pulců vznikl pulec jenom jeden a pak jakási tkáň odpovídající složením oblasti břicha, tj. byly zde přítomné epidermální buňky (ektoderm), krevní buňky (mezoderm) a buňky střeva (entoderm). Nevyskytovaly se zde ale žádné části struktur, které nacházíme na zádech, jako je neurální trubice nebo chorda (co přesně je chorda a neurální trubice bude vysvětleno níže). Postupně následující experimenty ukázaly, že během kortikální rotace (viz **rámeček 2.F**) se na povrchu embrya objeví struktura, nazývaná **šedý srpek**, který je nezbytný pro vznik zádové oblasti embrya. Pokud tedy bylo embryo rozděleno tak, že šedý srpek skončil pouze v jedné jeho části, nemohla se část bez šedého srpku vyvinout řádně. V prvním experimentu byl ale šedý srpek rovnoměrně rozdělen do obou částí, a tak se mohli plně vyvinout oba jedinci (viz **obr. 2.15**). Během následujících experimentů, které byly součástí



2.F Kortikální rotace. Ta strana vajíčka, kde při oplození vnikne spermie, určí břišní stranu embrya. V protilehlé oblasti začne v pozdějších fázích vývoje gastrulace. Právě zde se vytvoří záda (tj. je zde přítomná neurální trubice, blíže o ní později). Chvilí po oplození je také typická rotace části cytoplazmy nacházející se hned pod buněčnou membránou (**kortikální rotace**). Tato vnější oblast cytoplazmy se oproti vnitřní oblasti cytoplazmy otočí asi o 30°. (Nebojte se, že by to byla nějaká extrémně důležitá znalost, ale kortikální rotace je na oplozených žabích vajíčkách dobře vidět. Třeba se s tím také setkáte – tak ať víte, co se vám právě odehrává před očima.)



Obr. 2.16: Embryo amniot (v tomto případě ptáka nebo plazu).

diplomové práce Hilde Mangoldové, se ukázala naprosto strhující věc. Šedý srpek je místo, kde začíná gastrulace, tedy vchlipování prvostřeva do dutiny blastocoele. Ze všech tkání v raném embryu má navíc pouze šedý srpek předurčený osud. Osud všech ostatních tkání je organizován buď přímo, nebo zprostředkovaně právě šedým srpkem a z něho odvozených struktur. Ty díky své schopnosti určit osud ostatních tkání dostaly název **organizátor**. Řečeno konkrétními slovy: organizátor přeměňuje osud ektodermu tak, že z něj místo epidermis vzniká nervová tkáň.

Od anamnií se v závěru přesuneme k suchozemským **amniotům** (česky **blanití**), kteří si vytvořili zárodečný obal amnion; tedy k plazům, ptákům a savcům. Kromě amniotu je u nich také přítomný žloutkový váček, který je důležitým zdrojem živin především pro plazy a ptáky, kteří vajíčka kladou a (většinou) neuchovávají ve vlastním těle. Dále u nich najdeme **allantois** sloužící ke shromažďování odpadních produktů. **Chorion**, který vše obaluje na povrchu, obsahuje cévy, které zajišťují výměnu plynů s vnějším prostředím. U plazů a ptáků je vajíčko uzavřeno do pevné nebo kožovité skořápky, díky které se může embryo vyvíjet mimo tělo matky (viz **obr. 2.16**). Plazi i ptáci mají vlastnost společnou s rybami a tou je **velké množství žloutku**. To také ovlivňuje způsob, jakým se buňky embrya dělí. U všech tří zmiňovaných skupin se kvůli žloutku rýhování odehrává jen v malé části vaječné cytoplazmy. Zbytek cytoplazmy zůstává jednotný, plný žloutku zajišťujícího výživu zárodku.

V předchozím textu jsme se několikrát nenápadně zmínili o strukturách, které vznikají na zadové straně obratlovčího zárodku, jako je například nervová trubice. Vznik nervové trubice a tkání v jejím blízkém okolí představuje fascinující specifikum vývoje obratlovců. Proto se na něj zaměříme v následující kapitole.

3. EMBRYOGENEZE OBRATLOVCŮ: OD NEURULY K FARYNGULE

Právě teď, když čtete tyto řádky, zaměstnáváte, mimo jiné, miliony neuronů ve svém mozku, jednom z nejkompaktnějších systémů na Zemi. Jak ale vlastně tento komplexní systém vzniká? A je vůbec lidský mozek dostatečně výkonný pro pochopení svého vzniku? Vědci se již minimálně od počátku 20. století snaží dokázat, že ano, a v následující kapitole se vám pokusíme představit několik důležitých bodů vztahujících se k vývoji centrální nervové soustavy (CNS) i dalších důležitých orgánů obratlovců. Budeme se zabývat poznatky starými téměř 100 let, ale i těmi nejnovějšími, popisujícími průběh **neurulace** obratlovců, vývojového procesu následujícího po gastrulaci.

3.1 Neurulace

CNS obratlovců, stejně jako CNS mnoha dalších živočichů, vzniká v embryonálním vývoji z nediferencovaných buněk vnější zárodečné vrstvy **ektodermu**. V průběhu vývoje se buňky ektodermu pod vlivem signálů, zejména tzv. **morfogenů** (látek schopných ovlivňovat vývoj buněk, více viz **rámeček 3.A**), rozlišují do různých tkání, jako jsou např. pokožka a její deriváty (vlasy, chlupy, nehty), výstelka začátku a konce trávicí trubice a také neuronů, ze kterých vzniká CNS a zprostředkované také periferní nervy.

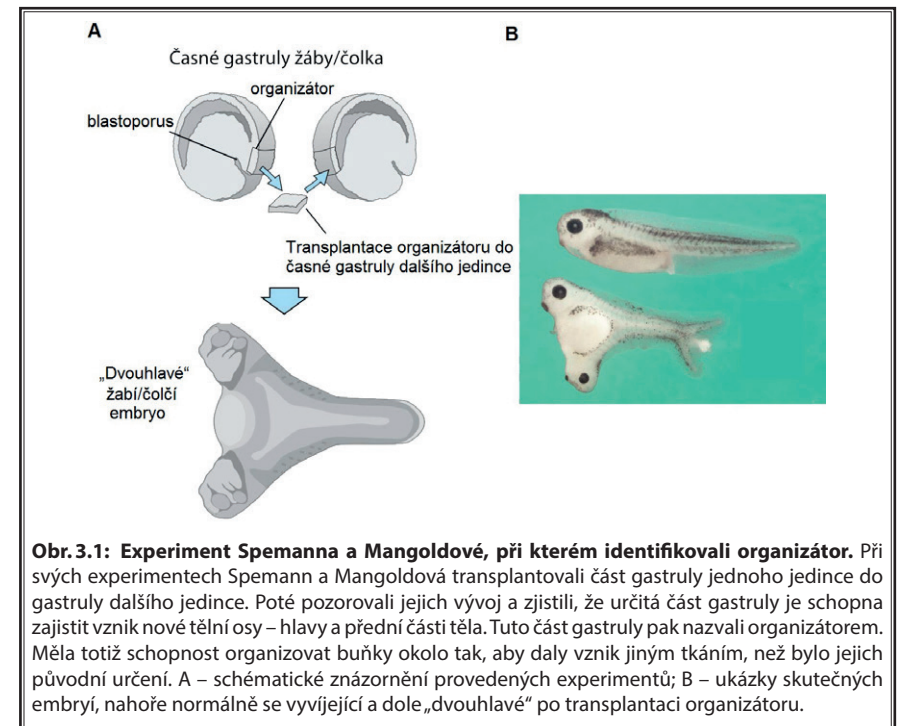
Jakým způsobem je však dosaženo, že se buňky ektodermu změní právě v neurony? Tato diferenciace začíná už během gastrulace a pokračuje dále v průběhu neurulace. Britský biolog Lewis Wolpert pronesl slavnou větu: „Nikoliv narození, svatba nebo smrt, ale gastrulace je ten nejdůležitější okamžik ve vašem životě.“ Tato věta je beze sporu pravdivá pro mnoho živočichů, ale z pohledu obratlovců je možná tím nejdůležitějším stádiem vývoje spíše neurulace. Při ní, ale také po ní – ve stadiu zvaném **faryngula**, dochází k utváření struktur, které jsou typické pro obratlovce. Mezi tyto znaky patří buňky neurální lišty (migrující populace buněk vznikající při neurulaci, podílející se na vzniku různorodých tkání a orgánů), plakody (ztluštělé oblasti ektodermu, ze kterých vznikají některé části orgánů nervového systému a smyslových orgánů) nebo část segmentovaného mezodermu, ze které vznikají např. obratle. O vzniku všech těchto a mnohých dalších důležitých znaků, ale i například o tom, co má společného vývoj páteře obratlovců s vývojem jejich končetin, nebo co mají společného pigmentace těla s vývojem obličeje, budeme mluvit dále v této kapitole. Možná se vám bude zdát, že občas skáče z jednoho tématu na jiné bez logické, hlavně časové, posloupnosti. Toto je způsobeno komplexností procesů během vývoje neuruly a farynguly, kde např. na jedné straně embryo už probíhá tvorba mozku, zatímco na druhé ještě ani není zformována nervová trubice. Doufáme, že vás toto neodradí a zjistíte, že stadia pokrývající vývoj neuruly a farynguly jsou fascinujícím obdobím nově vznikajícího života, ve kterém nedochází jen k tvorbě nervů, ale např. i přípravě k tvorbě kostí, svalů a dalších orgánových soustav.

3.A Morfogeny. Morfogeny jsou asi nejdůležitějším objevem vývojové biologie, protože pomohly vysvětlit mnoho zákonitostí vývoje organismů. Pod termínem morfogen se rozumí látka, která má schopnost přímo ovlivňovat diferenciaci (rozdílení) buněk a určovat nebo měnit jejich osud v organismu. Pro správný vývoj embrya je důležité, že různé morfogeny mají napříč embryem různou koncentraci. Jedná se totiž převážně o látky, které jsou schopné volné či zprostředkované difúze. Morfogeny jsou v embryu produkovány buňkami většinou jen v malé lokalizované oblasti a difúzí se dostanou do okolních tkání. Následně dochází k ustavení jejich koncentračních gradientů (poklesu koncentrace od místa produkce směrem do okolí). Buňky citlivé pro daný morfogenní signál vykazují často odlišnou odpověď v závislosti na různých prahových hodnotách koncentrace morfogenu. Může tak dojít k rozdílnosti původně stejných buněk – buňky blízko místa produkce určitého morfogenu (a tudíž zasažené jeho vysokou koncentrací) dají např. vznik budoucímu hlavovému mezodermu a buňky dále od produkce signálu se změny v mezoderm později tvořící chordu (tímto způsobem skutečně probíhá tvorba chordy při gastrulaci obojživelníků). Definice morfogenu neurčuje jeho chemickou podstatu, takže morfogeny mohou být malé organické látky (např. kyselina retinová), peptidy nebo i celé proteiny (např. Sonic hedgehog protein, produkt genu pojmenovaného podle slavné postavičky z videoher ježka Sonica od Sega games).

Alespoň malá znalost problematiky morfogenů se hodí i pro laiky, viz následující příklad: zdroj morfogenu nemusí pocházet jen z buněk embrya, ale může se do embrya dostat i z krve matky. Proto je třeba, aby si matka v těhotenství hlídala skladbu potravin. Kyselina retinová (výše zmíněný morfogen) je chemickým derivátem vitamínu A. Těhotné ženy si tak musí dávat pozor na jeho nadměrný příjem. Zatímco konzumace vnitřností (játra, ledviny) může být kvůli vysokému obsahu vitamínu A nebezpečná pro vyvíjející se plod (viz podkapitola o Hox genech), zvýšená konzumace např. mrkve není nebezpečná. Na rozdíl od vnitřností totiž mrkev neobsahuje přímo vitamín A, ale jeho prekurzor (tzn. látka sloužící pro syntézu vitamínu A) beta karoten. Z beta karotenu si tělo vyrobí jen tolik vitamínu A, kolik potřebuje, a nemůže se jím tak předávkovat.

Přeměna části ektodermu v neuroektoderm

Vznik CNS z nediferencovaného embryonálního ektodermu fascinoval vědce už na počátku 20. století. Přelomové byly zejména pokusy Hanse Spemanna a později i jeho studentky Hilde Mangoldové při studiu vývoje embryí obojživelníků (viz předchozí kapitola věnovaná gastrulaci). Jejich experimenty ukázaly, že buňky dostávají signál k tvorbě **neuroektodermu** (části ektodermu dávající vznik neuronům) a posléze tedy CNS už v průběhu gastrulace. Spemann a Mangoldová provedli sérii tzv. transplantačních experimentů (viz **obr. 3.1**), při kterých izolovali a přenášeli části embryí obojživelníků v různých fázích vývoje a implantovali tyto části do neporušených embryí, která pak nechali normálně vyvíjet. Při experimentech využívali embrya stejného nebo příbuzného druhu, kde jim rozdíl v různé pigmentaci mezi jedinci pomohly k tomu, aby poznali, která část embrya vznikla z buněk dárce, a která z buněk příjemce. Spemann při svých prvotních experimentech pozoroval,



Obr. 3.1: Experiment Spemanna a Mangoldové, při kterém identifikovali organizátor. Při svých experimentech Spemann a Mangoldová transplantovali část gastruly jednoho jedince do gastruly dalšího jedince. Poté pozorovali jejich vývoj a zjistili, že určitá část gastruly je schopna zajistit vznik nové tělní osy – hlavy a přední části těla. Tuto část gastruly pak nazvali organizátorem. Měla totiž schopnost organizovat buňky okolo tak, aby daly vznik jiným tkáním, než bylo jejich původní určení. A – schématické znázornění provedených experimentů; B – ukázky skutečných embryí, nahoře normálně se vyvíjející a dole „dvouhlavé“ po transplantaci organizátoru.

že přenesení části časně gastruly čolka, ze které by měla vzniknout nervová tkáň, a její vložení do nové gastruly v místě, kde by měla vzniknout pokožka, vede ke změně osudu a transplantovaná část dala vznik pokožce (viz **obr. 3.2**). Pokud však transplantovanou část izoloval z pozdní gastruly, tento transplantát už nebyl schopen změnit svůj osud a dal vzniknout nervové tkáni i přes to, že se nacházel na špatném místě embrya. Tímto experimentem Spemann ukázal, že v průběhu gastrulace dochází ke změně v osudu buněk z volného určení do determinovaného stavu, ve kterém už buňky nejsou schopny změnit svůj vývojový potenciál ani pod vlivem okolních signálů. Dále však bylo nutné rozklíčovat, jakým způsobem toto určení probíhá. V dalších experimentech pokračoval už s Hilde Mangoldovou. Na základě společných pokusů identifikovali oblast gastruly dárce, která po transplantaci do gastruly příjemce dala vzniknout nové předozadní tělní ose, posléze se v blízkosti transplantované tkáně vytvořila nová nervová trubice a následně další tkáň nového embrya. Výsledkem těchto experimentů byla čolčí nebo žabí „siamská dvojčata“ (viz **rámček 3.B**). Tato část gastruly byla nazvána **organizátor**, protože její funkcí byla změna organizace embryonálních tkání (viz **obr. 3.1**). Dnes už víme, že tak organizátor činí díky produkci morfogenů, které ovlivňují identitu okolních tkání.

3.B Organizátor u ryb, plazů, ptáků a savců. Organizátor byl jako takový popsán u obojživelníků, ale podobné struktury lze najít i u ryb, ptáků a savců. Vzhled organizátoru je u těchto skupin zásadně ovlivněn způsobem jejich gastrulace. Ryby mají vajíčka s velkým obsahem žloutku. Po oplození dochází k dělení vaječné buňky nacházející se na povrchu v oblasti, kde není žloutek. Gastrulace začíná přerůstáním buněk po povrchu žloutku směrem k opačné straně, než kde došlo k dělení vajíčka. Když buňky obrostou přibližně polovinu žloutku, dojde k vytvoření rybiho organizátoru, tzv. **štítu**. Buňky ektodermu se v oblasti štítu zanořují pod sebe navzájem a pod vlivem morfogenních signálů dochází k jejich změně v mezentoderm, předchůdce mezodermu a entodermu. Později dojde k oddělení entodermální a mezodermální části a k vytvoření chordy. Stejně jako organizátor obojživelníků lze i štít přenést do jiného embrya a tím indukovat tvorbu nové tělní osy.

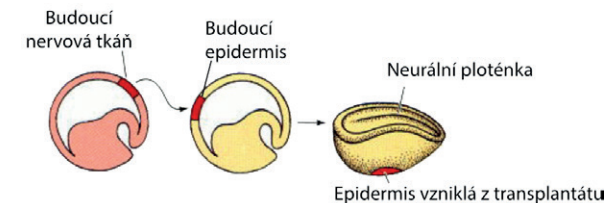
Evolučními předky ptáků a savců byly plazi (samozřejmě zde máme na mysli plazi dávné minulosti a ne ty dnešní). Proto lze u všech těchto skupin najít podobnosti v gastrulaci. U plazů a ptáků dochází k dělení buněk na povrchu velké žloutkové koule. U savců je časný vývoj specifický kvůli přizpůsobení se vývoji uvnitř těla matky, který je u placentálů navíc ovlivněn i nutností nidace (uhnízdění zárodku ve stěně dělohy) a tvorby placenty. I tak je u savců možné pozorovat některé podobnosti.

Z ptáků je nejlépe prostudovaná gastrulace u kuřete. V centrální části masy buněk vzniklé rýhováním na žloutkové kouli dojde k migraci buněk směrem doprostřed k budoucí předozadní ose embrya. Následně se vytvoří prohlubeň, která se změní v „průrvu“, přes kterou mohou buňky putovat pod vrstvu epiblastu. Tato „průrva“ se nazývá **primitivní proužek**. Na přední straně primitivního proužku se vytvoří speciální struktura, tzv. **Hensenův uzel**, kde začnou gastrulační pohyby. Hensenův uzel je proto ptačí obdobou organizátoru obojživelníků. Přes Hensenův uzel a primitivní proužek se některé buňky epiblastu začnou vnořovat pod epiblast a dojde k jejich změně v mezodermální a entodermální buňky. V průběhu vývoje dochází k migraci Hensenova uzlu k zadnímu pólu embrya a tím k uzavírání primitivního proužku, zatímco v přední části dochází k tvorbě chordy a neurální indukci. Velmi zajímavé je, že i u savců probíhá gastrulace podobně a vypadá to, jako by probíhala na imaginární žloutkové kouli (která však chybí). I zde dojde k vytvoření primitivního proužku, v jehož přední části se vytvoří tzv. uzel. Přes něj pak buňky ektodermu migrují dovnitř a dávají vznik mezodermu a entodermu. Spolu s touto migrací dochází k uzavírání primitivního proužku a tím se uzel pohybuje směrem k zadní části embrya, kde později zmizí v oblasti tzv. ocasního pupene. O této části embrya si o něco více povíme později.

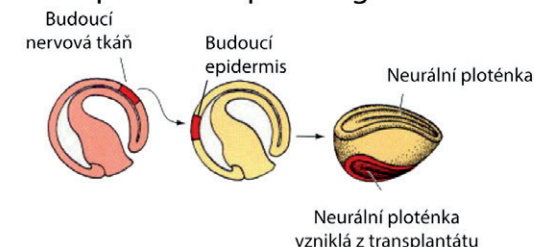
V souhrnu se dá říct, že organizátor plní pět důležitých funkcí:

1. je schopen indukovat vznik hřbetního mezodermu, dávajícímu vznik např. chordě;
2. umožňuje vznik laterálního (postranního) mezodermu, základu pro somity (segmentovaný mezoderm) a následně např. pro žebra a svaly trupu;
3. indukuje tvorbu neuroektodermu;
4. zahajuje gastrulační pohyby;
5. indukuje tvorbu chordy, která následně indukuje tvorbu neurální trubice z neurální ploténky.

Transplantace v časně gastrule



Transplantace v pozdní gastrule



Obr. 3.2: Experiment Spemanna ukazující rozdílnost v určení osudu buněk v časně a pozdní gastrule. Když Spemann transplantoval část **časné gastruly**, která měla dát vznik neurální tkáni, do oblasti jiné gastruly, kde měla vzniknout epidermis, tento transplantát dal skutečně vzniknout epidermis. Když transplantoval část **pozdní gastruly**, ze které měla vzniknout neurální tkáň, do oblasti další gastruly, kde měla vzniknout epidermis, transplantát dal vznik neurální tkáni – buňky transplantátu už měly určený osud.

Role chordy pro indukci neuroektodermu

Pro správnou neurulaci obratlovců (a také ostatních strunatců) je zásadní tvorba tzv. **struny hřbetní** (latinsky *chorda dorsalis*, my budeme dále většinou používat odvozený český ekvivalent **chorda**). Struna hřbetní je definujícím znakem strunatců (jak lze odvodit z jejich názvu) a nebyla ve své podobě nalezena u jiné skupiny živočichů.

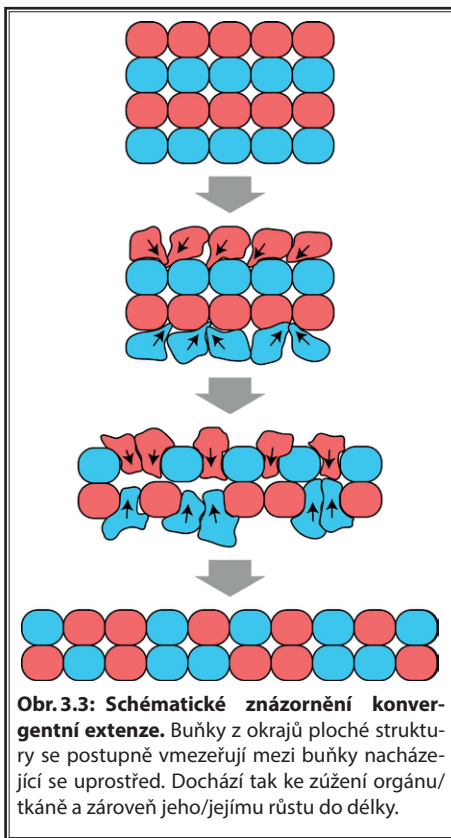
Chorda je struktura odvozená z mezodermu vedoucí v embryu v předozadní ose („od hlavy k ocasu“). U obratlovců je chorda přechodnou strukturou, která se vyskytuje pouze v embryu a v dospělci mizí (respektive se mění v meziobratlové ploténky). Výjimkou z tohoto pravidla jsou například jeseteři nebo mihule, kteří si chordu zachovávají i v dospělosti. U pláštěnců se chorda vyskytuje jen v larválním stádiu a u dospělého chybí. To je ale způsobeno tím, že dospělci pláštěnců jsou zcela výjimeční v tom, že vypadají jako přisedlé nebo plovoucí sáčky (jak už bylo zmíněno v předchozí kapitole věnované gastrulaci). U další skupiny strunatců, bezlebečných (mezi které patří kopinace), naopak chorda od svého vzniku v neurule zůstává přítomná po celý život, a to i v dospělci.

Pro vývoj chordy je důležitý tzv. **chordamezoderm**, část mezodermu lokalizovaná přibližně uprostřed budoucí hřbetní strany embrya (samozřejmě schovaná pod ektodermem). Pod vlivem morfogenních signálů se buňky chordamezodermu

začnou protahovat a zanořovat mezi sebe podobně jako zuby zipu a dochází tak k vytvoření kompaktní, relativně tenké, prodlužující se, zatím ploché struktury – chordální ploténky. Tomuto procesu se odborně říká **konvergentní extenze** (viz **obr. 3.3**). Stejný buněčný mechanismus je např. využíván i při prodlužování neurální ploténky (jak bude popsáno níže) a mnoha dalších přestaveb tkání živočišných embryí. Obecně se dá říct, že se jedná o způsob, jakým dosáhnout vytvoření štíhlé podlouhlé struktury z relativně široké plochy.

Později se chordální ploténka prohne, její kraje se spojí a dojde k vytvoření kulaté „tyčovitě“ struktury. Buňky tohoto základu chordy se pak rozdělí tak, že vzniklá „tyčovitá“ struktura je tvořena několika vrstvami buněk. Vnější populace buněk chordamezodermu získá silný vnější obal a v buňkách uvnitř chordy se vytvoří vakuoly (buněčné organely naplněné tekutinou, odvozené z lyzozomu, což jsou trávicí buněčné organely). Stejně jako u rostlinných buněk obsahují vnitřní buňky chordy pouze jednu vakuolu, která zabírá většinu cytoplazmy. Na rozdíl od jiných živočišných buněk, které obsahují vakuoly (většinou více v jedné buňce) kvůli uskladnění živin, je role vakuol u vnitřních buněk chordy podobná roli vakuol u rostlinných buněk. Tlak vakuol vnitřních buněk na vnější obalové buňky chordy zajišťuje její správné vlastnosti – pevnost, ale zároveň ohebnost (chordu si lze zjednodušeně představit jako zahradní hadici, ve které jsou nacpané rozpínající se balonky naplněné vodou).

Při studiu neurální indukce bylo zjištěno, že chorda je důležitá pro prvotní specifikaci neuroektodermu (tzn. té části ektodermu, která dá vznik CNS). Pod vlivem morfogenních signálů z chordy dochází k přeměně nediferencovaného ektodermu v neuroektoderm. Dále dochází ke „ztluštění“ vrstvy buněk neuroektodermu nad chordou a vzniká tzv. **neurální ploténka** a na jejích okrajích budoucí buňky neurální lišty a preplakodální oblast (část ektodermu, ze které později vznikají plakody; viz **obr. 3.4A**). Buňky neurální ploténky k sobě putují a mechanismem konvergentní extenze dochází k prodlužování neurální ploténky při růstu embrya.



Obr. 3.3: Schématické znázornění konvergentní extenze. Buňky z okrajů ploché struktury se postupně vmezeňují mezi buňky nacházející se uprostřed. Dochází tak ke zúžení orgánu/tkáně a zároveň jeho/jejímu růstu do délky.

Zároveň dojde i k určitému zahuštění buněk nad chordou a neurální ploténka se tak z pohledu shora zúží. Z neurální ploténky později vzniká nervová trubice. Tento proces bude probrán později.

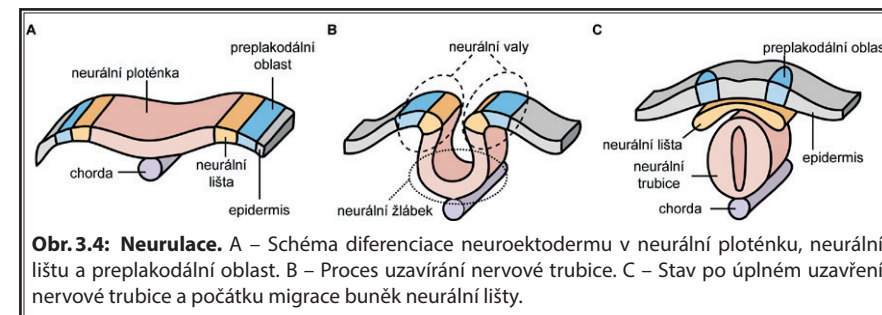
Kromě neurální indukce je chorda důležitá i pro určení tělních os embrya – hřbetobřišní osy, kdy část nad chordou dává vznik zádovým strukturám a část pod chordou břišním strukturám; předozadní osy, kdy na jedné straně chordy v průběhu vývoje vzniknou hlavové struktury a na druhé straně ocasní struktury; a také na ustavení pravolevé tělní osy, protože chorda vytváří časnou páteř embrya a dělí jej tak na levou a pravou stranu.

Chorda má také strukturní roli. Bylo prokázáno, že je důležitá pro růst embrya a u některých embryí je důležitá i pro jejich časný pohyb. Zajímavé bylo zjištění, že chorda nemusí vždy plnit všechny tyto role. Např. embrya ryb, u kterých byla v době jejich růstu chorda odstraněna, měla sice stále zachovanou předozadní osu, ale nebyla schopna růstu.

Tvorba nervové trubice

Jakým způsobem je dosaženo vytvoření trubice z ploché neurální ploténky? U obratlovců rozlišujeme dva druhy neurulace, **primární neurulaci** a **sekundární neurulaci**. U většiny obratlovců probíhají oba tyto procesy zároveň – v přední části embrya probíhá primární neurulace a v zadní části sekundární neurulace. Výjimkou je neurulace u ryb probíhající výhradně sekundárním způsobem. Jaký je ovšem rozdíl v primární a sekundární neurulaci?

Primární neurulace probíhá tam, kde je definována neurální ploténka a pod ní nacházející se chorda (viz **obr. 3.4A**). Pod vlivem signálů pocházejících z chordy se neurální ploténka začne prohýbat směrem dovnitř embrya a dojde k vytvoření neurálního žlábků a na jeho okrajích vzniknou tzv. **neurální valy** (viz. **obr. 3.4B**). Pak pokračuje prohlubování neurálního žlábků a zároveň dochází k přiblížení neurálních valů k sobě. Tento proces pokračuje až do doby, kdy dojde ke kontaktu neurálních valů, jejich spojení a tím vytvoření nervové trubice překryté povrchoým ektodermem (viz **obr. 3.4C**). V místě mezi uzavírající se nervovou trubicí a povrchoým ektodermem (epidermis) dochází k tvorbě populace buněk neurální lišty, o kterých budeme pojednávat později. K uzavírání nervové trubice nedochází po celé



Obr. 3.4: Neurulace. A – Schéma diferenciace neuroektodermu v neurální ploténku, neurální lištu a preplakodální oblast. B – Proces uzavírání nervové trubice. C – Stav po úplném uzavření nervové trubice a počátku migrace buněk neurální lišty.

délce najednou, ale postupně z několika kontaktních míst. Počet a pozice těchto kontaktů se liší u jednotlivých živočichů. Např. u myši dochází k prvnímu uzavírání nervové trubice v oblasti budoucího kontaktu mezi zadním mozkem a míchou. Ke druhému kontaktu dochází v přední části budoucího předního mozku a ke třetímu kontaktu v oblasti mezi budoucím předním a středním mozkem. Od těchto kontaktů se uzavírání trubice šíří zipovým způsobem, jak dopředu, tak dozadu.

Při sekundární neurulaci vzniká nervová trubice z kompaktní masy buněk v místech, kde není vytvořena neurální ploténka. Jak bylo popsáno výše, u primární neurulace dochází ke svinutí nervové ploténky, spojení jejích okrajů a tím vytvoření nervové trubice. V případě sekundární neurulace dochází k přesunu buněk pocházejících z neuroektodermu a mezodermu směrem doprostřed do oblasti předozadní osy embrya. Zde se pak tvoří kompaktní buněčná masa, ze které vznikají nervová trubice a chorda. Takto vytvořená nervová trubice se propojí s nervovou trubicí v přední části embrya, která je výsledkem primární neurulace, a společně vytvoří jeden celek. Jak už bylo zmíněno, k tomuto procesu dochází v zadní části embryí všech obratlovců s výjimkou ryb, kde probíhá sekundární neurulace v celém embryu.

Zcela specifická je zadní část embrya obratlovců nazývaná **ocasní pupen**. V průběhu neurulace probíhá v oblasti ocasního pupene dorůstání embrya. V této oblasti lze nalézt populaci buněk s vysokým vývojovým potenciálem dávající vznik ektodermu a mezodermu. K tvorbě epidermis, chordy a nervové trubice vzniklé sekundární neurulací dojde z jedné kompaktní masy buněk. Právě z této oblasti vycházejí signály pro segmentaci embrya, kterou probereme později v této kapitole.

Tvorba, a hlavně uzavírání nervové trubice je komplexní proces, při kterém je důležité správné načasování morfogenetických pohybů, ale třeba i programovaného umírání buněk. Selhání těchto procesů může mít fatální následky a např. u lidí se poruchy s uzavřením nervové trubice vyskytují s četností 1 případ na 500 porodů. Méně závažné jsou většinou problémy s uzavřením trubice v zadní části (tam, kde dochází k sekundární neurulaci) vedoucí k tzv. spina bifida (rozštěp páteře). Tento stav může být operativně napraven. Problémy s uzavřením přední části vedou k tzv. anencefalii a jsou často smrtelné.

Tvorba mozku a míchy

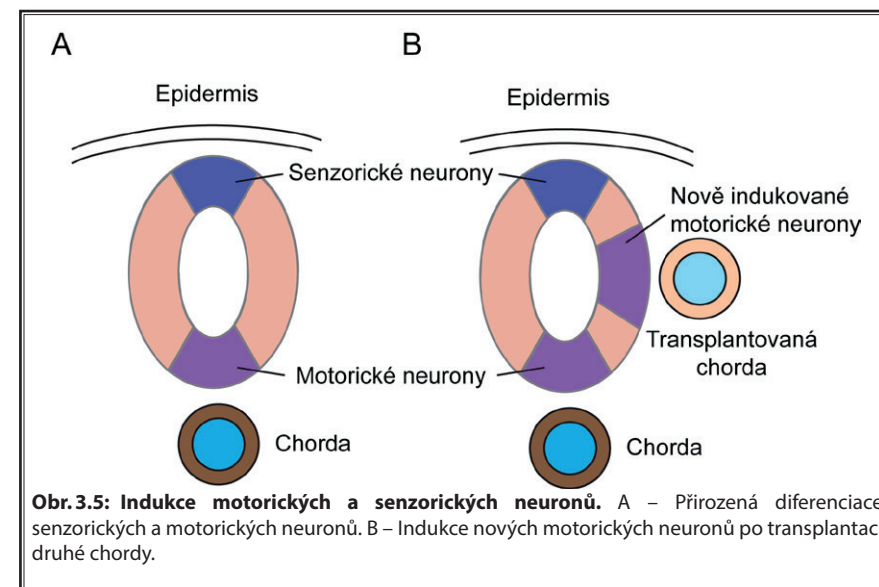
Ještě před vytvořením zadní části nervové trubice dochází v její přední části k diferenciaci v budoucí mozkovou a míšní část. Nejpřednější část nervové trubice se nafoukne a dá vzniknout třem váčkům, uvnitř dutým, kde vzniknou budoucí mozkové komory navazující na míšní kanálek. První z váčků je základem pro tvorbu předního mozku, druhý pro tvorbu středního mozku a třetí, jak by se dalo čekat, pro tvorbu zadního mozku. Směrem dozadu pak už následuje diferenciace v neurony míchy. V hřbetní a břišní části nervové trubice, respektive budoucího mozku a míchy, dochází v tomto období k vývoji odlišných typů neuronů. Na hřbetní straně vznikají **senzorické neurony**, tzn. ty, které zpracovávají smyslové

podněty, např. nervy citlivé na teplotu z kůže prstu vedou do hřbetní části míchy. Na břišní straně dochází k diferenciaci **motorických neuronů**, tj. neuronů zodpovědných za aktivaci pohybu svalů (viz **obr. 3.5A**). Tímto způsobem mohou vznikat jednoduché nervové okruhy, podílející se například i na samostatných míšních reflexech, které nepotřebují k vyhodnocení mozek. Jedním z příkladů může být rychlé ucuknutí ruky, když uchopíte horký předmět. Na druhou stranu i tento reflex můžete mozkiem ovlivnit, např. pokud je onen horký předmět vzácný hrníček po babičce, můžete přesvědčit prsty, aby jej udržely, dokud není bezpečně položen zpět na stůl.

Jak už jistě očekáváte podle zkušeností z této kapitoly, i za diferenciaci neuronů nervové trubice v tyto dvě hlavní populace mohou morfogenní signály. V tomto případě přichází signál pro vývoj hřbetních sensorických neuronů z povrchového ektodermu nad nervovou trubicí a pro vývoj břišních motorických neuronů z chordy. Máme zde tedy druhý příklad signalizační role chordy (pro připomenutí – první role byla při indukci tvorby neuroektodermu a následně uzavírání nervové trubice). Role chordy při vývoji motorických neuronů byla ověřena i pomocí transplantčních experimentů. Transplantace chordy do oblasti vedle nervové trubice vedla k vytvoření druhé populace motorických neuronů. Jedné na břišní straně pod vlivem signálu původní chordy embrya a druhé populace právě v blízkosti nově transplantované chordy (viz **obr. 3.5B**).

3.2 Neurální lišta a hlavové plakody

Jak již bylo zmíněno výše, dochází během neurulace na pomezí nervové ploténky a pokožky k rozrůznění dvou buněčných populací (viz **obr. 3.4**), které svými



Obr. 3.5: Indukce motorických a sensorických neuronů. A – Přirozená diferenciace sensorických a motorických neuronů. B – Indukce nových motorických neuronů po transplantaci druhé chordy.

3.C Vývoj mozku. Na první pohled je každému jasné, že mozek je komplexnější orgán než mícha, zejména v tom, že se skládá z více vrstev neuronů. Jakým způsobem je však dosaženo vytvoření nových vrstev neuronů, když mozek i mícha pochází z morfologicky stejné nervové trubice? Ve vyvíjející se nervové trubici se nachází populace **kmenových buněk**, schopná dát vznik novým neuronům. Kmenová buňka při svém cyklu prochází specifickým tzv. **asymetrickým dělením**. Při tomto dělení vznikne jedna dceřiná kmenová buňka a jedna buňka, která je programována pro vznik různých buněčných populací. Při vývoji míchy a mozku tyto dceřiné buňky migrují dále od mozkových komor a míšního kanálku, vytvoří souvislou vrstvu nad kmenovými buňkami a poskytují „materiál“ pro tvorbu tzv. šedé a bílé hmoty. Šedá hmota obsahuje těla neuronů a velké množství gliových buněk, které slouží v CNS jako podpůrné buňky, ale jsou důležité i pro správnou funkci neuronů. Bílá hmota je tvořená dlouhými výběžky neuronů (axony) a je tak zodpovědná za analytické funkce mozku.

Zejména v mozku později přibývají další vrstvy neuronů původem z vrstvy dceřiných buněk vzniklých z kmenových buněk blízko váčků. V koncovém mozku takto může vzniknout až šest nových vrstev neuronů. Zajímavé je, že tyto vrstvy přibývají zevnitř směrem ven. První vytvořená vrstva neuronů zůstává nejbližší k mozkové komoře. Neurony pro další vrstvu pak musí při své diferenciaci putovat přes první vrstvu neuronů. Neurony třetí vrstvy musí putovat už přes dvě vrstvy a tak to může pokračovat dále právě až do vytvoření šesti vrstev.

V minulosti se vědci domnívali, že po vytvoření mozku už v něm nedochází k tvorbě nových neuronů. Teprve po roce 2000 se zjistilo, že se v dospělém mozku na několika místech nachází populace kmenových buněk. Tyto kmenové buňky byly schopny jak obnovovat samy sebe, tak zároveň dát vznik prekursorům nervových buněk. Podle umístění zmíněných kmenových buněk v mozku se zdá, že jejich hlavní role je v regulaci tvorby vzpomínek.

vlastnostmi zásadním způsobem odlišují obratlovce od jejich bezobratlých příbuzných a vlastně tak charakterizují jejich embryonální vývoj. Jedná se o neurální lištu, kterou probereme v této kapitole, a hlavové plakody, na které se podíváme posléze.

Neurální lišta je populace buněk, která během embryonálního vývoje migruje celým embryem a která dává vznik mnoha buněčným typům obratlovčího těla. Díky tomuto potenciálu je mnohdy považována za čtvrtou zárodečnou vrstvu (viz níže). Neurální lišta začne být morfologicky pozorovatelná během procesu uzavírání nervové trubice, a to buď již během samotného uzavírání anebo těsně po jeho dokončení, v závislosti na druhu obratlovce. Během tohoto procesu se jednotlivé buňky neurální lišty oddělují z neurálních valů, stanou se **mezenchymatickými** (tj. buňkami, které nejsou přisedlé a mohou migrovat) a započnou osidlovat rozličné části vyvíjejícího se embrya. Kromě nejpřednějších částí, tj. oblasti budoucího předního mozku, vznikají buňky neurální lišty po celé délce uzavírající se nervové trubice. Takto vzniklé buňky posléze migrují povrchově pod epidermis i hluboce mezi jednotlivými vznikajícími orgány a zasahují prakticky do všech částí embryonálního těla.

Existují markantní rozdíly ve vlastnostech neurální lišty vznikající v hlavové a trupové oblasti, a to jak z pohledu samotné migrace, tak z pohledu schopnosti tvořit určité buněčné typy. Hlavová neurální lišta migruje masivním způsobem a co do objemu je nezanedbatelnou buněčnou populací tvořící podstatnou součást hlavy. Během migrace se ustanovuje do jednotlivých proudů, které postupně osidlují hltanovou oblast embrya (viz níže). Jedná se o proud dávající vznik čelistní oblasti, o proud tvořící jazykovou oblast a o proud přispívající do žaberní a srdeční oblasti. Neurální lišta trupové oblasti naproti tomu není ani zdaleka tak masivní a spíše než o kolektivní migraci se jedná o migraci jednotlivých buněk. Těch je navíc mnohem méně a zpravidla se oddělují od neurální trubice později než hlavová neurální lišta.

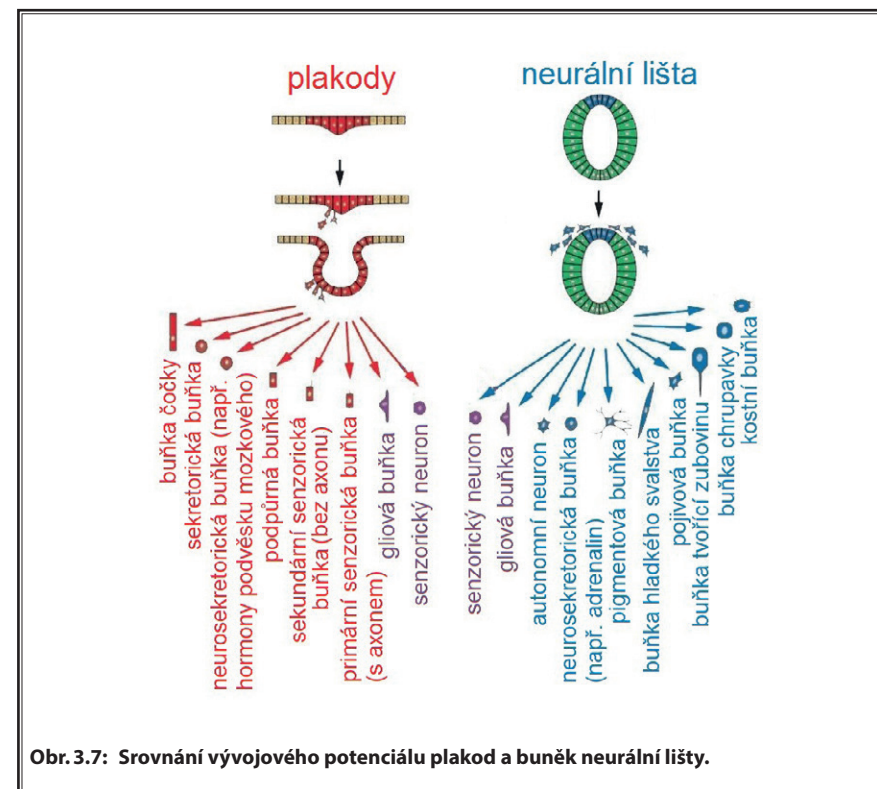
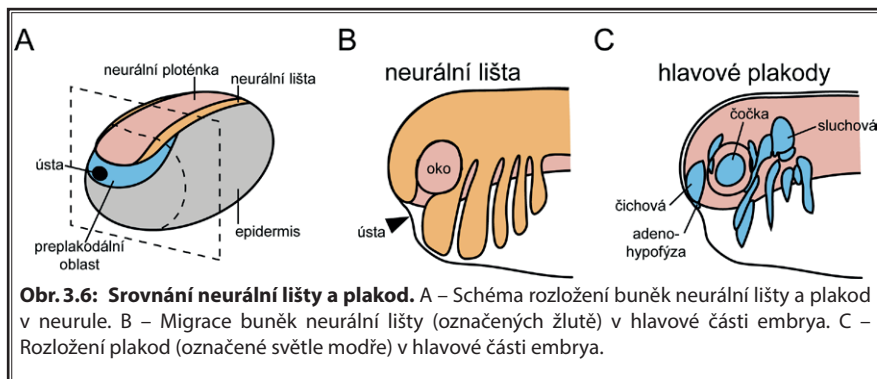
Neurální lišta je zásadním a nepostradatelným zdrojem buněčných typů a přispívá do mnoha orgánů embryonálního těla. Svým způsobem definuje obratlovce jako takové. Proč? Podíváme-li se na počet všech buněčných typů u jednotlivých skupin živočichů, zjistíme, že obratlovci disponují zdaleka nejvyšším počtem. Počet buněčných typů je sice do značné míry ovlivněn tím, jak dobře jsou zástupci jednotlivých linií živočichů prostudováni, či ne (tzn. u obratlovců toto budeme znát mnohem lépe než třeba u kroužkovic), i tak je ale toto číslo u obratlovců o řád vyšší než u jednotlivých kmenů bezobratlých živočichů. Dozajista není tajemstvím, že rozdíl v počtu buněčných typů mezi obratlovci a bezobratlými skupinami je do značné míry právě v přítomnosti buněčných typů tvořených neurální lištou. Trupová neurální lišta se například podílí na tvorbě nervového systému a pigmentových buněk. Hlavová neurální lišta k tomu navíc tvoří tvrdé tkáně hlavy, jakými jsou kost, chrupavka či zubovina, ale zásadním způsobem přispívá například i do škáry, pojivových tkání, svalů či srdce. Díky tomuto potenciálu je na neurální lištu někdy nahlíženo jakožto na samostatnou zárodečnou vrstvu, tj. vedle ektodermu, entodermu a mezodermu na tzv. čtvrtou vrstvu (viz Černý 2010 *Vesmír* 89, 478–481).

Pro nás, obratlovce, je neurální lišta důležitá především proto, že fakticky vytváří valnou většinu kostí v hlavě, hlavně v obličejové části. I když je neurální lišta během své migrace řízena signály z okolních tkání, za výslednou masu, tj. vlastní objem, strukturu a tvar jednotlivých kostí lebky zodpovídá právě ona. Představíme-li si veškerou diverzitu a variabilitu v obličejové části lebky obratlovců, a to jak na mezidruhové, tak na vnitrodruhové úrovni (například u člověka nebo u psa), vezme, že jejím zdrojem je právě neurální lišta. Není tedy divu, že případné mutace v genech (či jejich regulačních oblastech) zodpovědných za migraci či diferenciaci buněk neurální lišty vedou k vážným morfologickým defektům a onemocněním. Ty jsou souhrnně nazývány **neurokristopatie** (*neural crest* – neurální lišta, *pathos* – choroba). Jedná se o vývojové vady, které se projevují různě podle toho, ve které fázi migrace či diferenciaci neurální lišty dané geny působí, či jakou roli dané geny při vývoji té či oné tkáně hrají. Spektrum fenotypů může obnášet ztrátu zubů, nedostatečně vyvinuté čelisti, rozštěpy, celkově nevyvinuté nebo deformované kosti lebky a jiné. Většinou jsou tyto skeletální poruchy kombinované spolu s dalšími poruchami, jako je hluchota, nedostatečný vývoj některých mozkových částí či tvorba nádorů.

3.D Buňky neurální lišty vs. rakovinné buňky. Buňky neurální lišty jsou schopné změnit svůj stav z buněk epiteliálního charakteru (tzn. přisedlých na bazální membráně a potřebujících pro svou funkčnost kontakt s bazální membránou) v buňky migrující. Při tomto ději prochází tzv. epitel-mezenchymálním přechodem. V migrujícím stavu pak buňky neurální lišty putují embryem do cílových míst a tam buď zůstanou v mezenchymálním stavu nebo mohou opět změnit svůj stav z migrujících buněk v buňky epiteliální (mezenchymo-epiteliální tranzice). Svými schopnostmi, jako je změna z epitelu na migrující buňky a zpět a schopnost dát vznik různým tkáním, připomínají buňky neurální lišty metastazující rakovinné buňky. Některé rakovinné buňky schopné tvořit metastázy totiž také musejí projít změnou z epiteliálních buněk v migrující a při usazení na novém místě organismu se mění opět na epiteliální. Na tomto novém místě zahájí dělení a tvoří novou tkáň (i když v tomto případě rozhodně ne prospěšnou). I proto jsou buňky neurální lišty v hledáčku vědců, neboť porozumění jejich schopnostem může vést k porozumění schopnostem metastazujících rakovinných buněk.

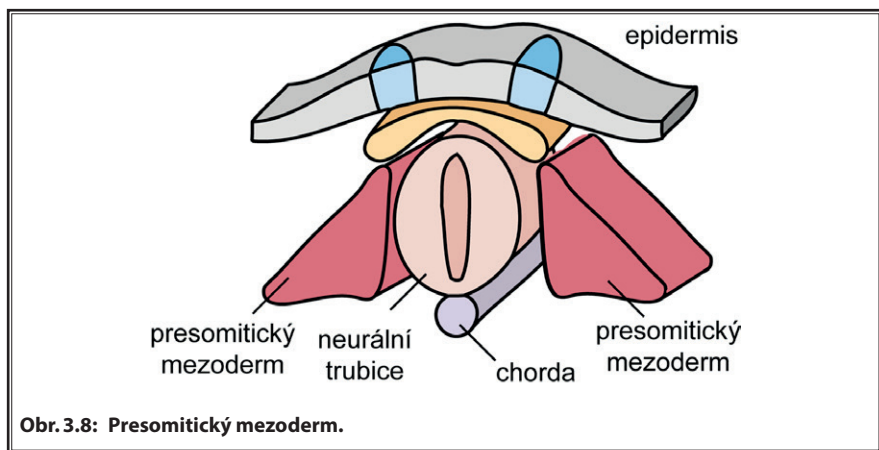
V mnohých případech je fenotyp takto zasaženého jedince opravdu vážný a ukazuje na důležitost a nezastupitelnost buněk neurální lišty při tvorbě obratlovčího těla.

Druhou buněčnou populací, dávající během embryonálního vývoje obratlovců vznik několika důležitým orgánům, jsou tzv. **hlavové plakody**. Spolu s neurální lištou sdílejí množství charakteristik, které do určité míry poukazují na jejich společný evoluční původ. Jedná se o populaci buněk, která se podílí na vzniku smyslových orgánů (jako jsou čichový váček, čočka, vnitřní ucho nebo postranní čára), ganglií hlavových nervů či předního laloku podvěsku mozkového (tzv. adenohypofýza). Embryonálně vznikají na rozhraní neurální ploténky a pokožky (epidermis) z podkovovité **preplakodální oblasti** v přední části embrya, která obsahuje také budoucí ústa (viz **obr. 3.6**). Vlastností hlavových plakod je schopnost tvořit epiteliální ztlusťnění, které se posléze vchlípí a odloučí od povrchového epitelu. Některé zůstanou ve formě váčků s vnitřní dutinou, které interagují s okolními tkáněmi (čichový váček, vnitřní ucho), jiné putují do vzdálených míst embrya ve formě kolektivně migrujících buněčných populací (postranní čára) a některé se chovají různě u různých



skupin obratlovců (adenohypofýza, tj. část podvěsku mozkového produkujícího hormony, vzniká vchlípením u savců, ptáků a paryb a kolektivní migrací buněk u žab a ryb). Z výše uvedených škál orgánových derivátů je zřejmé, že hlavové plakody dávají vznik mnoha buněčným typům, např. průhledným buňkám čočky, buňkám schopným detekovat chemické či mechanické podněty, endokrinním buňkám nebo neuronům.

Jak již bylo naznačeno v úvodu této kapitoly, hlavové plakody zřejmě sdílejí společný evoluční původ s neurální lištou. Pro tuto hypotézu svědčí hned několik faktů. Obě tkáně se vyvíjejí na rozhraní epidermis a neurální ploténky a jejich časný vývoj je řízen podobnými molekulárními signály. Během svého vývoje opouštějí epitel, kde se původně nacházely, a putují do různých částí embryonálního těla. Navíc, kromě obrovského množství buněčných derivátů, mají obě tkáně potenciál tvořit podobné buněčné typy, konkrétně senzoričké neurony či gliové buňky (viz **obr. 3.7**). Pokud vezmeme v úvahu, že, vedle některých dalších, jsou právě tyto jedny z evolučně nejstarších buněčných typů, dá se usuzovat, že hlavové plakody a neurální lišta byly původně jedinou tkání mající, z dnešního pohledu, relativně omezený potenciál. Během evoluce u předků obratlovců však došlo k rozlišení této



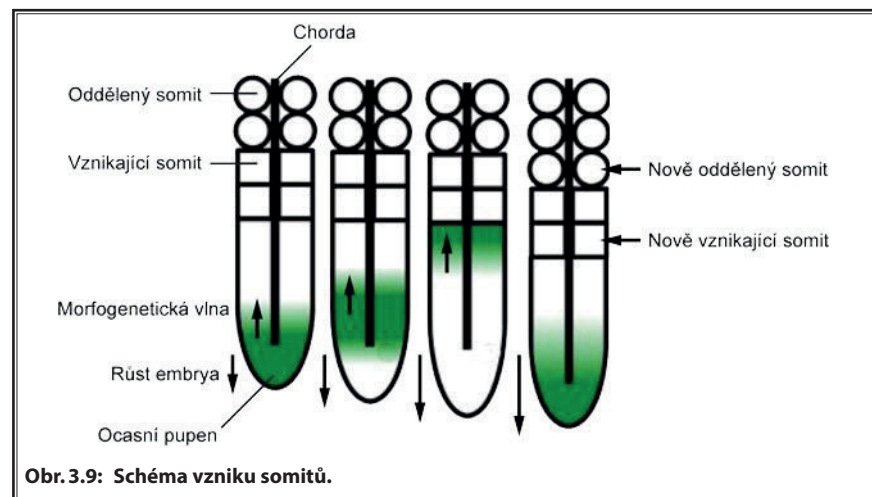
populace do podoby hlavových plakod a neurální lišty a k jejich následné specializaci, která vedla ke vzniku celé plejády nových buněčných typů a umožnila tak určit to, čemu dnes říkáme obratlovec.

3.3 Segmentace mezodermu – tvorba somitů neboli somitogeneze

Všichni obratlovci mají segmentovaná těla, což zajišťuje jejich flexibilitu, ale zároveň i určitou formu pevnosti. Nejlépe lze segmentaci těla obratlovců pozorovat na kostře. V živočišné říši lze najít tři velké skupiny, jejichž těla jsou segmentovaná – členovce, kroužkovce a strunatce, kam patří právě i obratlovci. Všechny tři skupiny jsou poměrně úspěšné co se týče obsazování životního prostředí (hlavně tedy členovci, kteří tvoří nejpočetnější živočišný kmen). Segmentace těla se zdá být výborným substrátem pro evoluci těla, protože lze poměrně jednoduše měnit konkrétní tělní segmenty bez ovlivnění zbytku těla. Jakým způsobem je dosaženo segmentace těla obratlovců, si nastíníme v této kapitole.

Nejdůležitějším prvkem pro tvorbu segmentovaného těla obratlovců je **segmentovaný mezoderm, tzv. somity**. Somity jsou pozdějším základem mimo jiné pro tvorbu obratlů páteře, čili toho proč obratlovce nazýváme obratlovci. Mezoderm, ze kterého somity vznikají, se diferencuje už při gastrulaci. Po obou stranách vyvíjející se chordy se nediferencovaný mezoderm mění na tzv. **presomitický mezoderm** (viz obr. 3.8). Později se z přední části presomitického mezodermu začnou tvořit samotné somity a jejich tvorba postupuje směrem k zadní části embrya. Počátek tvorby somitů, periodicitu jejich tvorby, délka každého ze somitů a jejich počet se liší u každého obratlovčího druhu.

Dá se říci, že somitogeneze je synchronní (probíhá současně) s tvorbou nervové trubice. Dobře lze somitogenezi pozorovat u ptáků a savců, kde je spojena se zkracováním primitivního proužku (struktura, v jejíž přední části se nachází primitivní uzel, který hraje roli organizátoru u ptáků a savců, viz rámeček 3.B) směrem k zadní části embrya. Při zkracování primitivního proužku dochází vpředu



před uzlem k zahájení tvorby nervové trubice (formování nervového žlábků, valů atd., viz výše) a presomitický mezoderm se začíná diferencovat v somity. Somitogeneze začala fascinovat vědce zejména od roku 1976, kdy byla zformována teorie nazývaná „**clock and wavefront**“ model (čili model hodin a vln), která objasňuje mechanismus vzniku somitů. Podle ní mají buňky budoucích somitů v sobě vnitřní hodiny, přičemž buňky dávající vznik jednomu danému somitu mají tyto hodiny shodně seřizené. Fáze hodin v bloku buněk presomitického mezodermu osciluje. Od ocasního pupenu prochází směrem dopředu cyklicky vlny morfogenetického signálu (viz obr. 3.9). Pouze buňky s hodinami ve správné fázi jsou citlivé na morfogenetický signál. V normálně se vyvíjejícím embryu jsou citlivými buňkami vždy ty, které budou tvořit aktuálně vznikající nejpřednější somit. Když se vlna morfogenetického signálu dostane až k nim, část těchto buněk změní svůj stav z epiteliálního (přisedlého) v mezenchymální (tj. buňky schopné migrace). Změněné buňky pak odmigrují, čímž vytvoří novou hranici somitu, která je uzavřena epidermálními buňkami ohraničujícími somit ze stran. Celý proces poté může proběhnout znovu. Protože somitogeneze probíhá zároveň s dorůstáním embrya, v ocasním pupenu mezitím doroste určitá porce nového presomitického mezodermu. Průběh vlny morfogenetického signálu (rychlost a délka vlny) se liší u každého živočicha, a proto se u každého z nich tvoří unikátní somity.

Segmentaci mezodermu si můžete zkontrolovat sami např. při štědrovečerní večeři. Stačí si prohlédnout připravený filet z kapra ještě před obalením v mouce, strouhance a vajíčku a uvidíte na něm krásně segmentované svalstvo, které vzniká právě ze somitů.

Po svém oddělení od presomitického mezodermu prochází somity dalším vývojem. Pod vlivem morfogenetických signálů z okolních tkání dochází k různému vývoji jejich břišní a hřbetní části. Břišní strana somitů dostává signál z chordy.

Buňky se v této oblasti mění z epiteliálních (přisedlých) v buňky migrující a tvoří tzv. **sklerotom**. Sklerotom se přesunuje k chordě a mění se v prekursor kostí, které pak budou tvořit obratle a žebra. Část buněk na hřbetní straně, tzv. **dermatom**, se také mění v migrující buňky a dává vznik škáře na zádech. Další část, tzv. **myotom**, zůstává epiteliální a dává vznik zádovým a hrudním svalům, svalům končetin a možná také zčásti i žebřům (tato otázka ještě není zcela dořešená).

Hox geny – regulátory předozadní organizace těla

Následující kapitola pojednává o genech, které hrají důležitou roli při vývoji a organizaci těl většiny všech známých živočichů. V kapitole je však předpokládána určitá znalost mechanismu regulace genové exprese (tzn. aktivity genů). Proto se obracíme na čtenáře s prosbou o případné doplnění informací o tomto tématu, např. z učebnice biologie, před přečtením samotné kapitoly.

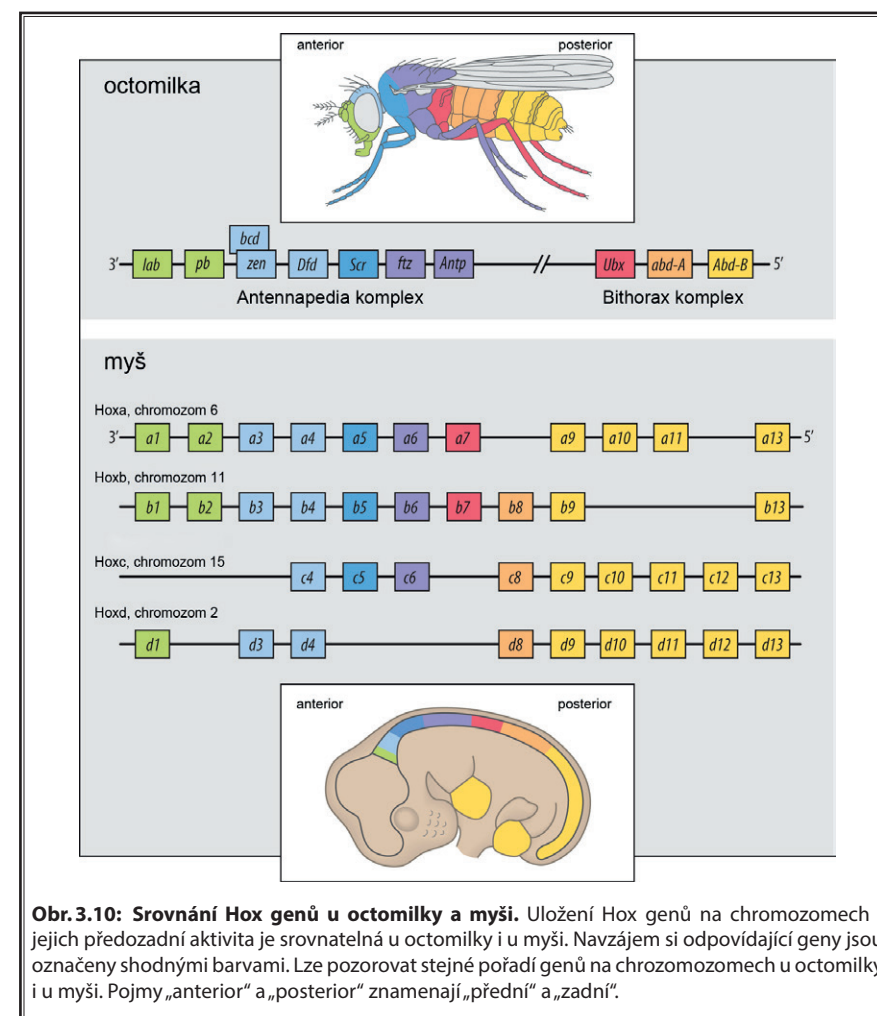
Vzhledem k variabilitě těla obratlovců od hlavy k ocasu je zřejmé, že kromě rozdílnosti v hřbetobřišní orientaci somitů musí docházet v průběhu vývoje i k jejich předozadnímu rozruznění. U všech známých živočichů (s výjimkou houbovců, žebnatek a žahavců) se na předozadní diferenciaci těla podílí stejná skupina genů, tzv. **Hox geny**. Různorodost těl je pak dána způsobem, jakým jsou samotné Hox geny u daného živočicha regulovány, a které geny jsou dále regulovány pomocí Hox genů.

Hox geny kódují proteiny, které mají za úkol ovlivňovat přepis dalších genů. To je umožněno přítomností tzv. homeodomény, díky které se daný Hox protein váže na řetězec DNA. Jedná se o velmi důležité geny, neboť mutací daného Hox genu dojde sice k vývoji správné tělní struktury, ale na nesprávném místě, čili k tzv. **homeotické transformaci**. Tímto způsobem byly prostudovány např. Hox geny u mušky octomilky. Když byl zmutován gen s názvem *Antennapedia*, došlo k vytvoření nohou na místě tykadel (odtud také jeho název: *antenna* – tykadla, *pedia*

3.E Evoluce Hox genů. U obratlovců došlo v průběhu evoluce ke dvěma celogenomovým duplikacím (zdvojení celého genomu), což vedlo ke vzniku čtyř kopií každého genu v genomu oproti ostatním živočichům. V dalším průběhu evoluce pak došlo v některých případech ke specializaci těchto nově získaných genů a jejich uchování v genomu. Druhou a častější možností byla ztráta nově získaných genů, protože nebylo více kopií potřeba. Příkladem zachování nových kopií genů jsou tři geny: *Pax2*, *Pax5* a *Pax8*. U ostatních živočichů se vyskytuje pouze jeden gen *Pax2/5/8*. Poslední z genů *Pax2/5/8* rodiny se u obratlovců ztratil. Ztráta nově získaných genů je častější případ a geny *Pax2*, *Pax5* a *Pax8* jsou spíše výjimkou z tohoto pravidla. Proto nemají obratlovci, i přes dvě celogenomové duplikace, čtyřnásobný počet genů oproti svým bezobratlým příbuzným.

Celogenomové duplikace ovlivnily samozřejmě i Hox geny. U obratlovců lze najít čtyři sady Hox genů (HoxA–HoxD), lokalizované na čtyřech chromozomech. V každé sadě byla zachována pouze část Hox genů, např. HoxA sada má u myši pouze 11 ze 13 možných Hox genů, protože došlo ke ztrátě *HoxA8* a *HoxA12* (viz **obr. 3.10**).

– nohy). Vraťme se ale nyní zpět k funkci Hox genů při vývoji. Jak už bylo zmíněno, Hox geny byly s několika výše zmíněnými výjimkami, nalezeny u všech živočichů. U octomilky se vyskytuje jedna sada těchto genů, zatímco u obratlovců jsou, díky dvojnásobné genomové duplikaci, sady čtyři (viz **rámček 3.E**). Překvapivé bylo ale zjištění, že Hox geny jsou v rámci DNA umístěny za sebou a že jejich aktivita (exprese) podél předozadní tělní osy koreluje s jejich rozmištěním na DNA. Tomuto jevu se říká časoprostorová posloupnost (angl. „*spatio-temporal colinearity*“). Během rozruznění těla podél předozadní osy dochází nejprve k aktivitě prvních Hox genů v přední části embrya, dále středně umístěných Hox genů v prostřední části embrya a nakonec posledních Hox genů v zadní části embrya (viz **obr. 3.10**).



Obr. 3.10: Srovnání Hox genů u octomilky a myši. Uložení Hox genů na chromozomech i jejich předozadní aktivita je srovnatelná u octomilky i u myši. Navzájem si odpovídající geny jsou označeny shodnými barvami. Lze pozorovat stejné pořadí genů na chromozomech u octomilky i u myši. Pojmy „anterior“ a „posterior“ znamenají „přední“ a „zadní“.

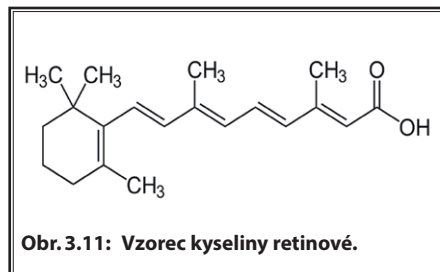
Časoprostorová posloupnost aktivity Hox genů se nachází u všech studovaných živočichů a ukazuje na společný evoluční původ těchto genů.

Už dříve jsme naznačovali, že Hox geny hrají důležitou roli pro diferenciaci somitů podél předozadní osy, ale nejen jich. Hox geny hrají důležitou roli při diferenciaci nervové trubice obratlovců – pomáhají tak při vývoji mozku a míchy (ektoderm), při specifikaci obratlů a žebér (mezoderm), ale také při diferenciaci střeva (entoderm). Kromě specifikace hlavní, předozadní osy, celého těla jsou Hox geny důležité i pro vývoj končetin u čtvernožců (obojživelníci, savci, plazi, ptáci). I zde dochází k časoprostorové posloupnosti jejich aktivity, a to jak v předozadní ose (přední na straně palce a zadní na straně malíčku), tak v ose končetiny (rozlišení na část nejbližší k tělu a na část nejdále od těla). Obratlovci zde těží z existence čtyř sad Hox genů, a tedy v předozadní ose přední končetiny jsou aktivní geny HoxD9 až HoxD13 a v ose končetiny geny HoxA9 až HoxA13. V rámci končetiny tak Hox geny ovlivňují nejen identitu jednotlivých kostí končetiny, ale i identitu a počet prstů.

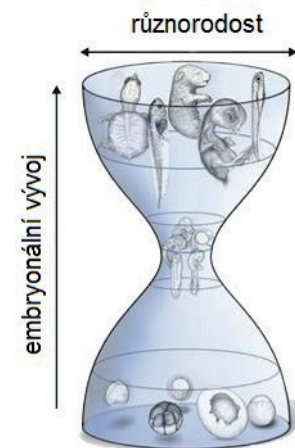
Mutace v Hox genech i změny v jejich regulaci se u obratlovců mohou projevit v různých podobách. Stejně jako při mutaci genu *Antennapedia* u octomilky, mohou i u obratlovců při mutacích v Hox genech nastat homeotické transformace. Může tak dojít ke zmnožení některých obratlů a žebér, narušení tvorby mozku, ale také např. k poruše tvorby prstů. Zmnožení žebér vlivem změn v aktivitě Hox genů je dobře viditelné u hadů, u kterých se žebra vyskytují, oproti jiným obratlovcům, téměř po celé délce těla, což je zapříčiněno právě změnou v regulaci Hox genů.

To, jak se časoprostorová posloupnost Hox genů ustanoví, není zcela jasné, ale z experimentů vyplývá, že pro aktivitu Hox genů je mimo jiné důležitá koncentrace kyseliny retinové (vzorec viz **obr. 3.11**). V přední části embrya je koncentrace kyseliny retinové vysoká a směrem dozadu pak klesá. Hox geny v přední části embrya ke své aktivitě potřebují větší koncentraci kyseliny retinové než Hox geny v zadní části embrya. Změny koncentrace kyseliny retinové vedou ke změnám v expresi Hox genů a mohou způsobit homeotické transformace (např. zdvojení některých obratlů). Koncentrace kyseliny retinové ovlivňuje i vývoj končetiny. Vyšší koncentrace může vést k tvorbě končetiny se dvěma na sebe navazujícími pažními kostmi. I proto jsme na začátku této kapitoly v rámečku věnovanému morfogenům varovali před zhoubnými následky vysokého příjmu jejího prekursoru, tj. výchozí látky pro syntézu kyseliny retinové, vitamínu A.

Za objev a popsání funkce Hox genů byla dokonce udělena Nobelova cena za fyziologii a lékařství. V roce 1995 ji obdrželi Eric F. Wieschaus, Christiane Nüsslein-Volhard a Edward B. Lewis. Tito laureáti se zabývali vývojem octomilky a popsali kaskádu genů důležitých pro ustavení předozadní osy



3.F Faryngula je fylotypickým stádiem obratlovců. Fylotyp je stádium během embryonálního vývoje, které je typické pro danou skupinu živočichů a které se nevyskytuje u žádného jiného živočicha mimo tuto skupinu. Existuje například fylotyp obratlovců, fylotyp kroužkovců, fylotyp členovců atd. Jednotliví zástupci dané skupiny živočichů jsou si ve fylotypickém stádiu navzájem podobnější než v mladších či starších stádiích. To znamená, že například jednotliví zástupci obratlovců jsou si během svého embryonálního vývoje navzájem mnohem podobnější ve faryngule, než v pozdějších stádiích (larva, dospělec), ale i než v časnějších stádiích (neurula, gastrula, blastula, a dokonce i vajíčko). Tento koncept je metaforicky znázorněn modelem přesýpacích hodin (viz **obr. 3.12**). Pokud do přesýpacích hodin nasypeme vyvíjející se embrya různých zástupců obratlovců (např. myš, kuře, želvu, žábu a rybu), dojde ve stádiu farynguly ke vzájemnému morfologickému přiblížení a v pozdějších stádiích se embrya opět rozeběhnou způsobem specifickým pro daného zástupce. Zajímavé je, že pokud srovnáme aktivitu (expresi) genů v jednotlivých stádiích embryonálního vývoje, zjistíme, že během fylotypického stádía jsou aktivní starodávné geny, zatímco jak ranější, tak pozdější stádía se vyvíjejí na základě aktivity evolučně mladších genů. Jistě není bez zajímavosti, že během fylotypického stádía také dochází k aktivitě Hox genů a k celkovému rozrůznění embryonálního těla v předozadní ose. Fylotyp tak znázorňuje jakési evolučně konzervované stádium, kterým musí projít každé embryo, a které je definujícím momentem v životě každého živočicha.



Obr. 3.12: Model přesýpacích hodin. Zobrazuje vzájemnou podobnost zástupců obratlovců ve fylotypickém stádiu oproti vzájemné rozdílnosti jak v mladších, tak ve starších stádiích.

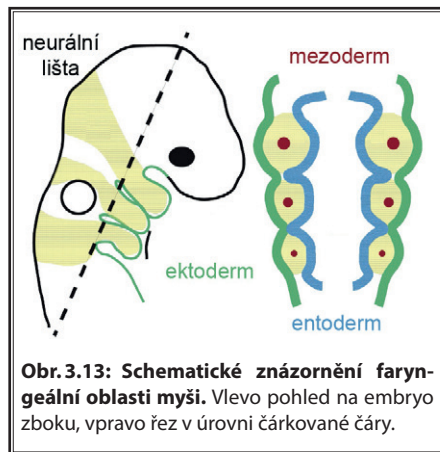
embrya, přičemž poslední jmenovaný, Edward B. Lewis, se ve své práci zaměřil právě na popsání funkce Hox genů v tomto procesu. To, že jsou Hox geny přítomny také u obratlovců a že zde hrají obdobnou roli při určení předozadní osy těla, bylo zásadním výdobytkem vývojové biologie, který v 80. letech, kdy byly tyto geny objeveny, takřka nikdo nečekal.

3.4 Vývoj hltanové oblasti embrya

Celou kapitolu o vývoji embrya od neuruly po faryngulu zakončíme popisem vývoje **faryngeální (hltanové) oblasti embrya**. Mnozí z vás si jistě položí otázku: proč zrovna hltan? Co je na hltanu oproti jiným, dozajista mnohem důležitějším částem embrya tak zvláštního, že si vyžaduje takovou pozornost? Už název embryonální periody „faryngula“ v postupce blastula–gastrula–neurula–faryngula napovídá,

že se jedná o období hodně zřetelné. Toto stádium je definované právě vývojem faryngeální oblasti.

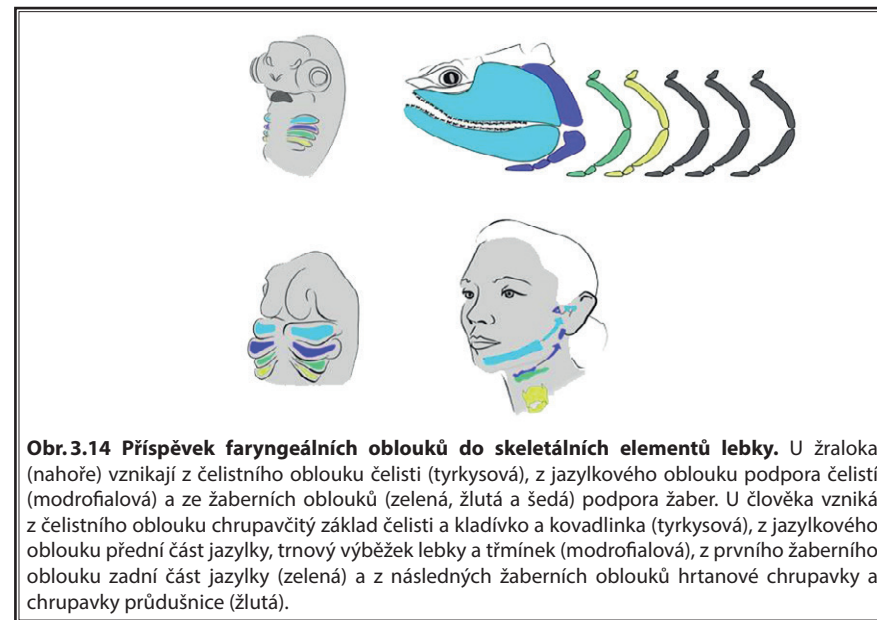
Faryngula je typickým stádiem během embryonálního vývoje obratlovců (viz **rámček 3.F**). Faryngeální oblast zahrnuje část těla od úst po srdce a obsahuje měkké i tvrdé tkáně oblasti čelistí, jazyky a tzv. **žaberních oblouků**. Vzniká jako série výchlipek po stranách embrya, které skrývají oblouky tkání orientované shora dolů. Na jejím vývoji se podílejí všechny zárodečné vrstvy. Mezoderm tvoří vlastní jádra oblouků, ektoderm je kryje zvnějšku a entoderm zvnitřku, a do takto nastaveného systému poté namigruje neurální lišta, která obalí mezodermální jádra. Z neurální lišty vzniknou chrupavky, kosti, škára a úpony svalů, z mezodermu svaly a cévy, z ektodermu pokožka a z entodermu výstelka hltanu a žábry.



Obr. 3.13: Schematické znázornění faryngeální oblasti myši. Vlevo pohled na embryo z boku, vpravo řez v úrovni čárkované čáry.

Vývoj faryngeální oblasti embrya (viz **obr. 3.13**) může do určité míry připomínat vývoj somitů. Faryngeální oblouky jsou totiž, stejně jako somity, sérií uspořádaných struktur, které vznikají postupně od předu dozadu a zprvu se zdají být navzájem nerozlišené. Obdobně jako u somitů však následně dochází k jejich rozrůznění a specializaci díky aktivitě Hox genů. U čelistnatých obratlovců se první oblouk nazývá **čelistní** a dává vznik čelistem, druhý se nazývá **jazykový** a přispívá do tvorby jazyky, třetí až poslední jsou **žaberní** a dávají vznik skeletálním oporám žaber. Tak jako u homeotických mutací v případě somitů, platí, že pokud narušíme funkci určitého Hox genu zodpovědného za identifikaci určitého faryngeálního oblouku, změní se identita daného oblouku a dojde k jeho homeotické transformaci. Například, když zmutujeme gen *HoxA2*, který je zodpovědný za identifikaci jazykového oblouku, tento oblouk se vyvine do čelistního oblouku a nešťastné embryo posléze bude mít dva páry čelistí hned za sebou. A lze jít ještě dál: pokud zmutujeme všechny Hox geny zodpovědné za identifikaci všech faryngeálních oblouků, výsledná faryngeální oblast poté bude tvořena celou sérií čelistních oblouků.

V evoluci došlo ke specializaci oblouků a k postupné redukci jejich počtu. U blízkých příbuzných obratlovců, tj. u žaludovců a u kopinatců je hltanová oblast embrya rozdělena na velké množství obloukům podobných segmentů, které nejsou nijak rozlišené. Všechny jsou součástí filtračního aparátu k příjmu potravy a také slouží k dýchání. U obratlovců dochází ke specializaci prvních dvou oblouků do podoby čelistí a jejich opory u čelistnatců nebo do podoby přísavného aparátu a tvorby plachetky u kruhoústých. Zbylé oblouky nesou žábry (alespoň tedy u rybovitých obratlovců) a jejich počet je různý u různých skupin obratlovců (8 u kruhoústých,



Obr. 3.14 Příspěvek faryngeálních oblouků do skeletálních elementů lebky. U žraloka (nahore) vznikají z čelistního oblouku čelisti (tyrkysová), z jazykového oblouku podpora čelistí (modrošedá) a ze žaberních oblouků (zelená, žlutá a šedá) podpora žaber. U člověka vzniká z čelistního oblouku chrupavčitý základ čelisti a kladívko a kovádlíka (tyrkysová), z jazykového oblouku přední část jazyky, trnový výběžek lebky a třmínek (modrošedá), z prvního žaberního oblouku zadní část jazyky (zelená) a z následných žaberních oblouků hrtanové chrupavky a chrupavky průdušnice (žlutá).

5–7 u paryb, 5 u ryb, 4 u čtvernožců). U každé skupiny obratlovců posléze došlo ke specifickým modifikacím oblouků. Jako příklad můžeme uvést uzavření šterbin mezi jednotlivými oblouky v souvislosti s přechodem obratlovců na souš, vznik druhých čelistí se zuby z posledního žaberního (tzv. požerákového) oblouku u ryb, redukci skeletálních elementů žaberních oblouků do podoby hrtanových chrupavek u plazů, ptáků a savců nebo vznik kůstek středního ucha z čelistního (kladívko, kovádlíka) a jazykového (třmínek) oblouku u savců (viz **obr. 3.14**). Přes všechny tyto modifikace, které nastaly během evoluce jednotlivých linií obratlovců, je stereotypní průchod stádiem farynguly základním schématem vývoje obratlovčího embrya a faryngeální oblast je tak klíčovým znakem všech obratlovců.

Neurula a faryngula jsou typická vývojová stadia, kterými s menšími či většími modifikacemi prochází každé obratlovčí embryo, ať je to sliznatka, platýs nebo vlaštovka. Během těchto embryonálních stadií vznikají hrubé základy orgánů tvořících obratlovčí tělo. Ustanovují se základy nervové trubice, včetně mozku a míchy, základy smyslových orgánů, segmentovaného těla, atd. Definuje se hrubé dělení těla na hlavu, hrud' a ocas. Přičemž na vývoji hlavy – speciální charakteristiky obratlovců – se podílí mnoho z toho, co jsme si zde popsali: mozek, plakodální smyslové orgány, neurální lišta nebo hltan. Stádia neuruly a farynguly tak tvoří základ toho, čemu posléze říkáme obratlovec.

4. ONTOGENEZE ČLOVĚKA

Rozsah brožury neumožňuje do detailu popsat celý prenatalní vývoj ani veškeré zajímavé podrobnosti vývoje člověka po narození. V první části kapitoly (o vývoji před narozením – prenatalním vývoji) se pouze zastavíme u některých orgánových soustav a u skutečnosti se zajímavým medicínským přesahem. Pokud by vás (nad rámec BiO) zajímala problematika embryologie člověka, na konci brožury najdete příklady doporučené rozšiřující literatury. V této kapitole se také setkáte s množstvím odborných lékařských pojmů v latině. Zkoušení těchto pojmů rozhodně **nebude** předmětem úloh letošního ročníku BiO a jsou zde tak spíše pro úplnost a faktickou správnost textu – nebojte se jich, není třeba se je učit nazpaměť. Podívejme se však už na taje prenatalního vývoje člověka i na to, co se s člověkem děje po narození.

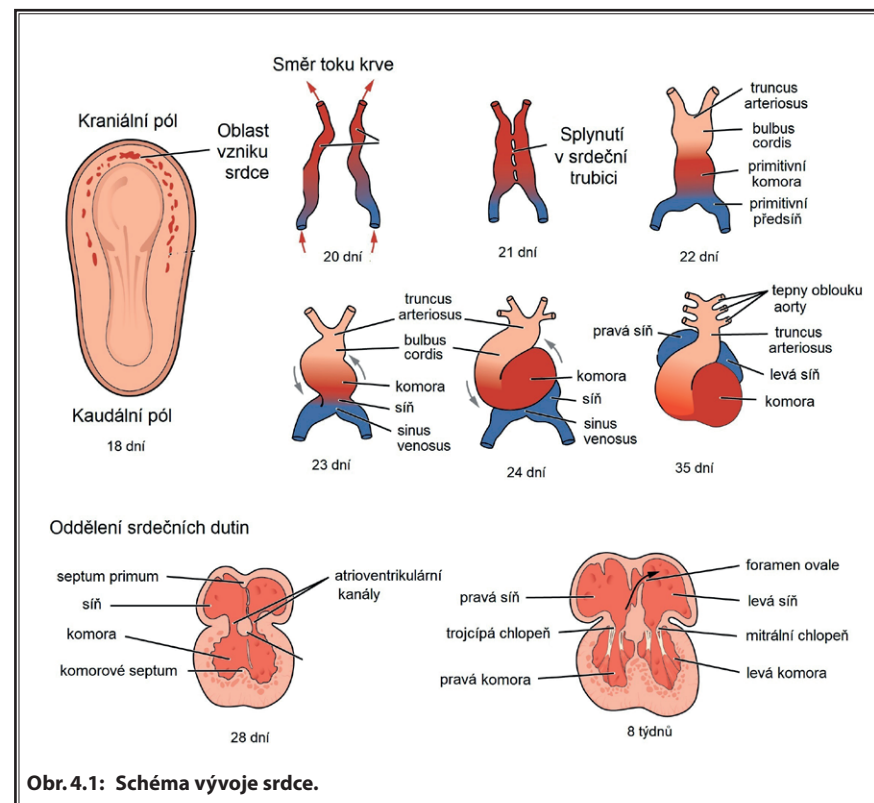
4.1 Specifika embryonálního vývoje člověka

Srdce

Tvorba srdce začíná 22. den vývoje lidského zárodku, kdy mezodermové základy srdeční tkáně vytvoří jednu trubici (viz **obr. 4.1**). Tato trubice je tvořena dvěma vrstvami, **endokardem** uvnitř a **myokardem** zvnějšku. Na kaudálním konci (směrem k zadnímu konci embrya) přijímá žilní přítok, zatímco na konci kranální (tj. blíže hlavě) z ní odstupuje aorta. Během vývoje se trubice nejprve začíná vyklenovat. V dalším průběhu se objeví tzv. **proepikardový orgán**, jehož buňky migrují po celém srdci a vytvoří tak třetí vrstvu srdeční stěny – **epikard**. 23. den vývoje se srdeční trubice začne ohýbat a nově vzniklá tzv. **srdeční klička** tento proces dokončí v 28. dni vývoje. Srdeční kličku tvoří čtyři významné části. Jsou jimi **žilní splav** (*sinus venosus*), který představují žilní přítoky do budoucího srdce, jedna **předsíň**, jedna **komora** a tzv. **bulbus**.

Při tvorbě srdeční kličky se předsíňový oddíl vyklenuje. Na předsíň navazuje předsíňokomorový kanál (**atrioventrikulární kanál**), který zůstává úzký a propojuje předsíň s budoucí levou komorou. Za budoucí levou komorou je další zúžení – **foramen interventriculare**, za kterým je vyklenutá část bulbu (budoucí trabekulární část pravé komory). Společně s vyklenováním obou komor vzniká svalová přepážka – mezikomorové septum. To ale není kompletní, v jeho horní části je dříve zmiňované **foramen**. Další část **bulbu** nasedající na pravou komoru – srdeční nástavec – vytvoří hladké výtokové části obou komor. Oddíl, který je nejbližší hlavě – **truncus arteriosus** – vytvoří **plicnici a začátek aorty**. Pravá komora, na kterou nasedá **bulbus**, je tzv. trabekulární. Trabekuly (*trabeculae carnae*) jsou trámečky srdeční svaloviny patrné pod endokardem, napomáhající efektivnímu vyprázdnění komory.

Mezi 27. a 37. dnem se předsíňokomorový kanál rozděluje na pravou a levou část pomocí mezenchymu endokardových polštářků. Kanál nejprve komunikuje pouze s levou komorou, poté se však zvětšuje a posouvá doprava tak, že se vytváří

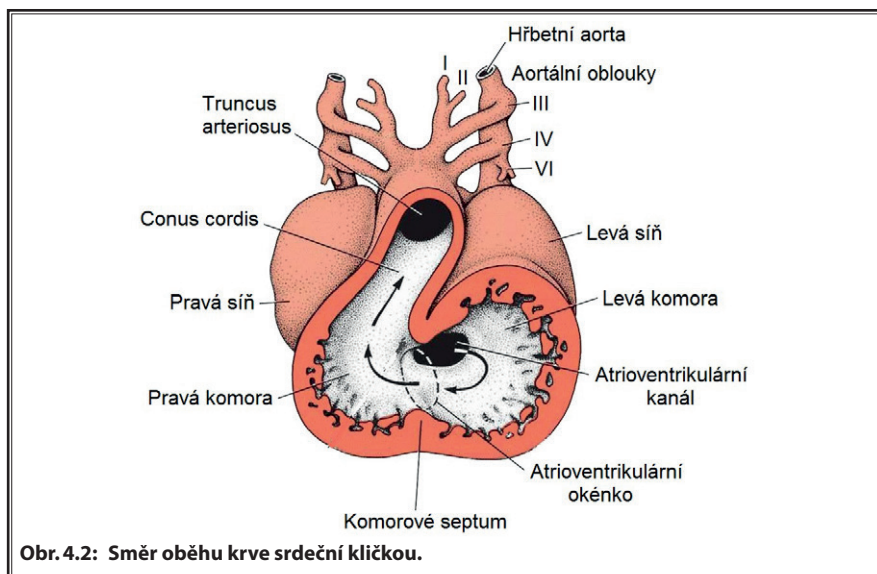


Obr. 4.1: Schéma vývoje srdce.

komunikace i s komorou pravou. V oblasti výtokových částí komor a velkých tepen (*conus* a *truncus arteriosus*) se na rozdělení podílí podobný mechanismus.

Pokud se přepážka mezi aortou a plicnicí nevytvoří správně, dojde k tzv. transpozici velkých cév. Je to stav, kdy na levou komoru nasedá plicnice a na pravou komoru nasedá aorta. Vznikají tak vlastně dva paralelní oběhy, jeden s okysličenou krví a druhý s neokysličenou. Díky existenci tepenné **dučeje** (z latinského *ducere* – vést) před porodem sice dochází alespoň k částečnému mísení mezi aortou a plicnicí, po porodu se však dučeň fyziologicky uzavírá a oběhy se oddělí. Lékaři proto udržují dučeň otevřenou a tento stav dále urgentně řeší.

Oddělení předsíně na levou a pravou probíhá tak, že z horní stěny společné předsíně roste přepážka směrem dolů. Pod tím, v předsíňokomorovém kanálu rostou endokardové polštářky, které se ale této přepážky nedotknou. Vzniká tedy otvor, **foramen primum**. Až dalším růstem polštářkové tkáně se **foramen primum** uzavře a pomocí apoptózy (programované buněčné smrti) se vytvoří otvor v horní části předsíňové přepážky. Tento otvor je součástí oválného okénka (**foramen ovale**), které je částečně kryto „chlopní“ tvořenou zbytkem předsíňové přepážky. Co se týče



předsíní, na obou stranách dochází ke vtažení velkých žil a z původních předsíní zůstávají jen trabekularizovaná ouška. Hladkostěnné části předsíní jsou tvořeny vtaženými žilami. Definitivní předsíň je tak tvořena částí z velkých žil a částí z původní předsíně.

Oválné okénko je jednou z odlišností mezi srdcem plodu a srdcem dospělého. Slouží jako zkratka pro krev vstupující do srdce z dolní duté žíly (tedy okysličenou krev z placenty, odkud krev pokračuje prostřednictvím pupečnickové žíly do dítěte), která by v dospělém srdci pokračovala přes pravou komoru do plic. Plicní tkáň by v tuto chvíli tolik krve nepojala a krev tak pokračuje oválným okénkem rovnou do levé předsíně, levé komory a poté do aorty, odkud tato okysličená krev teče do mozku, který potřebuje velké množství kyslíku (viz **obr. 4.2**). Pokud by tato krev tekla před mozkem přes jiné tkáně, obsah kyslíku by klesl a mozek by nedostal tak velké množství kyslíku, jaké potřebuje.

K dalším odlišnostem plodu od dospělého patří existence žilní dučeje **ductus venosus**. Jedná se o „obchvat“ jater, které jsou velmi náročná na kyslík a která by byla v cestě mezi placentou a srdcem. Kdyby dučeje nebylo, játra by spotřebovala kyslík pro zbytek těla včetně mozku.

Posledním rozdílem plodového a dospělého krevního oběhu je existence tepenné dučeje – **ductus arteriosus**, která spojuje plicnici a aortu. Z plicnice se neokysličená krev pocházející z pravé komory (tam před narozením teče hlavně krev z horní duté žíly) dostává do sestupné části aorty. V plicním řečišti je totiž před narozením větší odpor než v řečišti tělním a krev tedy teče po tlakovém gradientu do aorty, kde se míchá s krví okysličenou původem z dolní duté žíly. Krev v aortě má i po smíchání

s odkysličenou krví původem z horní duté žíly stále ještě dost kyslíku, aby mohla zásobovat zbytek těla. Krev opouští tělo dvěma pupečnickovými tepnami a pokračuje do placenty, kde se znovu okyslí.

Po porodu se oválné okénko zavírá, protože se obrátí tlakové poměry v srdci. Dojde totiž k rozednutí plic, a sníží se tak odpor plicního řečiště. Pravá komora už nemusí tláčit proti odporu v plicích a odpor celého systémového řečiště, proti kterému tlačí levá komora, převáží. Za určitých okolností však může odpor plicního řečiště vzrůst i u dospělého člověka (vysoký plicní krevní tlak) a oválné okénko, které bylo přiklopené chlopní, se znovu otevře. Někteří lidé mají oválné okénko, které se nikdy nezavřelo. Další vadou je porucha v tvorbě předsíňové přepážky. Mezi síněmi tak zůstává otvor, defekt předsíňového septa. Míru potíží s takovým otvorem určuje jeho velikost. Obecným problémem s komunikací mezi předsíněmi je možnost embolizace (embolus neboli vmetek – jakýkoliv pevný útvar nesený krví) krevních sraženin vzniklých např. v dolní končetině do mozku, kde tyto sraženiny mohou způsobit **ischemickou cévní mozkovou příhodu**, lidově mrtvici. Při nepřítomnosti defektu předsíňového septa by tento vmetek pokračoval do pravé komory a pak do plic, kde by způsobil plicní embolii. Defekt předsíňového septa lze v dnešní době vyřešit katetrizačně, kdy se katetrem ve stehenní žíle protáhne samorozpínací jemná síťka (okludér), která tento defekt uzavře a pacient odchází domů jen s malou rankou v třísele.

Tvorba přepážky mezi komorami (mezikomorové septum) probíhá ve čtvrtém týdnu vývoje. Jak se komory zvětšují, dochází k přiložení stýkajících se stěn a vzniká tak svalová část mezikomorové přepážky. Mezi svalovinou přepážky a srostlými endokardovými polštářky v síňokomorovém kanálu zůstává otvor, *foramen interventriculare*, který zaniká až po oddělení aorty a plicnice. Výsledkem je čtyřdutinové srdce, které má kompletní mezikomorovou přepážku a v přepážce mezi předsíněmi je oválné okénko lehce překryté chlopní z mezisíňové přepážky. Do srdce vstupují dolní a horní dutá žíla na straně pravé a na straně levé do předsíně ústí plicní žíly. Ze srdce z pravé komory odstupuje plicnice a z levé komory aorta.

Defekt komorového septa je nejčastější samostatně se vyskytující srdeční vadou. Srdeční vady však mohou být i kombinované. Příkladem může být Fallotova tetralogie, kdy se kombinuje defekt komorového septa, na který nasedá pravostranně odstupující aorta, zúžený začátek plicnice a ztlustění svaloviny pravé komory. Krev při této vadě vstupuje do srdce pravou předsíní do pravé komory, ze které ale nemůže pokračovat do plic kvůli zúžení plicnice. Míchá se s okysličenou krví kvůli defektu komorového septa a vstupuje do aorty. Smíšená krev nestačí okysličit všechny tkáně. Děti s takovou vadou tak netolerují zátěž, a pokud množství kyslíku v krvi klesne pod kritickou úroveň, děti si záměrně dřeponou, zvýší tím tlak v břišní dutině, což podpoří větší návrat krve do srdce z velkých žil. Větší přítok do komory způsobí zvýšení tlaku, který „protlačí“ více krve přes plicnici do plic, zvýší tak množství kyslíku v krvi a dětem se uleví. V ČR se takové děti zachytí ještě před

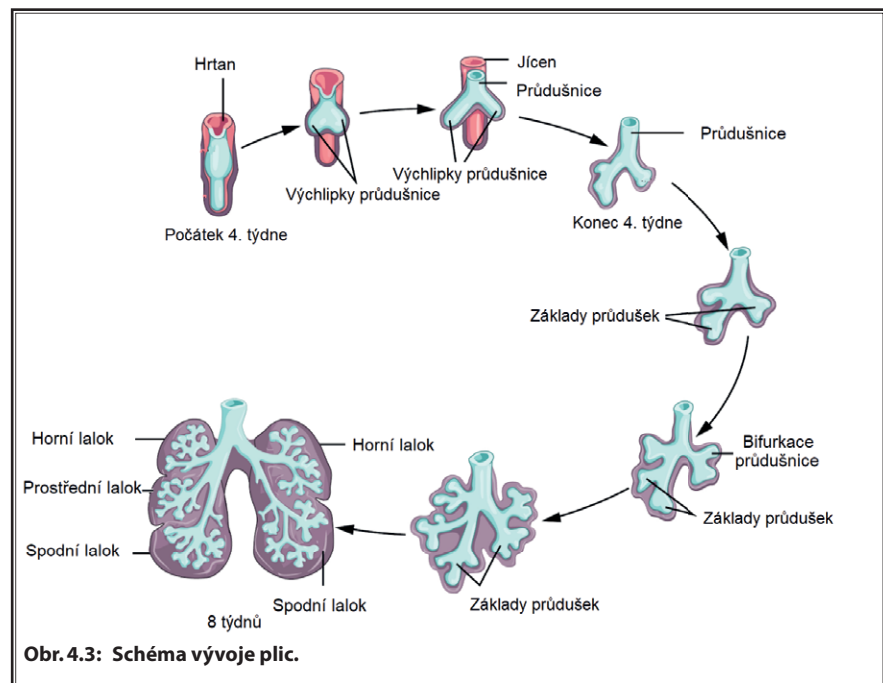
narozením a tento fenomén dřeptnutí tak téměř nevidáme, protože jsou děti dávno léčeny.

Cípaté chlopně mezi předsíní a komorou vznikají pomocí tlaku krve z komorové strany na mezenchym ohraničující kanály mezi síněmi a komorami. Svalová tkáň uprostřed těchto výchlipek srdeční stěny se změní na vazivo a vzniknou tak vazivové cípy pokryté endokardem. Chlopně poloměsíčitě v aortě a v plicnici vznikají jako malé hrbolky, mezi hrbolkem a stěnou cévy se začne prohlubovat „kapsa“ ve směru ke komoře, což vyústí v tvorbu chlopni vzhledu charakteristických vlaštovčích hnízd.

Dýchací soustava

Epitely dýchacího systému vznikají jako **laryngotracheová** (hrtano-průdušnicová) **výchlipka střeva**, mají tedy entodermální původ. Vazivo a svaly dýchací soustavy pochází z **mezodermu**. Laryngotracheová výchlipka dává vzniknout základu průdušnice (*trachea*), ze kterého vystupují párové bronchopulmonální výchlipky (*bronchus* – průduška, *pulmo* – plíce). Oblast, kde ze střeva odstupuje laryngotracheální výchlipka, jak už to název naznačuje, dává vzniknout hrtanu (*larynx*).

Dýchací soustavu je potřeba oddělit od soustavy trávicí, aby nedošlo k vniku polykané potravy do dýchacích cest. Proto už ve čtvrtém týdnu vzniká tzv. **tracheoesofageální** (průdušnico-jícnové) **septum**. Pokud se nevyvine, dochází k propojení průdušnice a jícnu, které může být příčinou vzniku závažných plicních infekcí



z vdechnutí polykaného. Může také dojít k tomu, že zanikne část jícnu a trávicí trakt se tak stane neprůchozím. Tyto dvě vady se často kombinují. Z bronchopulmonálních výchlipek postupně vznikají průdušky a průdušinky stále menšího průsvitu.

Primitivní plicní sklípky (alveoly) tvořené plochými buňkami, které jsou v kontaktu s krevními kapilárami, jsou schopny obstarat výměnu plynů v 7. měsíci. To je tedy moment, kdy je narozené dítě schopno přežít bez lékařské pomoci. Alveoly se však tvoří až do deseti let věku dítěte. V prenatálním období jsou plíce naplněny tekutinou, která podporuje jejich růst. Po narození v alveolech zůstává pouze **fosfolipidový surfaktant**. Tato látka, tvořená pneumocyty 2. typu, snižuje povrchové napětí a usnadňuje tak rozpínání plicní tkáně.

Předčasně narozené dítě má plicního surfaktantu nedostatek, v důsledku čehož dochází ke kolapsu plicních sklípků. Novorozenec se dostává do respirační tísně (RDS – respiratory distress syndrome), což může způsobit jeho úmrtí. Předchází se tomu podáváním glukokortikoidů matce, kterou čeká předčasný porod, protože glukokortikoidy stimulují produkci surfaktantu u dítěte. Další možností je pak podávání umělého surfaktantu přímo do plic novorozence. Zajímavým faktem je, že dostatečné množství surfaktantu také pomáhá k indukci porodu. Fosfolipidy se dostanou do plodové vody, kde je fagocytují makrofágy. Ty pronikají do dělohy, kde se spouští produkce prostaglandinů, které navodí děložní kontrakce.

Trávicí soustava

Trávicí trubice vzniká jako výchlipka **žloutkového váčku**. Epitel je entodermálního původu, svaly, vazivo a pobřišnice (peritoneum), která také tvoří trávicí trubici, jsou mezodermálního původu. Na ústní (orální) straně k této výchlipce naléhá vchlipující se ektoderm – stomodeum, ze kterého vznikne dutina ústní a část jícnu. Mezi primitivním střevem a stomodeem je **orofaryngová membrána**, která se později prolomí. Na opačné straně střeva je situace podobná, jen se vchlipený ektoderm nejmenuje stomodeum, ale proktodeum. Vznikne z něj postupně část análního kanálu. Proktodeum původně komunikuje s vývodem pohlavní a močové soustavy v kloace, do které ale vrostle mezodermové septum a vývody močopohlavní a trávicí se tak oddělí. Střední část střeva mezi 6. a 10. týdnem překotně roste a nevejde se proto do břišní dutiny. Dochází tedy k vyklenutí části střeva mimo dutinu břišní. Postupně se objem břišní dutiny zvětší, střevo se vrátí dovnitř a břišní stěna se uzavře. Další orgány trávicího traktu – játra a slinivka – vznikají jako výchlipka střevní trubice, přičemž tento entodermální epitel vrůstá do mezodermu, který vytvoří vazivovou kostru těchto orgánů. Buňky střevního epitelu se obnovují už v prenatálním vývoji. Protože se netvoří stolice, odloupaný epitel zůstává ve střevě (společně se žlučovými kyselinami, odloupaným kožním epitelem a chloupky, které plod spolknul) a jako **smolka (mekonium)** odchází ze střeva po porodu. Spolykaná plodová voda se ze střeva vstřebává a vyloučí se ledvinami. Proces tvorby

4.A Prenatální diagnostika. Snad každý pár si jednou přeje mít vlastní dítě. Ale ne ledajaké. Chce mít dítě zdravé. A jak jste již zjistili, během vývoje existuje mnoho krizových okamžiků. Proto je vhodné kontrolovat zdraví dítěte už od velmi brzkého období. K tomu slouží obor, který se nazývá prenatální diagnostika.

Těhotenství je děj velmi komplexní, proto by se nabízelo mnoho možných přístupů k diagnostice. Ale ze snahy co nejméně poškodit dítě i matku jsou metody diagnostiky omezeny na těch pár nejméně rizikových. Těmi jsou biochemická a molekulárně genetická vyšetření různých tkání (riziko poškození závisí na přístupu k materiálu). Ze zobrazovacích metod je hojně využíván ultrazvuk, o kterém není známo, že by měl nepříznivý vliv na dítě. Vzácně lze použít magnetickou rezonanci, bohužel obtížné technické provedení nenabízí mnoho užítku.

Děti mohou být postiženy genetickými chorobami. Spektrum chorob je velmi široké a naopak výskyt velmi nízký. Proto se testování provádí jen v případech, kdy se onemocnění v rodině vyskytlo. Je dobré vycházet z rodokmenů a posuzovat možnost přenosu na dítě. Vyšetřují se rodiče, nejlépe prekonceptně (před početím).

Jedno genetické onemocnění je v naší populaci poměrně časté, proto se vyplatí provádět tzv. screening (aktivní vyhledávání). Je to **Downův syndrom** definovaný jako onemocnění z trizomie 21. chromozomu (trizomie – stav, kdy místo páru chromozomů nacházíme trojici). Jeho četnost exponenciálně stoupá se stářím matky (matka starší 45 let vykazuje riziko až 1:40!) a tedy s moderním trendem oddalování mateřství lze očekávat zvýšení četnosti (nyní 1:1 500 živě narozených dětí). Nejlépe lze Downův syndrom zjistit karyotypizací buněk dítěte (metoda, která ozřejmí počet, eventuálně tvar všech chromozomů v buňce). Ovšem není jednoduché tyto buňky získat. Při **amniocentéze** (odebrání plodové vody s buňkami dítěte skrze břišní stěnu matky za pomoci injekce pod kontrolou ultrazvuku) je až 1% riziko poškození plodu (krvácení, zavlečení infekce, potrat). Proto je pochopitelné, že se nedělá u všech matek. Selektují se pomocí kombinace biochemických testů a ultrazvukového šetření. Vyhodnocení rizika není vůbec jednoduché. Po letech výzkumu se našla spojitost mezi poměrem hormonů hCG, estriolu a enzymu PAPP-A, délkou stehenní kosti, přítomností nosní kosti a šijového projasnění. Toto vyšetření lze jakžtakž spolehlivě provést pouze v 11. až 13. týdnu těhotenství. Jestliže toto komplexní vyšetření naznačuje vysoké riziko Downova syndromu, teprve poté se přistupuje k aminocentéze nebo k podobným odběrům tkáně z placenty nebo pupečnickové krve.

To vše by šlo obejít pomocí nové elegantní a spolehlivé metody, která z krve matky dokáže odseparovat buňky dítěte. Poskytuje kompletní vyšetření karyotypu a možnost specifických vyšetření na jednotlivé genetické mutace. Bohužel toto vyšetření stojí 12 500 Kč a žádná z českých pojišťoven ho zatím nehradí. Matka si jej musí platit sama.

Ve vyšších stádiích těhotenství by se měla provádět ultrazvuková vyšetření, která mohou odhalit různorodé vývojové vady. Ve 20. (18.–22.) týdnu těhotenství se provádí tzv. **velký ultrazvuk**. Vyšetřuje se v podstatě celý plod, pátrá se po různých roztěpových vadách, vrozených vadách srdce, vrozených vadách trávicího traktu (atrezie – tedy uzávěry, herniace – výhřez střev mimo břišní dutinu, píštěle – nepřirozené komunikace mezi různými trakty apod.), pátrá se po vadách močopohlavního traktu (polycystické ledviny, uzávěry močových cest apod.), vadách nervového systému (výhřez míchy a/nebo míšních obalů, přítomnost mozku, rozpětí mozkových komor,

průchodnost likvorových cest atd). Hodnotí se i správná funkce a poloha placenty. V případě vícečetného těhotenství (dvojčata, trojčata atd.) je nutné rozlišit, zda jsou jednovaječná nebo dvojevaječná. Zvýšené riziko je u jednovaječných, která mají společnou placentu. Existuje zde riziko arterio-venózní spojky (mezi tepnou a žilou) mezi dvojčaty. Zvýšený tlak v tepenném řečišti jednoho plodu vede k přesunu krve do žilního řečiště plodu druhého. Jeden plod je pak hypotrofičtý („nedovyživený“), druhý hypertrofičtý (příliš vyživený), což může vést z patologiím u obou plodů, které mohou skončit i jejich potratem.

Ve třetím trimestru (během 30. – 32. týdne těhotenství) se ke kontrole výše zmíněným přidává i vyšetření polohy dítěte. Kontroluje se, zda placenta neleží před vstupem do porodních cest (*placenta previa*), kdy je vždy nutné porod provést císařským řezem. Dále se hodnotí velikost plodu (tzv. biometrie) a porovnává se s velikostí porodních cest. Pokud je plod příliš velký, je nutné porodní cesty obejít provedením císařského řezu.

Při zjištění jakékoliv vady je nutné zhodnotit její riziko a vliv na život dítěte. Pokud je jasné, že dítě pro vážnou vývojovou vadu např. srdce nepřežije a nelze ji prenatálně (ještě před porodem pomocí fetální medicíny) nebo perinatálně (těsně po porodu) vyřešit, nabízí se možnost **interrupce** (potratu). V případech, že lze dítěti jakkoliv pomoci, soustřeďují se matky do specializovaných center.

V obou případech je nutný citlivý přístup, správné vysvětlení stavu a psychologická podpora matky a jejího okolí.

Je důležité zmínit, že prenatální diagnostika neposkytuje pouze nějakou prevenci před narozením dětí s těžkými poruchami duševního či tělesného vývoje, ale pomáhá k porodu dětí, které by se přes svou genetickou zátěž nikdy nenarodily. Poskytuje tak těmto dětem možnost využít právo na život. Mimo to existují i patologie, které lze řešit tzv. *in utero* (v děloze), čímž se zabývá obor prenatální terapie. Prenatální diagnostika a terapie spolu vytváří poměrně nový obor fetální medicíny.

Díky moderním a velmi dobře dostupným metodám se mrtvorozenost v České republice snížila na 0,16 %. Riziko úmrtí do prvního roku života (včetně vnějších příčin) je 0,25 %. Podařilo se tak snížit úmrtnost dětí na minimum nepředvídatelných případů, což nás řadí po bok nejvyspělejších států, jako jsou skandinávské státy nebo Lucembursko.

Daniel Bohutínský

smolky tak udržuje plodovou vodu čistou, protože odpady se hromadí ve střevě. Smolka má černozelenou barvu.

Komunikace mezi žloutkovým váčkem a střevem se jmenuje **ductus omphaloentericus**. Tato komunikace normálně zaniká, ale občas zůstane přítomen její zbytek ve formě výchlípky na střevní trubici. Potíž s ductus omphaloentericus tkívá v jeho možnosti diferencovat do jakékoli tkáně trávicího systému. Může se tak například stát, že bude mít pacient nádor slinivky břišní v této přídavné tkáni. Častější je však možnost zánětu a z toho vyplývající riziko protržení, stejně jako je tomu u appendixu. Mezi další vrozené vady patří neprůchodnost dvanáctníku (tento úsek střeva se normálně stává v určitém momentu vývoje neprůchozím, poté se znovu zprůchodní), neprůchodnost rektu z důvodu neprolomení kloakové membrány a

komunikace konečníku s pochvou, nebo s močovou trubicí v důsledku špatně vyvinutého urorektálního septa, které odděluje původně komunikující vývody trávicí, močové a pohlavní soustavy.

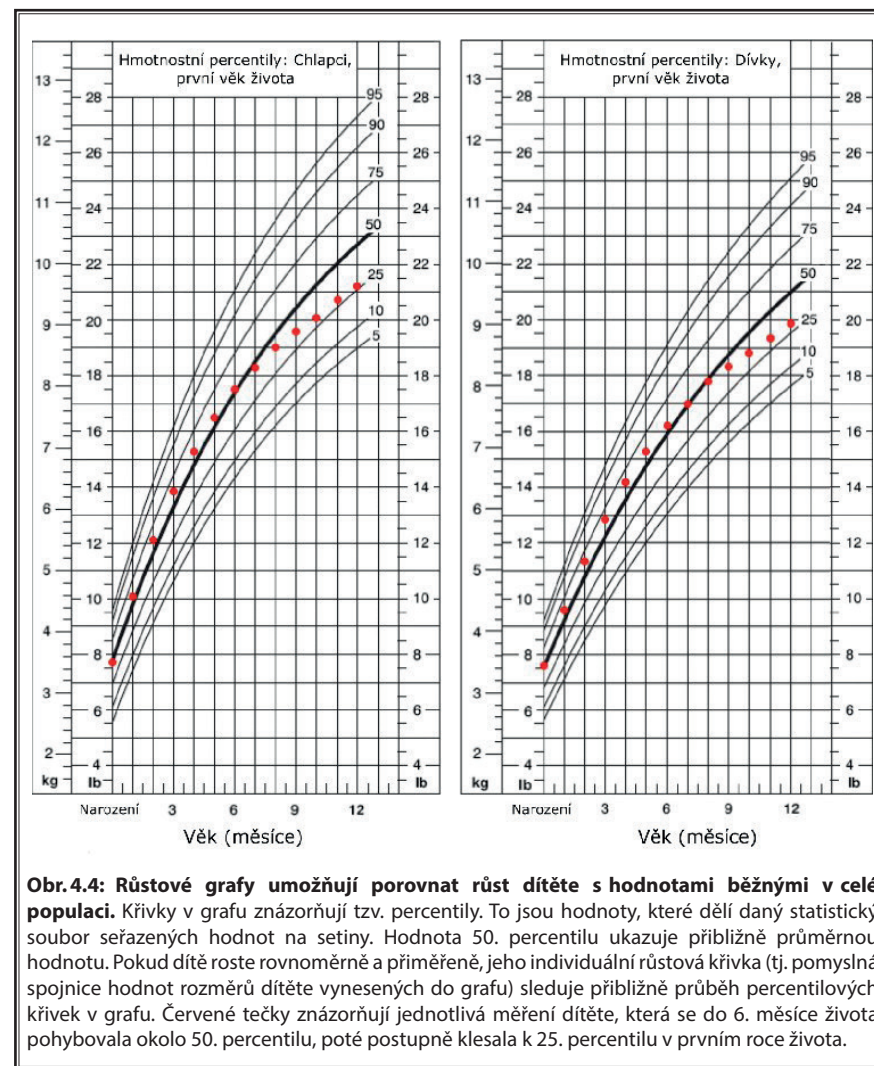
4.2 Růst a vývoj dítěte po narození

Normální růst dítěte je definován jako změna výšky, váhy a obvodu hlavy v čase, která je v mezích stanovených pro danou populaci. Musí být také přihlédnuto ke genetickému potenciálu dítěte. Normální růst je známkou celkového zdraví a dostatečné výživy dítěte. Detailní porozumění a těsné sledování změn ve vývoji umožní časný záchyt případných patologických odchylek (například malý přírůstek na váze při metabolické poruše či autoimunitním zánětu střev).

Růst a vývoj jsou ovlivněny několika faktory, které nezávisle na sobě ovlivňují genetický růstový potenciál dítěte. Vzájemný vztah mezi dvěma znaky se nazývá korelace, míru korelace vyjadřuje korelační koeficient (hodnota koeficientu 1 značí zcela přímou závislost, -1 zcela nepřímou závislost, pokud je hodnota 0, mezi znaky není žádná lineární závislost). Korelační koeficient mezi délkou dítěte a výškou v dospělosti (tzn. jak moc můžeme podle délky dítěte při narození odhadnout jeho výšku v dospělosti) je jen 0,25 při narození, ale vzrůstá již k 0,8 ve dvou letech života. Pro ujasnění: pokud by se korelační koeficient rovnal 1, můžeme se 100% přesností odhadnout výšku v dospělosti podle výšky dítěte ve dvou letech života. To znamená, že při narození jsou nejdůležitějšími parametry výživa matky a prostředí dělohy, a až později po narození mají větší vliv genetické faktory. Většina zdravých dětí roste „ve vlnách“ – časové úseky rychlého růstu střídají období klidu. Růst je navíc sezónní s patrně rychlejšími úseky na jaře a v létě. Růstová rychlost porovnávaná v čase u daného dítěte je mnohem cennějším údajem než jednotlivá měření (viz obr. 4.4).

Novorozenci, kteří přišli na svět v předpokládaném termínu porodu, mohou během prvních pár dní života ztratit až 10 % své váhy, kterou během dalších 14 dní opět nabourou. Kojenci zdvojnásobí svou váhu během 4 měsíců života a ztrojnásobí do prvního roku. Zajímavé je, že kojenci krmení mateřským mlékem přibírají na váze oproti kojencům krmeným připravovanou stravou nejprve velmi rychle asi do 4 měsíců věku, poté se tento vývoj zpomalí a příbytek na váze se vyrovná. Kojenec spotřebuje na růst asi 30 % celkového příjmu energie, u batolete se jedná již jen o 3 % celkové energie. Lidský model růstu se označuje jako sendvičový, protože mezi obdobím rychlého růstu po narození a v pubertě je klidný růst od druhého do jedenáctého roku života. Růst také není zcela proporční; většina z nás si jistě povšimla, že hlava novorozenců je oproti zbylému tělu mírně větší, než je tomu u dospělého člověka; přesněji tvoří přibližně čtvrtinu délky těla, naproti tomu u dospělého člověka je to pouze osmina.

Ve vývoji mozku je sice spousta zásadních milníků dokončena již v děloze – například většina dělení neuronů. Nicméně jejich organizace probíhá ještě dlouho po narození, kdy také přibývá synapsí (spojení mezi neurony) a bílé mozkové hmoty.



Obr. 4.4: Růstové grafy umožňují porovnat růst dítěte s hodnotami běžnými v celé populaci. Křivky v grafu znázorňují tzv. percentily. To jsou hodnoty, které dělí daný statistický soubor seřazených hodnot na setiny. Hodnota 50. percentilu ukazuje přibližně průměrnou hodnotu. Pokud dítě roste rovnoměrně a přiměřeně, jeho individuální růstová křivka (tj. pomyslná spojnice hodnot rozměrů dítěte vynesných do grafu) sleduje přibližně průběh percentilových křivek v grafu. Červené tečky znázorňují jednotlivá měření dítěte, která se do 6. měsíce života pohybovala okolo 50. percentilu, poté postupně klesala k 25. percentilu v prvním roce života.

Relativně nejpozději se vyvíjí šedá hmota, její vývoj končí až okolo prvního roku života a dokonce do druhého roku života trvá, než dojde k myelinizaci všech neuronů v mozku (obalení axonů gliovými buňkami). Motorické projevy odpovídají zralosti některých částí mozku. Novorozenec je do života vybaven sadou potřebných reflexů – patří mezi ně například hledací, sací, úchopový, dlaňočelistní, Moroův či hluboké šjové reflexy (viz obr. 4.5).

Novorozenci mají celkově zvýšené napětí svalových vláken a mají **flekční držení končetin** (končetiny jsou ohnuté). Podobné držení těla mizí u kojenců kolem



Obr. 4.5: Novorozenecké reflexy. 1) **Hledací reflex:** Při dotyku kůže blízko rtů novorozenec otevře ústa a natočí hlavu na místo, odkud přicházel dotyk. 2) **Sací reflex:** Pokud se do úst novorozence dostane předmět podobný bradavce, začne aktivně sát. 3) **Úchopový reflex:** Při podráždění dlaně novorozenec automaticky stiskne prsty předmět; někdy je reflex natolik silný, že dítě takto lze zvednout nad podložku. 4) **Moroův reflex:** Lze jej vyvolat různými způsoby, například podtrhnutím podložky pod novorozencem. Ten v reakci na podnět doširoka rozhodí paže a otevře dlaně a poté opět vrátí paže do původního postavení. Tento reflex má sloužit k zachycení se. 5) **Asymetrický tonický šijový reflex:** Při otočení hlavy novorozence na jednu stranu se na odvrácené straně končetiny krčí, na přivrácené natahují.

druhého měsíce. Objevují se některé nové reflexy a také chůzový mechanismus – v závěsu kojenec střídavě krčí a natahuje končetiny, jakoby chodil. Kolem 5. měsíce začíná „**pást hříbátka**“, čímž se podmiňuje fyziologická krční lordóza (přirozené prohnutí páteře dopředu; viz **obr. 4.6**). Již se otáčí za zvukem a ústy zkoumá všechny dosažitelné předměty. V druhém půlroce života se dítě posazuje, začíná lézt a objevuje se úchop s palcem v opozici. Od 12. měsíce začíná postavování a chůze s oporou a ve stádiu batolety a následujícího vývoje dochází k dalšímu rozvoji motorických, řečových, poznávacích a intelektových funkcí.

Se zráním mozku také souvisí vývoj řeči. První fáze je **neverbální** (beze slov), od půl roku začíná dítě zvládat ústní svalstvo, žvatlá a opakuje slabiky, což poté okolo roku ústí v používání izolovaných slov. Porozumění se přitom vyvíjí mírně rychleji než vyjadřování.

4.3 Hormonální vývoj člověka

Nejdůležitější hormony spojené s růstem a vývojem dítěte jsou růstový hormon, hormony štítné žlázy, hormony tvořené pohlavními žlázami – estrogen a testosteron – a gonadotropní hormony, které tvorbu pohlavních hormonů stimulují.

Růstový hormon (RH, někdy nazývaný také somatotropní, STH) je produkován buňkami adenohypofýzy (přední lalok podvěsku mozkového). Jedná se o peptidový hormon ze 191 aminokyselin, který je schopen stimulovat růst a dělení buněk i regeneraci tkání. Za normálních okolností je produkce RH regulována z hypothalamu (část mezimozku); neurosekreční buňky produkují GHRH (somatoliberin, hormon podporující vyplavení RH) a GHIH (somatostatin, hormon inhibující vyplavení RH) do žil v okolí adenohypofýzy a uvolnění RH je

dáno především poměrem mezi těmito dvěma peptidy. Charakteristickou vlastností RH je vyplavování v pulzech; impulzem k vyplavení (při navýšení somatoliberinu) je snížení koncentrace glukózy a mastných kyselin v plazmě.

Nedostatek růstového hormonu v období plodu nemá zásadní efekt na růst plodu, při současném snížení vyplavování gonadotropních hormonů nicméně vede u plodu mužského pohlaví ke vzniku tzv. **mikropenisu**. Po narození se při nedostatku růstového hormonu růst postupně opoždí a dochází k oddálení puberty. Děti s deficitem růstového hormonu se vyznačují malým vzrůstem a přebytkem tuku, bez léčby dorůstají do výšky 120–160 cm. Rekombinantně (genovými modifikacemi uměle syntetizovaná DNA, která vzniká vložením celého genu nebo jeho určité části do genomu organismu, například bakterie, která pak syntetizuje produkt tohoto genu) vytvořený růstový hormon se podává dětem s problémy růstu; po injekci RH rychle vyrostou a tuk se přemění ve svalovou hmotu. Pozitivní efekt na růst do výšky je vysvětlován působením hormonu přes receptory na buňkách chrupavek (chondrocytech), kde aktivuje tzv. MAPK/ERK signální kaskádu ovlivňující transkripci a translaci (přepis a překlad DNA) a vede k dělení buněk. Růstový hormon navíc pomocí aktivace JAK-STAT signální kaskády stimuluje produkci IGF-1 (*insulin-like growth factor 1* – inzulinu podobný růstový faktor 1). IGF-1 vzniká zejména v játrech a stimuluje k růstu širokou škálu tkání včetně zvyšování dělení chondrocytů a osteoblastů – v důsledku tedy podporuje růst chrupavek a kostí (viz **obr. 4.7**).

V případě nadbytku růstového hormonu v dětství dochází k abnormálně rychlému růstu jedince. Tento stav je extrémně vzácný a je nazýván **gigantismem**. Většinou vzniká na podkladě nádoru podvěsku mozkového, který je nezhoubný, ale vyznačuje se neregulovanou nadprodukcí hormonů. Mnohem častější je nález obdobného nádoru v dospělosti, kdy již nedochází k růstu do výšky, ale k tzv. **akromegalii** – takto postižený jedinec se vyznačuje zvětšováním okrajových částí těla – prstů, nosu či čelisti (viz **obr. 4.8**).



Obr. 4.6: Pasení hříbátka. Posiluje svaly a rozvíjí motoriku dítěte.

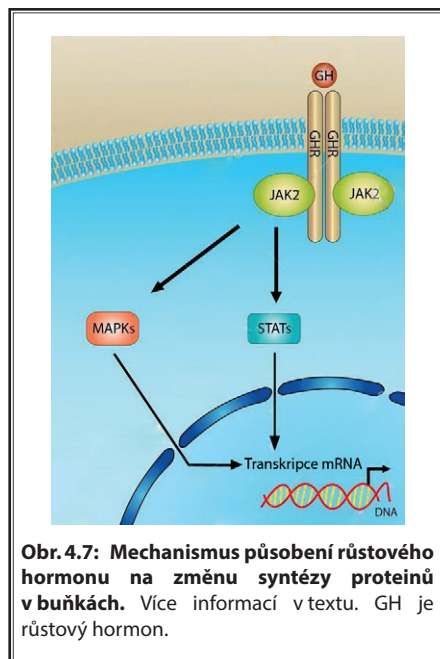
V poslední době je růstový hormon zejména v USA předepisován nejen dětem, ale i starším lidem na zvýšení vitality – benefit i risk tohoto počínu je nicméně nejasný. Role růstového hormonu jako anabolika je ovšem nepopíratelná; ve vrcholovém sportu byl užíván jako doping zřejmě již od roku 1982. Jeho použití bylo samozřejmě zakázáno Mezinárodním olympijským výborem, nicméně až po roce 2000 byly vyvinuty testy, které byly schopny odlišit ze vzorku krve vlastní a uměle vytvořený růstový hormon.

Hormony štítné žlázy jsou pro normální růst a vývoj nezbytné a mají receptory téměř na všech buňkách těla. Zvyšují svým působením bazální metabolismus, mají vliv na syntézu proteinů, pomáhají regulovat růst kostí (spolu s růstovým hormonem) a hrají zásadní roli v dozrávání neuronů v mozku.

Hormony štítné žlázy jsou odvozeny od aminokyseliny tyrozinu a obsahují atomy jódu. Jsou produkovány buňkami štítné žlázy a jejich vylučování je regulované dráhou z hypothalamu, který tvoří TRH (tyreotropin uvolňující hormon) podporující v adenohypofýze vylučování TSH (tyreotropin), který pak podporuje přímo vznik hormonů v buňkách štítné žlázy. Pro zájemce o přesnější popis syntézy tyroxinu viz **obr. 4.9**.

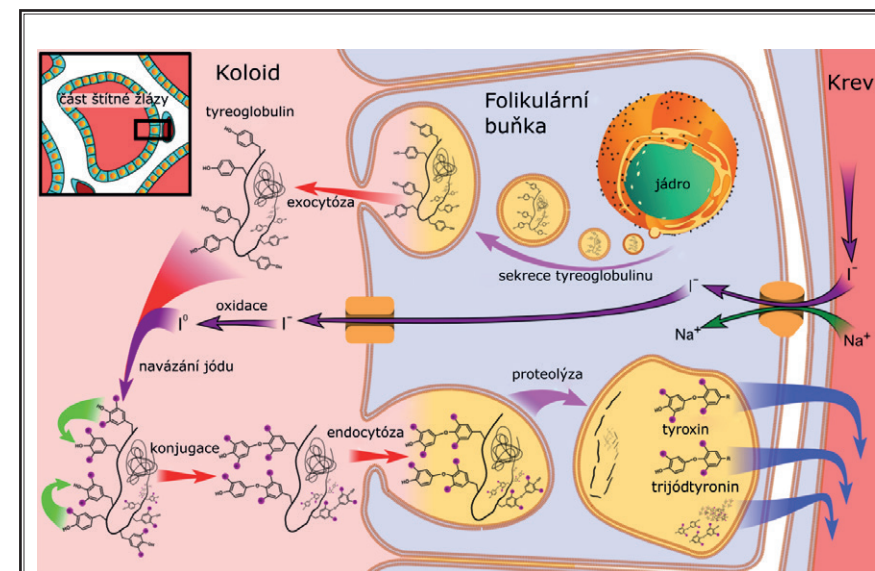
Plod produkuje tyroxin v nezanedbatelných koncentracích již od 18.–20. týdne těhotenství a jeho soběstačnost v tomto směru plod chrání před poškozením vývoje mozku v případě nedostatečné produkce těchto hormonů tělem matky. Pro rozvoj mozku je potřebná normální hladina hormonů štítné žlázy, aby došlo ke správné myelinizaci axonů (viz výše).

Testosteron je mužský pohlavní hormon produkován intersticiálními (vmezeřenými) buňkami varlat (říká se jim buňky Leydigovy, jsou vmezeřené mezi semenotvorné kanálky varlete, kde vznikají spermie; viz **obr. 4.10**), v menší míře kůrou vaječníků a částečně také



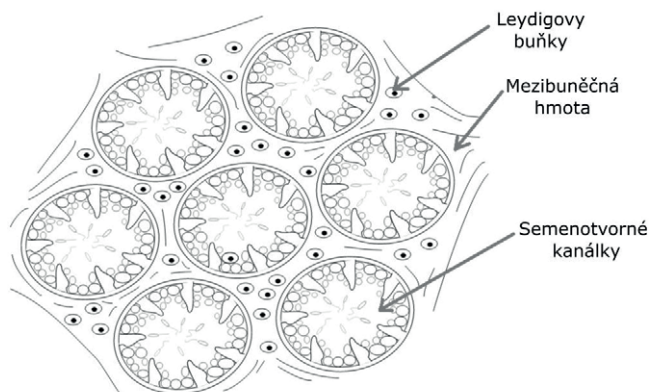
kůrou nadledvin. Účinky testosteronu můžeme rozdělit na anabolické a androgenní. Mezi první zmíněné patří růst svalové hmoty, zvýšení hustoty kostní hmoty a tedy ochrana před osteoporózou, a stimulace růstu. Mezi androgenní účinky patří dozrávání pohlavních orgánů – testosteron hraje klíčovou roli při vývoji mužských reprodukčních orgánů, zejména varlat a prostaty, a podmiňuje vznik sekundárních sexuálních znaků.

Role mužských pohlavních hormonů je nezastupitelná ještě dávno před pubertou; důsledkem sekrece u plodu je v prvních několika měsících tzv. **virilizace pohlavního ústrojí**, tedy vývoj směrem k mužskému pohlavnímu ústrojí. Pokud v tomto určitém časovém okně není testosteron dostatečně vylučován, genitálie se vyvinou do ženské podoby. Zajímavé je, že hladiny testosteronu v těle matky během 2. trimestru těhotenství jsou spojovány se sexuálním chováním (zejména pokud se jedná o dívku) v dospělosti.

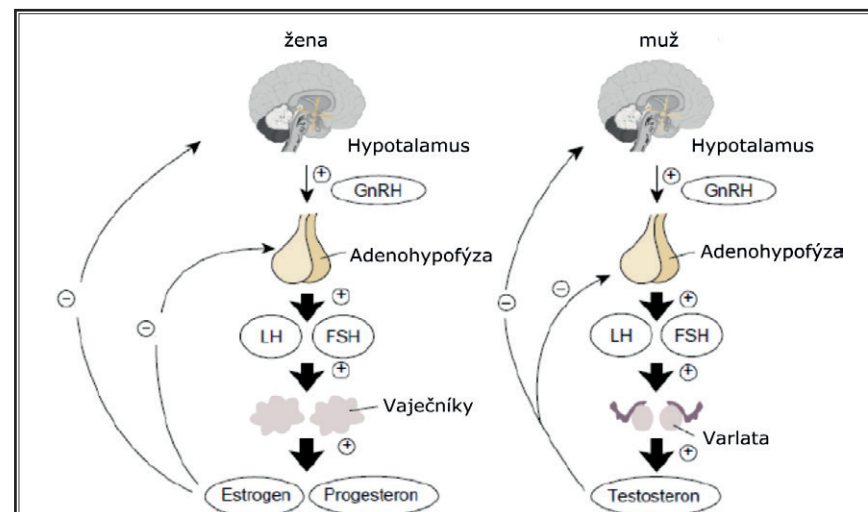


4.B Kretenismus, sůl s jódem a hormony štítné žlázy. Velmi zásadním problémem byl v minulosti nedostatek jódu v potravě – zejména ve vnitrozemských oblastech bez přístupu k moři či na horách. Obsah jódu v rostlinných a živočišných potravinách závisí na obsahu jódu v půdě a jeho dodávkách hospodářským zvířatům. Při deficitu jódu není štítná žláza schopna tvořit dostatek hormonů. Nedostatek tetrajódtironinu a trijódtironinu vede negativní zpětnou vazbou ke zvýšenému uvolňování TSH, což má za následek celkové zbytnění tkáně štítné žlázy a vznik navenek viditelné **strumy** neboli volete. Deficit jódu je také jednou z příčin mentální retardace. Při nedostatku příjmu jódu v těhotenství trpí novorozenec vrozenou hypotyreózou (deficitem hormonů), která ústí v **kretenismus** – porušení fyzického i mentálního vývoje. Takto postižení jedinci jsou malého vzrůstu, puberta je oddálena, v dospělosti jsou často neplodní, vyznačují se velkou strumou (zvětšená štítná žláza) a nízkým IQ. Kolem roku 1900 se začala vyrábět jodidovaná sůl, která zajistila dostatečný příjem jódu i v oblastech, kde ho byl v minulosti kritický nedostatek. Toto opatření rapidně redukovalo výskyt endemické strumy a kretenismu. V Česku se jodiduje sůl v množství 20–34 mg/kg soli ve formě jodidu nebo jodičnanu. Na vzniku onemocnění z nedostatku jódu se mohou rovněž podílet tzv. strumigeny. Jedná se o určité druhy potravin (například o látky obsažené v zelí nebo kapustě či o některá antibiotika), které brání štítné žláze v hromadění a využití jódu – znemožňují vychytávání jódu, blokují enzymy přeměňující jód ve štítné žláze, případně blokují tvorbu tyroxinu.

Mezi narozením a pubertou je produkce testosteronu malá, ale v pubertě začínou v odpovědi na vylučování **luteinizačního (LH)** a **folikuly stimulujícího hormonu (FSH)** adenohipofýzou (oba řízeny produkcí GnRH z hypotalamu) intersticiální buňky varlat produkovat testosteron intenzivně a vazbou na receptory na rozličných buňkách v těle jsou zprostředkovány zásadní změny provázející mužskou pubertu. Mezi další změny patří růst spermatogenní tkáně varlat, zvětšení penisu nebo klitorisu, zvýšení libida a frekvence erekce, remodelace obličejových kostí



Obr. 4.10: Průřez varletem.



Obr. 4.11: Schéma zobrazuje řízení sekrece pohlavních hormonů u ženy a muže. Nejvyšším řídicím centrem je hypotalamus, který pomocí GnRH stimuluje adenohipofýzu k produkci LH a FSH. Tyto dva hormony působí na různé buňky ve vaječnících a varlatech a ovlivňují mimo jiné produkci pohlavních hormonů. Hladina pohlavních hormonů poté negativní zpětnou vazbou ovlivňuje sekreci hormonů v adenohipofýze a hypotalamu. To znamená, že čím více je v krvi přítomno pohlavních hormonů, tím méně se vylučuje hormonů v adenohipofýze a hypotalamu, což vede k ustavení rovnováhy.

– zejména zvětšení nosu, nadočnicových oblouků, čelisti či brady, zvětšení svalové hmoty, zhrubnutí hlasu, růst hrтанové chrupavky s vytvořením tzv. Adamova jablka, zbytnění mazových žláz, růst pubického (v oblasti pohlavních orgánů), obličejového i dalšího ochlupení a dokončení růstu. V dospělosti je testosteron nezbytný pro produkci normálních spermií.

Ženské pohlavní hormony jsou souhrnně nazývány **estrogeny**. Jedná se o steroidní hormony lipofilní povahy, vznikající v těle syntézou z cholesterolu podobně jako je tomu u testosteronu. V krvi putují ve vazbě na protein albumin nebo na globuliny. V ženském těle rozeznáváme tři hlavní produkované estrogény – estron, estradiol a estriol, přičemž estradiol během reprodukčního období ženy vykazuje nejvyšší hladinu v krvi a je také považován za nejúčinnější.

Tato skutečnost se mění během těhotenství a také po menopauze, kdy je nejvíce produkovaným hormonem estron. Vlastní působení estrogenů je zprostředkováno vazbou na estrogenový receptor umístěný v jádře, který je po navázání příslušného hormonu schopen vázat DNA a měnit genovou expresi (proces, kterým je v genu uložená informace převedena v reálně existující buněčnou strukturu nebo funkci). Estrogeny zajišťují vývoj sekundárních ženských znaků během puberty (například zvětšení prsních žláz, rozšíření boků), zvyšují také ukládání tuku, podílí se na změnách při menstruačním cyklu (zrání vajíček s vajíčky), snižují resorpci (vstřebávání)

kostí. Estrogeny jsou nezbytné pro správný vývoj ženských pohlavních orgánů a jejich hladiny značně ovlivňují plodnost. V reprodukčním období jsou ženy vlivem estrogenů chráněny před osteoporózou a vyšší hladina estrogenů má také ochranný vliv na kardiovaskulární systém – ženy jsou před menopauzou obecně méně postiženy aterosklerózou (kornatěním tepen), a z toho vyplývá i mnohem menší výskyt například infarktu myokardu u žen v mladším věku. Po menopauze se riziko kardiovaskulárních onemocnění u obou pohlaví vyrovnává. Dle některých pozorování mají také vliv na příjem potravy – zvýšení hladiny progesteronu a snížení hladiny estradiolu v premenstruační fázi může vést ke zvýšené tendenci příjmu potravy.

Estrogeny jsou u žen produkovány primárně buňkami vaječníků, kde folikuly stimulující hormon (FSH) produkovaný adenohypofýzou podporuje produkci v granulárních (zrnitých) buňkách, během těhotenství estrogeny produkuje také placenta. Vylučování FSH je ovlivňováno vlivem gonadotropiny uvolňujícího hormonu (GnRH) pocházejícího z hypotalamu. V menší míře jsou estrogeny produkovány také jaterní tkání, nadledvinami, tukovou a prsní tkání. Tyto sekundární zdroje estrogenů jsou významné zejména u postmenopauzálních žen. Hladina estrogenů kolísá v závislosti na menstruačním cyklu, nejvyšší je těsně před ovulací.

U některých dětí se vyvinou změny charakteristické pro pubertu již v mladém věku, někdy jako výsledek úrazu či strukturální poruchy v mozku, jindy se může jednat o vývojový či genetický defekt. Nejmladší matkou na světě byla holčička stará 5 let a 8 měsíců. Existence předčasné puberty, jak se tento jev nazývá, napovídá, že prsní tkáň, buňky penisu, či dělohy jsou vnímavé k působení sexuálních hormonů již dlouho před dosažením standardního věku puberty. Signály k započetíaskádky vedoucí k dospívání udává mozková tkáň (konkrétně hypotalamus). Pokud je implantována hypofýza z novorozeného potkana do mozku dospělého potkana, začne okamžitě produkovat hormony a nemusí čekat do „své puberty“, aby začala fungovat.

Normální dozrávání pohlavních orgánů a sekundárních pohlavních znaků ale může být mnoha způsoby narušeno. Z životních cyklů některých živočichů známe pojem **hermafrodit**. Hlavním podkladem vývoje lidského hermafrodita je fakt, že mužský a ženský pohlavní systém se do určité doby zárodečného vývoje tvoří indiferentně (bez rozdílu). U pravého hermafroditismu, který je velmi vzácný, se u postiženého jedince nachází současně tkáň vaječníků i varlat a vzniká vlivem genetické mozaiky. Mnohem zajímavější je tzv. pseudohermafroditismus. Takto postižení jedinci mají pouze jeden typ gonád, nicméně vnější pohlavní orgány odpovídají opačnému pohlaví. U žen (tedy jedinců s vaječníky, vejcovody i dělohou, ale s různě vyvinutým mužským genitálem) je nejčastější příčinou adrenogenitální syndrom. Příčinou je deficit jednoho z enzymů pro syntézu steroidních hormonů; v tomto případě se většinou jedná o enzym nutný k produkci aldosteronu a kortizolu. Při nízké hladině těchto hormonů v krvi stoupá při absenci negativní zpětné vazby výdej ACTH (adrenokortikotropní hormon adenohypofýzy, který stimuluje

kůru nadledvin k produkci hormonů), což poté vede k nadprodukcí mužských hormonů a jejich působení na vnímavé tkáně. Naopak příkladem mužského pseudohermafroditismu je syndrom testikulární feminizace, což je na pohlavní chromozom X-vázaný syndrom rezistence vůči mužským hormonům. Buňky nejsou vnímavé k mužským hormonům a nedovolí vývoji mužských pohlavních orgánů. Naproti tomu zachovaná funkce takzvaného anti-mülleriánského hormonu zastaví vývoj vejcovodu a dělohy. Důsledkem je vznik krátké slepě končící pochvy se špatně vyvinutými varlaty uloženými v oblasti třísel. Takto postižený jedinec je v dalších ohledech ztělesněnou ženskostí – bez působení testosteronu na ostatní tkáň.

5. ONTOGENETICKÉ SYSTÉMY U BEZOBRATLÝCH ŽIVOČICHŮ

V předchozích dvou kapitolách jsme se zabývali ontogenezí obratlovců. Jak ale probíhá mládí ostatních živočichů? Co následuje po gastrulaci, o které jsme hovořili ve druhé kapitole? Jistě jste se už s nějakými popisy ontogeneze bezobratlých setkali. A je pravděpodobné, že jste u toho zaslechli i pojem **larva**, který se jako červená nit potáhne celou touto kapitolou. Pod pojmem larva si lze představit le-dacos. Pestře zbarvenou housenku motýla, bílé a už od pohledu měkké ponravy listorohých brouků žijící ve tlejícím substrátu, mikroskopické trochofory mnohoš-tětinatých kroužkovců, planuly žahavců, či z učebnic přírodopisu důvěrně známé pulečky pláštěnců. Zrovna tak se jako o larvách mluví o mláďatech obojživelníků a invazních stádiích motolic. Co mají zmínění tvorové společného? A co to tedy larva je? Zjednodušeně řečeno se tak označují volně žijící stadia živočichů, která se („v míře větší než malé“) odlišují od dospělců nebo pozdějších vývojových stádií. Tato definice vysvětluje, proč se larvou nazývají velmi různá, a ne úplně dobře srovnatelná ontogenetická stadia různých živočichů, reprezentující prakticky všechna představitelná stadia. Larvy žahavců by se daly označit za volně žijící blastuly, u ostnokožců by se zase daly připodobnit ke gastrule. Larvy hmyzu a obojživelníků, to jsou zase (z pohledu ontogeneze) celkem pěkně vyvinuté dospělé organismy. V následující kapitole si představíme různé způsoby vývoje napříč živočišnou říší a jejich specifika.

5.1 Larvální vývoj bezobratlých

Na začátek kapitoly by bylo dobré si zopakovat, co již víme o vývoji živočichů. Po oplození dochází k rýhování oplozeného vajíčka (tj. dělení bez zvětšování objemu). V závislosti na skupině může rýhování probíhat několika způsoby (viz kapitolu 2). Zárodku tvořeného několika buňkami, ale bez jakékoli dutiny, říkáme morula, poté, co se v něm dutina utvoří (růstem vnější vrstvy buněk), dostává se do stadia blastuly. Budoucí živočich po této fázi prochází veledůležitým procesem gastrulace, která opět u různých skupin živočichů probíhá několika způsoby. Výsledkem je ale vždy gastrula, útvar tvořený dvěma vrstvami buněk a dutinou – prvostřevem (archenteron) – ústící do vnějšího prostředí prvoústí (blastoporus). Osud prvoúst a ostatně i celého zárodku pak může být značně různý, my se zde ale spokojíme s předchozím přehledem obecného schématu vývoje a na specifika se zaměříme teprve u jednotlivých skupin. Možností, v jakém prostředí se může celý vývoj nebo jeho části odehrávat, je několik. V nejjednodušší, především mezi mořskými živočichy široce rozšířené (a patrně i původní) situaci probíhá celý vývoj ve vnějším prostředí. Další možností je část vývoje podstoupit v ochranné schránce vajíčka. Okamžik, kdy dojde k líhnutí, je velmi rozdílný napříč jednotlivými skupinami, opouštět vaječné obaly tak může buď plně vyvinutý jedinec, nebo prakticky předchozí stádium. Poslední možností je vývoj zárodku uvnitř těla rodičovského organismu, vedoucí k vejcoživorodosti (roste-li zárodek z vlastních zásob) nebo živorodosti (je-li zárodek vyživován rodičem).

Pokud se zaměříme na ontogenezi z pohledu výživy volně žijících stádií, můžeme vysledovat existenci několika odlišných strategií, které jednotlivé skupiny využívají. První možností je **planktotrofní** výživa larev. V tomto případě larvy opustivší rodičovský organismus / vaječné obaly, případně vzniklé po vnějším oplození, nemají téměř žádné zásoby energie a jejich další vývoj je závislý na příjmu potravy ve formě rozličných organismů žijících v okolní vodě. Tímto způsobem probíhá vývoj celé řady skupin živočichů, o většině z nich bude v této kapitole řeč. Druhou variantou je výživa **lecitrofní**, spočívající ve výživě larev a zárodků pomocí energeticky bohaté substance – žloutku. Žloutek se může nacházet jak ve vejci, tak ve vajíčku coby součást těla volně žijící larvy. Lecitrofní larvy nicméně v rámci živočichů příliš rozšířené nejsou, setkáme se s nimi například u zástupců pláštěnců (Tunicata) a v podobě jednotlivých případů u některých dalších skupin. Lecitrofní výživa larev je typická i pro celou řadu zástupců ryb, které jsou ale pochopitelně mimo rámec této kapitoly.

Do důsledku vzato extrémní verzí lecitrofního vývoje je i poslední strategie – produkce potomstva prostřednictvím **přímého vývoje**. V tomto případě organismus z definice nemá žádné larvální stádium a veškerý embryonální vývoj probíhá uvnitř vejce nebo rodičovského jedince. Takto vzniklý samostatný volně žijící jedinec se již od začátku podobá dospělci, obvykle s výjimkou pohlavních orgánů a velikosti. S přímým vývojem se setkáváme tu a tam i u primárně mořských živočichů (z všeobecně známých skupin jsou to například hlavonožci), je však až na nepatrné výjimky součástí životního cyklu suchozemských skupin (je potřeba si samozřejmě uvědomit, že je zde řeč o primárních larvách, nikoli o „larvách“ hmyzu a podobně, jak bylo zmíněno výše). Není to nijak překvapivé, planktonní larva by se na souši těžko prosadila. Poněkud překvapivý může na první pohled být méně častý výskyt larev u sladkovodních živočichů. S larvárními stádii se v tomto případě setkáváme jen u skupin do nedávna (v geologickém čase) mořských (u nás například invazní slávička mnohotvárná – *Dreissenia polymorpha*), případně tam, kde mají larvy jiný než planktonní způsob života (jako jsou parazitické glochidie ostatních druhů našich mlžů). Důvodem pro odlišné životní cykly mořských a sladkovodních druhů by mohla být například větší stabilita mořského prostředí, větší diverzita planktonních organismů coby potravy larev a patrně i větší tlak predátorů (druh s přímým vývojem vyprodukuje o několik řádů méně mláďat, než druh s planktonními larvami – viz dále).

S typem výživy larev (nebo obecně nedospělých stádií) živočichů se tak pojí i jedna zásadní ekologická souvislost, a to jsou různé životní strategie. Při rozmnožování má organismus „na výběr“ ze dvou možností, jak investovat energii potřebnou na produkci potomstva. V případě r-strategie organismus produkuje potomky s malým množstvím zásob, v co nejkratším čase a většina energie je vložena do jejich množství. K-strategové naopak produkují menší množství dobře zásobených, zpravidla větších potomků, lépe připravených odolávat vnějšímu prostředí. Životní strategie jsou pojmem relativním, vždy záleží na tom, které dva organismy

porovnáváme. V reálném světě se také nevyskytují jen v extrémních variantách, nýbrž se spíše jedná o pestrout plejádu více K- či r-strategů (proto se často mluví spíše o r–K kontinuu). Souvislost životních strategií a vývoje živočichů je zjevná – organismy s planktotrofními larvami obvykle představují exemplární případ r-strategie, kdy dochází k produkci tisíců mikroskopických larev s minimálním množstvím zásobních látek, které si energii na svůj vývoj získávají vlastními silami. Tvorba žloutku u druhů s lecitrofním vývojem je naproti tomu příkladem tendence dané skupině ke K-strategii. Investice do žloutku je z pohledu rodiče nezanedbatelná, a i počet potomků je oproti planktotrofně se vyvíjejícím příbuzným druhům znatelně menší.

V následujících několika podkapitolách se pokusíme shrnout specifika vývoje jednotlivých skupin živočichů. Neberte jej však jako seznam k zapamatování, zvláště pak rozličných názvů pro larvální stádia. Ačkoli bylo snahou počet pojmenování co nejvíce zredukovat, nešlo to vždy jednoduše. Pro představu o nelehkosti tohoto úkolu je potřeba si uvědomit, že v podstatě každý, kdo se začal danou skupinou živočichů zabývat, zavedl pro jejich larvy vlastní označení, někdy i několik pro různá stádia. Více než jinde se zde tak potýkáme s nadbytkem terminologie, že některý typ larev má různá pojmenování, někdy i v závislosti na tom, o jak staré larvy se jedná.

Houbovci

Tělní strukturou jedni z nejjednodušších dnes žijících živočichů, zástupci evoluční linie sesterské ostatním živočichům, přisedlí, nepohybliví filtrátoři. Mikroskopickou potravu přijímají prostřednictvím límečkových buněk (choanocytů), připomínajících buňky trubének (Choanoflagellata), „prvků“ velmi blízkým živočichům. Kromě nich se v jejich těle tvořeném dvěma vrstvami buněk a vyplní mezi nimi nacházejí i opěrné jehlice, měňavkovité buňky a na povrchu těla epitelu podobná struktura tvořená plochými buňkami – pinakocyty. To vše jsou živočišné houby, dnes správněji česky houbovci (Porifera). V současné době tento řád tvoří čtyři rozdílné skupiny lišící se mimo jiné typem opěrného skeletu – plakiny (Homoscleromorpha), rohovití (Demospongiae), vápenatí (Calcarea) a křemíť (Hexactinellida). Co se týká larválního vývoje, jsou houbovci krásným příkladem výše zmíněného nahromadění terminologie. Celkem se u různých skupin odlišuje sedm typů larev (jen pro zajímavost, jedná se o amphiblastuly, calciblastuly, trichimelly, disphaeruly, parenchymelly, coeloblastuly a cinctoblastuly). Všechny tyto larvy se vyznačují víceméně kulovitým tvarem, obrveným povrchem a obsahem výztužných jehlic. Jak už názvy některých z nich naznačují, jedná se o stádium odpovídající blastule. Larvy houbovců jsou planktonní, volně plovoucí ve vodním sloupci. U většiny zástupců kupodivu **nedochází k vnějšímu oplození**. Spermatické buňky vypuštěné volně do vody pohlcuje druhý jedinec prostřednictvím choanocytů (límečkových buněk) podobně jako částičky potravy. Z choanocytů se poté samčí pohlavní buňky dostávají k oocytům uvnitř těla houbovce. Zajímavé

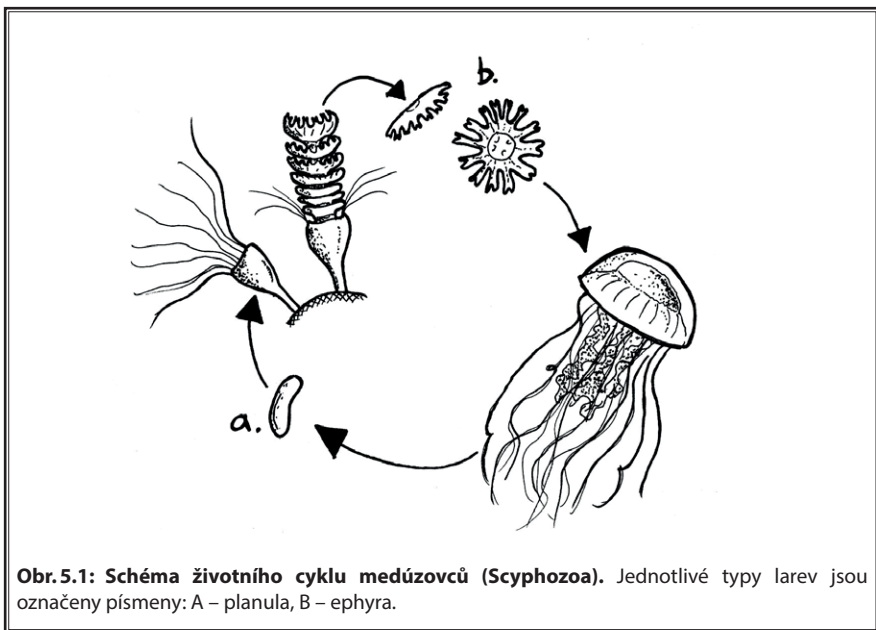
je i to, že se mezi skupinami liší způsob rýhování vajíčka – u některých druhů se dělí pravidelně, u jiných spirálně a jsou i skupiny, kde je rýhování zcela chaotické. K metamorfóze v dospělce dochází jednoduše přisednutím larvy na podklad, jejím zploštěním a růstem dospělého houbovce. Některé skupiny rohovitých houbovců, včetně sladkovodních, mají přímý vývoj bez planktonní obrvené larvy.

Kromě pohlavního rozmnožování, které dává vznik larvám, je celá řada houbovců schopná **nepohlavního množení**. Dochází k němu například rozdělením těla při jeho poškození, případně oddělením části kolonie dospělců (houbovci jsou schopní velice dobře regenerovat, především díky tomu, že si jejich buňky zachovávají po celý život schopnost dělení a přeměny v jiný buněčný typ, zároveň vazby mezi nimi nejsou tak silné, jak je u ostatních živočichů zvykem – houbovec rozmělněný na suspenzi buněk je schopen se „slézt“ dohromady a dále fungovat). Některé druhy, mezi nimi i u nás se vyskytující sladkovodní zástupci, vytvářejí za účelem nepohlavního rozmnožování (a mimo jiné i přezimování) specializované útvary – **gemule**. Jedná se o kulovité mnohobuněčné útvary obalené ochrannou vrstvou, které se vytvářejí uvnitř těla houbovce. Gemule jsou vyloučeny z těla, u našich druhů se dostávají ven při úhynu a rozpadu rodiče na konci sezony. Po přezimování dávají vznik dospělým jedincům (koloniím), geneticky identickým s původní houbou.

Žahavci

Žahavci (Cnidaria) jsou další poměrně starobyloou skupinou živočichů. Její zástupci, tvořící tři podkmeny, existují ve dvou životních formách – jako přisedlí polypi a volně plovoucí medúzy. Vzhledem k pестrosti jejich způsobů života se vyznačují někdy i značně komplikovanými životními cykly. V základním schématu může životní cyklus u druhu, který má jak medúzy, tak polypy, vypadat následovně. Po oplození vajíčka ve vnějším prostředí z něj vzniká obrvená larva – **planula**. Planuly jsou v zásadě volně plovoucí obrvené gastruly, pohybující se ve vodním sloupci. U některých skupin, jako jsou korálnatci (Anthozoa), planula přijímá potravu, u medúzovců (Medusozoa) zpravidla ne. U všech skupin dochází poměrně rychle k metamorfóze planuly v polypové stádium. Vzhledem k tomu, že žahavci patří mezi dvoulisté živočichy (Diblastica), a tedy mají pouze dva zárodečné listy (ekto- a entoderm), není v tomto případě metamorfóza nijak dramatický proces. Planula přisedne na povrch ústním otvorem (blastoporem) nahoru a dospělý polyp vznikne přímo z larvy.

Druhou částí životního cyklu je vznik medúzy. Zde se setkáváme s dalším typem larvy, ephyrou. Nejedná se o larvu v pravém slova smyslu, která by vznikala z oplozeného vajíčka a reprezentovala by úplně nového mladého jedince. **Ephyra** vzniká nepohlavně, procesem strobilace, kdy se v oblasti ústního otvoru a chapadel polypa odškrkují mladé medúzky. Ephyra má diskovitý tvar s náznakem chapadel na okrajích. Žije planktonním způsobem života a postupně dorůstá v dospělou medúzu. Vzhledem ke způsobu vzniku je ephyra a tedy i dospělá medúza oproti polypovi v typickém případě přetočená o 180°. Strobilaci mohou vznikat z jednoho



polypa desítky medúz, které se postupně odškrucují (jak je typické pro medúzovce – Scyphozoa), zatímco u jiných druhů oddělí vždy jen jedna (např. hydromedúzy některých polypovců – Hydrozoa, případně čtyřhranky – Cubozoa). Celý životní cyklus je znázorněn na **obr. 5.1**.

Žahavců na první pohled podobné, ale samostatnou linii tvořící, jsou žebernatky (Ctenophora). U nich se s larvami nesetkáváme, oplozená vajíčka se vyvíjejí přímo v planktonního dospěléce.

Lophotrochozoa

Zatímco předcházející skupiny byly morfologicky jednotné, živočichové, které spojuje (tedy, samozřejmě, kromě jejich vzájemné příbuznosti) shodný typ larvy – trochofora, tvoří vzhledově značně nesourodou skupinu. Trochoforovou larvou se vyznačují zástupci kroužkovců (Annelida), měkkýšů (Mollusca) a některých dalších méně známých skupin, jako jsou sumýšovci (Sipunculida), rypohlavci (Echiura) a mechovnatci (Entoprocta). Dohromady s mechovkami (Ectoprocta), ramenonožci (Brachiopoda) a pásnicemi (Nemertea), patří všechny tyto skupiny do velké evoluční linie nazvané Lophotrochozoa, nemající dosud český název. Jak už název dává tušit, trochoforové larvy jsou jedním z nejočividnějších znaků, které tuto skupinu jinak velmi rozličných živočichů spojuje. První část názvu skupiny pak odkazuje na lofofor, věnec drobných chapadel asociovaný s ústní částí živočicha, kterým se vyznačuje část zástupců, jako jsou mechovky.

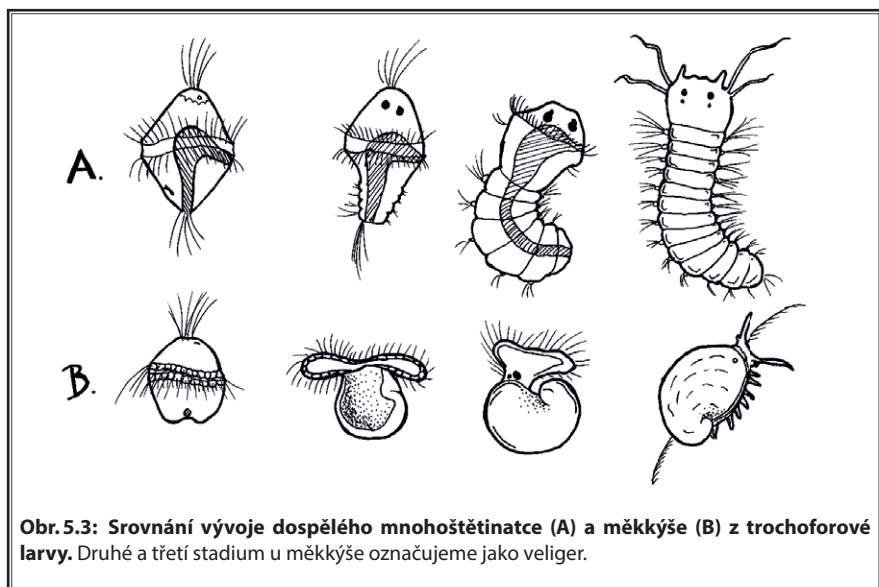
Uvědomíme-li si, jak moc se od sebe liší dospělci výše jmenovaných skupin, dejme tomu žížala, hlemýžď a chobotnice, musíme se podívat tomu, jak nerozlišitelné trochofory různých druhů jsou. Vyznačují se kulovitým až dvojkužellovitým tělem s několika charakteristicky rozmístěnými pásy a svazky brv (viz **obr. 5.2**). Trávicí soustava je zalomená do tvaru písmene L, s ústním otvorem na straně a řitním na spodním pólu larvy. Na obou pólech se nacházejí svazky brv sloužící k usměrňování pohybu larvy. Nad a pod ústním otvorem se nacházejí obrvené pásy, napomáhající kromě pohybu i příjmu potravy – jejímu nahánění k ústům. Důležitou částí larvy je apikální orgán – nervová zauzlina umístěná na horním pólu larvy (lat. *apex* – vrchol), mající mimo jiné i smyslové funkce, je propojený s apikálním svazkem brv a u řady druhů jsou s ním asociované světločivné skvrny.

Obr. 5.2: Trochofora.

Vylučovacími orgány většiny dospělých „lofotrochozoí“ jsou metanefridie, tvořené nálevkou uvnitř tělní dutiny živočicha a na povrch těla samostatně ústícím kanálkem (ve kterém obdobně jako u savčích nefronů dochází k opětovnému vstřebávání vody a minerálních látek z primární moči). U jejich larv trochoforového typu je vylučování zajištěno **párem protonefridií**, ústrojů, se kterými se lze jinak setkat například u ploštěnců a tvořeným plaménkovými buňkami (homologickými choanocyty u houbovců).

Trochoforové larvy jsou vždy planktonní, ve většině případů planktotrofní. Pomocí obrvených pásů aktivně přijímají potravu v podobě mikroskopického planktonu. U několika skupin však nacházíme lecitrofní variantu, kdy larva aktivně potravu nepřijímá, energii pro další vývoj získává ze žloutku a doba její volně plovoucí existence je značně zkrácená. Role larvy spočívá v tomto případě hlavně v rozšiřování se na větší vzdálenost. Velmi záhy dochází k metamorfóze. Žloutkem zásobené trochofory lze nalézt u sumýšovců a některých druhů mnohoštětinatých kroužkovců, například nereidka (*Nereis*) a palolo (*Eunice*).

Metamorfóza trochofor probíhá různými způsoby v závislosti na skupině. Zde se pro jednoduchost zaměříme pouze na dvě největší skupiny – měkkýše a kroužkovce. V případě kroužkovců se trochofora vyskytuje v životním cyklu mnohoštětinatců (Polychaeta), zbylé skupiny – jako jsou opaskovci (Clitellata) a hlubokomořské



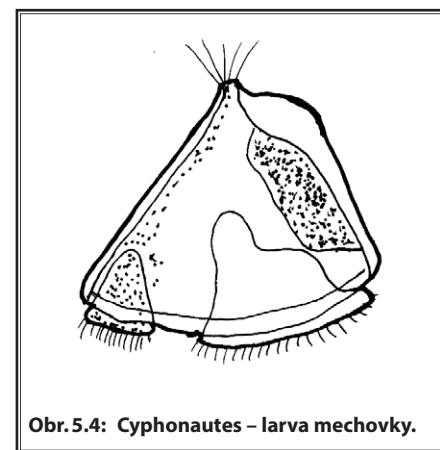
bradatice (Pogonophora) – se vyznačují přímým vývojem¹ (viz **obr. 5.3**). Metamorfóza u nich probíhá prostřednictvím postupného přirůstání tělních článků. Apikální (vrchní) část larvy se stane prvním článkem dospělého – prostomiem, zachován zůstává i řitní otvor a jeho okolí, coby článek poslední. V oblasti mezi larválními ústy a řitním otvorem začínou postupně přirůstat nové články těla, následkem čehož vzniká typicky „červovité“ protažené tělo dospělého. Apikální orgán larvy dává vzniknout hlavovým gangliím (zauzlinám) dospělého a nervová vlákna vedoucí z něj směrem k řitnímu póru se postupně prodlužují, v každém nově vzniklém článku těla se vytvoří pár tělních ganglií a tímto způsobem vzniká pro kroužkovce typická žebříčková nervová soustava.

Odlišně probíhá metamorfóza u druhé skupiny – měkkýšů. Trochofora se vyskytuje u některých zástupců napříč celým kmenem, s výjimkou hlavonožců, kteří mají pouze přímý vývoj. Trochofora se během metamorfózy přeměňuje v další typ larvy, kterému se říká **veliger**. Jedná se o larvu větší velikosti, nesoucí na sobě základ budoucí schránky, s vířivým aparátem (který má původ v obrvených pásech trochofory) okolo ústního otvoru. Stejně jako u trochofory se jedná o planktonní larvu. Veliger se pak postupně mění na dospělého, místo vířivého aparátu se vyvíjí svalnatá noha, pokračuje růst schránky a živoch se stává více bentickým (žijícím na dně). U celé řady druhů došlo k redukci životního cyklu a larva se líhne již jako veliger a trochoforové stádium není zachováno. Příkladem takového zjednodušeného

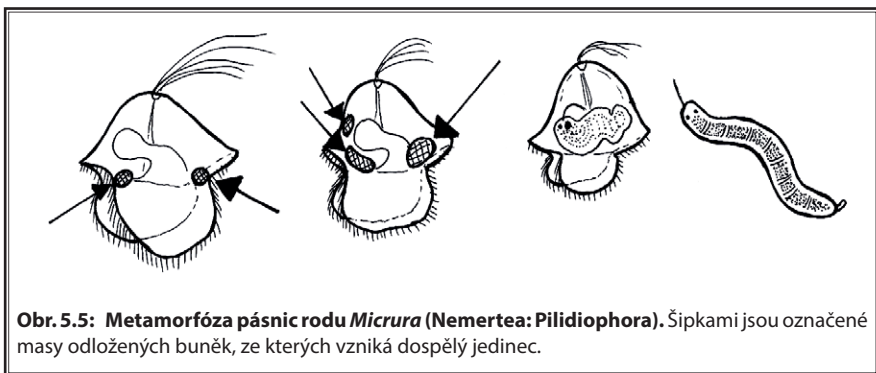
¹Podle současných poznatků především na základě molekulární biologie jsou vnitřní skupinou kroužkovců i výše zmínění sumýšovci (Sipunculida) a rypohlavci (Echiura) a zatím zatajovaní lilijcovci (Myxozoa). Trochoforou se tak v rámci této linie vyznačují kromě mnohoštětinatců i tyto tři skupiny.

vývoje je ontogeneze i u nás žijící invazní slávičky mnohotvárné (*Dreissena polymorpha*).

Na začátku kapitoly jsme zmínili, že v rámci skupiny Lophotrochozoa existují skupiny, které trochoforu nemají (a nebo se tak jejich larvy neoznačují). Především to jsou pásnice (Nemertea), ramenonožci (Brachiopoda) a mechovky (Ectoprocta). Jak to u nich vypadá? Ramenonožci se vyznačují planktonními „larvami“, které základní stavbou těla více méně připomínají dospělého. Mají náznaky schránek, loforu (věnec chapadel okolo ústního otvoru) a ani metamorfóza není nijak dramatická. Larvální stádium u nich jednoduše vyrostle v dospělého. Mechovky, koloniální živočichové známí i z naší fauny, také mají planktonní larvu – cyphonautes. Najdeme ji u mořských zástupců této skupiny, jedná se o obrvený planktonní organismus, odlišující se od trochofory především svým tvarem (je kuželovitá – viz **obr. 5.4**). Věnce brv okolo ústního otvoru, apikální orgán a další znaky naznačují, že podobnost s trochoforou zde zřejmě nebude čistě



5.A Disperzní stadia parazitů. Kapitola věnující se larvám bezobratlých by nebyla kompletní, kdyby se v ní neobjevila zmínka o živočišných parazitech, především pak těch vnitřních. Tato **ekologická skupina** (tedy definovaná stylem života, nikoli příbuzností) totiž oplývá mnoha rozličnými larválními stadii, kterých se v životním cyklu jednoho druhu může vystřídat i několik. Pro endoparazity tolik typická komplikovanost životních cyklů je dána především nutností se přizpůsobit různým hostitelským druhům a šířit se mezi nimi. Larvy jsou totiž velmi často jediný článek životního cyklu, ve kterém se parazit může šířit jak mezi hostiteli, tak prostředím. Typickým příkladem endoparazita jsou motolice (Trematoda), kde se v rámci životního cyklu řady druhů setkáme s jednoduchou obrvenou larvou – **miracidium**, sloužící ve většině případů k infikování prvního meziphostitele ve vodním prostředí. První hostitel pak produkuje **cerkárie**, larvy již podobné dospělci (včetně páru přísavek), ale s ocáskem sloužícím k pohybu ve vodním sloupci, které aktivně vyhledávají a invadují definitivního hostitele. Řada larválních stadií endoparazitů (včetně některých motolic) není aktivně pohyblivá, ale naopak setrvává v metabolickém klidu ve tkáních meziphostitele. Jak se dá očekávat, s touto strategií se setkáváme u skupin, kde se definitivní hostitel infikuje pozřením meziphostitele. Tuto strategii můžeme pozorovat u řady tasemnic, kdy je larválním stadiem **boubel (cysticercus)**, případně u larev hliště svalovce stočeného (*Trichinella spiralis*). Ve stadiu larvy se řada druhů endoparazitů dokáže nepohlavně namnožit. Příkladem jsou například cysty tasemnic rodu měchožil (*Echinococcus*), ve kterých z jedné larvy mohou vzniknout desítky dalších.



Obr. 5.5: Metamorfóza pásnic rodu *Micrura* (Nemertea: Pilidiophora). Šipkami jsou označené masy odložených buněk, ze kterých vzniká dospělý jedinec.

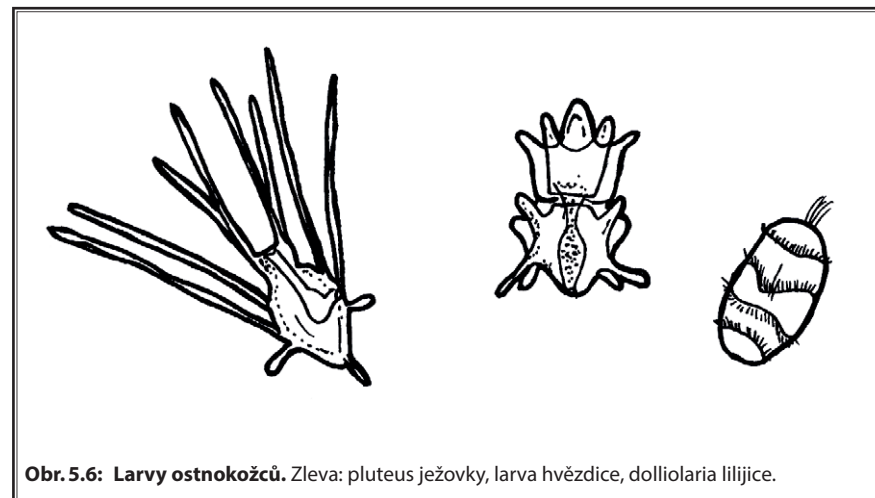
náhodná. Metamorfóza opět probíhá tak, že z celé larvy, usazené na podklad, vyroste dospělec.

Z pohledu biologie larev nejzajímavější jsou z těchto tří skupin pásnice (Nemertea). Jedná se o malé až velmi velké (několik metrů) červovité živočichy, ve většině případů dravé, vyznačující se vychlípitelným chobotem (proboscis) a jedovými žlázami. Valná většina pásnic je mořská, známe ale i druhy sladkovodní (včetně jednoho, pásemníčky sladkovodní – *Prostoma graecense*, žijící i v ČR), ba i několik suchozemských, vyskytujících se například v pralesích jihovýchodní Asie (rod *Geonemerthes*). Larvu obvykle nemají, u jedné mořské linie nicméně najdeme planktonní stadium – pilidium², opět přítomností apikálního orgánu, věnců brv a jiných tělních struktur značně připomínající trochoforu. Odlišným je především tvar těla, kdy larva pásnic ze všeho nejvíc připomíná plodnici hub (Fungi) s kuželovitým „kloboukem“ a užší „nohou“. Od ostatních zmíněných skupin se pásnice odlišují především způsobem metamorfózy. Tělo larvy totiž z velké části zaniká, dospělý organismus s trochou nadsázky vyrostе okolo larválního střeva a na první pohled připomíná endoparazita žijícího v těle larvy. Dospělec vyrůstá v larvě kolmo na její tělní osu, což je v rámci skupiny Lophotrochozoa značně netradiční (viz **obr. 5.5**). Dospělé pásnici dají vzniknout tzv. odložené buňky, které po dobu existence larvy zůstávají v nediferencovaném stavu a až teprve v době metamorfózy se začnou dělit a specializovat. Vlastnosti vývoje, které se u pásnic zdají být nestandardní a přinejmenším v rámci standardních bezobratlých poněkud zvláštní, jsou u další linie bezobratlých, ostnokožců, pravidlem.

Ostnokožci (a polostrunatci)

Ostnokožci (Echinodermata) zahrnují všem (minimálně z dovolené) jistě dobře známé hvězdice, ježovky, hadice, lilijice a sumýše. V rámci dnešních živočichů mají zcela unikátní stavbu těla s podkožním vápenatým skeletem, radiální (paprscitou) symetrií, a především pak systémem cév vyplněných vodou (ambulakrální

²Ne zase tak překvapivé se tato skupina jmenuje Pilidiophora, tedy z lat. pilidium (ve svém životním cyklu) nesoucí.



Obr. 5.6: Larvy ostnokožců. Zleva: pluteus ježovky, larva hvězdice, dolliolaria lilijice.

soustava), prostupujícím celým tělem a ovládajícím mimo jiné početné panožky coby hlavní orgány pohybu. Všichni ostnokožci jsou bentičtí (na dně žijící), jednotliví jejich zástupci se však velmi liší stavbou těla a potravní specializací. Najdeme zde jak skupiny dravé (hvězdice), tak detritivorní (sumýši), druhy seškrabující povlaky řas a jiných organismů z povrchu (ježovky), i přisedlé filtrátory (lilijice). Jako jedna z mála velkých skupin jsou ostnokožci výhradně mořští, žádné sladkovodní a tím méně suchozemské zástupce neznáme. Kromě několika málo druhů, vyznačujících se přímým vývojem, procházejí všichni ostnokožci stádiem planktonní larvy. Pro představu o fylogenetickém kontextu je třeba připomenout (viz **kap. 2.2**), že se na rozdíl od předchozích skupin jedná o zástupce druhoústých. Je tak na místě si uvědomit, že je tak dejme tomu sumýš mnohem blíže příbuzný člověku než pásnici, plži nebo švábovi.

Rozmanitost tělních plánů dospělých ostnokožců u jejich larev nenacházíme. V podstatě lze u ostnokožců odlišit dva typy larev. Prvním z nich je **dolliolaria**, kterou najdeme u lilijic (Crinoidea). Oválným tvarem, trávicí soustavou do L, několika pásů brv okolo těla sloužícími k pohybu a apikálním svazkem brv by na první pohled mohla připomínat trochoforu. Způsobem vzniku v rámci embryogeneze i vnitřní strukturou (především přítomností tělní dutiny – coelomu) se od podobných larev prvoústých liší (viz **obr. 5.6**). Druhý typ larev se nejčastěji nazývá **pluteus** (ačkoli i zde vznikla řada v zásadě nadbytečných názvů pro larvy jednotlivých skupin) a je široce rozšířený u téměř všech skupin ostnokožců. Tento typ larvy se vyznačuje přítomností kratších či delších laloků, u některých tvořících dlouhé výběžky, vyztužených vápenatými jehlicemi, které jí dodávají rigidní tvar nejvíce asi připomínající ostny vybavený náprstek nebo složený deštník. Pohybovým orgánem jsou opět obrvené pásy, jejichž počet je závislý na skupině, ke které daný druh patří.

Larvy ostnokožců vznikají ze zygoty naprosto ukázkovým radiálním rýhováním, kdy se buňky dělí pokaždé ve stejné rovině. Ke gastrulaci dochází vchlípením povrchové vrstvy dovnitř kulovitěho embrya. Ústní otvor larvy se prolamuje na opačné straně prvořeva, než se nachází prvoústa (která vznikají gastrulací). To je jeden ze znaků, který navedl starší generace zoologů i bez pomoci molekulárních metod zjišťování příbuznosti organismů, k dnes stále potvrzovanému názoru, že jsou ostnokožci součástí skupiny druhoústých (Deuterostomia), a tedy blíže příbuzní nám, strunatcům, než jiným skupinám bezobratlých. Až potud je vývoj ostnokožců přímo učebnicový (a to nejen obrazně – kulatá embrya ve středoškolských učebnicích, na kterých se demonstuje podstata gastrulace, rýhování a dalších procesů, jsou embrya ježovek. Pokud by na jejich místě bylo embryo savce, málokterý student by se v ontogenezi živočichů neztratil). Jak už bylo předestřeno na konci předchozí kapitoly, jejich další osud již tak ukázkový a standardní není. Dospělý živočich se zakládá z populace odložených buněk v jednom z coelomových váčků a „vyroste“ okolo ústního otvoru larvy, tělní osa vznikajícího dospělého je o 90° přetočená oproti ose larvy. Jak dospělec dorůstá, postupně spotřebovává energetické zásoby larvy, takže ta se postupně zmenšuje a degeneruje. Nakonec ji dospělec zcela přeroste, vstřebá zbytky larválních tkání a stává se benthickým. Zřejmě právě vývoj z odložených buněk nezávisle na larvální stavbě těla, umožnil ostnokožcům vytvořit dospělé s tělní organizací zcela odlišnou od příbuzných živočichů. Především radiální symetrie se všemi s ní souvisejícími znaky, například méně centralizovanou nervovou soustavou, a ambulakrální soustava jsou znaky, které by „běžnou“ přeměnou larvy v dospělého vznikly asi jen těžko (viz **obr. 5.7**).

Další skupinou druhoústých živočichů blízce příbuznou ostnokožcům jsou polostrunatci (Hemichordata). Patří mezi ně žaludovci (Enteropneusta) a křídložábří (Pterobranchia) a vyznačují se červovitým tělem členěným na tři tělní oddíly. Jedná se o benthické tvory, často žijící skrytě zahrabaní ve dně. Larva polostrunatců se nazývá **tornaria** (viz **obr. 5.8**) a tvarem a stavbou těla připomíná larvy některých ostnokožců. Jméno získala díky tomu, že když plave, protáčí se okolo své osy (z *tornare* – točit se). Způsobem pohybu se tedy od pluteů ostnokožců odlišuje. Další významná odlišnost spočívá v osudu této larvy. Na rozdíl od příbuzných s revolučním způsobem vývoje z odložených buněk u polostrunatců dochází k celkem konvenční přeměně celého těla larvy na dospělého. Jeden z druhů žaludovců, bez českého názvu, *Planctosphaera pelagica*, se na rozdíl od ostatních skupin vyznačuje planktonním způsobem života i v dospělosti, malou velikostí, kulovitým tvarem a chybějícím členěním těla na oddíly. Patně se zde setkáváme s příkladem **neotenie**, jevu, kdy do dospělosti zůstávají zachované larvální znaky.

Korýši

Touto kapitolou se dostáváme k velmi významné skupině živočichů, která co do počtu druhů, jedinců a biomasy v současné době výrazně dominuje celé živočišné říši – členovcům (Arthropoda). V rámci nich se setkáváme s celou řadou



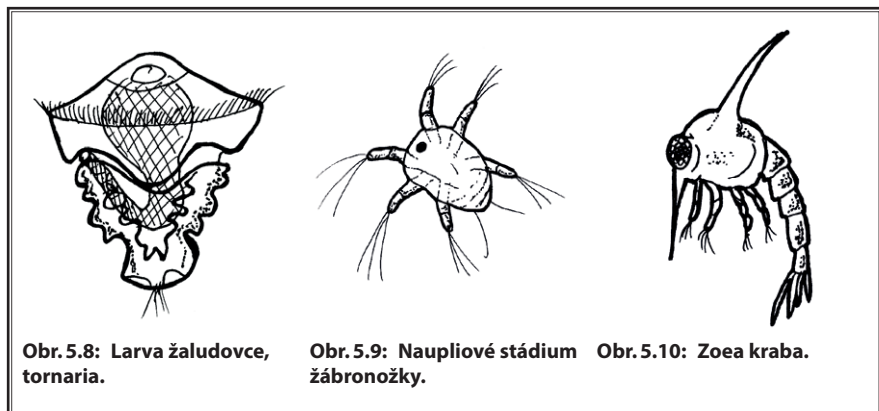
Obr. 5.7: Metamorfóza ostnokožců na příkladě ježovky. Šipka označuje odložené buňky, ze kterých vzniká dospělý jedinec.

přizpůsobení a životních strategií, ostatně největší jejich skupinou (hmyzem) se bude zabývat celá následující kapitola. V rámci členovců existuje několik velkých skupin – stonožkovci, klepítkatci a korýši (podle současných poznatků spolu s hmyzem coby vnitřní skupinou). Jak stonožkovci, tak klepítkatci, stejně jako drápkovci a želvušky (nepatřící ani do jedné ze zmíněných velkých skupin), se vyznačují více méně přímým vývojem („larva“ klišé je přece jen až na jeden pár končetin a pohlavní soustavu značně podobná dospělci). Jediná skupina, která do rozsahu kapitoly o larvách spadá, jsou právě korýši, kde přinejmenším u některých linií najdeme různá planktonní stádia³.

Co se týká korýšů, jedná se o všeobecně známou a druhově bohatou linii členovců. Rozmanitost tělních plánů a velikostí je u nich dokonce mnohem větší než u hmyzu. Najdeme mezi nimi zástupce mikroskopické (například buchanky – Copepoda) i až několik kilogramů vážící (známí humři, langusty a krabi, patřící mezi rakovce – Malacostraca). Někteří korýši jsou planktonní (buchanky, perloočky), jiní benthici (raci, krevety), ba dokonce i trvale přisedlí filtrátoři s redukovanou stavbou těla (svijonožci – Cirripedia). Existují druhy mořské (to je zřejmě primární strategie), sladkovodní, trvale i přechodně suchozemské (do první skupiny patří například stínky a svinky, zástupci stejnonožců – Isopoda, do druhé krabi, pousťevníčci a jim podobní). Jednou z široce rozšířených vlastností, která korýše spojuje, je inkrustace jejich kutikuly uhličitánem vápenatým.

Řada druhů, především těch sladkovodních a suchozemských prochází přímým vývojem, většina zástupců ale ve svém životním cyklu larvy nepostrádá. Larvální stádia korýšů jsou několika typů. Tím nejjednodušším je **nauplius** (viz **obr. 5.9**). Jedná se o planktonní larvu drobné až mikroskopické velikosti, od dospělého se liší kulovitým tvarem (daným absencí zadečkových článků – celá larva je v podstatě tvořena hlavohrudí), pouze šesti páry končetin a přítomností jednoho nepárového naupliového oka. Nauplius je larvou planktonní a s malým množstvím žlutku, potravu přijímá prakticky hned po vylhnutí. Z těch nejznámějších skupin se

³A samozřejmě hmyz, kde především u druhů s proměnou dokonalou jsou larvální stádia k poznání odlišná od dospělců. Věnovat se mu ale bude celá následující podkapitola.



Obr. 5.8: Larva žaludovce, tornaria.

Obr. 5.9: Naupliové stádium žábronožky.

Obr. 5.10: Zoea kraba.

s naupliovým stádiem setkáváme u žábronožek, buchaneček a vznášivek. Buchančky a vznášivky (Copepoda) jsou zajímavé tím, že na rozdíl od jiných se jedná o skupinu s určitými prvky neotenie. Jedním z larválních znaků, které si ponechávají do dospělosti, je právě naupliové oko, na rozdíl od většiny korýšů, kde tato struktura zaniká, a oči dospělců jsou složené.

Dalším typem larvy je **zoea** (viz obr. 5.10), která se již více podobá dospělcům, a to včetně očí a dlouhého mnohočlánekového zadečku. Tvarem těla ze všeho nejvíce připomíná některé krevety, ve vodním sloupci se pohybuje pomocí zadečkových a hrudních končetin. Tento typ larev se vyskytuje u mořských zástupců desetinožců (Decapoda), přičemž vzhled těchto larev se příliš neliší ani u tak tvarově rozdílných skupin, jako jsou krabi, langusty nebo krevety. Další vývoj larev směřuje právě k postupnému rozrůznění jednotlivých skupin (u krabů redukce zadečku a jeho přesunutí pod tělo apod.) a k přechodu k bentickému způsobu života.

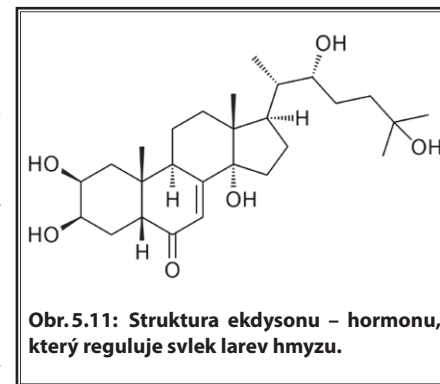
5.2 Ontogenetický vývoj hmyzu

Larvální vývoj hmyzu nepředstavuje klasický nepřímý vývoj, který pozorujeme například u některých měkkýšů nebo kroužkovců. U nich totiž larvální stádium představuje pohyblivou, volně žijící gastrulu. Larva hmyzu je naproti tomu zcela kompletním živočichem, pouze jinou životní formou, než jakou je dospělec. Členovci (jakož i ostatní živočichové ze skupiny Ecdysozoa (viz předchozí kapitola) však dost možná žádnou pohyblivou, volně žijící gastrulu jako larvu nikdy neměli. Ke gastrulaci zde tedy dochází ve vajíčku. Z vajíčka se u hmyzu následně líhne již onen hotový organismus. Zvíře, které se vyklube, je však zpravidla dospělec vcelku nepodobný – buďto vypadá jako jeho jakási „zjednodušená verze“, nebo vypadá úplně jinak. Je také prakticky vždy podstatně menší. Na tomto místě se hodí zmínit i určitý paradox – poslední stádium larvy hmyzu s proměnou dokonalou bývá zpravidla naopak o něco větší než dospělec. Při vylíhnutí je však larva zcela drobná a do velikosti dospělého musí teprve narůst. To není u hmyzu nikterak jednoduché – povrch hmyzího těla je totiž nejen ochranou, ale i vlastní oporou a výztuhou celého

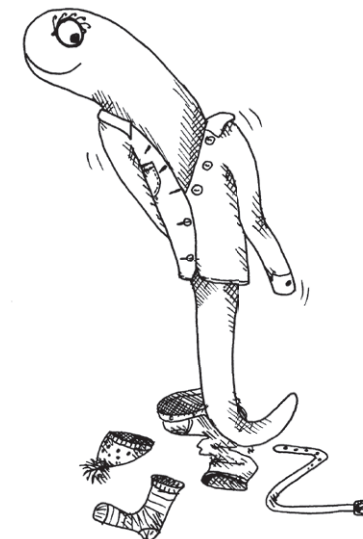
těla (proto říkáme, že hmyz má vnější kostru – **exoskelet**, zvaný též **kutikula**). Kutikula tvořená nepružným chitinem prakticky žádný růst neumožňuje – chová se v praxi jako jakási plechovka, ve které je živočich uzavřen, a aby mohl vyrůst, musí jednou za čas z plechovky vylézt a utvořit si novou, větší. Hmyz to tak skutečně dělá – jednou za čas, když už se larva do staré kutikuly nevejde, dojde ke **svleku (ekdyzi)**. Svlečání hmyzu je velice zajímavý proces, který je centrálně řízen několika hormony ze skupiny tzv. ekdysteroidů, zejména pak **ekdysonem**. Tento mechanismus sdílí členovci například i s hlísticemi, tedy dalšími zástupci skupiny Ecdysozoa. Když se hmyz do staré kutikuly už nevejde, začne se ze žlázy v předhrudí vyplavovat do těla ekdyson. Chitinová kutikula hmyzu není tvořena buněčnou tkání – tou je až pokožka (epidermis), která na ni zevnitř těsně přiléhá. Když se začne vyplavovat ekdyson, začne pokožka produkovat tekutinu do prostoru pod kutikulou, čímž dojde k odloučení kutikuly od pokožky. Následně začne pokožka produkovat kutikulu novou, zatímco stará praskne a je svléknuta – jedinec z ní fakticky vystoupí. Než nová kutikula zatuhne, jedinec skokově vyroste, aby pak byl znovu do příštího svleku uzavřen v pevné schránce. Podle jednotlivých svleků lze také velmi snadno rozlišovat jednotlivá stádia larválního vývoje hmyzu – tzv. **instary**. Stará kutikula je po ekdyzi odhozena pryč a lze ji tak v přírodě (či chovné nádobě) najít ve formě **svlečky (exuvie)**. Na exuvii můžeme snadno pozorovat, že při ekdyzi dochází ke svlečení skutečně veškeré kutikuly, včetně například vnitřní výstelky vzdušnic nebo zadního střeva.

Způsoby ontogeneze hmyzu

U hmyzu najdeme celou škálu nejrůznějších typů larválního vývoje, jakož i morfologických a ekologických specializací jednotlivých typů larev. Podívejme se nejprve na to, jakými způsoby může ontogeneze hmyzu probíhat. Ze školy jistě znáte dva učebnicové (a co do počtu druhů s danými typy ontogeneze skutečně



Obr. 5.11: Struktura ekdysonu – hormonu, který reguluje svlek larev hmyzu.



nejvýznamnější) příklady hmyzího vývoje – **proměnu nedokonalou (hemimetabolii)** a **proměnu dokonalou (holometabolii)**. Při proměně nedokonalé, která je u křídlatého hmyzu (Pterygota) evolučně původní, se z vajíčka líhne larva, která morfologicky i anatomicky připomíná malého dospělce, kterému zpravidla chybí řada orgánů, které v ontogenezi postupně narostou. Těmito orgány jsou například křídla nebo genitálie. Larva však samozřejmě má všechny základní tělní soustavy, které jí umožňují přežít – má tedy například plně vyvinutá střeva, ústní ústrojí, malpighické trubice nebo vzdušnice. Často mají larvy hmyzu s proměnou nedokonalou i roztodivné orgány, které jejich dospělci, žijící v jiném prostředí, naopak postrádají. Typickým příkladem takové situace jsou všelijaké vodní larvy, disponující orgány, které jim umožňují dýchat pod vodou. Larva hemimetabolního hmyzu postupem ontogeneze samozřejmě roste, resp. svléká se, až se dosvléká do pohlavně dospělého jedince. Jak ontogeneze postupuje, objevují se u pozdějších instarů larev postupně základy křídel nebo vnějších genitálií. Hmyz holometabolní má ontogenezi vcelku odlišnou – z vajíčka se líhne larva, která je dospělci často značně nepodobná a typické znaky dospělce, jako jsou například křídla nebo genitálie, se postupem ontogeneze u pozdějších instarů neobjevují. Posledním stádiem larválního vývoje hmyzu s proměnou dokonalou je pak **kukla**, tedy klidové stádium, kdy jedinec nepřijímá potravu a dochází zde mnohdy k radikální přestavbě těla. Kukla je také obvykle jediným stádiem mimo dospělce, kdy se u holometabolního hmyzu objevují základy křídel. U tohoto výčtu základních znalostí o ontogenezi hmyzu středoškolské učebnice zpravidla končí a, jak je jejich dobrým zvykem, zanechávají ve stínu mnoho dalších, zajímavých skutečností.

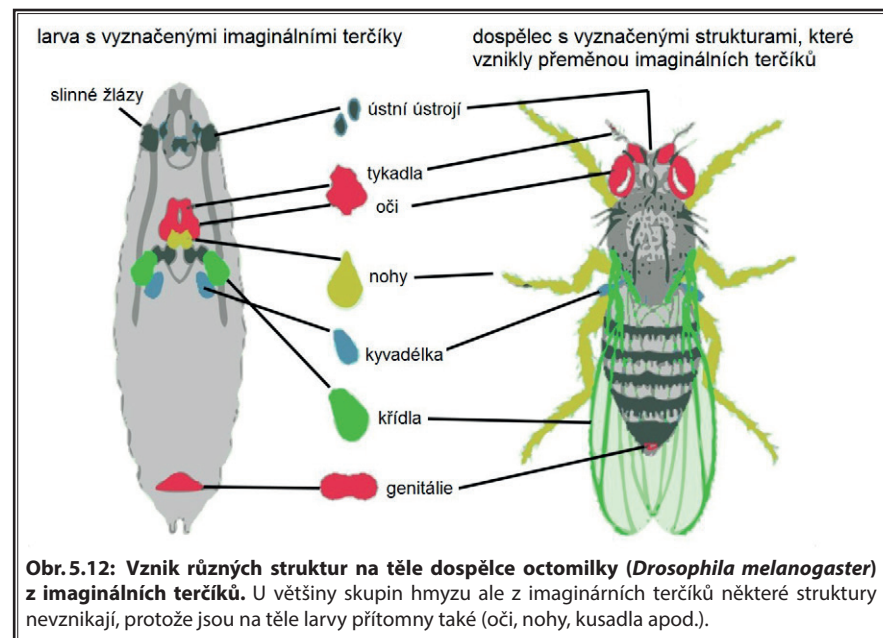
Systémy podobné holometabolii se kupříkladu netýkají jen hmyzu s proměnou dokonalou – složité ontogenetické systémy najdeme překvapivě i u hemimetabol. Týká se to například některých **trásněnek (Thysanoptera)**. Ty ve svém životním cyklu procházejí nejen klasickými stádii hemimetabolní larvy, ale i klidovými stádii, která připomínají kuklu. O pravou kuklu se tu nejedná, tato strategie vznikla u trásněnek zcela nezávisle na vzniku kukly u holometabol. Někdy dokonce trásněnký ve své ontogenezi procházejí ne jedním, ale rovnou několika klidovými stádii, než se promění v dospělé. Podobný systém najdeme i u některých mšicosavých (Sternorrhyncha), například u molic. Naopak u některých zástupců holometabolního hmyzu kukla druhotně znovu zanikla a jedinci se tak rozmnožují ještě ve stádiu larvy. Tomuto jevu říkáme **neotenie** a krom hmyzu jej jistě důvěrně znáte například od modelového obojživelníka axolotla mexického (*Ambystoma mexicanum*). Zatímco u axolotlů se neotenie týká obou pohlaví, u hmyzu obvykle existuje jen u jednoho – zpravidla u samice. Příkladem neotenie u samic holometabolního hmyzu jsou například **světlušky (Lampyridae)**, kde samice vypadají jako poněkud obtlouštější a širší larvy. U příbuzné skupiny dlouhoústcovitých (Lycidae) dokonce neoténické samičky některých zástupců tropického rodu *Platerodrilus* dorůstají délky několika centimetrů a trochu připomínají trilobity (pročež se těmto broukům v angličtině říká *trilobite beetle*).

Pozoruhodný způsob vývoje se týká také nejarchaičtějších linií hmyzu – **rybenek (Zygentoma)** a **chvostnatek (Archaeognatha)**. Jejich vývoj je svým způsobem sice trochu podobný hemimetabolii, ovšem s velmi podstatným rozdílem – po dosažení dospělosti se rybenka i nadále až do smrti svléká. U veškerého křídlatého hmyzu naproti tomu dospělci již další ekdysy neprocházejí. Občas se ale stane, že může ekdysy procházet stádium, které už dospělé značně připomíná – je například schopno letu. To je příklad **jepic (Ephemeroptera)**. Jepice mají vodní larvy (o jejichž zajímavé ekologické variabilitě si povíme později) a dospělci jsou létavý hmyz. Na rozdíl od veškerého ostatního křídlatého hmyzu je ale u jepic schopen letu nejen dospělce, ale i poslední larvální instar. Vodní larva se tedy nejprve promění v tzv. **subimago**, které už žije u vody, je schopno letu a na první pohled je k nerozeznání od dospělé jepice. I subimago se však ještě jednou svlékne – a vznikne tak dospělá jepice, která je schopna rozmnožování.

Krom všech možných variant hmyzí ontogeneze, které byly zmíněny, najdeme u některých zástupců ontogenetické systémy tak obskurní, až z toho jde hlava kolem. Zpravidla jde o systémy, které se, ač spolu fylogeneticky a často ani průběhem vůbec nesouvisí, souborně označují jako **hypermetabolie**, česky „nadproměna“. Vlakonoši hypermetabolního hmyzu jsou různí parazitičtí brouci, tedy například majky. **Majky (Meloidae)** zná jistě každý, který se zjara procházel jihomoravskými vinohrady – jsou to ti bachratí, bezkřídlí, prudce jedovatí brouci, kteří se zde hojně batolí po prašných cestách. Je až nevídané, jakým kolotočem proměn si taková líně lezoucí majka za svůj život už prošla. Z vajíček majek, která jsou zpravidla kladena pohromadě do jakéhosi hnízda, se líhnou drobné, velmi aktivně pohyblivé larvičky se silnými kusadly a dlouhýma nohama – tzv. **triungulini**. Tito triungulini, puzeni feromonální chemickou komunikací, všichni dohromady vylezou na nejbližší rostlinu, kde vytvoří kompaktní, kulovitý chuchvalec. Protože jsou triungulini zpravidla oranžoví, je tento chuchvalec dobře vidět a připomíná květ. Proto na něj dříve či později přiletí hostitel majky – samotářská včela, ke které se triungulini potřebují přichytit. Sice nepoznají, zda se přichycují na včelu či cokoliv jiného, co na chumel larev usedne či se o něj otře (bystrý návštěvník louky si občas může všimnout triungulinů, kteří se mu přichytili na kalhoty), nicméně larev je tolik, že se zpravidla alespoň pár z nich dočká a povede se jim přichytit na tělo toho správného hostitele. Jakmile se tak stane, nechají se šťastlivci odnést do hnízda, kde zalezou do včelích komůrek. Zde dochází k náhlé přeměně – triungulin se promění v tlustou, ponravě podobnou larvu, která se skoro nedovede pohybovat. Tato larva sežere nebohou larvu včely v komůrce, postupně se živí jejími zásobami, a roste. Časem se pak promění ve stádium ještě méně pohyblivé, které už dokonce ani nepřijímá potravu, jakousi „předkuklu“ zvanou prepupa. V dalším svleku se pak prepupa změní v pravou kuklu, z níž se nakonec po všech těch peripetiích vylihně dospělá majka.

Ještě propracovanější hypermetabolii disponují nejbližší příbuzní brouků, parazitičtí řasníci (Strepsiptera). U nich se jednak velmi extrémně projevuje neotenie, a jednak mají skutečně velmi specializovanou i samotnou ontogenezi. Samičky všech

řasníků krom jedné bazální čeledi jsou neotenické a celý svůj život tráví v zadečku hostitele, kterým může být opět například včela (ale také třeba vosík, kudlanka či křís). Jediné, co je ze samičky řasníka zvnějšku vidět, je srostlá hlava s prvním hrudním článkem, která ve formě jakési šupinky vystupuje mezi zadečkovými články hostitele. Samička řasníka zpravidla neklade vajíčka, nýbrž rodí živá mláďata – spoustu drobných, aktivně lezoucích larev, které se zde pro zmatení studentstva nenazývají triungulini, nýbrž triungulinidi. Před svým „porodem“ se navíc tyto larvy, vylíhnuvší se z vajíček v těle samice, mohou volně potulovat její tělní dutinou, což je vsutku unikátní fenomén mezi živočichy. Když se konečně vyklubou na světlo světa, mají podobný úkol, jako jejich skorejmenovci u majek – chytit se toho správného hostitele. Chumel tentokráte netvoří, zpravidla spíše čekají ve skutečném květu. Jakmile se jim podaří přichytit se toho správného hostitele, pronikají mezi články dovnitř jeho těla. Zde se promění v larvu, jejíž tělo je fakticky jen jakýsi obrovský vak. Schopnosti má však tento vak zcela nevídané. Ponejprv přesvědčí tělo hostitele, aby kolem larvy vytvořilo jakýsi ochranný obal ze své vlastní tkáně – ten chrání larvu před případnou imunitní reakcí. Larva následně roste, avšak svou jemnou a pružnou kutikulu vůbec nesvléká a vytváří si z ní další a další ochranné obaly svého těla. Během svého parazitování v těle hostitele způsobí, že se hostitel nemůže rozmnožovat (chová se tedy jako tzv. **parazitický kastrátor**). Samice řasníků se následně nekuklí, pouze vytvoří onu sklerotizovanou „šupinku“ z hlavy a části hrudi, kterou vystrčí mezi články ven. Samci naproti tomu projdou finální fází proměny a zakuklí se (příčemž část jejich kukly vystrkují ven z těla,



podobně jako samičky svou hlavohrud) a časem se promění v krátce žijícího dospělce, který vyhledá samičku v těle jiného hostitele a spáří se s ní.

Kukla – přelomový vynález holometabolního hmyzu

Kukla představuje jednu z klíčových novinek v evoluci hmyzu. K jejímu vzniku došlo jednou (hmyz s proměnou dokonalou je tedy přirozená, tzv. monofyletická skupina) a je možné, že byla jedním z klíčů k obrovskému úspěchu této skupiny. Hmyz s proměnou dokonalou totiž pravděpodobně zahrnuje většinu druhů živočichů na Zemi (o teoriích, které se snaží vysvětlit úspěch holometabolního hmyzu, se podrobně dočtete v brožůře 50. ročníku BiO – Život je jen náhoda). Pro vysvětlení toho, co kukla je, se na tomto místě hodí upozornit, co kukla není. Je totiž široce rozšířeným mýtem, že kukla je jakýsi obal, který kolem sebe vytvoří larva, schová se uvnitř, a zde se (více či méně zázračně) promění v dospělého. Takové obaly kolem sebe larvy před kuklením skutečně tvoří, nejde však o vlastní kukly, nýbrž o různé kokony či puparia, o kterých bude řeč později. Vlastní kukla není žádný obal, je to zcela regulérní vývojové stádium, do kterého se, stejně jako do kteréhokoliv instaru larválního vývoje, larva dostává ekdyzí. Poté, co se larva svlékne v kuklu, zůstane po ní svlečka kutikuly posledního larválního instaru. Při detailním pohledu na povrch (kutikulu) kukly můžeme vidět základy struktur na těle dospělého. Často zde najdeme nejen nohy či kusadla, ale i například základy křídel – řada motýlích kukel má také velmi nápadný základ sosáku. Není-li však kukla obalem, kde se bere dospělce? Přeměna larvy v dospělého je u holometabol velmi složitá. Vnitřek těla se po zakuklení více či méně rozpustí a dochází zde ke značné anatomické přestavbě. Řadu anatomických struktur (například střevo, vzdušnice či části nervové soustavy) si hmyz do stádia dospělého ponechává, mnoho jiných však musí vzniknout *de novo* z útvarů, které v larválním těle nazýváme **imaginální terčiky** (podle imago – dospělé; viz obr. 5.12). Tyto drobné shluky tkáně jsou rozmístěny na několika místech v těle hmyzu a při rozpuštění části tělesného obsahu ve stádiu kukly začnou překotně růst, buňky imaginálních terčů porůznu migrují a diferencují se v nejrůznější tkáně (například křídla). U některých zástupců hmyzu vznikají z imaginálních terčů i struktury, které jinde existují už v larválním stádiu – například

u dvoukřídlých z nich vznikají nohy, které jejich larvy nemají. Obecně platí, že čím více struktur mají larvy redukované, tím více jich pak musí vzniknout z imaginálních terčů (všimavý čtenář si povšimne ironie osudu výběru modelových organismů – většina těchto procesů je zkoumána na octomilce *Drosophila melanogaster*, která má extrémně zjednodušenou larvu, a tudíž u ní z imaginálních terčů vzniká podstatně více struktur, než například u brouků). Poté, co je nové uspořádání těla hotovo, dochází k poslednímu svleku v životě holometabolního hmyzu, při kterém se z kukly vylíhne dospělec. V exuvii kukly po sobě samozřejmě, jak je u ekdyze zvykem, zanechá i vnitřní výstelku vzdušnic.

Je všeobecně známo, že kukla představuje klidové stádium. Zpravidla se tím myslí fakt, že kukla **nepřijímá potravu**. U toho ale mnohdy její „klidovost“ končí, neboť kukly jsou navzdory mýtu o své neohrabanosti schopny až nevídaného množství pohybů. Příkladem mohou být například kukly **komárů (Culicidae)**, které, podobně jako komáři larvy, žijí volně pod vodní hladinou a dýchají kyslík přes dýchací sifo – trubici na zadečku. Jsou-li kukly vyrušeny (například predátorem), stejně jako larvy rychle spěchají známým trhavým pohybem ke dnu. Někteří brouci mají také velmi pohyblivé kukly. Řada dřevních brouků (například tesařů) disponuje tzv. kousavými kuklami, které mají velmi silná kusadla. Když se blíží doba svleku, začne se kukla velmi aktivně prokousávat ze dřeva ven, aby to čerstvě vylíhnutý dospělec neměl tak těžké. K ekdyzi pak dochází těsně pod povrchem dřeva a dospělec nemá s vykoumáním se ven žádný problém. Je-li aktivní pohyb nečekanou vlastností kukel, další snad překvapí ještě více. Někteří motýli jsou totiž schopni

5.B Nejsložitější životní cyklus ze všech. Totální podivnost, která téměř hraničí s výmyslem z nějakého drogového dýchánku francouzských surrealistů, je ontogenetický vývoj amerického dřevního brouka s příznačným jménem *Micromalthus debilis*. Tento nenápadný zelený brouček, příslušník nejarchaičtější skupiny brouků jménem prvožraví (Archostemata), má totiž jeden z vůbec nejsložitějších životních cyklů mezi všemi živočichy. Z vajíčka se líhne larva, které se (znovu pro radost studentstva) říká opět triungulin. Je plochá, má dlouhé nohy a dobře vyvinutá kusadla. Triungulin se pak následně vždy promění v tzv. *cerambykoidní* žravou, beznohou larvu, která, krom toho, že žere a roste, se sebou může učinit snad všechno, co si lze u hmyzu představit. Může se normálně zakuklit a proměnit v dospělce, který je v tomto případě vždy samice a je diploidní. Může se ale také proměnit v další pohyblivou larvu, která je schopna rodit živé triunguliny (ano, skutečně – tento brouk může po mnoho nepohlavních generací existovat bez stádia dospělce a dokonce i bez stádia vajíčka). Dále se *cerambykoidní* larva může proměnit v pohyblivou larvu, která naklade jediné vajíčko, ze kterého se vylíhne třetí morfologický typ larvy, tzv. *kurkulionoidní* larva. Tato larva následně sežere svou matku a změní se v dospělého, haploidního samce, schopného páření s dospělou samicí za vzniku vajíček. *Cerambykoidní* larva se pak dále ještě dovede proměnit v pohyblivou larvu, která dovede využít obě předchozí cesty (naklást vajíčko *kurkulionoidní* larvy i produkovat klonální triunguliny). Kdo nevěří, ať tam běží.

se ve stádiu kukly dokonce pářit. Tzv. *pupal mating* je extrémním příkladem snahy samců být prvním, kdo se spáří se samicí. Samci jihoamerických motýlů rodu *Heliconius* vyhledávají ihned po vylíhnutí z kukly ještě zakuklené samice a páří se přímo s kuklami. Samice se pak z kukly líhne již oplodněna. Samec může dokonce při páření s kuklou znemožnit samicí další kopulaci. Tím dokáže uniknout nejen kompetici (soutěži) svých spermií se spermii jiného samce, ale zabrání i svému případnému odmítnutí při pohlavním výběru.

Výhodou stádia kukly je mimo jiné schopnost přečkávat nepříznivé podmínky, případně na čas uniknout predátorům tak, že je zakuklený jedinec schován na nepřístupném místě (například v půdě). Přesto se spousta druhů hmyzu snaží kukly chránit ještě efektivněji a buduje si kolem nich všelijaké obaly – tzv. **kokony**. Velice často k tomu larvy využívají hedvábí, které produkují ze žláz na těle. Takové hedvábné kokony najdeme samozřejmě především u motýlů, kde si užitečnosti hedvábného vlákna už před tisícovkami let všimli staří Číňané a dali tak vzniknout nejen hedvábnému textilnímu průmyslu, ale i unikátnímu novému druhu motýla – bourci morušového (*Bombyx mori*), který je po tolika staletích domestikace natolik zdegenerovaný, že v dospělosti ani nedovede létat. Brouci, jejichž larvy obvykle hedvábí produkovat nedovedou, tvoří své kokony nejčastěji z materiálů ze svého okolí. Například zlatohlávcí (Cetoniidae) tvoří kokony z trouchu, ve kterém žijí, a slepují je svými slinami. Zajímavý typ ochrany kukel vyvinuli **krátkorozí dvoukřídlí (Brachycera)**, kam patří například moucha. Nevytvářejí si žádný kokon, pouze při kuklení neodhazují starou larvální kutikulu a kuklu vytvoří uvnitř ní. Stará larvální kutikula tak tvoří velmi pevný obal – **puparium**.

Vodní larvy hmyzu

Larvy hmyzu mohou žít kromě mořských hlubin prakticky ve všech typech ekosystémů a podrobný rozbor jejich ekologických strategií je nad rámec této brožury. Přesto existují některá velice důležitá přizpůsobení, o kterých stojí za to se zmínit, neboť jste se s nimi jistě někdy setkali a často jsou významná pro celé hmyzí řády. Na mysli máme teď například přizpůsobení pro život ve vodě. Vodní larvy najdeme u mnoha řádů – u jepic, vážek, pošvatek, ale také například brouků nebo dvoukřídlých (a u mnohých dalších). Život ve vodě přináší pro primární suchozemský hmyz mnohá úskalí. Larvy musejí být například schopny ve vodě dýchat, protože vzdušnice, uzpůsobené pro vedení vzduchu, ve vodě nefungují. Vodní hmyz tak hledá způsoby, jak pomocí vzdušnic ve vodě přesto dýchat. Nejjednodušším mechanismem je samozřejmě zatajovat dech a jednou za čas se dojít k hladině nadechnout. V takovém případě se hodí mít vývody vzdušnic (spirakula) na jednom místě, protože čím menší část těla bude třeba vynořit, tím menší je riziko, že vás sežere nějaký predátor na hladině. Proto se u mnoha hmyzích zástupců vyvinula na zadečku trubice s vývody vzdušnic, tzv. **dýchací sifo** (viz obr. 5.14). Mechanismus dýchacího sifa najdeme například u larev komárů či vodních ploštic ze skupiny splešťulí (Nepomorpha). Hmyzu stačí vysunout na hladinu jen dýchací



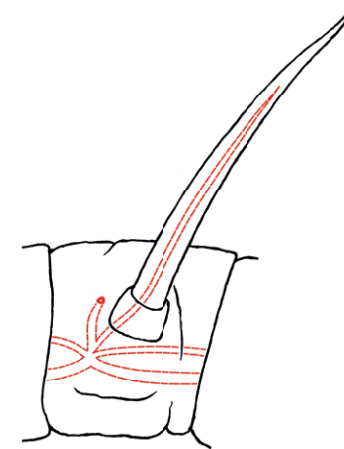
Obr. 5.14: Larvy komárů na vodní hladině. Všimněte si, že každá larva vystrkuje k hladině trubičku – dýchací sifo.

sifo a zbytek těla zůstává ve vodě. Druhým mechanismem dýchání je vzít si část vzduchu s sebou do vody, jako to dělají potápěči, a jednou za čas se vynořit pro novou zásobu. To známe od mnohých dospělců hmyzu, především od vodních brouků nebo některých ploštic. Ploštice však mají proměnu nedokonalou, takže stejný mechanismus využívají i jejich larvy. Nejlépe se tento způsob dýchání vyvinul u čeledi **hlubenek (Aphelocheiridae)**, kde se u larev i dospělců objevuje tzv. plastronové

5.C Superman. Filmový Superman krom nadpozemských schopností letu a extrémní síly také dovedl přežít snad všechny rozměry vesmírného počasí – oheň, mráz i radiaci. V přírodě jsou schopnosti přežít příšerné podmínky výsadou hlavně živočichů, kteří se dovedou uvést do stavu **anabiózy**, kdy dojde k vysušení těla a uvedení životních funkcí na nezbytné minimum. Takto dovedou leckteré podmínky (jako například extrémní teploty, tlaky, vzduchoprázdno či shoření raketoplánu Columbia) přežít například želvušky nebo háďátka. Ani jedni z nich však nemají na největšího Supermana ze všech – larvu afrického pakomára *Polypedilum vanderplanki*. Tento nenápadný hmyz se vyvíjí ve vysychavých loužích na holých skalách, kde celý rok praží ostré slunce a skály se mohou značně rozpálit. Voda je vzácností, proto musí být larvy schopny přežít, když vyschne, a počkat s vývojem do příštích dešťů. *Polypedilum vanderplanki* to v anabióze hravě zvládne – ale k tomu zvládne i podmínky vpravdě apokalyptického formátu. Experimentálně bylo v laboratoři ověřeno, že larva *Polypedilum vanderplanki* v anabióze přežije nejen „rozcvičky“ jako je minutové pražení při 103 °C nebo silné dávky gama záření. Dovede přežít i 5 minut v kapalném heliu (při teplotě pouhých 3 kelvinů, tedy –270 °C), zmátčí se po 178 hodinách ve 100% ethanolu a dokonce ožije i po 17 letech v exsíkátoru – zařízení, které udržuje materiál v naprosto vysušeném stavu. Larvy pakomára *Polypedilum vanderplanki* se zkrátka nezbavíte.

dýchání. Břišní část těla je u nich pokryta množstvím drobných chloupků, které zajišťují, že povrch se chová silně hydrofobně (odpuzuje vodu). Živočich je tak potažen tenkou vrstvou vzduchu. Na povrchu vzduchové vrstvy dochází k osmotickému nasávání kyslíku z okolní vody, když hlubinka obsah vzduchové vrstvy vydýchá. Plastron tak funguje jako jakási fyzikální žábry a hlubinka se tak vynořuje jen opravdu výjimečně, když plastron už nefunguje správně a je třeba přeci jen jednou za čas vzduch vyměnit. Ke stejnému jevu dochází i u vzduchových bublin zástupců, kteří plastronem nedisponují, nefunguje to však zdaleka tak efektivně.

Nejdokonalejším způsobem dýchání hmyzu pod vodou jsou pak tzv. **tracheální žábry**, které umožňují dýchat přímo z vody rozpuštěný kyslík za pomoci vzdušnic (trachejí; viz **obr. 5.15**). Tracheální žábry jsou zpravidla tenké lupínky nebo vlákna, kde je extrémně ztenčená kutikula, pod kterou se nachází hustá síť vzdušnic. K výměně plynu tak dochází přímo přes tenkou kutikulu rovnou do vzdušnic, aniž by hmyz potřeboval nějaká spirakula. Tracheální žábry najdeme například u larev **jepic (Ephemeroptera)**, **pošvatek (Plecoptera)** či **střechatek (Megaloptera)**, a také u larev **vážek (Odonata)**. U nich však klasickými lupínky, které vycházejí z těla, dýchá jen část zástupců. Dlouhé žábry jsou samozřejmě nevýhodné pro svého nositele, protože mohou přitahovat pozornost predátora. Larvy vážek ze skupiny Anisoptera (šídla) proto přišly s inovací ve formě tzv. anální pyramidy. Tracheální žábry jsou na zadečku vtaženy dovnitř, kde jsou skryty v dutině. Larva je omývá vodou tak, že ji aktivně vtahuje a zase vypuzuje vodu z dutiny. Tím je schopna nejen efektivně dýchat, ale také se aktivně velmi rychle pohybovat pomocí vypuzeného proudu vody.



Obr. 5.15: Princip jednoduchých tracheálních žaber. Červeně jsou znázorněny vzdušnice uvnitř těla, které vcházejí do tělního přívěsku s tenkou kutikulou, kde do nich přechází kyslík z vody.

6. CHOVÁNÍ ŽIVOČICHŮ V SOUVISLOSTI S ONTOGENEZÍ

6.1 Péče o potomstvo

Nový organismus začíná svůj život obvykle jako jedna buňka (či v případě některých typů nepohlavního rozmnožování jako menší či větší skupina buněk). V průběhu života roste a časem dosáhne velikosti, ve které se může rozmnožovat. Jedinci v raných fázích života jsou nejzranitelnější a mají největší mortalitu, především kvůli své malé velikosti a nedostatečně vyvinutým orgánům. Přežití mladého potomstva je tak jedním z faktorů, který ovlivňuje biologickou zdatnost (fitness) rodičů. Existují dvě základní možnosti, jak se s nízkou odolností mladých jedinců vypořádat – r a K strategie, které jsme si už představili v předchozím textu.

Rodiče mohou do potomstva investovat různými způsoby. Jednou z možností je investovat již přímo do pohlavních buněk, které posléze splynou a vytvoří nového jedince. Případně matka může nějaký čas vyživovat nového jedince v rámci svého těla i po oplození. Asi nejkomplexnějším způsobem investice je ale rodičovská péče, tedy chování, které zvyšuje pravděpodobnost přežití potomstva. Živočichové se vyznačují velkou variabilitou v chování a je proto logické, že se bude v přírodě proto vyskytovat velká variabilita v péči o potomstvo. Existují velké rozdíly v tom, kdo o juvenilní (nedospělé) jedince pečuje, jakým způsobem je pečováno a jak dlouho péče trvá.

Péče o potomstvo vznikla v evoluci pravděpodobně díky souhře několika faktorů a u různých skupin organismů byly tyto faktory různé. Zásadním předpokladem pro to, aby rodiče mohli pečovat, je nízká disperze (rozptylování) juvenilních jedinců – tedy jestliže se potomstvo hned rozuteče, tak rodiče ani pečovat nemůžou. Důležitá je rovněž míra zranitelnosti potomstva – čím je potomstvo bezbrannější, tím větší péči potřebuje.

Péče o potomstvo vznikla v mnoha skupinách živočichů konvergentně (nezávisle na sobě). Pokud péče o potomstvo vznikne, obvykle dochází k zvyšování jejího rozsahu a komplexity. Naopak k zániku péče o potomstvo pravděpodobně dochází ojediněle a za velmi specifických okolností. Případem, kdy může dojít k zániku péče o potomstvo, je přechod k hnízdě parazitické strategii – samice řady kukaček, či kukačích včel nakladou vajíčko do hnízda svého hostitele, a hostitel vlastně přebírá péči o potomstvo parazita.

Jak už to tak v přírodě bývá, ne vždy je jednoduché vymezit jasné hranice. Existuje tedy několik fenoménů, u kterých můžeme říci, že jsou na hraně toho, zda jde o péči o potomstvo či nikoliv. Pro následující text je za péči považovat nebudeme – budeme je považovat spíše za jiný typ rodičovské investice. Příkladem takového fenoménu je živorodost, tedy situace, kdy matka neklade vajíčka, ale rodí mláďata již v podstatně vyvinutějším stádiu. Mláďata jsou tak vyživována v těle matky a posléze porozena. Určitě nejznámější skupinou živorodých živočichů jsou savci (s výjimkou ptakořitných), ovšem živorodost se vyskytuje u řady dalších skupin obratlovců – například některých žab, ryb, hadů či paryb. Dále se živorodost

vyskytuje např. u některého hmyzu, častá je zejména u řádu dvoukřídílí (Diptera). Zajímavý typ živorodosti se vyskytuje u partenogenetických mšic. Matka zde vytváří ve svém těle svou dceru, která vytváří v sobě zárodek další mšice (vnučky) před tím, než je porozena.

Za otcovskou investici můžeme považovat rovněž různé **svatební dary** – tedy objekty, které sameček dává samičce, aby si zajistil její přízeň, protože je pak samička použije k výživě potomstva. Příkladem jsou chycené kusy kořisti u kroužilkovitých (Empididae) nebo i velmi výživné sperma u některých kobylek. Extrémní formou svatebního daru je samotné tělo samce, které samice může po kopulaci zkonzumovat např. u některých kudlanek či pavouků. Někdy ale mohou svatební dary sloužit jen k rozptýlení pozornosti samice a tak k záchraně samce před sežráním. Někteří pavouci obdarovávají samičky hmyzem zabaleným v silné vrstvě hedvábí. Samec samici oplodní, zatímco samice darovanou potravu složitě rozbaluje a žere (a na sežrání samotného samce tak nemá čas).

Péče o potomstvo přináší nejen zisky ve formě lepšího přežívání potomstva, ale i náklady. Jedinec, který investuje do péče, tak obtížněji investuje ve stejné době do reprodukce. Zároveň péče rodiče vyčerpává, a proto ti méně investují do sebeúdržby, tedy vlastně reprodukce budoucí. Podle jedné z hypotéz by měla být intenzivnější péče u semelparních (jednou za život se množících) živočichů, než živočichů iteroparních (množících se v několika reprodukčních periodách za sebou), jelikož semelparní živočichové mohou vložit do péče všechno a nevádí, když se poté vyčerpají a zesnou.

U iteroparních živočichů délka péče o potomstvo je obvykle načasována tak, aby rodič potomstvo opustil v situaci, kdy získá více novou reprodukční událostí než péčí o stávající potomstvo. Tento čas je ovlivněn jednak příležitostmi pro reprodukci – čím více je příležitostí k reprodukci, tím je výhodnější opustit potomstvo dříve, ale i potomstvem samotným. Pokud je potomstva málo, či je neduživé, je výhodnější ho opustit dříve, než je tomu u hodnotnější skupiny potomstva – neb jedinec ztratí méně i když potomstvo pomře. Zároveň je na péči obvykle závislejší mladší než starší potomstvo – proto od určitého věku potomstva není péče již tak výhodná. Samozřejmě pro dané potomstvo by bylo výhodnější, aby je rodič neopouštěl, a ještě nějaký čas v péči pokračoval. Podobně u živočichů, kteří se starají naráz o více než jednoho potomka, je konflikt o rozdělení investic mezi potomky – zatímco každý potomek chce co nejvíce zdrojů pro sebe, rodiče se snaží zdroje rozdělovat pokud možno rovnoměrně, což zajistí přežití co největšího množství potomstva.

Konflikt o péči se vyskytuje rovněž mezi matkou a otcem – oba rodiče se snaží pokud možno hodit co nejvíce péče na toho druhého, aby se mohli věnovat dalším reprodukčním aktivitám. Obvykle je pro samce jednodušší utéct a nechat všechnu péči na samici. Ovšem v některých případech je pro samce výhodné pečovat, pokud je péče nenáročná a zároveň je předmětem pohlavního výběru – tak je tomu u některých tropických sekáčů, u kterých je atraktivnější samec, který hlídá více



Obr. 6.1: Kyjorožka *Ceratina nigrolabiata* je jediný známý druh včely s obourodičovskou péčí. Samice vracějící se z výpravy za účelem sběru pylu a nektaru škrábe na zadeček samce (který hlídá vchod hnízda), čímž ho přesvědčí, aby ji pustil do hnízda (nahore vlevo i vpravo), nezadaný samec létá okolo hnízd a snaží se najít volnou samici (nahore vlevo). Dole hnízdo, ve kterém jsou vidět zazásobované komůrky s pylem, a vajíčkem či larvou, nad nimiž je rodičovský pár. (Havranické vřesoviště, ČR)

vajíček. Péče o potomstvo může být rovněž tak náročná, že je třeba, aby se na ní podíleli oba rodiče, protože potomstvo má jinak jen malou šanci na přežití.

Forem péče existuje velké množství. Asi nejjednodušší formou péče je přímá **obrana juvenilních jedinců**. V takovém případě dospělci hlídají potomstvo přímo vlastním tělem či mechanicky odhání případné nepřátele. Pro své potomstvo nestaví žádné speciální úkryty, a obvykle hlídají pouze vajíčka a velmi mladé jedince, kteří se poté rozutečou a musí se o sebe postarat sami.

Významnou formou péče je **krmení juvenilních jedinců potravou**. Ve většině případů, jak je tomu např. u řady ptáků či žahadlových blanokřídlých, sbírá rodič pro své potomstvo potravu někde v okolí. Někdy je ale krmí produkty vlastních žláz, což je typické především pro kojení mláďat savců mateřským mlékem. S potravou určitým způsobem souvisejícím typem péče je předávání střevních symbiontů, které se děje přes exkrementy či kontaktem mezi tělními otvory rodičů a potomků, což je důležité například u koaly (*Phascolarctos cinereus*) a švábů rodu *Cryptocercus*. Další formou péče je tvorba hnízd či úkrytů pro potomstvo – typická je především pro ptáky či žahadlové blanokřídlé. Často se u jednoho druhu živočicha kombinuje více forem péče.

Péče o potomstvo může trvat různě dlouhou dobu a do různé fáze vývoje potomstva. U některých druhů rodiče sice připraví pro potomstvo vhodné podmínky, ale po naklazení vajíčka potomstvo opustí a už se s ním fyzicky nesetkají. Jiní mohou rodiče pečovat o vajíčka, ale po jejich vylíhnutí či čerstvě po něm své potomky opustí. To, že rodič pečuje pouze o vajíčka, ještě nemusí znamenat, že péče trvá krátce – chobotnice *Graneledone boreopacifica* pečuje o svá vajíčka po dobu až 53 měsíců. Rodiče mohou pečovat o své potomky po většinu jejich ontogeneze

či až do dosažení jejich dospělosti. Ve vzácných případech rodiče pečují i o dospělé potomky. Příkladem jsou včely kyjorožky (*Ceratina*; viz **obr. 6.1**) a drvodělky (*Xyllocopa*), u kterých matka krmí dospělé potomstvo pylem a nektarem. Péče o dospělé jedince je typická i u člověka – rodiče často pečují o své děti v době, kdy jsou z biologického pohledu již plně schopny samostatného fungování.

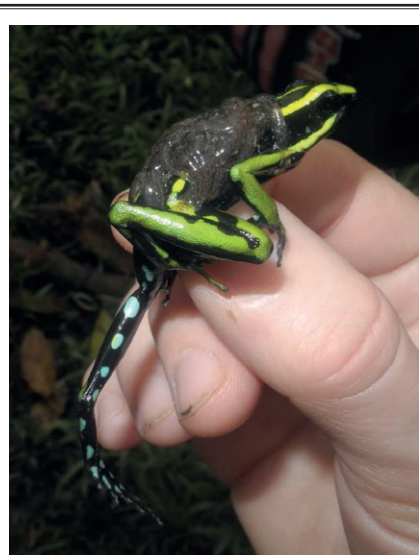
Péči o potomstvo může provádět matka, otec, oba rodiče, nebo další jedinci vlastního druhu a to jak společně s rodiči, tak bez nich. Matka má obvykle větší tendenci k péči o potomstvo než otec. Primární příčina spočívá patrně již v dimorfismu pohlavních buněk – zatímco samec produkuje téměř neomezeně spermii, samice produkuje vajíček podstatně menší počet. Zatímco samec může maximalizovat biologickou zdatnost (fitness) množstvím kopulací, tak samice musí mnohem více vážit, s jakým samcem se spáří. Jednotlivý potomek je tedy cennější z pohledu samice než z pohledu samce, a proto je pro samici zásadnější zajistit jeho přežití. Motivaci obou pohlaví pro péči ovlivňuje i typ oplození. Při vnitřním oplození zůstává nově vzniklý jedinec kratší či delší dobu v těle samice, a proto v době, kdy samice naklade vajíčko či porodí živá mláďata, může být samec dávno pryč. Samici tedy nezbude než se o mláďata postarat. Naopak při vnějším oplození nejdříve samice naklade vajíčka a teprve poté je samec oplodní spermiemi. U potomstva je tedy o trochu později. V rámci ryb existuje řada skupin s vnitřním i vnějším oplozením – a u skupin s vnitřním oplozením se vyskytuje podstatně častěji péče samičí, zatímco u skupin s vnějším oplozením péče samčí. Při vnitřním oplození si samice může být jistá, že výsledné potomstvo je její – naopak samec si být jistý nemůže, jelikož samice se mohla pářit s více samci a samec nemá jak si otcovství potomků ověřit.

U některých druhů se mohou na péči podílet oba rodiče. V tomto případě můžeme rozlišit **amfisexuální péči**, kdy se podílí vždy jen jeden z rodičů, ale někdy jde o matku a někdy o otce, a **obourodičovskou (biparentální) péči**, kdy se podílí oba rodiče současně. Amfisexuální péče je relativně vzácná a vyskytuje se v situacích, kdy pro přežití potomstva je péče velmi výhodná, ale relativně nenáročná a zároveň oba rodiče mají podobnou pravděpodobnost asociace s potomstvem. Najdeme ji u některých druhů sekáčů, kdy snůšku vajíček může stejně efektivně hlídat matka i otec.

Obourodičovská péče se vyskytuje v situacích, kdy je pro jednoho rodiče obtížné až nemožné potomstvu zajistit náležitou péči. Např. u brouků se obourodičovská péče vyskytuje nápadně často v případě, že dochází k silné kompetici o vzácný a dočasně existující zdroj potravy – například o mršiny u hrobaříků (*Nicrophorus*) či exkrementy u koprofágních vrubounovitých (Scarabaeidae). Typ práce i její rozsah se obvykle mezi rodiči u živočichů s obourodičovskou péčí liší. Ve většině případů investuje matka do potomstva více než otec. Často platí, že matka se zabývá sběrem potravy, zatímco otec obranou.

U některých druhů živočichů mohou o potomstvo pečovat nejen rodiče, ale i další jedinci stejného druhu. V případě obratlovců se takoví jedinci obvykle označují jako **pomocníci (helpers)**, a často jde o starší sourozence jedinců, o které je pečováno.

Někdy ale jsou daní jedinci plně nepřibuzní a pečují obvykle s motivací zajistit si lepší podmínky pro reprodukci v budoucnosti. Obratlovci, u nichž se pomocníci vyskytují, se označují jako **cooperative breeders**. Tento typ uspořádání se vyskytuje např. u řady druhů tropických ledňáčků, surikat či vlků. U řady druhů hmyzu se vyskytuje **eusociálnita**, tedy společenství, kde existuje reprodukční dělba práce (někteří jedinci se množí a jiní nikoliv) společná péče o potomstvo a překryv generací (obvykle mnozíci se jedinci patří do generace starší, nemnozíci se do mladší). Typickým eusociálním hmyzem jsou termity, mravenci, některé vosy a některé včely, ovšem v poslední době byla jednoduchá eusociálnita objevena v řadě dalších skupin. Eusociální společenství se mezi sebou liší svojí velikostí, komplexitou i mírou reprodukční dominance dominantního jedince. Jsou principiálně srovnatelná s cooperative breeders, ovšem z důvodů ošidného metodického přístupu ke zkoumání těchto skupin se vyvinula odlišná terminologie a výzkumníci kladou často při výzkumu těchto skupin důraz na odlišné fenomény.



Obr. 6.2: Pralesnička černožlutá (*Ameeraga trivittata*). Sameček nesoucí pulce na zádech. (Puerto Nariño, Kolumbie)

Péče o potomstvo se v rámci jednotlivých skupin živočichů vyskytuje různě často a v různých formách. Jelikož zásadními preadaptacemi pro ni je komplexní chování, dobře vyvinuté smysly a nízká disperze v juvenilním stádiu, vyskytuje se zejména u obratlovců a členovců. V následujícím přehledu se můžete dozvědět o hlavních skupinách s péčí a obvyklých strategiích péče, které se v daných skupinách vyskytují. Samozřejmě přehled není plně kompletní, některé méně obvyklé skupiny s péčí o potomstvo v něm chybí.

Obratlovci

U kostnatých ryb péče obvykle spočívá v hlídání jiker v úkrytech či hnízdech, nebo o jejich péči v rámci těla rodiče – obvykle v tlamě – například u některých druhů vrubozobcovitých (Cichlidae) či bojovnic (*Betta*). Někdy je potomstvo přechováváno na jiných strukturách v rámci těla, např. u koníčka mořského (*Hippocampus guttulatus*) přechovává samec jikry v rámci břišního vaku. U většiny druhů ryb nepečují rodiče o potomstvo vůbec. Výrazně nejčastější je péče otcovská, následovaná obourodičovskou a mateřskou.



Obr. 6.3: U krokodýlů matka vytváří hnízdo pro vajíčka, po vylíhnutí mláďat je často hlídá v tůni. Zde kajman brýlový (*Caiman crocodilus*) – vlevo tůň s mláďaty (v tůni jsou vidět jen oči, které odráží světlo baterky), vpravo juvenilní jedinec. (Solano, Kolumbie)

Formy péče u obojživelníků jsou dosti podobné péči u ryb – tedy některé druhy hlídají vajíčka, jiné pečují o vajíčka či malé pulce uvnitř tlamy. Některé druhy žab nosí pulce na svém těle. Většina druhů obojživelníků nepečuje ovšem o potomstvo vůbec. Samčí a samičí péče jsou asi podobně časté, obourodičovská péče je nejvzácnější. U žab evoluce péče o potomstvo souvisí s velikostí vodní plochy, ve které se potomstvo vyvíjí – péče je výrazně častější u druhů, kde se pulci vyvíjejí ve fytotelmách (drobných tůňkách na rostlinách, např. mezi větvemi stromů nebo mezi listy bromelií), než u druhů, kde se pulci vyvíjejí v jezerech či řekách. Pokud se pulci vyvíjejí v drobných tůňkách, tak je pro jejich přežití výhodné přenášení rodiči z jedné tůňky do druhé. U druhů vyvíjejících se v extrémně drobných fytotelmách, např. pralesničky klamavé (*Ranitomeya imitator*), se obvykle vyskytuje obourodičovská péče, přičemž rodiče mají rozdělené role: sameček přenáší pulce mezi fytotelmami (viz **obr. 6.2**), samička klade trofická vajíčka (sloužící k výživě), z nichž se nevylíhnou pulci, ale slouží jako potrava pro pulce stávající. Takto komplexní péče je v daném prostředí nezbytná, neboť v drobné fytotelmě není dostatek potravy.

U lepidosaurní linie plazů (hadi, ještěři) se péče o potomstvo vyskytuje extrémně vzácně, a to pouze mateřská péče – například samice krajty zahřívá svá vajíčka. U krokodýlů (viz **obr. 6.3**) se péče o potomstvo vyskytuje u všech druhů. Přibližně u dvou třetin pečuje pouze matka, u třetiny druhů oba rodiče. Péče spočívá v tvorbě hnízda, přenesení vylíhlého potomstva do vhodné tůně a následném hlídání potomstva přibližně dalšího půl roku. Mláďata mohou akustickými projevy upozornit rodiče, pokud jim hrozí nebezpečí a rodiče poté připlavou na jejich obranu.

Péče o potomstvo u ptáků se vyskytuje u naprosté většiny druhů. Spočívá ve stavbě hnízda, inkubaci vajec a následném krmení potomstva. Ve většině případů (80 % druhů) pečují společně matka a otec. Pouze mateřská péče je sekundární záležitostí, souvisí s využíváním sezónně velmi hojné potravy (např. dozrávajících



Obr. 6.4: Slídák (čel. Lycosidae). Samička nosí nejdříve kokon v klepítkách (chelicérách), poté, co se vylíhnou mladí pavoučci, vozí je na zádech. U některých druhů potomstvo po smrti matku zkonsumuje. (Stratonský poloostrov, Řecko)

plodů), a matka je tedy schopná potomstvo sama ukrmit. Naopak u otcovské péče, která je u recentních ptáků velmi vzácná, se předpokládá, že jde o původní typ péče – je převažujícím typem péče u běžců (Paleognathae), a dle recentních studií se vyskytovala rovněž u linií dinosaurů, které jsou ptákům blíže příbuzné. V rámci dnešních běžců obstarává u většiny druhů výraznou převahu péče samec, který staví hnízdo, sedí na vejcích i vodí čerstvě vylíhlá mláďata. Výjimkou je kivi (*Apteryx* sp.), kde se samice podílí na hloubení nory, a pštros dvoupřstý (*Struthio camelus*), u něhož se samice a samec v sezení pravidelně střídají: samec sedí v noci, samice ve dne. Obourodičovská péče se z původní otcovské tedy vyvinula až u letců (Neognathae). Kromě rodičů mohou o potomstvo pečovat další jedinci, což je typ péče, který se opět označuje jako **cooperative breeding**. V některých případech pečují o juvenilní jedince jedinci jim příbuzní (obvykle starší sourozenci), jindy jde o jedince vyložené nepříbuzné, pečující např. díky možnosti páření se s matkou potomstva následující sezónu či zvýšení šance na zdědění teritoria.

Všechny druhy savců pečují o potomstvo. Péče spočívá v ochraně a krmení potomstva, přičemž typickou vlastností savců je kojení mláďat mateřským mlékem. Jelikož prsní žlázy jsou u naprosté většiny savců aktivní pouze u samic, tak je matka mnohem lépe přizpůsobena k efektivní péči o potomstvo než otec. Proto u naprosté většiny druhů se vyskytuje pouze mateřská péče. Přechod k obourodičovské péči patrně souvisí s náročností péče – tedy otec pomáhá v situaci, kdy by to matka sama nezvládla. Podobně jako u ptáků, i u savců se vyskytuje cooperative breeding. V tomto případě ale o potomstvo pečuje společně téměř vždy skupina příbuzných jedinců, tedy rozšířená rodina.

Členovci

Členovci jsou skupina živočichů s výrazně největším počtem popsanych druhů, velkou diverzitou životních strategií a nadprůměrně vyvinutou nervovou soustavou či



Obr. 6.5: Stonoha (*Scolopendra* sp.). Matka je svinutá okolo vajíček, čímž je hlídá. (Gravina, Itálie)

smyslovými orgány. Díky tomu je logické, že v tomto kmeni bude vysoká diverzita rodičovského chování. A to i přesto, že alespoň nějaká péče se vyskytuje u výrazné menšiny druhů. Pokud je péče o potomstvo přítomná, tak pečuje v naprosté většině případů pouze matka, ovšem v některých skupinách se vyskytuje péče otcovská, obourodičovská nebo eusocialita (tedy péče sourozenců a dalších jedinců).

Nohatky (Pycnogonida) jsou mořská skupina patřící do klepítkatců (Chelicerata). Vyznačují se drobným, tenkým tělem a výraznými nohami, do nichž zasahuje řada vnitřních orgánů. Právě jeden z párů noh, nazývaný ovigery, má u samců nohatek zásadní funkci při péči o potomstvo – samci na nich nosí přichycená vajíčka. U řady druhů sekáčů se vyskytuje péče o potomstvo – rodič sedí nad shlukem vajíček a hlídá ho před případnými parazity či predátory. U některých druhů hlídá vajíčka matka, u jiných otec a u dalších matka nebo otec, ale vždy jen jeden z rodičů. U řady druhů pavouků nosí matka kokon pomocí klepítek (chelicerae), dokud se nevylíhne potomstvo. V této fázi nemůže přijímat potravu. U některých druhů po vylíhnutí vozí drobné potomstvo na svém těle. Typická je tato strategie pro některé slídáky (Lycosidae; viz **obr. 6.4**). V rámci stonožek se mateřská péče vyskytuje u stonoh (*Scolopendra*). Matka je stočená okolo vajíček, případně drobných mláďat a hlídá je před nepřáteli (viz **obr. 6.5**). U velké části nehmýzích koryšů nosí matka vajíčka na svém těle, dokud se nevylíhnou. U některých skupin ovšem pečuje i později – může dále nosit juvenilní jedince na svém těle, nebo se o ně může starat jinak, například hloubením tunelů. Některé druhy hloubí tunely v substrátu mořského dna či suché země, ale existují i druhy tunelující v jiných organismech – např. chalužách, houbovcích či sumkách. V rámci stejnonohých koryšů se vyskytuje i obourodičovská péče a to u stínek rodu *Hemilepistus*. Tyto stínky, které mají trnovité výrůstky především na člancích v přední části těla, žijí v pouštních oblastech. Hloubí si chodby v substrátu, přičemž v péči o potomstvo spolupracuje



Obr. 6.6: Všekazi ze skupiny *Nasutitermitinae*. Dělníci přesouvající se za účelem sběru potravy jsou uprostřed, vojáci sedí po stranách cesty a hlídají dělníky před predátory. (Mu Sue Hill Market, Thajsko)

samec se samicí a rovnoměrně se o činnosti dělí. Jestliže jeden z rodičů sbírá venku mimo hnízdo potravu, druhý hlídá vchod hnízda.

Hmyz

Péče o potomstvo se vyskytuje v mnoha hmyzích liniích, a strategie péče se mezi jednotlivými liniemi dosti liší. V rámci jednotlivých řádů lze vysledovat určité tendence k určitým typům péče, jak si ukážeme níže. U některých řádů pečují všichni zástupci, nebo alespoň vysoké procento, u jiných se péče nevyskytuje vůbec. Z významných hmyzích řádů se péče nevyskytuje u jepic (Ephemeroptera), síťokřídlých (Neuroptera), vážek (Odonata), strašilek (Phasmatodea) a chrostíků (Trichoptera). U dvoukřídlých se nevyskytuje typická péče o potomstvo, tedy chování, které zvyšuje jeho přežití poté, co potomstvo opustí tělo matky. Ovšem u této skupiny je velmi častá živorodost, tedy vylíhnutí vajíčka ještě v těle matky a případně následný larvální vývoj v jejím těle pokračující. Např. bodalka tse-tse (*Glossina*) klade larvy těsně před zakuklením, které po naklazení nepřijímají potravu. Je pravděpodobné, že živorodost u dvoukřídlých tvoří určitou evoluční alternativu ke klasické rodičovské péči, neboť zajišťuje juvenilním jedincům stejné benefity, tedy ochranu i výživu, jaké může poskytovat klasická péče.

V rámci švábů je rozšířená především mateřská péče, u řady skupin hlídají svá vajíčka či larvy. Klasická obourodičovská péče se vyskytuje u několika málo rodů. Nejznámějším příkladem je rod *Cryptocercus*, vyskytující se v tlejících kmenech v horách mírného pásu východní Asie a Severní Ameriky. U těchto švábů žijí samec a samice pospolu několik let a společně pečují o své potomstvo. Sesterskou skupinou rodu *Cryptocercus* jsou termiti (Isoptera), kteří byli dříve považováni za samostatný hmyzí řád, dnes ale jsou díky své fylogenetické pozici řazeni mezi šváby. U všech termitů se vyskytuje eusocialita (viz obr. 6.6). Pro eusocialitu termitů je typická genderová korektnost – ve funkčním společenství je vždy přítomen

alespoň jeden král a alespoň jedna královna. Král a královna společně zakládají společenství a v případě smrti jednoho z nich obvykle dochází k jeho náhradě novým reprodukčním jedincem daného pohlaví. Rovněž členové nereprodukcující se kast (dělníci a vojáci) jsou obvykle obou pohlaví. Dělníci i vojáci jsou ovšem z ontogenetického pohledu nedospělí jedinci – mají za sebou obvykle nižší počet svlékání než pohlavní jedinci, nemají znaky typické pro dospělé hmyz – křídla či pohlavní orgány. Lze je tedy vlastně považovat za pečující larvy. Vojáci termitů, kteří se podílejí na obraně kolonie, jsou až na vzácné výjimky bez šance na vlastní reprodukci. Dělníci u primitivních skupin termitů se označují jako pseudergáty a mají pouze pozastavený vývoj – tedy podílejí se na péči o své sourozence, dokud nenastane vhodná doba pro to, aby se vyvinuli v pohlavní jedince. Poté po několika svlecích se z nich stanou dospělci. K tomu obvykle dochází za situace, kdy kus dřeva, ve kterém termiti žijí, je již vyčerpán, a tedy potravy je nedostatek. Zajímavé je, že v případě změny podmínek se může jedinec, který směřuje k tomu stát se dospělcem, pomocí reverzních (zpětných) svlékání opět vrátit do podoby pseudergáta a tedy pokračovat v práci. U odvozených skupin termitů (včetně těch, kteří tvoří velká a komplexní termitiště) nemají dělníci šanci stát se křídlatým reprodukčním jedincem.

Péče o potomstvo se vyvinula mnohokrát nezávisle na sobě v rámci polokřídlých (Hemiptera), tedy skupiny zahrnující původní řády ploštice a stejnokřídlí. Nejrozšířenější je v rámci skupiny hlídání vajíček a drobných nymf matkou. V takovém případě matka naklade vajíčka na substrát a chrání je před parazitoidy či predátory (viz obr. 6.7). Po vylíhnutí může hlídat nymfy, dokud ty nedispergují (zůstávají poblíž matky).



Obr. 6.7: Ostnohřbetka (*Membracis* sp.). Samice hlídá své potomstvo před predátory a parazitoidy. Vpravo vidíte situaci, kdy nebyl potomek dostatečně hlídán a došlo k jeho napadení zákeřnicí (Reduviidae). (Curillio, Kolumbie)

U některých druhů mšic se vyskytuje neobvyklý typ eusociality, založený na péči juvenilních jedinců o své sourozence a další příbuzné. Z našich druhů ho má např. dutilka šroubovitá (*Pemphigus spirothece*), která vytváří hálky na řapících topolových listů, a můžeme se s ní celkem hojně setkat i v městských parcích. Tyto sociální mšice se množí v rámci jednoho společenství pouze nepohlavně, a tudíž všichni jedinci jsou geneticky identickými klony. Někteří z jedinců ustrnou ve vývoji v 1.–2. larválním instaru a slouží k ochraně svých sourozenců. Brání je před predátory (např. larvami pestřenek, sluněček a zlatooček), případně čistí hálky. U některých druhů jsou tito vojáci pouze larvy s pozastaveným vývojem, které mají potenciál se množit, pokud by žily dostatečně dlouho, u jiných jde o morfologicky oddělené kasty, které se liší od standardních larev např. přítomností rohatých výrůstků na hlavě.

Blanokřídli (Hymenoptera) jsou pravděpodobně skupinou, kde péče o potomstvo dosahuje v rámci hmyzu největší complexity. V rámci řádu je ovšem distribuována velmi nerovnoměrně a naprostá většina pečujících druhů patří mezi žahadlové (Aculeata). Pro žahadlové blanokřídle je typické hnízdní chování – tedy matka vytvoří hnízdo, které slouží jako úkryt pro potomstvo a poté do něj nosí potravu. Potravou žahadlových je jiný hmyz, ale u včel se vyvinul sběr pylu a nektaru. U žahadlových blanokřídých je obecně velké zapojení samic do péče o potomstvo, naopak samci až na vzácné výjimky nemají roli při péči žádnou a obvykle poté co se spáří, tak umírají. Samice mají obvykle morfologické adaptace k péči, které samci postrádají – např. žihadlo, které je efektním nástrojem při obraně, a někdy např. u hrabalek (Pompilidae) i k ochromení kořisti. U včel mají samice sběračky či košičky ke sběru pylu, které samci postrádají.

Mateřská péče je u žahadlových blanokřídých nejčastějším typem péče. Bez péče o potomstvo jsou v rámci žahadlových blanokřídých pouze parazitické skupiny, přičemž často jde o hnízdní či sociální parazitismus, tedy parazitismus na druhu, u kterého se péče vyskytuje. Dosti rozšířenou strategií u žahadlových blanokřídých je eusocialita. Ta se vyskytuje u všech mravenců (Formicidae), některých vos (Vespidae) a vznikla několikrát v rámci včel. V rámci společenství se vyskytují dospělé samice, z nichž jedna či několik málo se množí (královna) a většina, která se nemnoží (dělnice). Role samců v eusociálních společenstvích blanokřídých je nevýznamná. Více o fungování eusociálních společenství a o jejich diverzitě si můžete přečíst v brožuře 50. ročníku BiO – Život je jen náhoda. Role larev v rámci eusociálních společenství je obvykle pasivní, tedy nechají se krmit dospělými členy společenství. Existují ale i výjimky – u vos z podčeledi Vespinae produkují larvy pomocí svých žláz cukerný roztok, kterým krmí dospělé, jimž slouží jako zdroj rychlé energie k letu. U mravenců tkalců (*Oecophylla*) larvy produkují hedvábí, které pak slouží ke stavbě hnízda (viz **obr. 6.8**) – tito mravenci žijí v korunách stromů a s pomocí hedvábí larvy držené kusadly dělnice sprádají jednotlivé listy k sobě, čímž vznikne kompaktní hnízdo. Obourodičovská péče je v rámci blanokřídých ojedinělým, ale vyskytujícím se fenoménem. Nejčastěji se vyskytuje u kutikovitých (Crabronidae),



Obr. 6.8: Mravenec krejčík (*Oecophylla smaragdina*). Larvy produkují hedvábí, které je pak používáno při stavbě hnízda. Dospělci larvy přenášejí, larvy pak produkují hedvábí, kde je potřeba. (Kaeng Krachan, Thajsko)

zejména pak amerických zástupců rodu *Trypoxylon*. U tohoto rodu samička nosí potravu i materiál pro stavbu hnízda, zatímco samec hlídá vchod před predátory i parazitoidy a případně i pomáhá se stavbou hnízda. V rámci včel je obourodičovská péče známa pouze u kyjorožky *Ceratina nigrolabiata*. U tohoto druhu rovněž samice sbírá potravu, zatímco samec hlídá vstup do hnízda. Jeden samec ale obvykle nevydrží v hnízdě po celou sezonu, jakmile ovšem hnízdo opustí, je ihned nahrazen dalším samcem. Hlídací samec je obvykle otcem pouze menšiny potomstva v hnízdě, často dokonce žádného. Čím déle ovšem hlídá, tím spíše bude mít v hnízdě potomstvo. Pravděpodobně hlavní motivací samce není ochrana potomstva, ale příležitost k páření se samicí. Překvapivě právě samiči promiskuita patrně stojí za vznikem obourodičovské péče u tohoto druhu – ochota samic pářit se i v průběhu hnízdní sezóny vede k selekci na prodloužení života samců – ti přežívají po celou hnízdní sezónu a tedy vytváří příležitost pro to, aby se samci do péče mohli zapojit.

Brouci (Coleoptera) jsou druhově nejbohatší hmyzí řád, a proto není překvapivé, že se u nich několikrát nezávisle vyvinula péče o potomstvo – přestože podobně jako u většiny jiných skupin hmyzu, i u brouků je péče přítomna u menšiny druhů. Ve většině případů jde o mateřskou péči, u několika skupin se vyvinula péče obourodičovská a vzácně i jednoduchá eusocialita. Obourodičovskou péči najdeme například u všech druhů z čeledi vrzounovitých (Passalidae), se kterými se setkáme v mrtvém dřevě tropických a subtropických oblastí. Samec a samice se společně podílí na tvorbě chodeb pro larvy a na jejich obraně a pečují o ně až do dospělosti. Larvy žerou dřevo i trus rodičů, který je obohacený o dusík. Rodiče i larvy mohou mezi sebou komunikovat pomocí akustických signálů, kterých je popsáno až 17 různých typů. V rámci vrubounovitých (Scarabaeidae) a chrobákovitých (Geotrupidae) se

péče o potomstvo vyskytuje především u druhů, které využívají jako zdroj potravy trus. Je velmi pravděpodobné, že využívání trusu jakožto zdroje potravy selektuje pro vznik péče o potomstvo – jelikož trus je zdroj energeticky bohatý, o který je vysoká kompetice, je pro přežití potomstva výhodné, pokud ho rodiče někam ukryjí a zabrání jeho zkonsumování jinými organismy. O koprofágních zástupcích se více dočtete v *brožuře 52. ročníku BiO – Když musíš tak musíš aneb odpady v přírodě*. Již zmíněna byla také péče o potomstvo u hrobaříků (*Nicrophorus*), kteří mají obourodčovskou péči a některých příbuzných rodů, které mají péči mateřskou. Hrobaříci využívají jako zdroj potravy mršiny obratlovců. Obdobně jako u exkrementů, jde o živinami velmi bohatý a dočasný zdroj potravy, o který je velká kompetice. Proto je pro hrobaříky výhodné mršinu i její část pohřbít a izolovat tak od případných kompetitorů. Hrobaříci pro své potomstvo připraví zdroj potravy, ale i ho do určitého vývojového stádia přímo krmí kousky mršiny z úst do úst. Přestože se na péči podílí oba rodiče, otec je obvykle línější a opouští své potomstvo dříve. S péčí o potomstvo se dále setkáme také u některých zástupců čeledi nosatcovitých (Curculionidae). Často jde o **ambróziové druhy** – tedy druhy žijící v mutualistické symbióze (vzájemně prospěšném soužití) s houbou, kterou konzumují a za to jí rozšiřují na nová stanoviště a poskytují substrát k růstu v chodbičkách pod kůrou či ve dřevě. Vyskytuje se u nich péče mateřská či obourodčovská, a vzácně i jednoduchá eusocialita. Obourodčovská péče je převládajícím typem péče u kůrovcovitých (Scolytidae), přičemž v některých případech samec žije se samicemi v polygamním harému.

6.2 Ontogeneze chování u obratlovců

Ontogeneze zahrnuje období života od oplození až po smrt. V etologii ale obvykle sledujeme chování od porodu až po dospělost, kdy sledujeme největší změny v chování. Proto se v následujícím textu zaměříme především na chování v tomto raném období.

Dědičné (geneticky podmíněné) versus naučené chování

O chování živočichů vyjma člověka panoval dlouho názor, že většina projevů chování je vrozená a že tyto vzorce chování pak v ontogenezi už jen dozrávají a jen málo se počítalo se vlivy prostředí. Zastánci opačného proudu předpokládali, že organismus se rodí téměř jako nepopsaný list papíru a většina vzorců chování je naučených během života. Dnes však již tušíme, že na chování se podílejí různou měrou jak genetické faktory, tak i učení a nesmíme zapomínat ani na epigenetickou dědičnost, která nám původně ostře vytyčené kategorie (získaný × vrozený) poněkud rozmělnuje (viz **rámček 6.A**). Zjednodušeně by se dalo říci, že v evoluci postupně dochází k nárůstu významu získaného (naučeného) chování, takže zatímco u „nižších obratlovců“ mají velký význam hlavně geneticky podmíněné vzorce chování, v evoluci směrem k ptákům a savcům postupně narůstá význam naučeného chování (např. operantní podmiňování, učení vzhledem apod.; viz též dále).

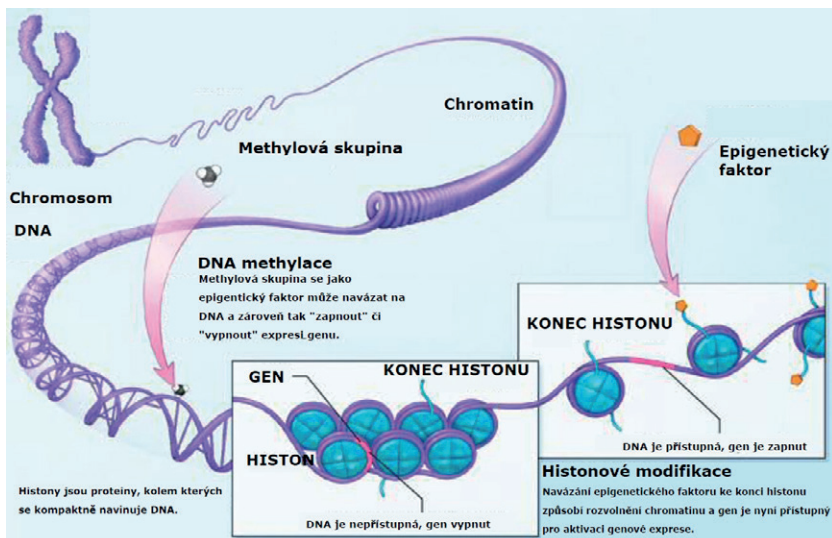
V případě, že je dané chování geneticky podmíněné, jedná se většinou o kvantitativní dědičnost – uplatňuje se zde jak pleiotropie genů (jeden gen má několik funkcí), tak epistaticko-hypostatické interakce (některé geny jsou funkčně nadřazeny jiným genům a zcela nebo částečně řídí jejich funkci, např. typicky transkripční faktor, který nasedá do promotorových oblastí různých genů a řídí jejich expresi). Proto nebývá identifikace jednotlivých genů zodpovědných za určité chování jednoduchá. Přesto však známe případy kvalitativní dědičnosti chování, kdy je chování ovlivněno tzv. geny velkého účinku, kdy mutace v jednom genu může zásadně ovlivnit chování. Uvedme např. mutaci v lidském konexinu DFNB1 (konexin je bílkovina, která zprostředkovává mezibuněčné spojení), která způsobuje hluchotu a může zásadně ovlivnit chování dítěte zejména v těch případech, není-li onemocnění včas a správně diagnostikováno (opožděný mentální vývoj, omezení řečových schopností, paměti apod.).

Jak ale poznáme, je-li dané chování podmíněno opravdu geneticky? Geneticky podmíněné chování (např. hrozba, námluvní chování apod.) se obvykle vyznačuje stálou formou, jež se nemění působením vnějších podnětů. Obvykle se toto chování rozvíjí hned napoprvé v celé šíři (např. stavba sítě u pavouka), anebo se objeví ještě dříve, než jsou k němu připraveny morfologické struktury (např. mávání křídel u malých čápů ještě předtím než mají dorostlé letky).

Z experimentálního hlediska byly v minulosti pro odhalení původu chování velmi oblíbené izolační (Kaspar-Hauserovy) pokusy. Svě jméno dostaly podle chlapce, který byl nalezen v Norimberku v dosti zanedbaném stavu na počátku 19. století. Postupem času se zjistilo, že tento chlapec byl od svého útlého dětství zavřen v izolaci v temné kobce, následkem čehož se naučil mluvit jen nesouvisle a uměl se jen podepsat. Tyto pokusy jsou založeny na sociální izolaci mláďat, kdy se předpokládalo, že vzorce chování, které se u mláďat vyvinou samovolně v dlouhodobé izolaci, jsou právě ty vrozené vzorce chování. Svou oblibu našly především v etologickém výzkumu primátů v 60. letech, kdy se takto sledovalo, jaké typy chování jsou vrozené a jaké naučené. Dlouhodobá izolace mláďat od matky u nich však vyvolala těžkou sociální deprivaci spojenou se sebepoškozováním či agresivitou, samice měly problémy se pářit se samcem, takže vypovídací hodnota takovýchto izolačních pokusů se ukázala jako sporná. V dnešní době se tyto pokusy používají jen k řešení omezeného spektra otázek a jen u některých skupin živočichů. Zároveň se nemusí nutně jednat o kompletní izolaci od vnějšího prostředí, ale jen od nějakého faktoru. Takto byla například izolována mláďata pěvců od zpívajícího samce pro studium učení zpěvu. Mladí samci pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*) chovaní v izolaci od rodičů uměli v dospělosti všechny tři základní formy zpěvu; jsou u nich tedy vrozené. Další naše české pěnice k získání kompletního hlasového repertoáru naopak potřebují poslouchat hlas otce a učit se.

Další možností jsou pokusy na tzv. mezidruhových křížencích. Asi nejznámějším příkladem geneticky fixovaného chování je v této souvislosti série pokusů provedených na dvou blízce příbuzných druzích papoušků rodu *Agapornis*. Papoušek

6.A Vliv epigenetiky na chování. Kromě dědičnosti kódované jako pořadí bází v DNA (adenin, guanin, cytosin, thymin) se ukazuje, že dědičnost může být zapsána také ve více flexibilním **epigenetickém kódu** (od slova *epi* – mimo). Jako epigenetické modifikace označujeme změny chemické struktury nukleotidových bází nebo modifikace histonů, tedy proteinových komplexů, na kterých je DNA eukaryot navinutá (viz obr.6.9). V případě modifikace histonů mohou být konkrétní aminokyseliny modifikovány prostřednictvím fosforylace, metylace, acetylace, sumoylace (připojení malého signálního proteinu na lysinový konec; často se tak proteiny stanou stabilnějšími), ubikvitinace (připojení malého proteinu ubikvitinu na histony; takto dochází k regulaci transkripce či tvorbě heterochromatinu) či dalších modifikací. Tyto změny pak mohou přímo ovlivnit tzv. fold DNA, čili jak moc kompaktně je řetězec DNA navinutý na histony, a tudíž jak moc je řetězec přístupný či nepřístupný pro další proteiny, které poté řídí genovou expresi. V případě modifikace nukleových kyselin se pak nejčastěji jedná o metylaci na cytosinu. Methylace v promotorových oblastech genu mohou ovlivňovat nasazení transkripčních faktorů a tudíž i „zapnutí“ či „vypnutí“ genu. A právě tyto značky jsou mnohem flexibilnější než pouhé pořadí nukleotidů v DNA, protože jsou reverzibilní a lépe tak reflektují prostředí, ve kterém organismus žije a zároveň se mohou předávat do dalších generací. V jistém smyslu se tak jedná o příklad lamarckistické evoluce. Ta předpokládá, že znaky získané během života se mohou přenášet do další generace. Jednoduše si lze princip lamarckistické evoluce vysvětlit na příkladu žirafy, která aby dosáhla na vysoký strom s chutnými listy, si potřebuje prodloužit krk. Podle této teorie, pokud si žirafa za svého života prodlouží krk tím, že ho natahuje, délku krku může předat do další generace. Za normálních okolností toto není možné, protože přenosu změn ze somatické (tělní) do germinální



Obr. 6.9: Uspořádání DNA a epigenetické modifikace. Jako epigenetické faktory pro modifikaci histonů se mohou uplatňovat metylace, acetylace, sumoylace, ubikvitinace a další.

(zárodečné) linie brání u živočichů tzv. **weismanovská bariéra** (viz přípravný text BiO 2012 – *Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin*, kap. 1.1). Jinými slovy mutace získané během života se ve většině případů nemohou předávat do dalších generací. Pro epigenetické modifikace však tato hranice neplatí a určité epimutace (epigenetické změny) se mohou předávat mezi generacemi jako tzv. **transgenerační epigenetická dědičnost**.

Effekt epigenetických mutací trvá obvykle jen několik generací. Známý je příklad nizozemských žen, které během těhotenství za druhé světové války v letech 1944–1945 trpěly hladomorem a jejich děti se narodily menší. Tento efekt přetrvával do dvou následujících generací. Později se navíc ukázalo, že tyto děti měly také vyšší sklony k depresi. Podobně například mláďata myši, která, když se o ně rodiče vzorně starají, mají dostatek fyzického kontaktu, matky je olizují či čistí (tzv. *grooming*), jsou v dospělosti méně náchylná ke stresu v porovnání se skupinou, kde mláďata tolik fyzického kontaktu neměla. Na molekulární úrovni se ukázalo, že mláďata „horších matek“ pak měla v dospělosti více methylovaný promotor pro glukokortikoidový receptor, což způsobilo „zapnutí“ tohoto genu a jeho zvýšenou expresi. Vyšší hladina glukokortikoidového receptoru pak znamená vyšší odpověď na vyplavený glukokortikoid (hormony kůry nadledvin, které nastartovávají energetický metabolismus buněk), což znamená, že tato mláďata jsou pak náchylnější ke stresu. Nakolik se transgenerační epigenetická dědičnost podílí na změnách v chování v různých stádiích ontogeneze, není jasné, ale první studie ukazují, že by mohla mít efekt, a potom tedy naše snaha dělit chování na geneticky podmíněné a získané z prostředí začíná pokulhávat. Navíc se v posledních letech ukazuje, že na epigenetické dědičnosti se mohou podílet také malé nekodující molekuly miRNA (micro RNA) či siRNA (small interfering RNA neboli short interfering RNA či silencing RNA), které mohou pronikat do vajíčka či do spermie a následně ovlivňovat expresi u plodu. Tyto krátké molekuly RNA (typicky 20–25 bází) se svými komplementárními úseky váží k mRNA (miRNA) a nebo mohou vázat virovou RNA (siRNA) a přímo tak regulovat genovou expresi.

růžohrdlý (*Agapornis roseicollis*) si během transportu materiálu pro stavbu hnízda zastrkuje tento materiál zvláštními pohyby do peří nad kostřec či na záda. Blízký příbuzný druh papoušek škraboškový (*Agapornis personatus*) si naopak hnízdí materiál nosí v zobáku. Po experimentálním křížení těchto druhů se ukázalo, že někteří kříženci si hnízdí materiál nosí v zobáku, jiní si jej naopak zastrkávají na nevhodná místa, např. na břicho či pod křídlo, odkud jim snadno vypadne. Po určité době se jej sice i tito kříženci naučí nosit v zobáku, ale i tak mají tendenci si jej nejdříve zastrkávat do peří, což jasně ukazuje na genetický původ takového chování. Podobným příkladem vrozeného chování je i vokalizace u domácích zástupců koňovitých. Zvuky vydávané mulami a mezky (kříženci koně a osla) jsou prapodivnou směsí prvků oslího hýkání a koňského ržání, a to v různém poměru.

Chování a učení v ontogenezi

Podle definice je učení proces, který zamezuje selhání vrozeného, genetického programu a který lze charakterizovat jako nejvýznamnější přizpůsobení chování ke zlepšení a interakcí mezi živočichem a prostředím. Na učení pak závisí pružnost

celého chování a schopnost reagovat na nejrůznější změny. Ve fylogenetickém vývoji potom význam učení narůstá. Nebývalého významu učení potom nabývá u dlouhověkých zvířat, anebo u zvířat žijících v societách či tam, kde je altruismus (nesobecké chování nejčastěji vůči jiným jedincům vlastního druhu). V následující kapitole si krátce přiblížíme jednotlivé typy učení z hlediska jejich významu v ontogenezi od těch nejjednodušších jako habituace či imprinting až po ty nejsložitější jako je např. vhled. Tak jako u každého škatulkování v biologii i tady narážíme na neohraničitelnost určitého typu chování a některá složitější chování vlastně jsou založena na konsekvenci několika jednoduchých učení. Přesto bude pro pochopení lepší se těchto kategorií přidržet. V následujícím textu se zaměříme především na jednotlivé typy chování z hlediska jejich projevů, nikoliv z hlediska neuroetologického, což by výrazně přesahovalo rámec této kapitoly.

Zajímavým fenoménem chování v ontogenezi je proces **zrání**, kdy se dané chování v ontogenezi zdokonaluje, ale nikoliv v důsledku trénování tohoto vzorce chování, ale proto, že dochází k postupnému růstu neuronů a zapojování synapsí v nervové soustavě. Pěkně si můžeme tento fenomén ilustrovat na přesnosti v klovnutí do terče u čerstvě vylíhlých kuřat. Těsně po vylíhnutí je přesnost klovnutí nízká, ale postupně se zdokonaluje. Zatímco jednodenní kuřata měla nízkou přesnost klovnutí do špendlíku, v následujících dnech se přesnost výrazně zlepšovala a čtvrtý den už byla většina klovnutí přesných. Aby bylo skutečně vyloučeno, že se nejedná o učení, ale o zrání, nasadili experimentátoři ve druhé kontrolní skupině kuřat brýle s čočkami se sferickými skly, které posouvaly obraz doprava o 7°. A ukázalo se, že i v této skupině se postupně snižuje rozptyl úderů zobákem. Další charakteristický jev, který doprovází ontogenezi, je také tzv. **kainogeneze**. Během ontogeneze se totiž může měnit funkce určitého chování, a to má pak jiný význam v dospělosti než v mládí. Zatímco řada chování slouží v rané ontogenezi primárně jako žadonění o potravu, např. olíznutí čenichu u psů, otevření zobáku a mávání křídly u mláďat ptáků, v dospělosti tyto vzorce nabývají úplně jiného významu, např. jako vyjádření podřízenosti u psů či jako součást pářících rituálů u ptáků.

Imprinting, neboli také vtištění, je jednoduché učení, které je vázané na velmi krátký časový úsek, tzv. senzitivní periodu, která vede ve vývoji jedince k nezvratným změnám v chování. Imprinting byl popsán v polovině 20. století Konrádem Lorenzem, jedním ze zakladatelů etologie jako samostatného vědního oboru. Konrád Lorenz se věnoval ve své práci vrubozobým ptákům, které považoval za mnohem lepší model chování než např. savce. Lorenz už jako malý choval husy a později, když si vybudoval na zahradě u svého domu rybníčky, začal husy profesionálně sledovat, všiml si, že u mláďat hus je pro další vývoj klíčová několik hodin trvající perioda, během níž si mláďata zapamatují (vtisknou) podobu matky a tu poté všude následují (tzv. sledovací reakce). Během **rodičovského imprintingu** si tak mláďe napevno vtiskne podobu matky, obvykle podle kombinace několika stimulů, např. podle hlasu, typického pohybu či určitého vzhledu a následují ji. Problém však nastane, když matka není v kritickou dobu po ruce, a potom mohou začít

housata následovat jako své rodiče např. jiný druh, člověka (samotného Konráda Lorenze – viz **obr. 6.10**) či cinkající klíče nebo červený skákající balón. Výsledek vtištění je totiž proces dlouhodobý a většinou je ireverzibilní (nevratný). Vtištěné chování tak může být jen těžko pozměněno dalšími zkušenostmi v pozdějším čase. Z evolučního pohledu je chybný imprinting vysoce nevýhodný, a proto je senzitivní perioda obvykle omezena jen na několik hodin, např. u kachny divoké trvá prvních 8–20 hodin, u poláků až 38 hodin od vylíhnutí. Tato perioda je tedy druhově specifická, často s patrnou individuální variabilitou, ve které se maximalizuje fáze, kdy už je mláďe natolik smyslově vyvinuté a zároveň tráví dostatek času s matkou, aby se minimalizovalo riziko chyby. Další pojistkou jsou také tzv. smyslové filtry, což znamená, že jednotlivé stimuly si nejsou vzájemně rovnocenné a existují určité vrozené predispozice pro vnímání stimulů. Mláďe tak má vrozenou aspoň rámcovou představu o tom, jak je matka přibližně velká, že se umí pohybovat apod. Mláďata zeber si zase vtiskují podobu svojí matky podle charakteristického vzoru černobílého pruhování. Podobně jako rodičovský imprinting funguje také **sexuální imprinting** pro výběr partnera v dospělosti. Během této doby se ustavuje specifické rozpoznání sexuálního partnera. Tentokrát je však senzitivní perioda o něco delší a leží v pozdější ontogenezi (u kachen až 15.–19. den). Zajímavé však je, že u sexuálního imprintingu dochází k vtiskávání jen u jednoho pohlaví. Samice různých druhů jsou obvykle zbarveny nenápadným kryptickým zbarvením a podobu samice si vtiskávají pouze samci. Naopak samci jsou zbarveni během rozmnožování do pestrého svatebního šatu, který se výrazně liší mezi jednotlivými druhy, a samice si tak pamatují samce pravděpodobně na základě určitého genetického vzorce bez potřeby vtiskávání. Když však v senzitivní fázi necháme mláďata kachen pouze ve společnosti samečků, vtisknou si samečci jako svého sexuálního partnera samce a v dospělosti se z nich pak stávají homosexuálové. Podobně jsou-li mláďata experimentálně odchována jiným druhem, jako např. samci zebříčky experimentálně odchovaní samcem jiného druhu během pohlavního dospívání, samci začínají preferovat právě svého náhradního rodiče.

Určitě si nyní kladete otázku, proč je imprinting ireverzibilní a omezen jen velmi krátké období života, když by bylo v některých případech výhodné nesprávný imprinting „resetovat“ (viz **rámeček 6.B**).

Senzitivní fáze imprintingu je totiž spojena s masivní tvorbou nových neurosynapsí v koncovém mozku. U ptáků se na imprintingu podílí střecha koncového mozku (hypostriatum), kde v době senzitivní fáze probíhá intenzivní metabolismus. Pokusy na kuřatech ukázaly, že kuřata, kterým byl proveden imprinting na akustické podněty, měla před vtištěním větší počet dendritů, které



Obr. 6.10: Konrád Lorenz a jeho pokusy s husami (imprinting).

6.B Problémy s chovem uměle odchovaných ptáků v zoo. Rodičovský a sexuální imprinting mohou přinášet problémy s umělým chovem ptáků v zoologických zahradách a záchranných chovech. Ačkoliv byl umělý chov v minulosti oblíbený pro svou často menší náročnost a vyšší přežívání mláďat, v současné době se snažíme odchovávat mláďata v zoo přirozenou cestou s co nejmenšími zásahy člověka. Přesto však máme-li populaci nějakého ohroženého druhu, která se z nějakého důvodu obtížně rozmnožuje přirozeným způsobem, můžeme ptákům pomoci umělým odchovem. Ten může zahrnovat inkubaci a líhnutí ptáků v umělé líhni a následné ruční krmení mláďat. Kromě celé řady technických problémů však narážíme i na biologický problém, a tím je právě nesprávný imprinting ručně odchovaných ptáků. Ptáci si mohou totiž během krmení imprintovat člověka či jiný druh, pokud dáváme zahřívát vejce jinému druhu (děje se tak např. v záchranných chovech u velkých dravců). A to je problém, protože takto odchováni jedinci potom mohou mít potíže s nalezením vhodného partnera a s následným rozmnožováním. Abychom zabránili imprintingu na člověka, chovatelé musí často používat speciální rukavice či oblečení, které co nejvíce připomíná rodiče daného druhu. Klíčové je také znát načasování sensitivní periody imprintingu, což se vzhledem k její velké variabilitě i mezi blízce příbuznými druhy jinak než empiricky zjistit nedá. Problém imprintingu se naopak netýká chovatelů papoušků, kteří odchovávají mláďata jako budoucí domácí mazlíčky. Zde naopak imprinting paradoxně není překážkou a může usnadňovat ochočení papouška. Zda je však takovéto chování etické, necháme na posouzení každého z vás.



Obr. 6.11: Mláďata puštíka obecného (*Strix aluco*) krmená plyšovou atrapou.

vyšovaly schopnost neuronu přenášet signál do více synapsí. Naopak poté, co byl proveden imprinting pouze jediným tónem, počet dendritů u jednotlivých neuronů výrazně poklesl.

Podobně jako rodičovský či sexuální imprinting se v rané ontogenezi mohou projevat také další **procesy učení podobné vtíštění**. Zmiňme lososy, kteří tráví většinu života v moři a dokážou si zapamatovat pach vody (chemické složení) a podle něj se pak vrátit z moře na domovské trdliště. Ptáci používají pro navigaci během jarní a podzimní migrace magnetický kompas. Magnetický kompas je založen na tzv. inklinaci, tedy úhlu, jaký svírají magnetické siločáry se zemským povrchem a vzhledem k umístění pólů a zakřivení Země. A každé místo na Zemi tak má specifickou inklinaci. A právě mláďata tažných druhů si dokážou před odletem

na zimoviště vtisknout inklinaci magnetického pole a najít poté úspěšně cestu na své hnízdiště. Bizarní podoby nabyl imprinting u hnízdních parazitů tropických vlhvců – vdovek (*Vidua*). Protože hnízdění hnízdního parazita a hostitele musí být dobře sesynchronizované, vdovky si podobu hnízda a zpěv vlhvců imprintují během mládí a v dospělosti poté nástup hnízdění vlhvců u vdovek spouští nástup ovulace a kladení vajec.

Další možností učení je též habituace. **Habituace** (návyk) je vlastně nejjednodušším typem negativního učení o nedůležitosti daného podnětu. Opakuje-li se nějaký rušivý či nevýznamný podnět příliš často, reakce na tento podnět postupně vyhasíná. Po vymizení stimulu, na který proběhla habituace, se může reakce po určité době na tento podnět obnovit zpět na původní práh. Tento typ chování se objevuje už krátce po narození a vyžaduje jen minimum zkušeností. Například mláďata pěvců reagují instinktivně na ořesy hnízda zvednutím hlavy a žadoněním o potravu, protože je mají spojené s přiletem matky na hnízdo. Pakliže ale třese se hnízdem příliš často, reakce na tento podnět postupně vyhasíná. Po přehrání kontaktních hlasů samice ale mláďata začnou žadonit o potravu jako dříve. Podobně mláďata ptáků nejdříve reagují přikrčením na každý letící podnět, postupem času se ale naučí objekty rozpoznávat a reagují už jen na dravce či méně časté objekty. Z evolučního hlediska se jedná o jeden z nejpůvodnějších typů učení, který je přítomen už např. u nezmarů po jeho mechanickém dráždění chapadel.

Během **klasického podmiňování** naopak dochází k upevnění reakce na nějaký daný podnět. Původně nevýznamný podnět se po spojení s nějakým novým stimulem stane spouštěčem nějakého jiného chování. Učebnicovým příkladem takového chování jsou legendární Pavlovovi slintající psi. Známý ruský etolog I. P. Pavlov se ve svých pokusech mimo jiné zaměřoval na vylučování slin v souvislosti s příjmem potravy. Když výzkumníci pokusným psům těsně před samotným nakrmením opakovaně rozsvěcovali či zvonili zvonečkem, psi si po čase tuto činnost postupně spojili s blížícím se krmením a začali vylučovat sliny. Původně neutrální podnět (zvoneček či rozsvícení světla) si tak spojili s nepodmíněným podnětem (tvorbou slin). Takto naučené chování může být velmi stabilní; pokud však nedojde k jeho trénování, postupně dochází k jeho vyhasínání. I. P. Pavlov dokonce za svůj objev podmíněného chování (reflexu) dostal v roce 1904 Nobelovu cenu. Podobně se toto chování uplatňuje např. u mláďat ptáků, kteří se učí rozpoznávat nepoživatelnou aposematicky zbarvenou (často kontrastní červeno-černé nebo žluto-černé zbarvení) kořist nejdříve právě na základě spojení tohoto výstražného zbarvení s nechutenstvím (např. u sýkory koňadry a ploščic je učení spojeno s obsahem aldehydů, které vyvolávají zvracení). Máte-li doma akvarijní rybičky, snadno se můžete přesvědčit o evoluční starobylosti tohoto chování např. tím, že předtím než je začnete krmit, vždy rozsvítíte či zaklepete na okraj akvária a rybičky si tento nový podnět asociují s nastávajícím krmením a připlují k hladině.

Kromě klasického podmiňování existuje i **operantní podmiňování**, tedy učení pokusem a omylem. Hlavní rozdíl od klasického podmiňování spočívá v tom, že

se na reakci nepodílí nový podnět, který je zaznamenán přes receptory, ale změny v motorické činnosti na straně receptorů. Jinými slovy jedinec vykoná nějaký pohyb, a pak si uvědomí, že tento pohyb či činnost vede k úspěchu a začne jej opakovat. Jedná se tedy o učení pokusem a omylem. Dobře si toto chování můžeme ilustrovat na chování zvířat v zoo, které popisuje prof. Zdeněk Veselovský. Opice v zoo se často nejrůznějšími způsoby snaží získat pozornost návštěvníků a žebrají různými bizarními způsoby o potravu. Když se jedna z opic náhodně plácla rukou do čela, okamžitě pak byla nedisciplinovanými návštěvníky zahrnuta spoustou pamlsků. Opice tak snadno pochopily, že zatukáním si na čelo si od návštěvníků snadno vyslouží přísun pamlsků. Na podobném principu **náhodného zachycení** určitého chování je často založen trénink zvířat, a to zdánlivě byt i třeba velmi složitě chování. Většinou chovatel náhodně zachytí nějaké chování, za které když zvíře odmění pamlskem, tak si jej zvíře může spojit s pamlskem a postupem času jej začne samo vyhledávat. Potom už stačí takovýchto několik jednoduchých chování složit do série několika po sobě jdoucích nezávislých kroků a vzniká tím celý řetězec složitě chování, které můžete pozorovat např. u drezurovaných zvířat v cirkuse či ve filmu. Podobně jako u výše uvedeného pozitivního operantního podmiňování, i tady existuje také negativní podmiňování. Pokud začnou mladí čerstvě pohlavně dospělí samečci zebříčky (*Taeniopygia guttata*) tokat před pestře zbarvenými samečkami, začnou je samci agresivně vyhánět ze svého teritoria, takže si mladí samečci snadno spojí pestrý svatební šat se samci. Samozřejmě mezi různými druhy živočichů existují značné rozdíly ve vnímavosti k jednotlivým podnětům, které pramení z jejich evoluční historie. Nelze tedy libovolně jednotlivé podněty kombinovat, např. nevolnost jde u potkanů v behaviorálních testech snadno spojit s chuťovým podnětem, ale už těžko s bolestí či silným zvukem.

Zejména v mládí, kdy se mláďata učí od rodičů nejrůznější schopnosti, má velkou roli i **napodobování**. Mláďe pak může odpozorované podněty provést zcela spontánně. Miminka se dokážou už v prvních několika týdnech naučit napodobování chování rodičů, např. vyplazování jazyka, špulení úst a úsměv. U ústříčníků velkých (*Haematopus ostralegus*) existují dva způsoby, jak otevírají lastury mořských mlžů. Někteří rodiče otevírají lastury tak, že vsunou mezi lastury zobák a pootočí jím a vlastně vpáčením zobáku lasturu rozlousknou, zatímco jiní ptáci tuto lasturu nejdříve upevní do písku a silnými údery zobáku roztříští zámek. Zajímavé je, že tyto dva odlišné způsoby otevírání lastur se mláďata učí od rodičů a postupně se tak předávají v jednotlivých rodinách z generace na generaci. Adaptivní význam tohoto chování spočívá v tom, že se takto pravděpodobně lépe využívá potravní nabídka. Podobně se učí mláďata zpěv od svých rodičů či některé druhy pěvců, např. sedmihlásci, špačci či krkavcovití do něj během života zařazují i další zvuky z prostředí.

Učení (nejen) napodobováním se týká i péče o mláďata u primátů. Zatímco u ostatních savců je schopnost postarat se o potomstvo dána souborem více či méně vrozených a reflexivních typů chování a matka většiny z nich i bez předchozí

zkušenosti ví, co si s mládětem počít, u (nás) primátů hraje velkou roli učení. Je to mimo jiné patrné dáno tím, že opice, poloopice a lidoopi jednak žijí v dlouho trvajících rodinných společenstvích (především se to týká samic), jednak proto, že závislost mláděte na matce u nich trvá dlouhou dobu a samotná péče o mládě je velmi komplexní (neomezuje se na pouhou ochranu a kojení, jako u řady jiných savců). Dalším faktorem je to, že primáti žijí ve značně členitém a proměnlivém prostředí, na což je nejlepší odpovědí nahradit mnoho vrozených (velmi těžko měnitelných) vzorců chování možností se nové vzorce učit. Péči o mláďata tak mladé primáti samice „okoukají“ nejčastěji od matky pečující o jejich mladší sourozence, případně od jiných samic v tlupě. Asi vás napadne, že tento aspekt života může poněkud komplikovat chov primátů v zajetí. Samice odchované uměle, případně oddělené od původní skupiny ještě předtím, než se mohly s péčí o potomstvo seznámit, se o svoje vlastní potomky neumí v zoologických zahradách postarat, respektive v některých případech se to mohou naučit metodou „pokus–omyl“ (operantní podmiňování), ale za cenu několika mláďat (a někdy vůbec). Samozřejmě lze tento fenomén pozorovat i na primátu nám nejznámějším, člověku. V dnešní evropské společnosti sice ne každá budoucí matka má možnost sledovat průběh celé ontogeneze svých mladších sourozenců, na druhou stranu, kdyby našimi nejbližšími příbuznými byli dejme tomu kopytníci, rozhodně by nebyly zapotřebí celé regály příruček a knih věnovaných tomu, jak co nejlépe opečovávat naše potomky.

Mnoho živočichů dovede také používat nástroje. Zdaleka se nejedná jen o výsadu jen těch „nejchytřejších“ či výsadu savců. Drozdi využívají tzv. kovadlinku, po ulovení měkkýše se schránkou tuto schránku často upevní do nějaké štěrbině a pak ji začnou údery zobáku snáz rozbíjet. Galapázká pěnkava kaktusová (*Geospiza scandens*) si zase dokáže k napichování upravit délku opunciových trnů tak, aby si jimi mohla snáze napichovat larvy hmyzu žijící hluboko v trouchnivějícím dřevě.



O fascinujícím používáním nástrojů u šimpanzů a krkavcovitých se toho dozvíme více na konci kapitoly. U bezobratlých je používání nástrojů dáno asi především geneticky. Znamé příklady se týkají například kutilek rodu *Prionyx*, které používají kamínky držené v kusadlech k udusání substrátu v okolí hnízdní nory a jejího okolí. Obdobně používají kamínky nebo hrudky ztvrdlé hlíny jiné kutilky rodu *Ammophila*. U amerických mravenců rodu *Aphaenogaster* dělnice používají své předměty, jako jsou kousky mechu či hlíny k transportování vody do hnízda. U ptáků a savců je toto chování obvykle mnohem plastičtější, a buď existují geneticky dané predispozice k určitému typu chování, a nebo se jedná o naučený prvek chování, na jehož vzniku se mohlo podílet operantní podmiňování, učení napodobováním, učení hrou nebo vhladem. Je ale zajímavé, že řada těchto vzorců chování se pak předává tradicí na potomstvo.

Důležitým aspektem ontogeneze je u mláďat také zvědavost a hra. Jedná se o explorační chování, tedy aktivní vyhledání nových prvků bez jejich bezprostřední nutnosti. **Hra** má klíčovou roli především pro mláďata, která se tímto učí nejruznějším dovednostem. Hlavní význam hraní přes jeho značnou energetickou náročnost a riziko zranění spočívá: (1) v procvičování funkcí motorického aparátu, (2) hraje důležitou roli v sociálním životě – při sociální komunikaci, rozpoznávání sexuálních partnerů, kontrole agresivního chování apod., (3) je procesem poznávání, které postupně zlepšuje poznávací schopnosti. Jedná se o chování rozvinuté především u primátů, krkavcovitých, papoušků či delfinů a ploutvonožců, ale není to pouze jejich výsadou a jsou dokonce známy i hry u želv či ryb. Během hry dochází k častému přehánění reakcí, často jsou pohyby prováděny opakovaně, s větší silou a s intenzitou, jednotlivé okruhy chování se navíc bez jakékoliv posloupnosti mohou volně prolínat, např. boj a chytání kořisti či vyjadřování podřízenosti u hrajících si koťat. V raném věku si mláďata většinou hrají mezi sebou, později mohou do hry zapojit i samotné rodiče či celou skupinu. To je typické např. pro kočkovité šelmy či dravce, kde rodiče přinášejí mláďatům menší živou kořist, kterou se pak mláďata učí formou hry společně lovit. Pro hru se dokonce u některých druhů vyvinuly zvláštní signály, které potlačují prvky agresivního chování, např. tzv. hravý obličej u šelem či primátů. Hra se vyskytuje jen za předpokladu, že nehrozí existenční problémy, např. hlad či predátoři. A je dokumentováno mnoho příkladů, kdy hra zvyšuje aktuální riziko predace.

Nejdokonalejším typem učení je **učení vhladem**, kdy jedinec správně pochopí novou situaci, předvídá potřebná jednání a následně ji správně vyřeší. Nejdokonaleji je tento typ učení znám u některých savců a ptáků, zejména pak u krkavcovitých, primátů či delfinů. Šimpanzi v jednom pokusu použili bedny s pískem, aby dosáhli na vysoko umístěný banán. Bedny přitom naskládali na sebe a pokud bylo potřeba, dokonce z nich i vysypali písek, aby s nimi mohli snáze manipulovat. V obdobném pokusu si z jednotlivých dílů dokázali sestavit dlouhou tyč, aby srazili vysoko umístěný banán. Nutno však podotknout, že k takovýmto výsledkům jim dopomohla předchozí hra, během níž se mohli s předměty dobře seznámit.

Další úroveň je schopnost abstraktního myšlení. Kromě primátů je tato schopnost vyvinutá také u krkavcovitých. Kavky a krkavci se naučili v experimentech docela dobře počítat (krkavci až do osmi) a když jim výzkumníci dali pokyn, kolik červů mají podle počtu puntíků na krabíčkách sezobnout, nebyl to pro ně velký problém. Dokonce ani nezáleželo na uspořádání, velikosti a barvě puntíků, ptáci se za odměnu naučili neomylně sezobnout daný počet moučných červů. Zajímavé bylo, že kavky nejenže se naučily počítat puntíky různé velikosti a různého uspořádání, ale dokázaly sezobnout také počet červů daný záblesky či zhasínáním žárovek. V této souvislosti stojí za zmínku uvést, že v těchto experimentech se jedná o skutečné počítání, a ne počítání dané operantním podmiňováním, kdy chovatel např. koňům či psům dává nějaký skrytý signál např. zvednutím ruky, mimikou tváře apod. apod. Ještě lepších výsledků však bylo dosaženo na pokusech s papouškem šedým (*Psittacus erithacus*), který se v experimentech naučil rozlišovat podle barvy, tvaru a velikosti až 80 různých předmětů. A papoušek pak na jednoduchou otázku, co je červené, dokázal vybrat správný předmět.

7. UDRŽOVÁNÍ TKÁŇOVÉ INTEGRITY MNOHOBUNĚČNÝCH ŽIVOČICHŮ

7.1 Kmenové buňky

Těla mnohobuněčných organismů procházejí neustálou obnovou i poté, co dorostou a vyvinou se do dospělce. Tato neustálá přestavba probíhá nejen na molekulární (viz brožura 52. ročníku BiO – *Když musíš, tak musíš*), ale i buněčné úrovni. Tento buněčný obrat je výrazný zvláště tam, kde se vyvinuly tkáň vystavené extrémně nepříznivým fyzikálním, chemickým nebo biologickým podmínkám. Příkladem z našeho vlastního těla mohou být například buňky střevního epitelu žijící v koktejlů trávicích enzymů a vystavené komplexní komunitě mikroorganismů včetně jejich produktů. Dalším buněčným typem s riskantním životním stylem jsou např. neutrofilní granulocyty – bílé krvinky lovcí bakterie a usmrcující je pomocí produkce vysoce toxických oxidačních činidel (kyselina chlorová, superoxid, peroxid vodíku). Pro téměř všechny buňky našeho těla platí, že svoji tkáňovou funkci plní několik dnů (neutrofilie, střevní a žaludeční epitel), týdnů (osteoklasty – buňky degradující kostní tkáň nebo Panetovy buňky – buňky sliznice střeva zajišťující nespecifickou imunitu) či měsíců (červené krvinky nebo osteoblasty – buňky vytvářející kostní tkáň a měnící se na kostní buňky – osteocyty), vzácně let (tukové buňky, buňky srdeční svaloviny) a nejvzácněji vydrží po celý život (vajíčka, podstatná část neuronů, buňky čočky či rohovkového endotelu) – viz **tabulka 7.1**. Po uplynutí naprogramované délky života buňky zpravidla umírají apoptózou (programovanou buněčnou smrtí), odloupnou se (do střeva nebo plic), popř. na svém povrchu vystaví molekulu usnadňující jejich fagocytózu (červené krvinky). Nesmíme dále zapomenout, že nové buňky ve svém těle potřebujeme i pro růst některých svých tělních částí (např. vlasy se prodlužují asi o 1 cm za měsíc, nehty přibližně o 0,3 cm za měsíc, což je přibližně stejná rychlost jako se od sebe oddalují díky deskové tektonice Severní Amerika a Evropa), popř. pro regeneraci tkání po poškození nebo infekci. Při eliminaci infekce zpravidla umírá velké množství buněk, a to buď spontánní apoptózou (když samy rozpoznají parazita a pro mnohobuněčný organismus sebezáchovně spustí apoptózu a takto se obětující zabrání šíření patogenu), popř. jsou usmrceny (spuštěním apoptózy) buňkami imunitního systému, řada buněk navíc může umřít nektrózou (smrt buňky, která není nijak programovaná, plánovaná, např. působením tzv. cytopatických virů). Za normálních fyziologických podmínek se v našem těle za jednu hodinu obměňují buňky v řádu miliard (z celkového počtu v řádu bilionů).

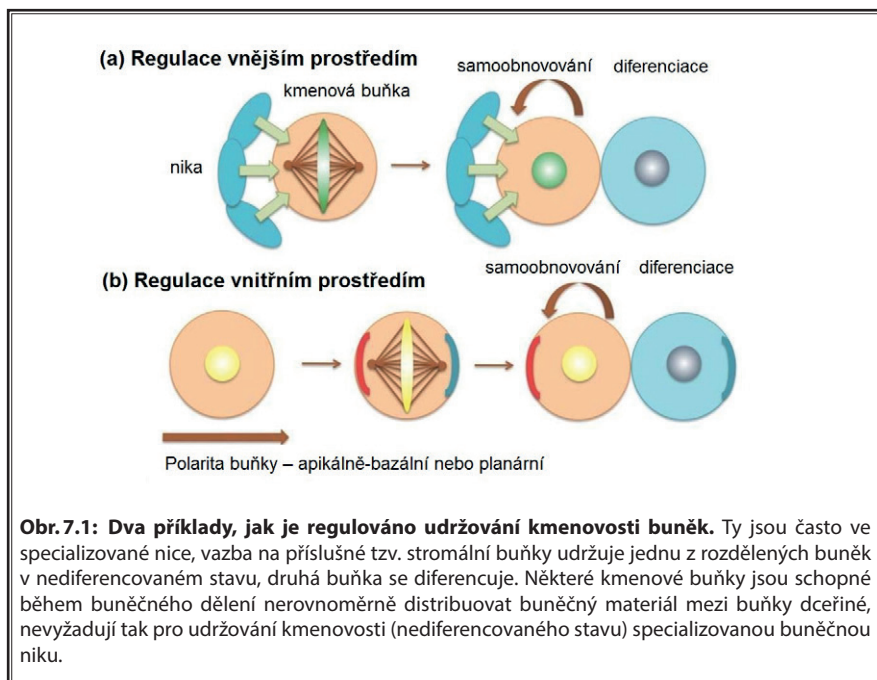
Neustálá obnova buněk našich těl je zajišťována pomocí kmenových buněk, které jsou více nebo méně specializovány pro zajištění tvorby konkrétních buněčných typů. **Kmenové buňky** jsou dlouho žijící, schopné udržovat délku telomer (koncové části chromozómů, zkracující se při každém buněčném dělení), neprobíhají v nich cirkadiánní rytmy, v mnoha případech mají stále (konstitutivně) aktivní autofagii schopnou „očistit a omlazovat“ jejich vnitřní prostředí (viz brožura 52. ročníku BiO – *Když musíš, tak musíš*).

Tab.7.1: Buněčný obrat (doba, za níž se buňky v tkáni vymění diferenciací z kmenových buněk) pro vybrané buněčné typy.

Buněčný typ	Buněčný obrat
enterocyty	2–4 dny
neutrofilie	1–5 dní
eosinofily	2–5 dní
plicní alveolární buňky	8 dní
krvní destičky	10 dní
kostní osteoklasty	14 dní
střevní Panetovy buňky	20 dní
kožní epidermální buňky	10–30 dní
kostní osteoblasty	3 měsíce
červené krvinky	4 měsíce
jaterní buňky (hepatocyty)	0,5–1 rok
tukové buňky	8 let
buňky srdeční svaloviny (kardiomyocyty)	0,5–10 % za rok
kostra	10 % za rok
buňky čočky	na celý život
oocyty (samčí gamety)	na celý život

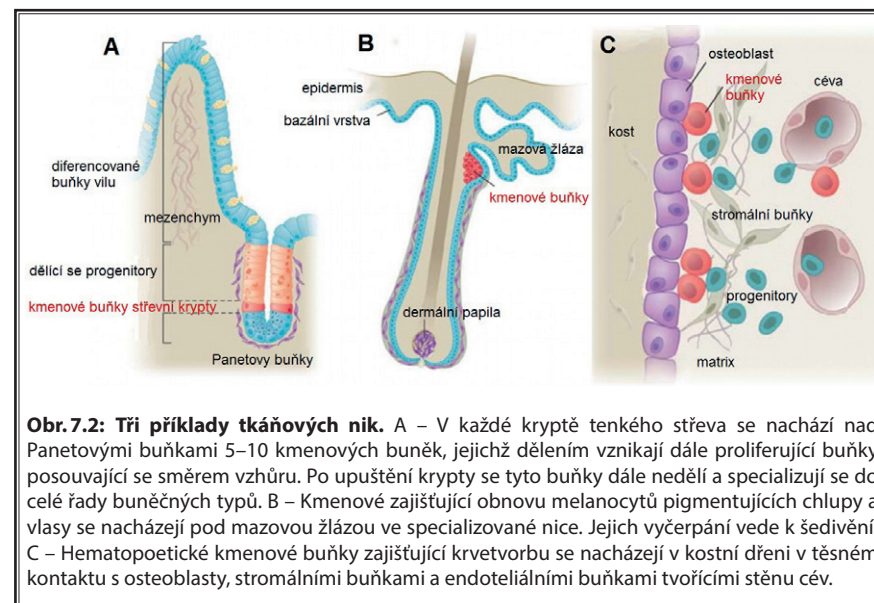
Důležitou vlastností tělních kmenových buněk je to, že se při tvorbě diferencovaných tělních buněk nespotebovávají, ale více méně se zachová jejich počet. Jak je to možné? Vysvětlením je asymetrické buněčné dělení, kdy při dělení kmenové buňky jedna z dceřiných buněk zůstává buňkou kmenovou a druhá s odlišnou buněčnou „výbavou“ diferencuje. Druhou možností je to, že jedna z dceřiných buněk je v kontaktu s tzv. stromálními buňkami tkáňového mikroprostředí udržujícího kmenové buňky v nediferencovaném stavu, druhá dceřiná buňka pak tento (kmenovost uchovávací) kontakt ztrácí a rozjede diferenciační program. Kmenové buňky zodpovědné v našich tělech za obnovu buněčného složení se typicky nacházejí ve specializovaných místech označovaných jako **niky** (viz **obr. 7.1 a 7.2**).

Kmenové buňky můžeme rozdělit podle jejich schopnosti vytvářet větší či menší diverzitu tělních diferencovaných buněk na totipotentní, pluripotentní, multipotentní, oligopotentní či unipotentní. **Totipotence** (z latinského *totipotencia* – schopnost činit vše) je termínem pro nejvyšší diferenciační potenciál a jedná se o schopnost jedné buňky rozdělit se a produkovat všechny diferencované buňky v organismu. Příkladem totipotentních buněk jsou spory a zygoty, popř. buňky časného embrya s regulačním vývojem (viz **kap. 2.3, rámeček 2.D**), které mohou dát vzniknout jednovaječným sourozencům. Např. pro lidskou ontogenezi platí, že v prvních hodinách po oplození se zygota rozdělí na identické totipotentní buňky,



které se mohou později vyvinout na kteroukoli ze tří zárodečných vrstev (entoderm, mezoderm nebo ektoderm) i všech typů buněk plodových obalů a placenty. Po dosažení stupně 16 buněk se totipotentní buňky moruly diferencují do specializovaných buněk, které se nakonec stanou součástí tzv. vnitřní buněčné masy (budoucího embrya) nebo trofoblastu a ztrácejí tak svou totipotenci. Diferenciační nastavení buněk vnitřní buněčné masy časného zárodku (zdroj tzv. embryonálních kmenových buněk) je pak možné označit jako pluripotentní.

Jako **pluripotentní** (z latinského *pluripotentia* – schopnost činit různorodé) označujeme buňku, která má potenciál diferencovat se na kteroukoli ze tří zárodečných vrstev. Termín buněčná pluripotence má určitou významovou šíři, neboť se jím označují jak plně pluripotentní buňky (schopné vytvořit jakoukoli buňku embrya, nikoli však embryo celé – tedy např. tzv. embryonální kmenové buňky či indukované pluripotentní kmenové buňky) i částečně pluripotentní buňky, které mohou dát vzniknout buňkám všech tří zárodečných vrstev, ne však nezbytně všem buněčným typům. Mimořádným objevem Shinya Yamanaky a Johna Gurdona (oceněných v roce 2012 Nobelovou cenou za fyziologii a medicínu) byl objev **indukovaných pluripotentních kmenových buněk** (zkráceně iPSC nebo iPS). iPSC jsou uměle odvozené od nekmenové, typicky dospělé somatické buňky a to vyvoláním „nucené“ exprese určitých genů a transkripčních faktorů. Převedení tělních buněk do pluripotentního stavu bylo poprvé provedeno v roce 2006 u myších



fibroblastů (buněk produkujících v těle mezibuněčnou hmotu) aktivací čtyř transkripčních faktorů Oct4, Sox2, Klf4 a c-Myc. Již v roce 2007 následovalo úspěšné vytvoření lidských iPSC odvozených z lidských kožních fibroblastů. Tyto indukované kmenové buňky vykazují podobné znaky jako embryonální kmenové buňky, nevyžadují však pro získání použití embryí.

Embryonální kmenové buňky (ESC), jejichž objev a použití přinesl celou řadu významných objevů, pocházejí z předimplantačního epiblastu (části vnitřní buněčné masy embrya – tzv. primitivního ektodermu, předimplantační označuje embryonální stádium před uhnížděním v děložní stěně). Epiblast je ze všech částí časného embrya významný tím, že je schopen regenerovat celý plod. Epiblastové buňky jsou typické pluripotentní kmenové buňky a jsou schopny se diferencovat do všech buněčných linií, pokud jsou injikovány do jiné blastocysty (předimplantačního časného zárodku). Další důležitou vlastností ESC je to, že je možné je u myšího modelu poměrně snadno kultivovat *in vitro* v tkáňové kultuře (viz **rámec 7.A**). Skutečnou revoluci v biologii umožnilo modifikování genetické informace ESC a jejich následné vnesení do časného zárodku. Při troše štěstí se cíleně geneticky změněné ESC (např. s nefunkční verzí konkrétního genu) začlenily do vyvíjejícího se embrya a diferencovaly do různých buněk těla – ideálně pohlavních buněk. Tímto způsobem se pomocí vytváření embryonálních chimér podařilo připravit cíleně geneticky modifikované organismy – např. tzv. *gene knock-outs* (organismy, v nichž byl příslušný gen inaktivován či eliminován; viz **obr. 7.3**).

Jako **multipotentní** označujeme kmenové progenitorové (dávající vzniknout diferencovanému potomstvu) buňky, které jsou schopny se diferencovat do celé řady

7.A Buňky jako „domácí mazlíčci“. Pěstování buněk *in vitro* (dosl. „ve skle“, tedy v laboratorních nádobách) bylo v textu zmíněno již několikrát. Co přesně je tím míněno? Jedná se v podstatě o udržování buněk při životě a jejich množení, i když jsou mimo svůj „mateřský“ organismus. Toho lze dosáhnout jediné tím, že co nejpřesněji napodobíme prostředí, v němž se dané buňky přirozeně vyskytují. A co všechno buňky vyžadují ke své spokojenosti?

Z faktorů fyzikálních jmenujeme správnou teplotu a složení plynného okolí kultivační nádoby. Zejména je potřeba upravit koncentraci oxidu uhličitého, který se ve vodném médiu rozpouští a ovlivňuje tím jeho pH, a vodní páry (kvůli vlhkosti vzduchu). Jen pro představu – uvnitř lidského těla dosahuje koncentrace CO₂ asi 5 %, což je řádově stokrát více než v atmosférickém vzduchu. Vhodnou teplotu i složení plynné fáze buňkám zajistí inkubátor, tedy jakási sofistikovaná „lednice“, která oba parametry dovede udržovat na požadované úrovni. Vhodné (bio)chemické podmínky pro kultivaci *in vitro* jsou zajištěny obsahem kultivačního média. Kromě správného osmotického tlaku a pH regulovaného pufracími systémy (pufrы jsou roztoky, které dovedou v určitém intervalu omezovat výkyvy pH) a zviditelněného pomocí barevného indikátoru je buňkám potřeba nabídnout dostatek živin ve snadno zpracovatelné podobě. Samozřejmě je přisun esenciálních aminokyselin (těch, které si buňka nedokáže sama vyrobit), glukózy jako hlavního zdroje energie, ale také vitamínů a stopových prvků.

Pro přežití uvnitř i vně organismu však buňky vyžadují také růstové a přežívací faktory, čímž se dostáváme k podmínkám biologickým. Koktejl potřebných signálních molekul se do média přidává v podobě séra, tedy nebuněčné složky krve zbývající po jejím sražení. Buňkám vyžadujícím přichycení k podkladu je nutné zajistit vhodný, rozuměj hydrofilní (smáčivý) povrch kultivační nádoby. Plastové nádoby používané pro kultivaci *in vitro* jsou proto standardně upravovány sulfonací (připojením záporně nabitě, smáčivé skupiny odvozené od síranového aniontu). Povrch kultivačních nádob však lze také potáhnout polypeptidovou vrstvou nebo želatinizující směsí proteinů napodobující extracelulární matrix nebo buňky pěstovat na fixované vrstvě podpůrných buněk (tzv. feeder layer, nejčastěji fibroblasty).

Jak je z předchozího odstavce patrné, udržování buněčných kultur *in vitro* není snadná ani levná záležitost. Nač tedy do ní investovat čas a finance? Pro vědce jsou *in vitro* kultury výhodným experimentálním materiálem, neboť jim díky používání dobře charakterizovaných buněčných linií a možnosti dosti přesně nastavit všechny parametry pokusu umožňují dosahovat homogenních a reprodukovatelných výsledků. Oproti používání zvířecích modelů se snižují časová i prostorová omezení výzkumu – buněk si můžeme napěstovat takřka libovolně (v případě průmyslové produkce gigantické) množství a mít je neustále k dispozici, nemusíme například čekat, až mláďata dosáhnou pohlavní dospělosti. Přestože rozmach *in vitro* modelů zachránil či prodloužil život bezpočtu laboratorních zvířat, nikdy je zcela nenahradí. Byť by se naše buňky v kultivační nádobě tvářily sebespokojeněji a my obdrželi sebekrásnější výsledky, nelze zaručit, že stejným způsobem budou reagovat ve svém přirozeném prostředí uvnitř organismu. Je tudíž třeba pečlivě rozlišovat, které poznatky se týkají toliko buněčných kultur a které naopak lze vztáhnout na komplexní prostředí živého organismu.

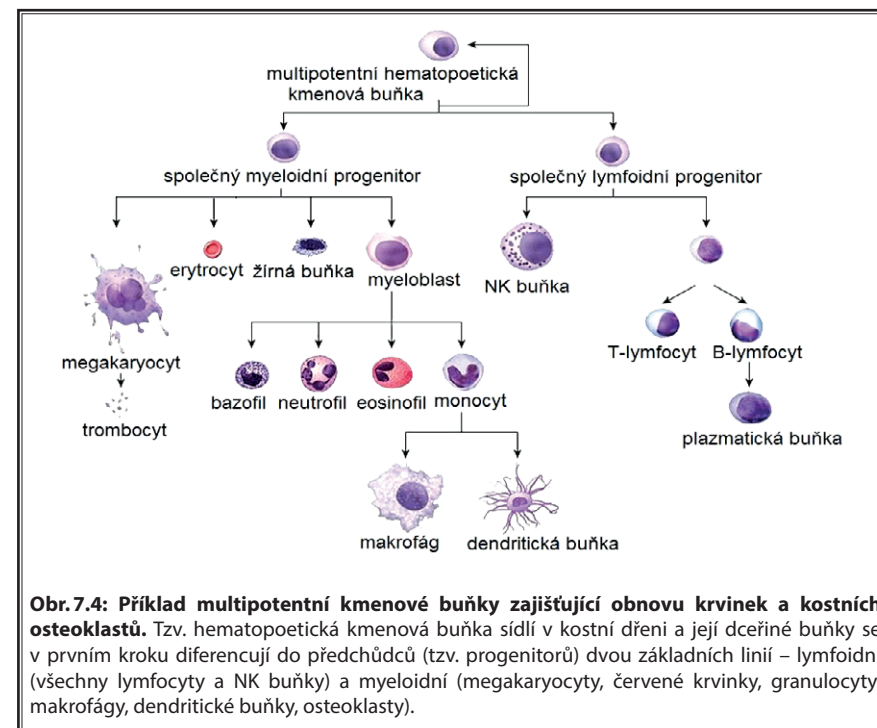
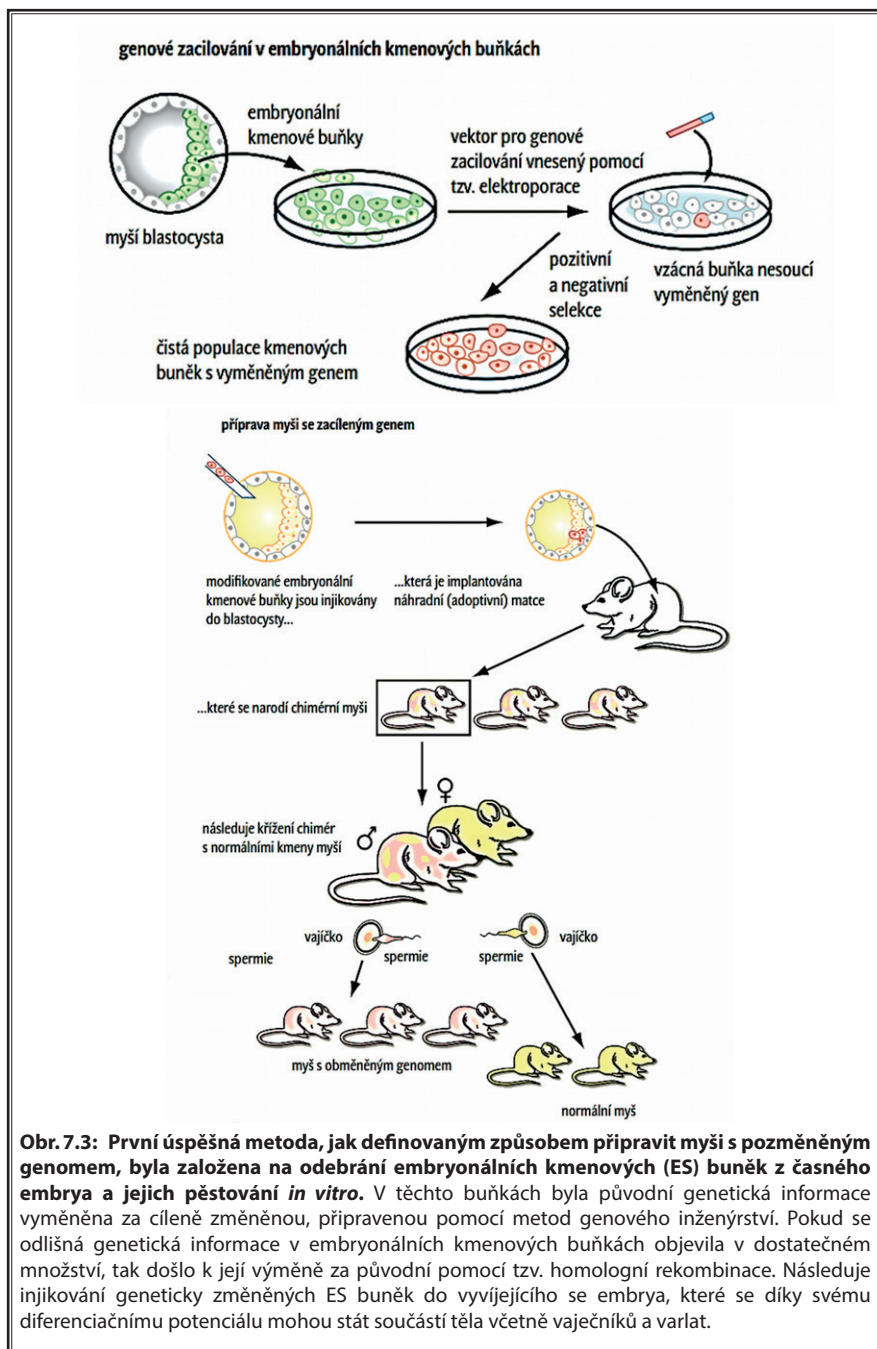
Kam až sahají limity kultivace buněk *in vitro*? Jedním z nich je tzv. **Hayflickův limit**, tedy skutečnost, že zdravé somatické buňky mohou podstoupit pouze omezený počet buněčných dělení; když jej vyčerpají, pokračují do G0 fáze buněčného cyklu (terminální diferenciací) nebo se vydají cestou buněčného stárnutí (senescence). Tento jev lze (po vzoru kmenových či nádorových buněk) „obejít“ procesem zvaným **imortalizace** („znesmrtelnění“). V principu jde o umělé reaktivování či přidání enzymů udržujících mladistvý stav buňky (např. telomeráza, která prodlužuje konce chromozomů – telomery – při replikaci) nebo o zablokování proteinů bránících průchodu buněčným cyklem. Ke druhému jmenovanému účelu jsou s úspěchem používány produkty virových genů jako velký T antigen polyomaviru SV40, jež tuto činnost při virové infekci vykonávají. Efektivita imortalizačního procesu je však velmi nízká – získaná „nesmrtelná“ buněčná kultura je zpravidla potomstvem jedné stotisíciny až miliardtiny původního množství buněk.

Dalším omezením „klasických“ *in vitro* kultur jsou přes všechnu snahu nefyziologické podmínky, v nichž se nacházejí. To se týká hlavně jejich hustoty, která je oproti buňkám v organismu daleko nižší, a absence interakcí s jinými buněčnými typy. Tento nedostatek lze překonat kultivací celého orgánu (nebo jeho části), při čemž se však na obzoru objevuje další problém – dostatečné zásobení živinami a kyslíkem. Odkázány na prostou difúzi tudíž mohou přežít pouze kousky do velikosti asi 1 mm³. Části orgánů pěstované *in vitro* však nelze jako celek množit ani imortalizovat, a proto jejich využití zůstává omezené. Snaha o napodobení situace *in vivo* („v živém“) stála za vývojem tzv. **histotypických a organotypických kultur**. V obou případech je vytvoření trojrozměrné buněčné struktury podpořeno maticí a dostatečné zásobování živinami a kyslíkem zajištěno kultivací na rozhraní kapalného média a plynné fáze. Rozdíl tkví v počtu kultivovaných buněčných typů – zatímco v histotypických kulturách studujeme pouze jediný buněčný typ, v organotypických kulturách dochází ke smíchání několika různých buněčných typů relevantních pro danou tkáň, které byly předtím pěstovány odděleně. Takto se podařilo z keratinocytů a dermálních fibroblastů vypěstovat ekvivalent kůže a úspěšně jej použít pro navození regenerace poškozené kůže. Z tohoto příkladu je zřejmé, že další rozvoj možností kultivace buněk *in vitro* může být významným i pro klinickou praxi. Oproti tkáňovým/orgánovým náhradám pěstovaným v jiných organismech mají *in vitro* sestavené tkáně tu výhodu, že nepřicházejí do kontaktu s buňkami jiného organismu, čímž se snižuje riziko přenosu chorob. Kam až se limity kultivace buněk a tkání *in vitro* posunou, je zatím stěží odhadnutelné. Třeba jednoho dne spatří světlo světa i opravdický *in vitro* ekrement!

Květa Trávníčková

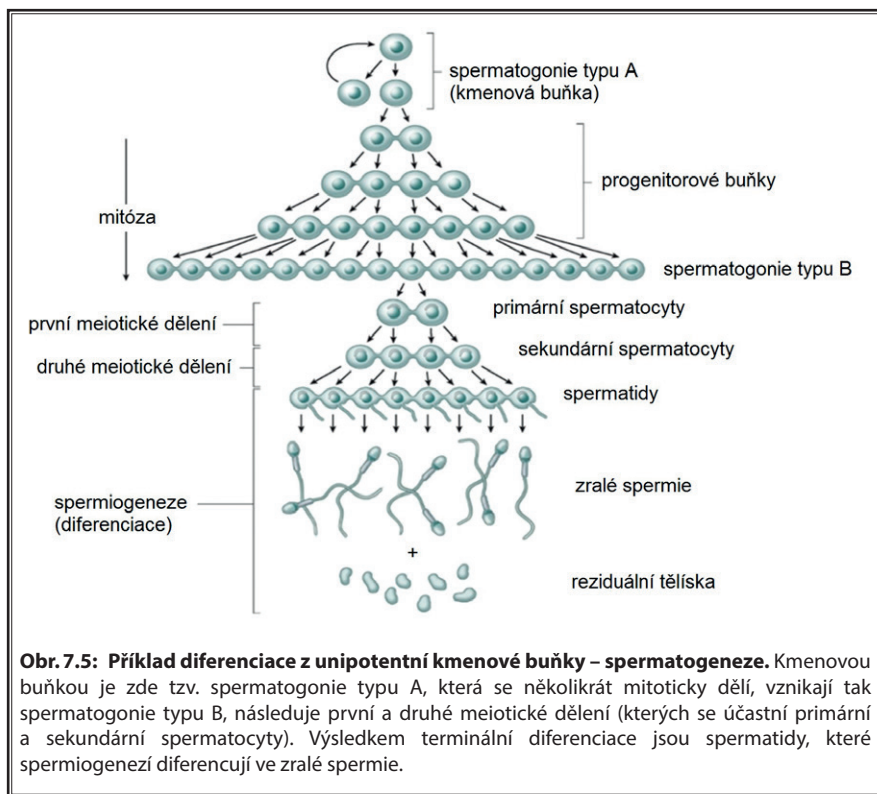
buněčných typů. Jedním z příkladů může být kmenová buňka, z níž vznikají všechny typy krvinek a osteoklasty (buňky, které odbourávají kostní hmotu; viz **obr. 7.4**). Dalším příkladem vysoce multipotentní kmenové buňky je mezenchymová kmenová buňka (MSC), schopná se diferencovat např. do fibroblastů, hladké svaloviny, buněk bílé tukové tkáně nebo chondrocytů či osteocytů. Buňky nervové tkáně (neurony a gliové buňky) se mohou diferencovat z neuronální kmenové buňky.

Častým typem kmenové buňky je **oligopotentní kmenová buňka** se schopností se diferencovat do omezeného počtu buněčných typů. Příkladem mohou být



kmenové buňky nacházející se ve střevní kryptě diferencují se do buněk střevního epitelu (resorpčních buněk – zajišťujících vstřebávání živin, Panetových buněk produkujících antimikrobiální bílkoviny, pohárkových buněk zodpovědných za produkci ochranného mucinu, M buněk s imunitní funkcí předávajících antigeny ze střevního lumen dalším imunitním buňkám) nebo tzv. vaskulární (cévní) kmenové buňky schopné se diferencovat do endotelu (buněk stěny cév) nebo buněk hladkého svalstva. Jako oligopotentní se též označují některé buňky vzniklé z multipotentních kmenových buněk. Z multipotentní hematopoetické buňky se diferencují např. oligopotentní kmenové buňky pro lymfoidní (lymfocyty, NK buňky) a myeloidní (erytrocyty, granulocyty, megakaryocyty, monocyty) buněčné linie.

Unipotentní kmenové buňky by na rozdíl od všech ostatních zmíněných typů kmenových buněk měly dát vzniknout pouze jedinému diferencovanému buněčnému typu a přitom si musí zachovat to nejpodstatnější – schopnost produkovat buňky pro buněčnou obnovu tkání, dlouhodobě si udržovat schopnost buněčného dělení v nediferencovaném kmenovém stavu. Otázkou je, zda skutečně unipotentní kmenové buňky existují za přirozených fyziologických podmínek. Jako příklad kmenových buněk s velice omezeným diferenciačním potenciálem můžeme uvést kmenovou buňku pro tvorbu keratinocytů pokožky, spermatogonie umožňující produkci spermií (viz **obr. 7.5**) nebo melanocytové kmenové buňky ve vlasovém



Obr. 7.5: Příklad diferenciace z unipotentní kmenové buňky – spermatogeneze. Kmenovou buňkou je zde tzv. spermatogonie typu A, která se několikrát mitoticky dělí, vznikají tak spermatogonie typu B, následuje první a druhé meiotické dělení (kterých se účastní primární a sekundární spermatocyty). Výsledkem terminální diferenciace jsou spermatidy, které spermiogenezí diferencují ve zralé spermie.

folikulu regenerující pigmentové buňky (melanocyty) pokožky a vlasové cibulky. Některé kmenové buňky se označují jako **bipotentní** – např. kmenové buňky jater regenerující hepatocyty (jaterní buňky) a epitelální buňky žlučníku a žlučového nebo kmenové buňky mléčné žlázy zodpovědné za buněčnou obnovu epitelu a myoepitelálních buněk (specializovaných epitelálních buněk se schopností změnit tvar).

7.2 Regenerace – být stále mlád (i s pomocí kmenových buněk)

Jak již bylo zmíněno, v tělech mnohobuněčných živočichů dochází k neustálé obměně buněčných populací. Buňkami, z nichž se více než 200 buněčných typů našeho těla doplňuje, jsou dělicí se buňky kmenové. Proč se ale úbytek tělních buněk apoptózou nebo působením poranění nebo patogenů neřeší jednoduše dělením již diferencovaných tělních buněk?

Někdy to prostě nejde. Některé tělní buňky totiž diferencují do stavu, kdy jsou v podstatě nerozdělitelné. Příkladem mohou být monstrózní 16–64 ploidní (v jednom jádře mají místo dvou sad chromosomů mnohonásobek – vznikají tak, že se během mitózy neoddělí sady chromosomů do dceřiných buněk) megakaryocyty

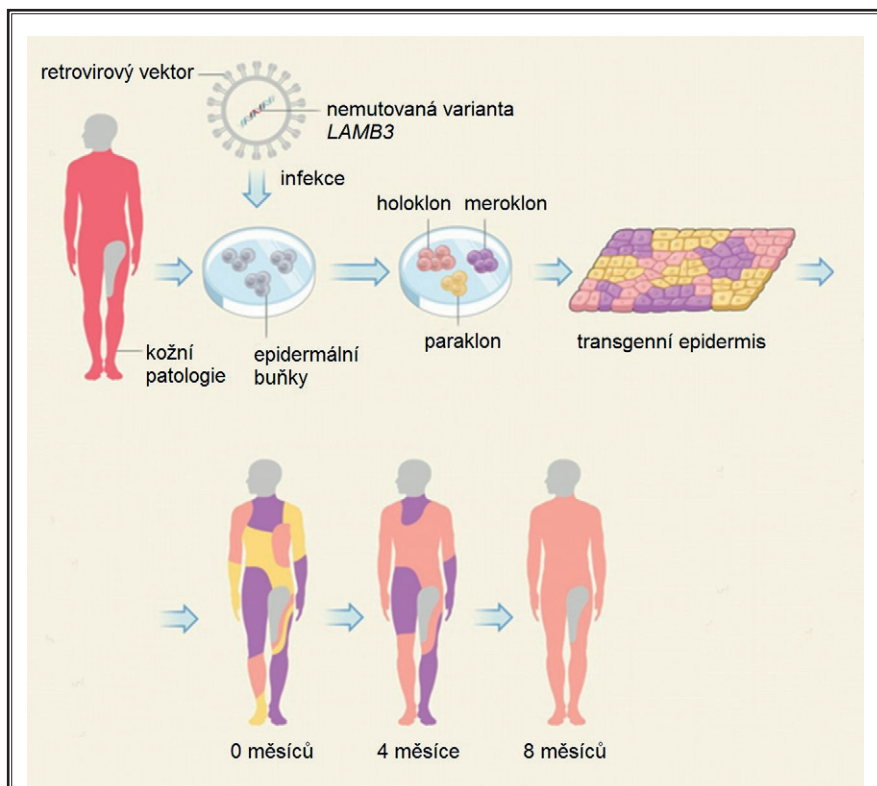
sloužící k produkci krevních destiček, obrovská svalová vlákna příčně pruhovaná svaloviny obsahující stovky jader a precizně uspořádaných sarkomer (mechanických jednotek svalu, které jsou schopné se zkrátit pomocí myozinových motorů), popř. neurony, složitě organizované do soustavy výběžků přijímajících a vysílajících signál.

Dalším důvodem může být to, že by to bylo nebezpečné. Některé buňky se vyskytují v rizikovém pracovním prostředí, popř. vykonávají rizikovou buněčnou práci (již zmíněné neutrofilní granulocyty nebo buňky střevní sliznice). Chemické prostředí, v němž tyto buňky žijí, je poškozující, vznikají zde radikály, z nichž některé mohou být mutageny. Od mutací v kombinaci s buněčným dělením není daleko k tomu, že zmutuje kombinace genů vedoucí k rakovině. Není překvapivé, že kmenové buňky pro „rizikové“ tkáně jsou pečlivě ukryty na bezpečném místě v nikách – v kostní dřeni pro fagocyty a ve střevních kryptách pro buňky střevního epitelu.

Využití kmenových buněk pro obnovu tkání je zřejmě spojeno i s dalším příkladem v živých soustavách, kdy něco špatného může být pro něco dobré. Tím špatným je fakt, že při zdvojování (replikaci) lineárních chromosomů se DNA zkracuje. Je to dáno tím, že enzym, který se o to stará, DNA polymeráza, nedokáže zdvojování začít a potřebuje kousíček RNA (tzv. primer). Primer se nakonec odstraní a DNA není na jednom vlákně na obou koncích dopolymerovaná. Pokud převedeme naše tělní buňky do tkáňové kultury, nebudou se zde dělit neomezeně a většinou počet jejich dělení nepřesáhne 50 (tzv. **Hayflickův limit**). Takto se chovají v podstatě všechny tělní buňky a je to dobře! Výrazně se tak snižuje možnost, že některá z nich (poškozená či mutovaná) se vymkne kontrole a neúměrně se namnoží. K doplňování buněk našeho těla proto slouží pouze kmenové buňky, které mají aktivní enzym **telomerázu**, který dokáže telomery chromosomů dostavovat do patřičné délky. Kmenové buňky jsou tedy dlouho žijící buňky s více méně neomezeným počtem buněčných dělení, zpravidla dobře ukryté v bezpečné tělní skrýši, navíc s vysoce aktivními mechanismy opravy DNA a navíc se stále spuštěným „generálním“ úklidem buněčného obsahu – autofágií. Jen málokdy se kmenové buňky vyčerpají. Pokud se tak stane, příslušný buněčný typ se nemůže obnovovat a z našeho těla mizí. Příkladem mohou být kmenové buňky pro melanocyty, jejichž vyčerpání souvisí se šedivěním vlasů a chlupů.

Kromě toho, že se za normální situace kmenové buňky bezproblémově starají o doplňování buněčných zásob, mají i obrovský potenciál v medicíně. Umožňují totiž regenerovat tkáňová poškození přirozeným způsobem a léčit onemocnění, na která si donedávna medicína netroufala. Jedním z příkladů je velice intenzivní výzkum možné regenerace nervových poškození s využitím neuronálních kmenových buněk. Jiným příkladem mohou být genetické choroby, kdy je mutací v konkrétním genu poškozena některá z tkání nebo orgánů.

Příkladem může být *dermatolysis bulosa* (tzv. nemoc motýlích křídel), kdy byl v případech ukazujícím potenciál genetických manipulací kmenových buněk mutován gen pro laminin $\beta 3$ zodpovědný za mechanickou odolnost pokožky způsobené



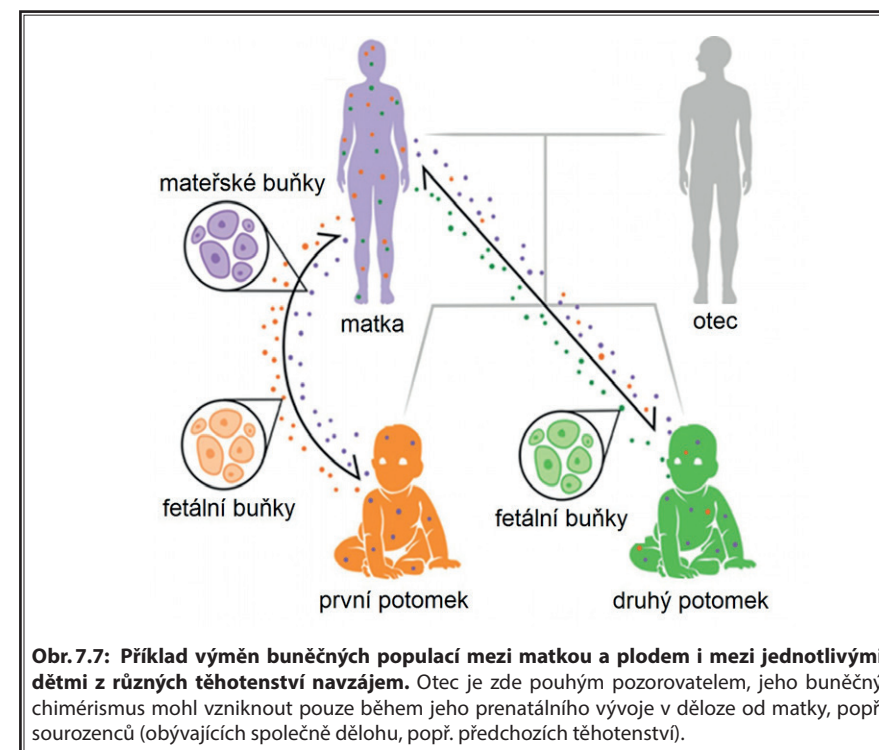
Obr. 7.6: Příklad genové terapie mutace genu pro laminin $\beta 3$ u pacienta s jednou z variant kožního onemocnění *dermatolysis bulosa*. *In vitro* kultivované unipotentní keratinocytové kmenové buňky byly infikovány retrovirem nesoucím správnou variantu genu pro laminin $\beta 3$. Následně byla v tkáňové kultuře připravena umělá pokožka osazená geneticky modifikovanými buňkami, která byla následně aplikována pacientovi. Po osmi měsících v pokožce dramaticky převážily „uzdravené“ buňky (holoklony) a pacient vykázal dramatické vylepšení mechanoelastických vlastností kůže.

připojením buněk epidermis k mezibuněčné hmotě. Pacienti s *dermatolysis bulosa* mají neustále se obnovující kožní poškození a záněty v podstatě znemožňující normální život. Díky pokroku poznání kmenových buněk (zmiňované unipotentní keratinocytové kmenové buňky) a metod molekulární genetiky se podařilo genetickou manipulací „uzdravit“ kmenové buňky pěstované *in vitro* a osídlit jimi dětského pacienta, jehož stav se dramaticky zlepšil (viz **obr. 7.6**). Pomocí tří následných operací se podařilo uzdravit buněčnou výměnou 80 % kůže!

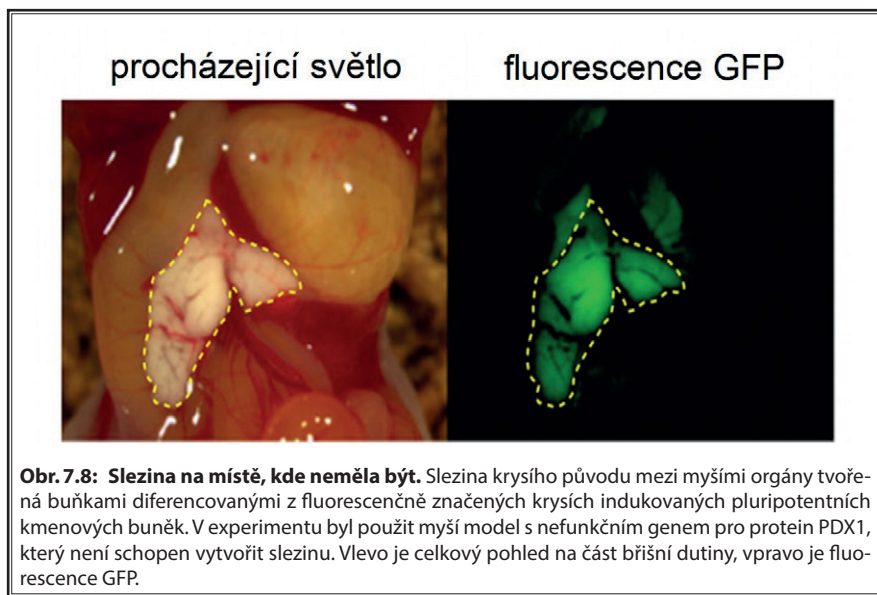
Podobným způsobem, genetickou modifikací vlastních hematopoetických kmenových buněk, se podařilo uzdravit celou řadu pacientů trpících poruchami krvetvorby. Takto se podařilo vyléčit např. poruchy *krevních destiček*: např. hemofilii

A a B nebo chybění faktoru X, *neutrofilů*: chronickou granulomatózní chorobu nebo Kostmanův syndrom, *erytrocytů*: alfa a beta talasemii, srpkovitou anémii, *monocyty*: Gaucherovu chorobu nebo Hunterův syndrom, *B lymfocytů*: ADA SCID (kombinovaný imunodeficit) nebo na chromosom X-vázanou agamaglobulinemii, *T lymfocytů*: na chromosom X-vázaný SCID. Tento neúplný seznam jen pro krevní buňky ukazuje na dramatický pokrok ve vývoji terapií využívajících kmenové buňky a je příkladem dokumentujícím obrovský potenciál a pokrok těchto typů léčby v budoucích letech.

Přirozenou situací, kdy dochází k opravám tkáňových poškození multipotentními kmenovými buňkami, je těhotenství. Mezi matkou a plodem dochází k velice aktivní výměně buněk, pro obě dvě strany se může jednat o velice výhodnou situaci. Pokud se zaměříme na matku, tak je zřejmé, že fetální buňky jsou o poznání mladší než její buňky vlastní a tedy ji mohou a priori omladit. Navíc se jedná o pluripotentní buňky (pravděpodobně podobné mezenchymovým kmenovým buňkám) s velkým opravným a regeneračním potenciálem. Tyto buňky se typicky usídlují v místech s tkáňovým poškozením, kde se diferencují do potřebného buněčného typu. Experimentálně i za přirozených podmínek byla prokázána regenerace nejrozličnějších typů tkáně včetně jater, ledvin, srdečního svalu a velice překvapivě



Obr. 7.7: Příklad výměn buněčných populací mezi matkou a plodem i mezi jednotlivými dětmi z různých těhotenství navzájem. Otec je zde pouhým pozorovatelem, jeho buněčný chimérismus mohl vzniknout pouze během jeho prenatálního vývoje v děloze od matky, popř. sourozenců (obývajících společně dělohu, popř. předchozích těhotenství).



též centrální nervové soustavy. Čím dál tím přesvědčivěji se ukazuje, že tento tzv. **feto-maternální mikrochimérismus** může podstatným způsobem ovlivňovat zdravotní stav ženy a s velkou pravděpodobností se spolupodílet na rozdílné délce života mezi muži a ženami ve prospěch žen.

Příběh z oblasti sci-fi připomíná snaha využít indukované pluripotentní kmenové buňky pro transplantační medicínu. Díky pokroku genetických modifikací se podařilo vytvořit myší model s nefunkčním genem pro protein PDX1 postrádající slezinu a indukované pluripotentní kmenové buňky z krysí geneticky upravené tak, že její tkáň syntetizují zelený fluorescenční protein (GFP, svítí tedy zeleně po osvětlení modrým světlem pod fluorescenčním mikroskopem nebo binolupou; viz **obr. 7.8**). Krysí fluoreskující iPSC byly vneseny do časného myšího vyvíjejícího se embrya a k obrovskému překvapení se narodilo myšátko s krysí slezinou. Krysí buňky tak vytvořily to, co myš sama nedokázala!

Není překvapením, že tento experiment okamžitě rozproudil diskuse o možné přípravě lidských tkání pro transplantační účely v některém ze zvířecích modelů, jako ideální se v současné době nabízí prase. Rozproudily se nejen diskuse, ale byly provedeny i pilotní experimenty prokazující, že v prasečím zárodku lidské iPSC přežívají docela spokojeně. Řada kliniků i vývojových biologů předpokládá, že by se tato technologie regenerativní medicíny mohla překvapivě rychle prosadit do klinické praxe. Důvodem je extrémní nedostatek vhodných transplantátů, stále se zvyšující potřeba tkáňových náhrad (spojená i se stárnutím lidské populace) a hlavně vyřešení zásadního problému transplantační medicíny, kterým je nutnost hledání genetické shody mezi dárcem a příjemcem transplantátu. Tento problém

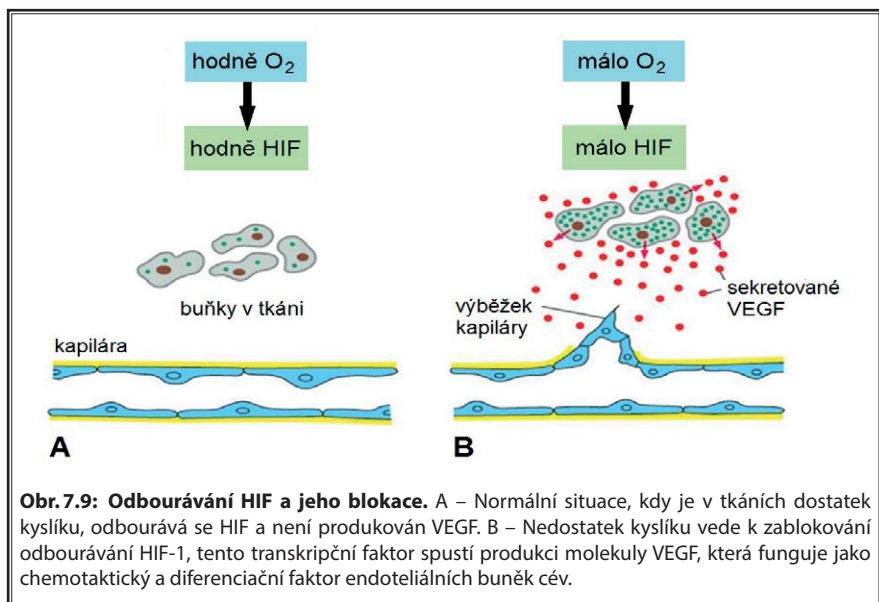
by odpadl, pokud by chronicky nemocný (nebo starý) člověk mohl získat orgán složený ze svých vlastních buněk, jen by si musel několik měsíců počkat, než se mu narodí a vyrostе příslušné prasátko.

Regenerace tkáňových poranění

Kromě toho, že se s pomocí kmenových buněk neustále obměňuje většina buněčných typů našeho těla, je třeba hojit poranění, ke kterým může dojít mnoha různými způsoby. Situací, kterou jsme všichni někdy zažili, je říznutí, během něhož teče krev. Krvácení je důkazem toho, že byla poškozena nejen pokožka (epidermis), ale zcela jistě i škára (dermis) obsahující cévní zásobení. První reakcí na přítomnost poškození tkáně a příslušné cévy je aktivace krevních destiček a krevních složek **krev srážející (koagulační) kaskády**. Při poškození tkáně se ke krevnímu obsahu dostávají molekuly od něj normálně hermeticky oddělené – např. tzv. tkáňový faktor produkovaný fibroblasty a buňkami hladké svaloviny. Výsledkem (aktivací několikastupňové a pečlivě mnoha faktory kontrolované kaskády proteiny štěpících enzymů – proteáz) je vznik trombu – fibrinové sítě se zachycenými krvinkami, který uzavře děravou cévu. Důležitou roli zde hrají krevní destičky, které mají na svém povrchu receptor pro kolagen, který se nachází v místě poškození mimo cévu. Pokud se krevní destička dostane do kontaktu s kolagenem (ten se nikdy nenachází uvnitř nepoškozené cévy), naváže se, aktivuje se, změní tvar (rozplácne se), začne ze svých granulí uvolňovat látky (ADP, serotonin, faktor aktivující destičky nebo thromboxan A₂) lákající do místa poranění další krevní destičky, buňky imunitního systému, aktivující stah hladké svaloviny snižující průměr poškozené cévy (vazokonstrikci) a obecně přispívající k hojení poranění. Tím, že rána přestane krváčet, hojení totiž nekončí. Celkem aktivované destičky produkují více než 300 různých látek komplexně se podílejících na uvedení tkáně do původního stavu. Tento proces vyžaduje koordinovanou migraci buněk hladké svaloviny, fibroblastů (produkujících mezibuněčnou hmotu) a endoteliálních buněk a jednou z klíčových molekul je zde destičkami uvolňovaný růstový faktor PDGF (platelet derived growth factor). Pro uzavření cévy je nezbytné přilákání endoteliálních kmenových buněk z kostní dřeně. I zde plní zásadní roli molekula uvolňovaná krevními destičkami – SDF-1α.

Při řadě poranění dochází uzavřením cévního řečiště k lokálnímu nedostatku kyslíku – hypoxii. Ta vede k zablokování odbourávání cytoplazmatického proteinu **HIF-1 (hypoxii indukovaného faktoru)**, který následně spustí produkci molekuly **VEGF (vaskulární endoteliální růstový faktor)**. VEGF je produkován do okolí buněk žijících v nedostatku kyslíku a funguje jako chemotaktický (buňky lákající) a diferenciativní faktor **endoteliálních buněk** (buněk tvořících vnitřní výstelku cév; viz **obr. 7.9**). Pomocí HIF-1 a VEGF není regulována jen reparace cév po poškození, ale obecně přestavba cévního řečiště za fyziologických a patologických podmínek – např. řada nádorů tímto způsobem zajišťuje své cévní zásobení.

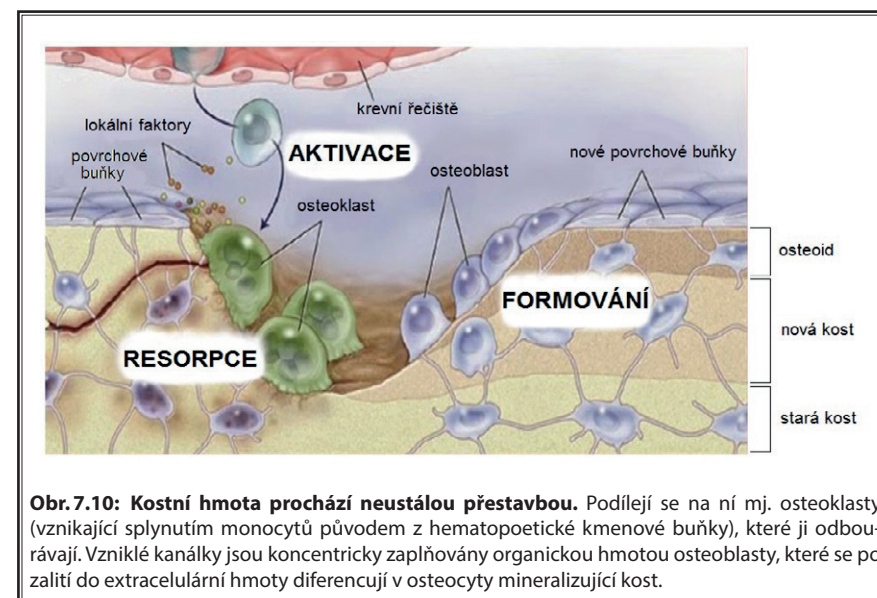
Některá poškození epitelů mohou tyto tkáň opravit samy. Jen je třeba vyřešit dost podstatný problém, že epiteliální buňky jako takové jsou pro opravy docela



nevhodné. Typicky se totiž pevně drží podložky – bazální laminy i navzájem mezibuněčnými spoji. Za normálních okolností nejsou schopny příliš měnit tvar, neřkuli se pohybovat do místa poškození a zde zacelovat ránu. Buňkami, které naopak všechno potřebné pro hojení poranění umějí, jsou fibroblasty, ty ale nemusejí být přítomné, nebo je jejich zapojení nežádoucí. Jejich aktivitou vzniká totiž mezibuněčná hmota – to, co můžeme pozorovat při a po hojení jako jizvu (jasný důkaz zapojení fibroblastů). Příliš velká jizva však může omezit funkci tkáně (např. ve svaly, gliová jizva v mozku, vystouplé, tzv. kalózní jizvy v kůži, zjizvení střev po zánětech, nebo tzv. fibróza plic...). Nebylo by skvělé, kdyby se epitelální buňky mohly na chvíli pro potřeby hojení změnit v buňky připomínající fibroblasty (schopné migrovat a rozprostřít se), a pak se po odvedené práci zase poslušně vrátit do původního epitelálního stavu? Jako spoustu dalších výborných nápadů, i tento byl v evoluci realizován. Epitelální buňky jsou totiž schopné tzv. **epitelálně-mezenchymální tranzice (EMT)**, kdy prodělají komplexní přestavbu aktinového cytoskeletu, změni své receptory na povrchu buněk, obecně své chování upraví tak, že jsou ideálními opraváři (změní se přitom exprese několika set genů). Vzniklá buňka může mít vlastnosti multipotentní mezenchymové kmenové buňky a při reparaci se diferencovat do celé řady potřebných buněčných typů. Při opravě poškození pokožky místní epitelální buňky (keratinocyty) podstoupí EMT a po uzavření rány podstoupí opačný proces – **mezenchymálně-epitelální tranzici (MET)**. Podobně jen s využitím epitelálních buněk (EMT následovanou MET) je například opravováno poškození epitelu 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 vynálezu určeného pro opravy poškození epitelů a není překvapivé, že inhibitory EMT mohou mít velký terapeutický potenciál při léčbě metastázujících nádorů.

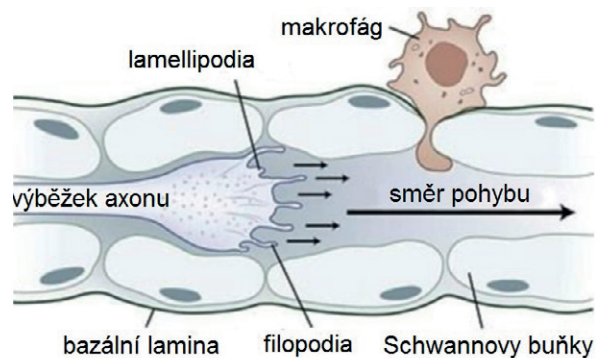
Řada z vás zažila zlomeninu kosti a celou řadu kontrolních rentgenů. Kromě toho, že při hojení zlomeniny muselo dojít v podstatě ke všemu zmíněnému výše, specifickým rysem kostní hmoty je její sofistikované uspořádání anorganického materiálu. Co je ale při opravách kostních poranění nejdůležitější udělat nejdříve? Oba konce kosti spojit. K tomu dochází tak, že se během 7–14 dnů pomnoží fibroblasty schopné produkovat mezibuněčnou hmotu a dojde ke vzniku velice husté kapilární sítě zajišťující dostatečné prokrvení (vznikne tzv. granulační tkáň). Do místa poškození dále migrují **osteoklasty**, které resorbují (rozpuštějí) kostní odštěpky a mrtvou kostní hmotou. Buňky okostice (která chrání a vyživuje kost, obsahující kmenové buňky pro obnovu kostní hmoty) v blízkosti zlomeniny se diferencují v **chondroblasty** produkující z obou stran poškození hyalinní chrupavku, která posléze oba konce kosti spojí. Další fází po srůstu pomocí chrupavky je její náhrada skutečnou kostní hmotou (jedná se o podobný děj, ke kterému dochází během vývoje kostry (viz **kap.3**). Tento děj se nazývá **enchondrální osifikace** a účastní se jej osteoblasty, které se po zalití do mezibuněčné hmoty mění na **osteocyty** mineralizující chrupavčitý základ. Tímto způsobem vzniká na chrupavčitém základě provizorní kostní náhrada zajišťující solidní pevnost, ještě je ale potřeba uspořádání kosti optimalizovat a provázet s okolní kostní hmotou. To se děje pomocí aktivní přestavby měnící provizorní trabekulární (trámčitou) kost v definitivní



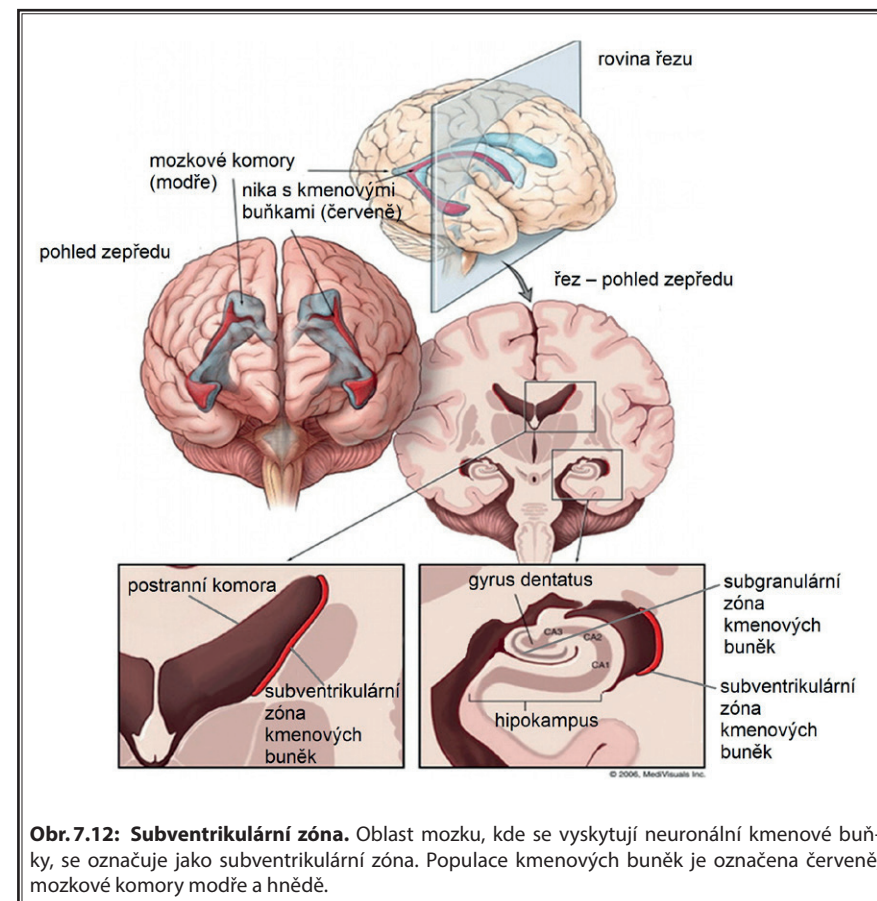
kompaktní kost. Zásadními buňkami jsou zde osteoklasty, které skrz srůstovou zónu svou leptací aktivitou prorážejí tunely, které jsou následně soustředně plněny kostní hmotou, kterou produkují osteoblasty/osteocyty (viz **obr. 7.10**).

Naše tělo dokáže opravit i některá poškození nervové soustavy, samozřejmě ale záleží na konkrétním místě a míře poškození. **Neuroregenerace v periferním nervovém systému (PNS)** je poměrně úspěšná. Pokud dojde k přerušení axonu, tak ten je schopen regenerovat prodlužovacím růstem z neuronálního pahýlu směrem k myelinové pochvě, přičemž růst **axonálních výběžků** je směřován chemotaktickými faktory vylučovanými ze Schwannových buněk (viz **obr. 7.11**). Poranění periferního nervového systému okamžitě vyvolává migraci neutrofilů, Schwannových buněk a makrofágů do místa poškození. Rychlost růstu lidského axonu může dosáhnout 1 mm/den u malých nervů a 5 mm/den u velkých nervů. Oddělená část axonu se označuje jako distální segment a během hodin po úrazu odumírá, stejně odumírá i myelinová pochva. V místě původního výběžku zůstává vazivový obal – tzv. **endoneurium**. Do něj regenerující axon vrůstá, až dosáhne cíle v inervované tkáni, kde vytvoří synapsi, následuje **myelinizace** pomocí Schwannových buněk a obnovení původní funkce. Pokud dojde k přetnutí důležitého nervu, je zpravidla využívána možnost neurochirurgického spojení začištěných nervových konců pomocí miniaturních stehů. Míra regenerace poškození PNS samozřejmě závisí na jeho míře, čase, po kterém je provedena neurochirurgická operace, i na věku pacienta, s výrazně lepší prognózou u mladších jedinců.

Pokud dojde k poranění **centrální nervové soustavy (CNS)**, je její regenerace pouze omezená. Obecně je v CNS produkována celá řada inhibičních faktorů, které brání axonálnímu regeneračnímu růstu a regenerativní myelinizaci. Místo obnovy neuronálních spojení poměrně rychle vzniká tzv. gliová jizva z astrocytů a jimi produkované mezibuněčné hmoty. Gliová jizva poměrně rychle opraví strukturní poškození tkáně, svými produkty však výrazně inhibuje neuronální regeneraci.



Obr. 7.11: Regenerace nervového zakončení v periferní nervové soustavě prodlužovacím růstem z neuronálního pahýlu.



Obr. 7.12: Subventrikulární zóna. Oblast mozku, kde se vyskytují neuronální kmenové buňky, se označuje jako subventrikulární zóna. Populace kmenových buněk je označena červeně, mozkové komory modře a hnědě.

V současné době probíhá intenzivní výzkum způsobů, jak odblokovat přirozené regenerační mechanismy CNS např. pomocí chondroitinázy ABC, která je schopná štěpit chondroitinsulfát v gliových jizvách a významně napomoci např. při regeneraci po poškození míchy. Další možností, která je velice intenzivně studovaná, je využití opravného potenciálu neuronálních kmenových buněk vnesených do poškozené tkáně. Tímto způsobem by bylo možné posílit aktivitu neuronálních kmenových buněk nacházejících se v tzv. subventrikulární („pod mozkovou komorou“) zóně mozku, která je pozůstatkem neuroepitelu při jeho vývoji. Je prokázáno, že tyto buňky diferencují v neuroblasty schopné migrovat typicky směrem k čichovému bulbu (*bulbus olfactorius*) a zde se diferencovat do neuronů (s buněčnou výměnou cca 0,1 % za rok). I samotný lidský hipokampus (součást koncového mozku, která je zodpovědná mimo jiné za krátkodobou paměť) se na buněčné úrovni překvapivě obměňuje. V této evolučně staré části mozku každý den vzniká

a zaniká asi 700 nových neuronů, což činí překvapivě vysokou asi 1,75 % rychlost ročního buněčného obratu. Podobné studie využívají toho, že v letech 1955–1963, kdy probíhalo velice intenzivní testování jaderných zbraní, se do ekosystémů dostalo dramaticky zvýšené množství izotopu uhlíku ^{14}C (poločas rozpadu cca 5 700 let). Následovalo jeho rychlé snížení téměř na původní hodnoty. Lidé narození okolo roku 1960 mají ve své DNA zabudované významně vyšší množství ^{14}C než lidé narození dříve nebo později. Při postupných replikacích se izotop ^{14}C vyřazuje a nahrazuje se izotopem ^{12}C . Jen buňky, které jsou v tkáni původní, přežívající v diferencovaném stavu po celý život (jakých je v CNS většina), mají původní vysoké hodnoty obsahu ^{14}C ve své DNA. Díky možnosti studovat obsah ^{14}C v DNA s vysokou přesností pomocí hmotnostní spektrometrie dnes můžeme objektivně určovat rychlost buněčného obratu jednotlivých tkání – viz **tabulka 7.1**). Dnes již byla zmapována řada lidských tkání a výsledky jsou často velmi překvapivé. Již byla zmíněna překvapivě vysoká buněčná obměna neuronů hipokampu. Pro mozkové oligodendrocyty (myelinizující nervové výběžky v CNS) se jedná naopak o hodnotu překvapivě nízkou – okolo 0,3 % za rok, mnohem nižší, než je rychlost myelinizace přestavby jako takové.

8. MLÁDÍ ROSTLIN

Úvahy nad mládím rostlin jsou mírně komplikované různorodými strategiemi rozmnožování, které rostliny mají. Někdy je pak složité určit, co všechno je mladá rostlina a proč. Při pohlavním množení, které si v souvislosti se vznikem nových jedinců asi vybaví každý nejdříve, tvoří rostliny semena, v nichž jsou ukrytá embrya – mladé rostlinky. Vzniku embrya ale předchází ještě jedna odlišná generace a od základního modelu existuje celá řada odchylek v podobě různých forem nepohlavního rozmnožování.

Skoro z každé části rostlinného těla může vyrůst rostlina nová, a to díky schopnosti rostlinných buněk rozrůznit se na jakýkoliv buněčný typ. Tato schopnost (**totipotence**) umožňuje buňkám vytvořit celé fungující tělo, i když už vykonávají nějakou poměrně specializovanou funkci (srovnejte s buňkami živočichů, zmíněnými v předchozí kapitole). Nové rostliny tak vznikají třeba z oddenků, listů či větví, částí jinak určených k fungování během růstu (viz **obr. 8.1**). Geneticky jsou identické s „mateřskou“ rostlinou, jde vlastně o její klony. Nově vzniklý jedinec je však ve většině případů sice malý, ale můžeme říci, že „dospělý“, fázi mládí tak vegetativně se množící rostliny velmi často zcela přeskočí. Speciálním případem nepohlavního rozmnožování je **apomixie**. Apomikticky se množící rostlina vytváří květy – pro pohlavní rozmnožování sloužící orgány. Embryo ale nevznikne po splynutí dvou pohlavních buněk. Vývoj nové rostlinky je zahájen z neoplozené vaječné buňky (či jiné buňky zárodečného vaku), která bývá diploidní. Nedochází vůbec k redukčnímu dělení, na „rodiče“ si hraje běžná tělní buňka. Embryo i semeno se ale dále vyvíjí vcelku normálně, jak bude popsáno dále. Embryo je opět klon mateřské rostliny, jen se rostlina neochudí o výhody, které jí přináší tvorba semen, jako jsou šíření na velké vzdálenosti a možnost přežít nepříznivé podmínky. Tuto strategii najdeme například u mnohých **ostružiníků** (*Rubus*) či **jeřábů** (*Sorbus*).

Další komplikací je střídání dvou fází, haploidní (**gametofyt**, v jádrech buněk je obsažena jedna sada chromozomů) a diploidní (**sporofyt**, dvě sady), během života



Obr. 8.1: Vegetativní rozmnožování rostlin. Vlevo: Na okrajích listů vyrůstající nové rostlinky určené k šíření u kalanchoe (*Bryophyllum*). Vpravo: Šlahouny se šířící jahodník (*Fragaria*).

rostliny. Při pohlavním rozmnožování dochází ke splynutí dvou haploidních pohlavních buněk (gamet). Gamety vznikají při mitotickém dělení buněk haploidního gametofytu. Jejich splynutím vznikne zygota, základ nového sporofytu (který je diploidní). Na sporofytu vznikají redukčním dělením haploidní spory, které vyklíčí opět v haploidní gametofyt. (podrobněji a s obrázky vše najdete v brožurce 47. ročníku BiO – *Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin*).

U mechorostů je gametofyt převládajícím stádiem. Gametofyt je u nich často poměrně dlouhověký, mnohobuněčný a existuje samostatně. Spora mechorostů uvolněná ze štětu ve vhodných podmínkách klíčí a vzniká prvoklíček, drobný vláknitý útvar. Z něj vyrůstá (stále haploidní) zelená rostlinka s lístky nebo stélka játrovky či hlevíku. U kapradin se výtrus vyvíjí v malý srdčitý nebo vláknitý útvar, prokel, ten můžete při pozorném hledání nalézt na povrchu vlhké půdy. Gametofyt většiny plavuní byste hledali těžko, je sice dlouhověký, ale vyrůstá pod zemí. Na gametofytu se tvoří samičí (zárodečníky čili archegonia, v nich je vajíčko) a samčí (pelatky neboli antheridia, produkují spermatozoidy) pohlavní orgány. K oplození dochází uvnitř archegonia, kde se vyvíjí i embryo.

U semenných rostlin, kterých se bude tato kapitola převážně týkat, převládá sporofyt. Gametofyt byl redukován na **zárodečný vak** a **pylovou láčku**, útvary z několika málo buněk, plně závislé na sporofytu. Ty vyprodukují gamety – vaječnou buňku a spermatickou buňku. Jejich mládí, vzhledem ke krátkému a značně nesamostatnému životu, který vedou, není příliš dramatické. Důležitý je ale další osud buněk zárodečného vaku, které dávají vzniknout částem semene. Sporami semenných rostlin jsou mateřská buňka zárodečného vaku a pylové zrno.

Předtím, než semeno opouští rostlinu, mění se tak, aby lépe odolávalo vnějším podmínkám a plnilo svůj účel. Zmenšuje se množství vody v pletivech. V embryu

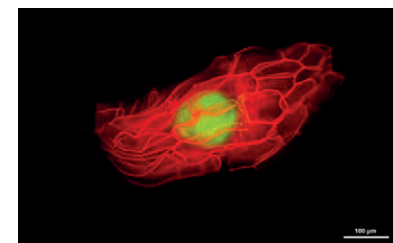


Obr.8.2: Největší semena na světě lze nalézt na Seychelských ostrovech. Patří palmě seychelské (*Lodoicea maldivica*) a váží až 30 kilogramů.

8.A Odlet' a najdi si houbu. Orchideje (čeleď vstavačovitě, Orchidaceae), jsou jedny z nejefektivnější a nejdále se šířících rostlin. Tvoří veliké množství drobných semenek měřících většinou méně než 1 mm (viz **obr. 8.3**). Semínka připomínají zrnka prachu, a je jasné, že se do nich mnoho zásob nevejde. Jsou tvořena jen nediferencovaným oválným embryem a osemením, které je z odumřelých buněk (viz **obr. 8.4**). Z čeho tedy mladá orchidej žije, než začne fotosyntetizovat? Ani v dospělosti na tom spousta orchidejí není s autotrofií (schopností samostatné výživy pomocí fotosyntézy) zrovna slavně, těžší ze své provázanosti s houbovým symbiontem a uhlíkaté látky získávají od něj. Nejinak je na tom semínko; většinou do krátké doby od vyklíčení musí obvykle nová rostlinka najít houbu, se kterou sroste a začne na ní parazitovat. Samo semeno je schopno vyklíčit a vytvořit jen pár dalších buněk. Po získání houby vytváří rostlina protokorm, mnohobuněčný útvar bez definovaných orgánů. Na špičce protokormu se poté začíná vyvíjet vrcholový meristém, na druhém konci se vyvíjí útvary pro mykorhizní symbiózu. Protokormy mohou být plně závislé na výživě houbou (mykoheterotrofni) nebo zelené, fotosyntetizující (u epifytických orchidejí), od hub získávají i vodu a minerální látky. Samy o sobě jsou drobné, ale mohou přežívat měsíce až roky, než začne růst orchidej tak, jak ji známe – s listy a květy.



Obr.8.3: Tobolka orchideje plná drobných semenek.



Obr.8.4: Semeno tořiče (*Ophrys kotschyi*) pod fluorescenčním mikroskopem. Osemení (červeně) obklopuje embryo (zeleně).

vznikají ochranné proteiny, které zabraňují poškození a srážení ostatních proteinů v prostředí s nedostatkem vody. Snižuje se množství auxinů a gibberelinů, ke slovu přichází kyselina abscisová – tímto hormonálním řízením (signály přichází z mateřské rostliny) je pozastavena růstová činnost a snižená metabolická aktivita, embryo vstupuje do klidového stavu (dormance, viz **kap. 8.1**). U části druhů se obsah vody sníží méně a vývoj embrya pokračuje i po oddělení od rostliny, dokonce jsou druhy, kde z mateřské rostliny opadá ještě vajíčko. Pyl je přítomen, ale k oplození a přeměně v semeno dochází až na zemi, například u jinanu dvojhlavého (*Ginkgo biloba*).

Vývoj embrya a vznik semene

Embrya semenných rostlin prožívají velmi vzrušující život. Ještě než začnou volně růst, jsou uzavřena v semenu, a vyslána na cestu světem. Někdy cestují semena sama, někdy obalena dalšími přeměněnými částmi rostliny – pak jde o plody. Semena slouží k šíření rostlin, a to jak prostorem, tak časem (semena jsou často

odolná a vydrží v půdě po dlouhou dobu, viz **kap. 8.1**). Cílem mateřské rostliny je, aby semen vytvořila co nejvíce, dala jim s sebou co nejlepší zásoby (aby při klíčení a růstu obstály v konkurenci) a dostala je co nejdále od mateřské rostliny. Když se zamyslíte nad nároky, které to na semeno klade, dojdete k závěru, že nikdo nemůže mít všechno naráz. Některé požadavky na vlastnosti se vyloženě vylučují navzájem. Čím větší porci zásob semeno dostane, tím méně si takových semen rostlina může dovolit. Čím jsou semena větší a těžší, tím hůře se budou šířit třeba větrem. Mnoho maličkých semen se bude sice dobře šířit, ale pokud dopadne takové semínko do zapojeného porostu rostlin, těžko si vybojuje příležitost vyrůst. Rostliny tak volí rozmanité strategie, sází na různé vlastnosti, což se odráží na úžasné škále velikostí a tvarů semen a jejich nosičů (plodů) v přírodě. Plod, jeden z klíčových vynálezů krytosemenných rostlin, ohromně rozšiřuje možnosti ochrany a šíření semen. Vzpomeňte si třeba na třešně ozobávané ptáky, kokos plovoucí ve vlnách nebo okřídlené javorové dvounažky letící ve větru. Plody vznikají nejčastěji srůstem částí semeníku, někdy přirůstají i další součásti květu (květní lůžko, které tvoří chutná jablka, přeměněný kalich, z něhož vzniká chmýr pampelišky...).

U mechorostů se embryo vyvíjí v archegoniu na mateřské rostlině, nikam se nešíří, poté z něj vzniká nezelený štět, který je jedním svým koncem zanořen do gametofytu, odkud je vyživován. U kapradin se embryo také nejdříve vyvíjí v archegoniu, odkud si poté proráží cestu ven. Závislost na gametofytu je u kapradin přítomná pouze na počátku vývoje. Velké zelené listy kapradin, které známe, jsou už samostatný sporofyt.



Obr. 8.5: Nezelený protokorm běloprstky bělavé (*Pseudorchis albida*) měří okolo 2 mm, tento je starý více než jeden rok.

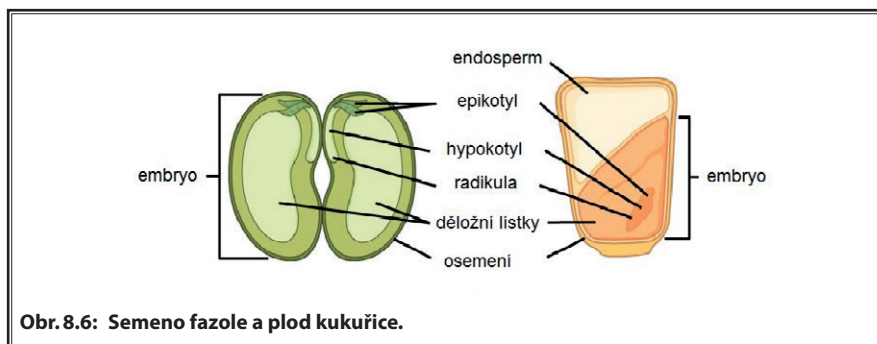
8.B Cukr a tuk. Využívat tuky jako hlavní zdroj energie s sebou nese určité komplikace. Při běžném fungování buňky je tuky možno využívat jako zdroj energie jen za současného zpracovávání cukrů. Také je třeba z tuků získat materiál pro syntézu sacharidů, které rostlina nutně potřebuje pro stavbu těla (základní složka buněčných stěn, celulóza, je polysacharid). Jak tedy len nebo slunečnice tento problém překonaly?

Na začátku získávání energie z lipidů stojí rozštěpení lipidů na glycerol a mastné kyseliny. Mastné kyseliny se zpracovávají během β -oxidace. Při té je odštěpena z řetězce mastných kyselin vždy dvojice uhlíků a postupně oxidována na acetyl koenzym A (za zisku energie). Acetyl koenzym A vstupuje do Krebsova cyklu. Krebsův cyklus je zásadní částí katabolismu, procesu, kdy buňky rozkladem složitějších sloučenin na jednodušší získávají energii. Látky z něj jsou využívány i pro tvorbu složitějších sloučenin potřebných v buňce. Přítomnost produktu části metabolismu cukrů je zásadní pro udržení Krebsova cyklu v běhu. V semenech jsou přítomny neobvyklé organely – glyoxyzomy (odvozené od peroxizomu) – kde produkty β -oxidace mastných kyselin vstupují do glyoxylátového cyklu. Sledem reakcí vzniká látka, která může sloužit jak k výrobě glukózy (v průběhu glukoneogeneze), tak k regeneraci sloučeniny potřebné ke správnému běhu Krebsova cyklu. Přítomnost těchto neobvyklých organel umožňuje rostlinám mít semena plná energeticky vydatných tuků a nám lisovat olej z řepky.

Vznik semene

Abychom zjistili, jak vzniká semeno, musíme se vrátit k tomu, jak vzniká samotná samičí gameta, **vaječná buňka**. Na vnitřní stěně semeníků dochází nejprve ke vzniku vajíček (samičích výtrusnic, tedy míst, kde vznikají spory). Vajíčko má obvykle dva obaly (integumenty) a vnitřní pletivo (nucellus), kde meiotickým dělením dochází ke vzniku samotné samičí spory. Tato haploidní (n) buňka se nikam nepresouvá. Zůstává na svém místě a dává vzniknout samičímu gametofytu, který je nejčastěji osmijaderný. Pro nás jsou z něj zásadní vaječná buňka (z té vznikne zygota a nová rostlina) a dvě jádra v centrální buňce, která splynou do diploidního ($2n$) jádra, které se účastní vzniku endospermu (viz dále).

Samčí gametofyt (**pylové zrno**) je tvořen na první pohled jednou buňkou. Uvnitř této vegetativní buňky se ale ukrývá další, která byla vegetativní buňkou pohlcena. Vegetativní buňka po opylení opouští pylové zrno ve formě pylové láčky a nese vnitřní buňku, zvanou generativní, k vajíčku. Ta se nejpozději těsně před oplozením rozdělí na dvě buňky spermatické. První spermatická buňka oplodní vajíčko, druhá oplodní centrální buňku zárodečného vaku, čímž vznikne triploidní buňka (haploidní, n , spermatická buňka + diploidní, $2n$, jádro zárodečného vaku), jejím dalším dělením pak **endosperm**. Ten je primární výživovým pletivem embrya. K prvnímu dělení jádra endospermu dojde obvykle ještě před dělením zygoty. V části případů není rozdělení jádra následováno tvorbou buněčné stěny a endosperm se nejdříve vyskytuje jako mnohoaderný útvar. Buněčné stěny vznikají až dodatečně a ne vždy v celém objemu endospermu. Živiny z endospermu mohou být přesunuty i jinde, například do děloh (představte si třeba fazoli) nebo hypokotylu,



Obr. 8.6: Semeno fazole a plod kukuřice.

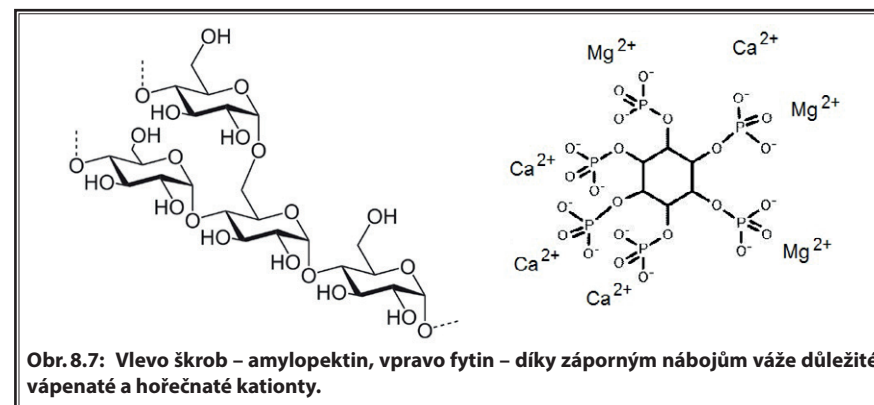
a zásobní funkce tak mizí. U některých rostlin se zásobní pletivo vytváří z nucellu, jindy je nucellus spotřebován embryem již během jeho raného vývoje.

Z vaječných obalů vzniká **osemení**, obal semene. Osemení může být velmi pevné a chránit semeno před nepříznivými vlivy okolí, třeba u semene vojtěšky. Na osemení se mohou vyskytovat také výrůstky sloužící k šíření semene – například křídlo pro umožnění šíření větrem u **borovice** (*Pinus*).

Semeno má za úkol nejen embryo chránit, ale také nést zásoby potřebné pro jeho vývoj. Co všechno je k takovému vývoji potřeba? Embryo potřebuje zdroj energie, uhlíku a dalších stavebních látek, včetně různých iontů. Častou zásobní látkou rostlin je škrob, polysacharid sestávající z jednotek glukózy. Škrob je uložen v modifikovaných plastidech, tzv. **amyloplastech** (na rozdíl od chloroplastů jsou nezeleňé a neslouží k fotosyntéze). Například v endospermu trav najdeme velké množství škrobu. Obilky, plody travin, jsou pak zásadním zdrojem výživy pro velkou část lidí na Zemi, vzpomeňme jen na pšenici, kukuřici nebo rýži. Zásobní polysacharidy mohou rostliny ukládat také do buněčných stěn. Najdeme je například u **kávovníku** (*Coffea arabica*) či **datlovníku** (*Phoenix dactylifera*). Kromě zásobní funkce tyto polysacharidy rovněž zpevňují buněčnou stěnu. V semenu dochází i k ukládání proteinů. Jde o zdroje dusíku, uhlíku a síry potřebných pro výstavbu vlastních proteinů klíčící rostliny. Tyto proteiny nemají enzymatickou funkci, vznikají specificky jako zásobní, a ukládají se do membránou obalených proteinových tělísek. K ukládání proteinových zásob dochází v dělohách a hypokotylu. Velký podíl zásobních proteinů obsahují semena luštěnin, proto jsou vhodné pro lidi, kteří omezují příjem masa. U jednoděložných rostlin tvoří vnější část endospermu specializované buňky aleuronové vrstvy. Tyto buňky obsahují většinu proteinů v endospermu. Kromě toho jsou v nich uloženy i lipidy. Při klíčení produkují α -amylázu, enzym, kterým je štěpen škrob.

Zajímavou zásobní látkou je **fytin**, vápenato-hořečnatá sůl kyseliny fytové (viz obr. 8.7). Slouží jako zásobárna fosforu a díky svému zápornému náboji také ke skladování kationtů, jako jsou Mg^{2+} a Ca^{2+} .

Energeticky velmi bohaté jsou také lipidy. I z malého objemu lipidů lze získat velké množství energie. Živočichové je využívají hojně, při pohybu je vhodné mít



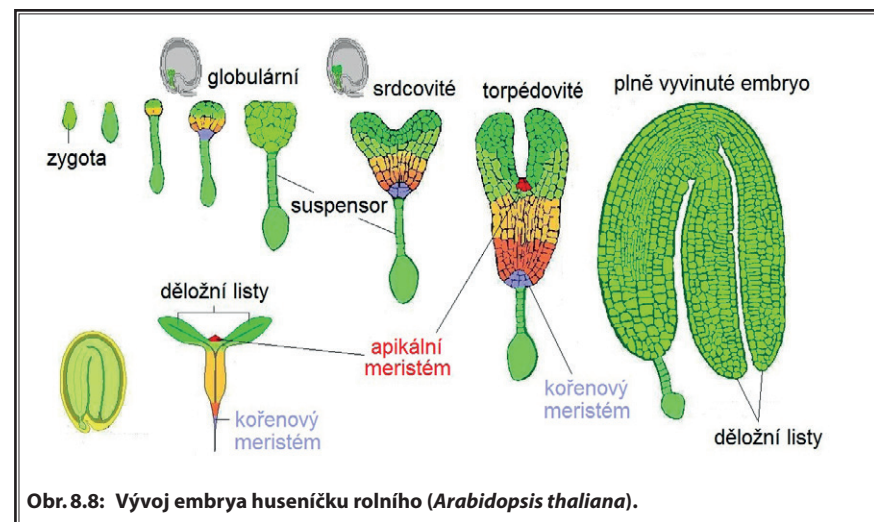
Obr. 8.7: Vlevo škrob – amylopektin, vpravo fytin – díky záporným nábojům váže důležité vápenaté a hořečnaté kationty.

energii uloženou co nejefektivněji. Rostliny objem zásob tolik netrápí, samy se nepohybují a sacharidy si navíc vyrábí velmi snadno (tučnou rostlinu jste, na rozdíl od obézní kočky, nikdy nepotkali). Hlavní místo pro využití tuků je u rostlin v semenech, která se pohybují (sice pasivně, ale přece) a nemohou si velké objemy dovolit.

Zásobními lipidy rostlin jsou triacylglyceroly, estery vyšších mastných kyselin a glycerolu. Syntetizují se v endoplazmatickém retikulu a ukládají se mezi vrstvy fosfolipidové dvojvrstvy v membráně. Časem dochází k jejich odškrcení a vzniká váček obalený jednou vrstvou membrány – oleozom.

Vývoj embrya u krytosemenných rostlin

Podívejme se nyní na vlastní průběh vzniku embrya u krytosemenných rostlin, který je nejlépe popsán na hlavním modelu rostlinné genetiky – **huseníčku rolním**



Obr. 8.8: Vývoj embrya huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*).

8.C Časování klíčení. Co přiměje rostlinný zárodek (embryo) uvnitř semene, aby se probralo z klidového stavu, zvýšilo svůj metabolismus a začalo klíčit? Odpověď není jednoznačná a záleží na růstové strategii daného druhu, prostředí, které druh obývá a někdy i na uzpůsobení daného semene v rámci rostliny. I v rámci jednoho druhu je klíčení semen časováno a ovlivňováno širokou škálou vnitřních i vnějších podmínek. Vnitřními podmínkami jsou hlavně koncentrace rostlinných hormonů uvnitř semene. Z podmínek prostředí jsou důležité vlhkost, teplota, dostatek kyslíku a mnohdy také osvit a mechanické narušení osemení. Správné časování klíčení je důležité u dormantních semen, a proto se mu budeme věnovat v následující kapitole.

(*Arabidopsis thaliana*) – viz **obr. 8.8**. Zygota (buňka vzniklá splynutím gamet) se už před prvním dělením protahuje a polarizuje – dolní část zabírá velká vakuola, v horní části je jádro a hustá cytoplazma. První dělení je tak **asymetrické**, určí se při něm, co bude nahoře (apikální, pozdější prýt a vrcholový meristém) a co dole (bazální, pozdější kořen). Výsledkem dělení je pak menší apikální buňka (ta dává vzniknout většině budoucího embrya) a větší bazální buňka, která tvoří suspensor – podlouhlý útvar, skrz který je embryo vyživováno.

V buňkách apikální části embrya i v suspensoru se vytváří rostlinný hormon **auxin**, který je mezi buňkami přenášen pomocí proteinových přenašečů, jejichž uspořádání vede k tomu, že se auxin koncentruje v buňce spojující apikální část embrya se suspensorem. Auxin působí jako transkripční regulátor a jeho přítomnost či nepřítomnost v buňce tak určuje, jaká část genetické informace bude využita, čímž dochází k morfologické polarizaci jednotlivých částí embrya. Apikální buňka se několikrát dělí tak, že vzniká osmibuněčný kulovitý útvar. Při další sérii dělení se z osmi buněk v apikální části stává šestnáct a dochází k zásadnímu rozdělení. Najednou už nejsou všechny buňky na povrchu, ale něco je uvnitř a něco vně, embryo v tomto stádiu se říká globulární. Povrchové buňky se později vyvinou v epidermis pokrývající povrch rostliny, vnitřní buňky pokračují jako základní a vodivá pletiva. Dvěma z buněk je již v tomto stádiu určen osud budoucího apikálního meristému. Z buňky suspensoru, která je nejbližší apikální části, se v tu dobu stává místo, odkud se dále vyvíjí špička kořene. Po jejím dělení se horní buňka stává základem pro pozdější klidové centrum v kořeni (místo, kde jsou buňky minimálně se dělící, udržující se v nediferencovaném stavu) a dolní buňka iniciálou kořenové čepičky. Zbytek kořene – samotný meristém, vzniká ze spodní apikální části. Oblast budoucího apikálního meristému se dělí pomaleji než zbytek, tím vzniká srdčitý tvar embrya (kraje rostou více a rychleji), laloky jsou základy budoucích děložních listů. Počet buněk roste a uvnitř se vyvíjí prokambium – buňky, ze kterých vzniknou vodivá pletiva (dřevo, xylém – pro vedení vody a rozpuštěných anorganických látek a lýko, floém pro vedení asimilátů) a základní meristém, který se bude dělit v základní pletiva (primární kůru, dřev atd.). Embryo teď má vlastně všechny části, které potřebuje. Dále dochází k prodlužování děložních lístků i hypokotylu (prvního stonkového článku pod děložními listy), tvar je nazýván torpédovitý. Tento

vývoj, který jsme si zjednodušeně popsali, je typický pro embrya dvouděložných rostlin, například právě zmiňovaného huseníčku. Jak už název napovídá, u jednoděložných rostlin vzniká jen jedna děloha. U trav je vývoj embrya ještě složitější. Vyvinuté embryo má svou jedinou dělohu přeměněnou ve štítek (scutellum), speciální strukturu sloužící k vstřebávání živin ze zásobního pletiva během klíčení. Základ primárního kořene i s kořenovou čepičkou i apikální prýt spolu s prvním listem a základem druhého a třetího listu chrání speciální ochranné pletivo. Diverzita v tvarech a životních strategiích rostlin se samozřejmě promítá i v různosti embryí, uvedené příklady rozhodně nejsou vyčerpávající.

8.1 Klíčení semen

Klíčení je pro vývoj rostliny dalším startovacím signálem; embryo po přestávce pokračuje ve vývoji a stává se samostatnou rostlinou. Aby mohlo klíčení začít

8.D Živorodost rostlin. Jistě dobře znáte živorodost u živočichů, tedy způsob rozmnožování, kdy samice rodí živá mláďata. Ale věděli jste, že se s živorodostí dá setkat i u rostlin? Je to jev, kdy se noví jedinci vyvíjejí na mateřské rostlině a oddělují se od ní až ve fázi semenáčků nebo mladých rostlin. To se může stát dvěma způsoby: buď na mateřské rostlině vyklíčí semena, vzniklá pohlavním rozmnožováním, nebo nové semenáčky vzniknou nepohlavní cestou, vypučením a oddělením se od vegetativní části mateřské rostliny. Tou bývá nejčastěji list nebo cibulky, jak to možná znáte u pokojové rostliny kalanchoe (viz **obr. 8.1**). K čemu může být takový způsob rozmnožování dobrý? Spadlé semenáčky mají výhodu nad okolními semeny, která musí teprve vyklíčit; jsou tedy lépe vybaveny ke kompetici. V některých prostředích může vznik semenáčku na mateřské rostlině znamenat až náskok jedné sezóny navíc. V nestálých prostředích, jako jsou například mangrovové porosty, mohou mateřské rostliny poskytnout potřebný stabilní prostor pro vývoj semenáčků, protože semena spadlá na zem by byla s největší pravděpodobností odplavena mořem pryč. Semenáčky, které padají v mangrovech na zem, už mají vyvinutý dlouhý kyjovitý kořen, kterým se zapíchnou do bahna a mohou okamžitě začít růst. V našich zeměpisných šířkách se dá s živorodostí rostlin také setkat. Má ji například lipnice cibulkatá (*Poa bulbosa*), lilie cibulkatá (*Lilium bulbiferum*) nebo některé česneky.



Obr. 8.11: Živorodost u lipnice cibulkaté (*Poa bulbosa*). Nové rostliny klíčí přímo uvnitř klásků.

probíhat, je třeba dostatek vody (to si ověřil každý, kdo zkoušel pěstovat třeba řechu na vatě). Po přísunu vody dochází k bobtnání semene. Jde o fyzikální proces. Membrány a proteiny se obalují vodou, což startuje jejich funkci, polysacharidy po hydrataci zvětšují svůj objem (představte si namočenou čočku). Voda je zásadní i pro zpracovávání zásobních látek.

Možná jste si všimli, že někdy mají semenáčky rostlin jasné zvláštní první dvojici listů – viditelné **děložní listy** (například u buku), někdy jsou už první listy nad zemí stejné jako všechny další (třeba u dubu, viz **obr. 8.9**). Existují totiž dva typy klíčení nadzemní části rostlin: klíčení **hypogeické** či **epigeické**. Jako první proráží osemení radikula, špička primárního kořene. Při epigeickém klíčení se jako první prodlužuje hypokotyl, tedy oblast pod děložními listy. Semeno a dělohy jsou vyzvedávány nad povrch půdy (což je spíš možné u menších semen, například u buku, fazole či tamarindu). Poté teprve mezi dělohami vyrůstá stonek s prvními pravými listy. Děložní listy jsou obvykle morfologicky odlišné od dalších listů a někdy může být problém semenáček vůbec přiřadit ke správnému druhu. Hypogeické klíčení začíná prodlužováním epikotylu (oblasti nad děložními listy), děložní listy zůstávají uloženy v semenu pod zemí. Tímto způsobem klíčí třeba kokos, hrášek nebo mango. U trav přichází ke slovu ochranná pletiva – obal kořene roste a dělá prostor pro radikulu, ta ale vzápětí ztrácí na důležitosti a hlavní roli v příjmu živin přebírají adventivní kořeny. Obal budoucí nadzemní části se prodlužuje až k povrchu a vzniklým tunelem prorůstají již bez kontaktu s půdou listy a vzrostlý vrchol. Z popisu je patrné, že cílem je vždy dosáhnout toho, aby nebylo probíjením se půdou poškozeno vrcholové dělivé pletivo.



Obr. 8.9: Semenáček dubu (vlevo) a buku (vpravo).

Signál pro to, jakým způsobem má semenáček růst, přichází s dostatkem či nedostatkem světla, přes fotoreceptory. Pokud světelný signál není, nedochází k dokončení syntézy chlorofylu, pletiva jsou bledá, nažloutlá (platí to jen pro krytosemenné rostliny, smrček rostoucí schovaný v krabici bude normálně zelený). Rostlina se (dokud má z čeho růst) prodlužuje, aby se dostala na světlo a na vrcholu rostliny je ohyb – tak, aby byl chráněn vzrostlý vrchol. Stejněho vzhledu dosáhnete, pokud necháte semínka klíčit potmě, chovají se stále tak, jako by byla v půdě.

Dormance semen

Speciální kategorií semen, u kterých je vnější i vnitřní regulace klíčení zcela zásadní, jsou dormantní semena. To je takový druh semen, která z nějakého důvodu nevyklíčí, ani pokud jsou v okolí pro vyklíčení výhodné podmínky. Proč to dělají? Může k tomu být hned několik důvodů. Někdy je lepší počkat s vyklíčením na začátek nové sezóny. Jistě si umíte představit, že v říjnu budou podmínky pro vyklíčení semen stále příhodné, ale nově vyklíčené rostliny už nestihnou dokončit svůj životní cyklus, než přijde zima. Dalším důvodem může být, že se vyplatí počkat, než budou semena roznesena větrem, živočichy nebo vodou dále od mateřské rostliny. Pokud by všechna semena vyklíčila přímo a najednou pod mateřskou rostlinou, asi by se jim v pralese sourozenců moc nedařilo. S tím souvisí další důvod k dormanci: klíčení semen se rozloží v čase, aby některá vyklíčila později, kdy už nebude v okolí taková konkurence, případně když už tam mateřská rostlina a sourozenci neporostou. Rozložení klíčení v čase může být záležitostí dnů nebo týdnů (tak je tomu například u jednoletých rostlin), ale může se protáhnout opravdu nadlouho – na roky až desetiletí. Tak je to například u stromů nebo rostlin v extrémně suchém prostředí. Rekordmanem v schopnosti dormance je v současnosti semínko datlové palmy (*Phoenix dactylifera*), nalezené ve vykopávkách v Izraeli, které se povedlo naklíčit po 2 000 letech dormance. Nejenže semínko v pořádku vyklíčilo, ale vyrostla z něj zcela životaschopná rostlina, a jak se můžete dovědět v mnoha dojemných článcích na internetu, už je dokonce otcem.

Dormance semen je časovaná jak vnějšími podmínkami prostředí, tak podmínkami vnitřními, kterými se bude zabývat následující kapitola. V případě, že je prostředí zdánlivě příznivé, ale semeno setrvává v dormantním stavu, čeká na splnění určité podmínky prostředí, která ještě splněna není. Taková podmínka se pak stává časovačem konce dormance. Některá semena například neklíčí, dokud v okolí není dostatek vláhy nebo dusíku, v některých případech mohou vyžadovat obě podmínky najednou. Dalším takovým faktorem může být teplota. Delší období chladu a následné oteplení informuje semeno o konci zimy, to tedy ukončí dormanci až po dostatečném období nízkých teplot. Takovému prolomení dormance chladem se říká **stratifikace semen** a vyskytuje se u mnoha rostlin mírného pásu. Rostliny z prostředí s častými požáry naopak vyžadují narušení osemení ohněm a vyklíčí až po požáru – některé díky chemickým látkám při něm vznikajícím, jiné

díky vystavení krátké periodě vysoké teploty. Intenzita osvitu většinou není spojená s ukončením dormance, bývá však důležitá pro aktivaci samotného klíčení.

Speciálním případem ukončení dormance vlivem vnějšího prostředí je **skarifikace**, tedy mechanické narušení osemení, bez kterého se klíčící embryo nemá šanci mechanicky dostat ven. K tomu může dojít v trávicím traktu živočichů, střídáním tepla a zimy během sezóny nebo například poškozením v půdě. Kaktusáři vědí, že osemení semen některých horských druhů kaktusů z And musejí nejprve narušit špendlíkem, aby vyklíčila. V přírodě to přirozeně probíhá pomocí větru a kamení-
tého substrátu.

Vnitřní podmínky pro načasování klíčení

Možná jste už slyšeli, že podobně jako živočichové, i rostliny mají své hormony, kterým se říká fytohormony. Fytohormony jsou molekuly různé struktury, velikosti i skupenství, ale společné mají to, že jejich výskyt, koncentrace a vzájemná souhra ovlivňují většinu fyziologických a růstových pochodů v rostlinném těle. Nebude proto velkým překvapením, že i načasování klíčení je z velké části ovlivňováno souhrou hormonů. Jedná se především o dva hormony: kyselinu abscisovou (ABA) a kyselinu giberelovou (GA). ABA je obecně u rostlin zodpovědná za inhibiční procesy. I u semen je tomu tak; při vývoji semene na mateřské rostlině zajišťuje jeho vstup do dormantního stavu a udržuje ho v něm. Ve chvíli, kdy dojde k odbourání ABA v semeni, může nastoupit druhý fytohormon, GA, který podporuje výstup z dormance, a pokud jsou splněny příslušné podmínky prostředí, přiměje semeno vyklíčit. Celý proces je tedy závislý na vzájemné koncentraci obou hormonů; v počáteční fázi je v semeni vysoká koncentrace ABA a nízká GA. Ve chvíli, kdy se sníží koncentrace ABA, semeno přestane být drženo v dormanci a jakmile se zvýší

koncentrace GA, vyklíčí (viz **obr. 8.10**). Pokusy na obilovinách ukázaly, že nezáleží na celkové koncentraci ABA a GA, ale na jejich vzájemné souhře a poměru.

Pokud jste četli **rámeček 8.D** o živorodosti rostlin, možná vás zajímá, jak takový děj může být regulován. Teď už by vám odpověď mohla být poměrně jasná: pokud dojde k porušení syntézy ABA už na mateřské rostlině, semeno je aktivováno ke klíčení, přestože ještě nedopadlo na zem.

8.2 Jaro: každoročně se opakující mladost rostliny

Zatímco zvířata si užijí mladosti zpravidla jen jedenkrát za život, většina rostlin¹ omládne každoročně při jarním pučení, kdy se vytváří velká část rostlinného těla úplně nová a svěží. Rostliny se tak během života prakticky neopotřebovávají, nestárnou a jsou tudíž v podstatě nesmrtelné.

Pučení

Jak byste odpověděli na otázku: „Co je to jarní pučení?“ Nabízí se odpověď: „Tvorba nových listů, popřípadě květů.“ Je to ale správná odpověď? Ne. Alespoň ne úplně přesná. Neznám rostlinu, u které by se na jaře zakládaly **listy** samy o sobě. Pučení je mnohem komplexnější proces, jehož základem je aktivace celého růstového vrcholu (**meristému**) rostliny, který se ukrývá v jádru každého **pupenu** (viz **obr. 8.12**). Činností meristému vždy vzniká nový úsek **stonku s listy**, což je dohromady základní stavební segment rostliny. Takže nelze vytvořit nové listy, aniž by se tvořil i stonek.

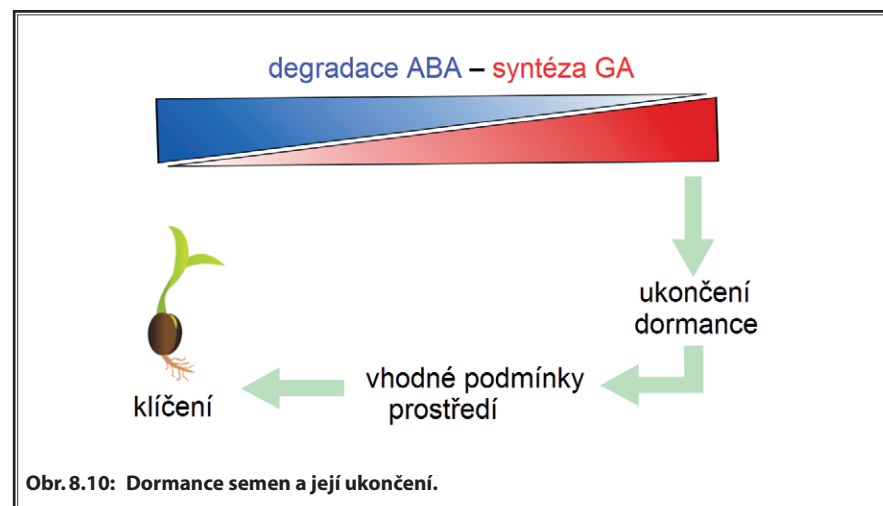
V úžlabí každého listu se vytváří identická kopie vrcholového pupenu, ze které se může vyvíjet boční stonek. U stromů se mnoho těchto pupenů z předchozích sezón probouzí během jarního pučení a tím dochází k větvení kmene.

Ve výjimečných případech může dojít k tomu, že rostlina ztratí listy i během sezóny (například vlivem sucha či po okousání herbivory). Potom má možnost je znovu nahradit stejným způsobem, jakým probíhá rašení na jaře – dojde k aktivaci pupenů, které by jinak byly v klidu až do začátku jara, vytvoří se nové krátké větvičky a na nich nové listy. Takže ani v tomto případě se nezakládají přímo jednotlivé listy.

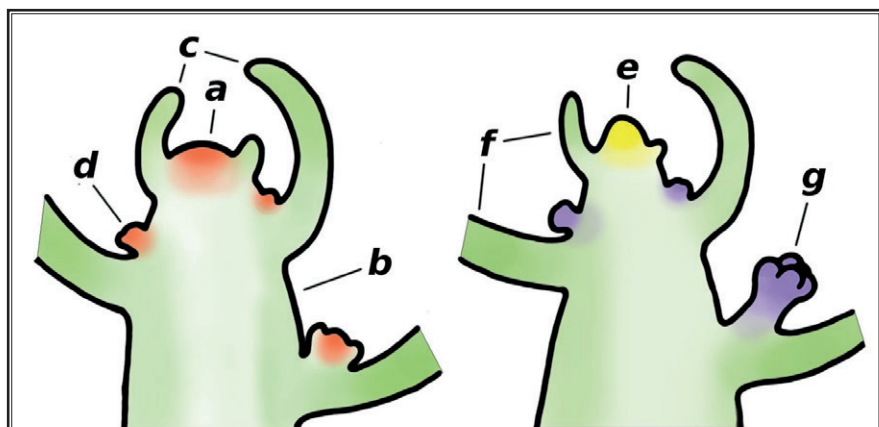
Pupeny s meristémy nalezneme vždy na koncích větví. U bylin bychom je našli třeba ve středu listové růžice, na špičkách hlíz nebo na koncích oddenků, což jsou v obou případech jen přeměněné stonky. Specifickým případem je **cibule** u jedno-
děložných. Ta je v podstatě celá odvozená od vrcholového meristému – suknice jsou vlastně zdužnatělé listové základy a v jádru cibule sedí meristém. Zamýšleli jste se někdy nad tím, proč u jednoděložných rostlin nedochází na rozdíl od „dvouděložných“² k regeneraci stonku po uříznutí? Odpověď najdete v dalších odstavcích.

¹Pokud nemají omezený životní cyklus, jako je tomu u jedenkrát za život plodících (monokarpických) rostlin.

²Podle moderní fylogeneze jsou jednoděložné jasně vymezenou taxonomickou skupinou Liliopsida s monofyletickým původem (tj. pochází z jednoho předka) a oddělují se z ní skupiny dvouděložných rostlin, které bychom pak mohli vymezit jen jako „krytosemenné bez jednoděložných“, tedy parafyletickou skupinu. Jejich jména se uvádí v uvozovkách.



Obr. 8.10: Dormance semen a její ukončení.

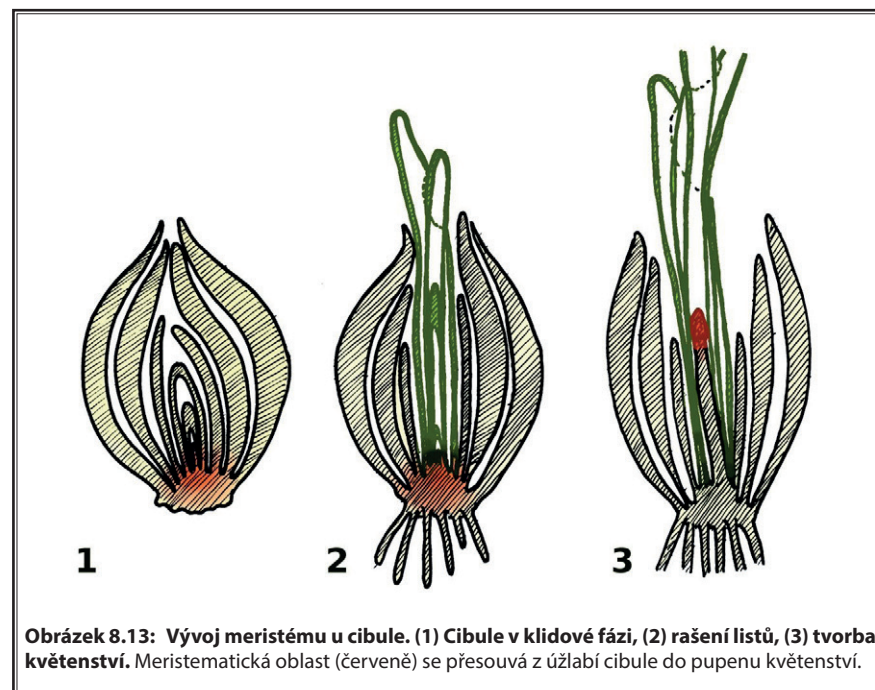


Obr. 8.12: Pupeny rostlin. Základem pupenu je vrcholový meristém (a), který vytváří základní segment rostliny, tedy stoněk (b) s listy (c), v jejich úžlabí se zakládá opět nový vrcholový meristém (d). Pokud rostlina kvete, mění se vegetativní meristém v meristém květenství (e), který produkuje listy (f) a v jejich úžlabí meristémy květu (g).

Kvetení

Jarní pučení je zpravidla spojeno i s tvorbou **květů**, zejména u stromů. Založení květů má na starost opět vrcholový meristém, musí však dojít k přeprogramování jeho vývoje tak, aby místo listů vytvářel květy. To má dvě fáze. Nejprve z běžného **vegetativního meristému** vznikne **meristém květenství**. Ten většinou stále vytváří listové útvary, ale již menší, jež se nazývají **listeny**. A v jejich úžlabí se podle základního pravidla musí vytvořit opět nějaký meristém, ale nyní to již není funkčně identická kopie původního meristému, ale zcela nový typ – **meristém květu** (viz **obr. 8.12**). Ten se odlišuje tím, že z něj nemůže vyrůst nový segment stonku, ale je schopen vytvářet pouze **květ** tvořený květními obaly (kاليšní a korunní lístky), tyčinkami a pestíkem. V tyčinkách a pestíku dojde k vyvrcholení celé dělivé aktivity květního meristému, k vytvoření buněk, ze kterých meiózou vzniknou **pylová zrna** a **zárodečné vaky**. Tím se dělivá schopnost květního meristému zcela ukončí a z květu už se dále nezakládá žádný další orgán, nanejvýše může dojít k jeho přeměně v **plod**. Proto o květu můžeme mluvit jako o orgánu s ukončeným vývojem, zatímco vegetativní meristém má vývoj neukončený a listy a boční větve může zakládat teoreticky nekonečně dlouho.

Vývoj nadřazeného **meristému květenství** může být u jednotlivých druhů různý, buď **ukončený**, nebo **neukončený**. Ukončený je v tom případě, pokud zakládáné dceřiné úžlabní meristémy jsou už jen výhradně květního typu. Neukončený vývoj má oproti tomu takový meristém květenství, který se po nějaké době dokáže přeprogramovat opět do vegetativní formy (tedy nad květenstvím opět začínají vyrůstat na stonku listy). A kromě toho se často setkáme i s případem, kdy meristém květenství nejprve zakládá úžlabní pupeny, které mají taktéž charakter meristému



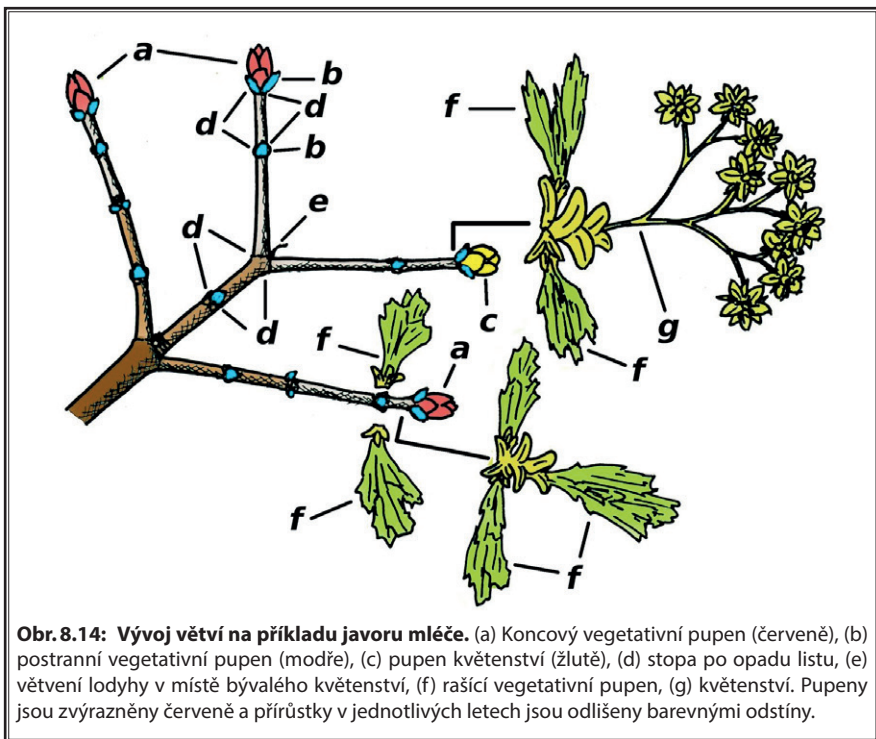
Obrázek 8.13: Vývoj meristému u cibule. (1) Cibule v klidové fázi, (2) rašení listů, (3) tvorba květenství. Meristematická oblast (červeně) se přesouvá z úžlabí cibule do pupenu květenství.

květenství, čímž dochází k rozvětňování květenství, a až na nějaké úrovni větvení dojde k finální změně vývojového programu úžlabních pupenů v květní meristémy.

Vrchol květenství může být zakončen buď zakrnělými květními pupeny (v tomto případě má meristém květenství sice neukončenou aktivitu, ale zkrátka už mu „dojde dech“) a nebo se na konci květenství přemění meristém květenství na meristém terminálního květu, což je případ květenství s ukončeným vývojem. Časoprostorovou regulací vývoje meristémů květenství rostlina určuje architekturu květenství a podle toho vznikají buď květenství **jednoduchá** (hrozen, klas), nebo **složená** (lata).

A jak se zakládá květenství u výše zmíněných **jednoděložných bylin**? Hlavní rozdíl ve vývoji spočívá v tom, že u těchto rostlin vegetativní meristém „sedí“ na podzemním přezimovacím orgánu a vytváří jen listy, přičemž nedochází k růstu stonku pod meristémem. Meristém je tudíž stále pod zemí a nad povrch vyrůstá pouze listová růžice. Nad zem se meristém dostává až poté, co se změnil na meristém květenství či květu. Ale v tomto případě nad zem vyrůstá jen květonosná lodyha, na které se nezakládají úžlabní pupeny. Růst uříznuté lodyhy se tak nemá z čeho obnovit (viz **obr. 8.13**).

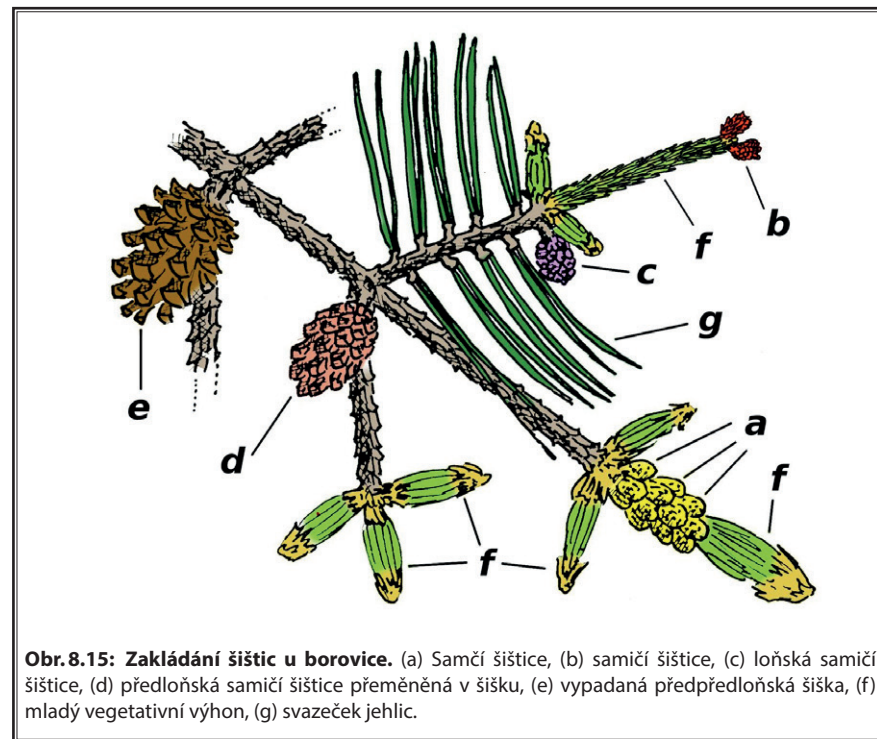
Změny vývojového programu vrcholového meristému můžeme velmi dobře pozorovat na větvích dřevin, například na javoru mléči (*Acer platanoides*; viz **obr. 8.14**). Jeho vegetativní meristém zakládá vždy pár vstřícných listů s bočními pupeny v úžlabích. Javor vykvétá na jaře, ještě před rozvojem listů, a květenství se



zakládají z pupenů na koncích větví. Pokud se na dané větvi vytvořilo květenství, její růst již v tomto roce nepokračuje přímým směrem, ale při rašení se aktivují boční pupeny, takže dojde k symetrickému vidličnatému rozvětvení větve. Pokud by větev nekvetla, pokračuje koncový pupen v růstu přímým směrem a boční pupeny by zůstávaly v dormanci a k jejich aktivaci může dojít až později v budoucnosti.

„Jak to dělají“ *nahosemenné rostliny?*

Morfologická stavba **nahosemenných** bývá mnohem komplikovanější, než u krytosemenných. Zkoumáme-li například borovici (viz **obr. 8.15**), vidíme, že jehlice jsou uspořádány ve svazečcích – jak to vysvětlit? Je to proto, že každý svazeček jehlic v podstatě vyrůstá na miniaturní větvičce (brachyblastu). Podle základního pravidla by se měla každá větev zakládat v úžlabí listu – tímto listem jsou drobné blanité šupiny, které nalezneme na bázích svazečků. Velké pupeny, které na jaře nacházíme na koncích větví, nejsou tedy pupeny jednoduchých výhonů, ale ve skutečnosti pupeny celých souborů drobných větviček. Na konci každé větve je takovýto složený pupenů několik – jeden hlavní, ze kterého bude pokračovat růst větve přímým směrem, a pak několik vedlejších, které zajistí tvorbu bočních větví.



Když se rostlina hodlá rozmnožovat, zakládají se šištice. Evoluční souvislost mezi šišticí a květem či květenstvím byla, jak on sám řekl, „ohavnou záhadou“³ už pro Darwina, a až v posledních letech se díky molekulárně genetickým přístupům (viz dále) daří nalézat podobnosti mezi oběma typy rozmnožovacích orgánů. Šištice u borovice se zakládají odděleně jako samčí či samičí, zpravidla na různých větvích. Oba druhy šištic se zakládají na jaře, na nejmladších výhonech, které vyrůstají v našich podmínkách na začátku května. Samičí šištice se zakládají párově na samém vrcholu nově vyrašeného výhonu a jejich vývoj trvá více sezón (na jaře prvního roku, ihned po založení, se opylují a až další roky dřevnatějí a vypouštějí semena). Naproti tomu samčí šištice se zakládají na bázi nových výhonů a jsou nahloubeny při jejich bázi. Protože šištice je v podstatě boční větev, zakládají se samčí šištice místo svazečků jehlic. Takže na šištici můžeme pohlížet jako na přeměněný svazeček. Samčí zpravidla opadají krátce po vypuštění pylu, proto jsou v pozdější době báze výhonů lysé, bez svazků jehlic.

Rašení by nešlo bez vody!

Překvapuje vás každý rok, jak rychlé je rašení nových listů? Je to umožněno tím, že v pupenu je již založen velmi dobře vyvinutý základ listu, ve kterém je již vytvořeno

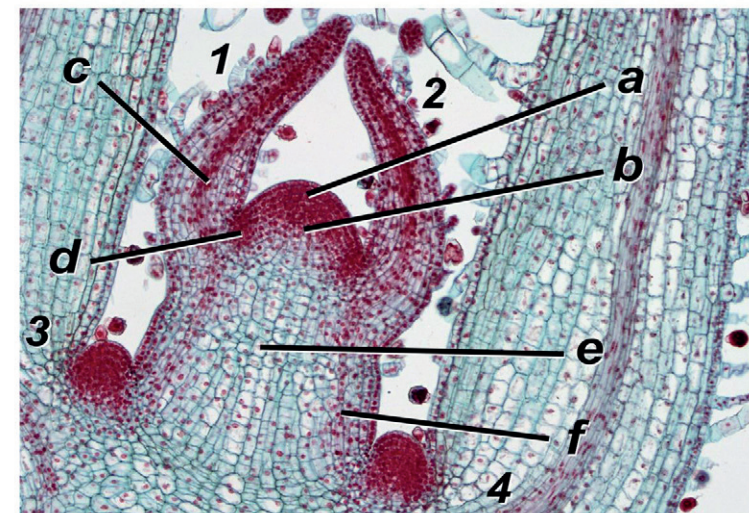
³V originále „abominable mystery“.

velké množství buněk, takže vlastní rašení se nemusí zdržovat dělením buněk a je v podstatě jen pumpováním vody do vakuol buněk, které se tím velmi rychle zvětšují. A jak se zajistí transport vody z kořenů do pupenů? Při rozvinutém listoví je transport vody hnán odparem vody z listů, jímž je poháněno nasávání vody z kořenů cévami. Na jaře rostlina listy nemá, takže transport vody musí fungovat jinak a roli v této fázi hraje kořenový vztlak. Přes zimu má rostlina v kořenech uskladněno velké množství sacharidů v nerozpustné formě **škrobu**. V časném jaru se tento škrob začne enzymaticky štěpit na rozpustné sacharidy, které buňky vypouštějí do mezibuněčného prostoru středního válce kořenu, ve kterém vedou cévní svazky. Buněčné stěny fungují jako porézní síťovina, která je velmi dobře propustná pro vodu a malé organické látky, ale celá oblast středního válce je nepropustně oddělena od vnějších částí kořene pomocí **endodermis**, což je vrstva buněk, jejichž buněčné stěny jsou impregnovány voskovitými látkami. Výměna látek mezi středním válcem a vnějšími vrstvami kořene je tak možná jen skrze buňky endodermis a díky tomu je velmi dobře regulovatelná. Když tedy ve středním válci vznikají rozpustné sacharidy, nedovolí jim endodermis unikat ven z kořene, ale naopak k nim pouští vodu. Protože je napříč endodermis velký koncentrační gradient sacharidů mezi vnějším vodným prostředím a vnitřním cukerným, tlačí se voda ochotně do nitra kořenů, aby cukerný roztok naředila. Tím zde vzniká velké množství cukerného roztoku pod osmotickým tlakem, který má jedinou možnost úniku – tlačit se vzhůru do koruny stromu prostřednictvím dřevních vodivých pletiv. Tím je poskytována pupenům jak voda, tak organické živiny. Proto je také na jaře míza na poražených kmenech sladká. V pozdější době teče dřevem jen voda.

Jak je řízen vývoj pupenů na molekulární úrovni?

Meristém pupenů má překvapivě u všech cévnatých rostlin, které evoluce vytvořila za posledních několik set milionů let, v podstatě stejnou strukturu. Tvoří ho kupolovitý shluk buněk, které se vyznačují trvalou dělivou aktivitou. Na jeho okraji se postupem času zakládají výrůstky zvané **listová primordia**, ze kterých posléze vznikají listy. Na spodní straně meristému vznikají nové buňky stonku, které se později začínají prodlužovat, a dochází ke vzniku nové větve. A vždy, když se založí nový základ listu, vznikne v jeho úžlabí nový meristém, funkčně zcela identický, jako ten původní (viz **obr. 8.16**).

Odhalování principu zakládání nových orgánů na meristému je jedním z nejžhavějších témat rostlinné vývojové biologie. V rámci rostlinného těla je jen málo míst, kde se vyskytují buňky se schopností se dělit. Jsou to v podstatě jen vrcholové meristémy na stonku a na špičkách kořenů⁴, úžlabní meristémy, nejmladší rostoucí orgány a poté meristémy zajišťující sekundární růst rostliny (**kambium**, které vytváří nové cévní svazky, a **pericykl** na rozhraní primární kůry a středního válce



Obr. 8.16: Vrcholový meristém je jádrem každého pupenu. Mikroskopický řez vrcholem stonku „africké kopřivy“ kopřivky (*Coleus*). Jádro meristému je tvořeno dvěma základními typy buněk – **iniciálami** (a), což jsou intenzivně se dělicí buňky, které jsou seskupeny okolo klidového centra (b), které je naopak tvořeno buňkami bez dělivé aktivity. Na okrajích meristému se zakládají listová primordia (c), která jsou podle stáří označena čísly (1–4) a v jejich úžlabí pak úžlabní meristém (d). Pod meristémem dochází dělením a růstem buněk ke tvorbě stonku (e), v rámci něhož se některé buňky diferencují dlouhým růstem do podoby prokambia (f), což je zárodečné pletivo, ze kterého vzniknou později vodivá pletiva.

v kořenech a stoncích, ze kterého se mohou vyvinout boční či adventivní kořeny a který zajišťuje druhotné tloustnutí stonku či tvorbu kůry u kořenů).

Ostatní buňky v rostlině se diferencují do různých forem, které zajišťují konkrétní fyziologické funkce. Proto základ udržení dělivé schopnosti buněk spočívá v zablokování jejich diferenciace. To se projevuje nejzřetelněji zvýšenou produkcí **cytokininů**, tedy fytohormonů, které stimulují buněčné dělení. Dále se tyto části vyznačují produkcí transkripčních faktorů (viz **obr. 8.17**) rodiny **KNOX**. **KNOX** je složeninou z **KNOTTED**⁵, což je název prvního popsaného genu z této rodiny, jehož mutace u kukuřice se projevuje tvorbou uzlin na listech, a **HOMEBOX**. To je název velké skupiny navzájem příbuzných transkripčních faktorů (tzv. **Hox-genů**), které jsou přítomny u všech eukaryot a jejich společným znakem je přítomnost specifické domény pro vazbu na DNA. U živočichů jsou základními regulátory tělní segmentace (viz **kap. 2**). Klíčovou roli hrají již u jednobuněčných eukaryot. Na-

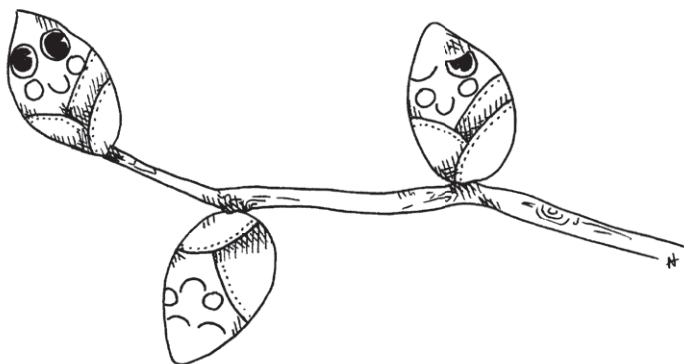
⁵Názvy genů se píší kurzívou a velkými písmeny (**KNOTTED**). Pokud zmiňujeme protein kódovaný daným genem, zpravidla má stejné jméno, ale nepíše se kurzívou (**KNOTTED**). Jména genů jsou většinou odvozena od pojmenování mutace, která se projeví při ztrátě genu, proto bývají názvy genů protikladem jejich funkce. Mutované geny a mutované organismy popisujeme kurzívou a malými písmeny (*knotted*).

⁴V obou případech se používá označení apikální, neboli vrcholový, přestože v kořenech je samozřejmě na spodní straně rostliny. Ve vývojové biologii rostlin se apikální bere podle směru růstu konkrétní části rostliny.

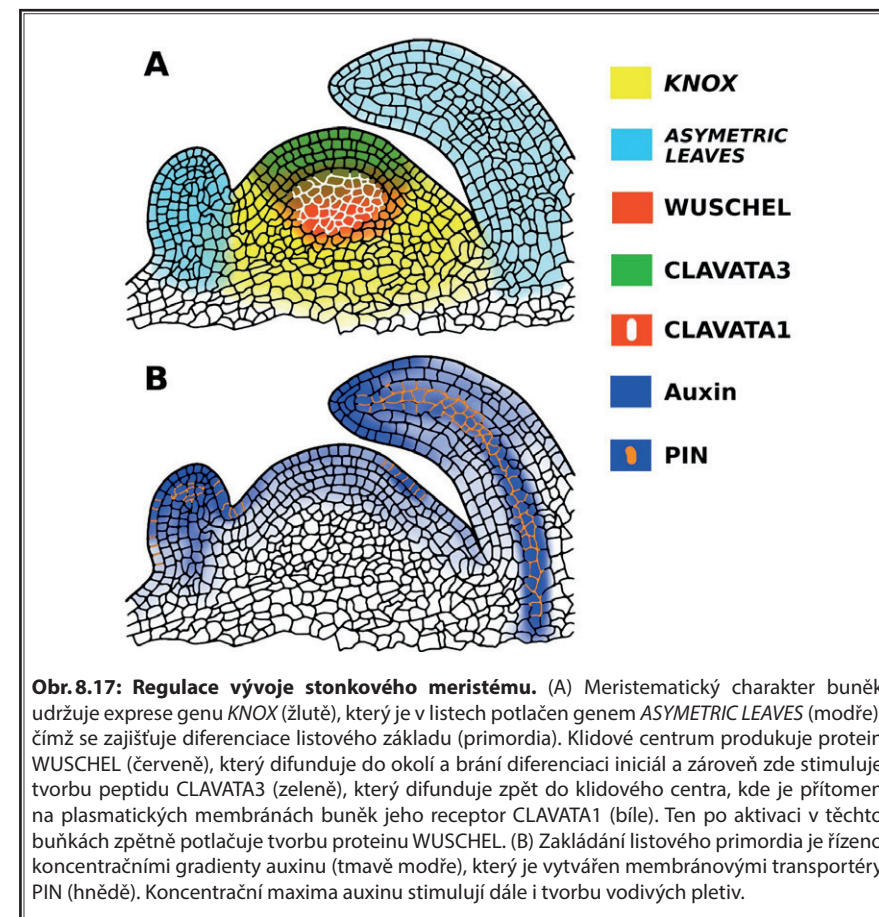
příklad u řas je zástupce rodiny *KNOX* zodpovědný za vývoj zygoty. U cévnatých rostlin došlo díky **genovým duplikacím** během evoluce k významnému nárůstu počtu zástupců této rodiny a jednotlivé *KNOX* geny se exprimují v různých částech rostliny, kde je nezbytné udržovat meristematickou aktivitu. Takže fungují jako udržovatelé nediferenciovaného stavu buněk.

Pro správnou funkci meristému je dále nezbytné přesně regulovat jeho velikost. Ta je dána poměrem velikosti klidového centra v jádru meristému (s buňkami, co se nedělí) a okolních, rychle se dělících nediferencovaných iniciál, přičemž přítomnost klidového centra je nezbytná pro zachování nediferencovaného a dělivého stavu iniciál. Na molekulární úrovni to zajišťuje další *Hox*-gen, transkripční faktor *WUSCHEL*, který se sice exprimuje výhradně v buňkách klidového centra, ale z nich putuje plazmodezmaty (což jsou mezibuněčné kanály, které spojují cytoplazmy sousedních buněk) do okolních iniciál, kde je poté jeho působiště. Jméno *WUSCHEL* pochází z německého pojmenování mutanta, který se vyznačuje nadměrnou aktivitou tohoto genu, což se projevuje „neupraveným“ či „rozcuchaným“ vzhledem vrcholového meristému. V iniciálách způsobuje *WUSCHEL* inhibici diferenciace, ale taktéž aktivaci exprese genu *CLAVATA3*. Jejím produktem je malý protein (peptid), který se exocytózou dostává ven z buňky a buněčnými stěnami difunduje do vnitřního prostoru meristému. Jeho cílem je receptor *CLAVATA1*, který sídlí na plazmatické membráně buněk klidového centra. Ten po aktivaci spouští signální dráhu, která vede ke zpětné inhibici exprese genu *WUSCHEL* (viz obr. 8.17).

Popsaný systém je příkladem **negativní zpětné vazby**, díky níž je udržována rovnováha mezi klidovým centrem a okolními iniciálami a tím i celková aktivita meristému. Také jsme se na příkladu *CLAVATA3* setkali se **signálním peptidem**, který můžeme zařadit do skupiny **tkáňových hormonů⁶ neboli parakrinních signálních faktorů**, které hrají obrovskou roli v buněčné diferenciaci u živočichů a rostlin



⁶V případě rostlin, kde se soubory buněk nazývají pletiva, a ne tkáně, není název úplně správný.



a zdaleka nejsou ještě dostatečně prozkoumány. Zatímco klasických fytohormonů, jakými jsou auxiny, cytokiny, kyselina abscisová aj., je okolo desítky, tkáňových hormonů je u rostlin několik stovek!

Ted' jsme si sice popsali transkripční faktory, jejichž exprese souvisí s udržováním meristematického charakteru buněk, ale jaká je skutečná podstata této vlastnosti? Odpověď nám mohou poskytnout studie, které zkoumají funkci homologů výše zmíněných genů u jednodušších rostlin, zejména u mečů. A ukázalo se, že například mutace v mečovém homologu genu *WUSCHEL* se neprojevuje přímo poruchami buněčného dělení, ale „pouze“ změnou vlastností buněčné stěny! Jak je to možné, že takto klíčový gen má takto „nezajímavou“ roli? Souvisí to se skutečností, že buněčná stěna u rostlin je víc, než je prostá krabíčka okolo buněk. Rostlinná buňka je totiž s buněčnou stěnou propojena mnoha signálními drahami a stav buněčné stěny přímo ovlivňuje, jak se bude chovat buňka uvnitř. Z tohoto důvodu

8.E Transkripční faktory. Z průměrného počtu 30 tisíc genů u rostlin je asi desetina z nich geny pro transkripční faktory. Kódují tedy proteiny, které se specificky vážou na DNA v místech, kde začíná zápis genu. Tato místa se nazývají promotory, jsou dlouhá až několik tisíc párů bází a zajišťují, že před začátek genu nasedne komplex RNA-polymerázy, která podle DNA sekvence vytvoří mRNA, podle níž potom ribozomy vytvářejí protein. Na promotor se podle jeho sekvence může vázat řada transkripčních faktorů, které vzájemně interagují a výsledkem těchto interakcí je buďto „nalákání“ a spuštění RNA-polymerázy, čímž dojde k expresi genu (tedy jeho přepsání do proteinu), nebo naopak transkripční faktory mohou způsobovat zablokování exprese. Buňka funguje jako nesmírně složitý systém, kdy konkrétní transkripční faktory mohou ovlivňovat expresi dalších transkripčních faktorů, přičemž jejich aktivita je obecně dále ovlivňována proteiny signálních drah, které přenáší signál přijímaný proteiny, které fungují jako receptory a reagují na signály z vnějšího okolí buňky, jimiž mohou být třeba světlo, určitá živina nebo hormonální látka. Na druhé straně, geny pod vládou transkripčních faktorů realizují změnu fyziologického stavu buňky tak, že dojde třeba k diferenciaci buňky, spuštění určité metabolické dráhy podle živiny, kterou buňka „cítí“, nebo k produkci další hormonální látky, kterou daná buňka ovlivní své sousedy.

zdánlivě prostá reorganizace buněčné stěny je schopna zpětně ovlivnit následující osud celé buňky. Nacházíme zde hezkou analogii rčení „šaty dělají člověka“.

Přístupem, který se nazývá **EVO-DEVO** (tedy syntéza evoluční a vývojové biologie), se také odhalilo, díky čemu mohou mít semenné rostliny o tolik komplexnější tělesný plán, než jejich evoluční předchůdci. U plavuní a kapradin je totiž celý meristém tvořen pouze jedinou buňkou, která je na samém vrcholu prýtu, symetricky se dělí na obě strany a nově vznikající buňky se poté stávají zárodky listů či třeba adventivních kořenů v přesně definovaných sekvencích. Proto třeba u kapradin pozorujeme tvary, které mají až fraktální charakter⁷. A zmíněná jediná vrcholová buňka meristému se vyznačuje expresí genu *WUSCHEL*. Naproti tomu u semených došlo k tomu, že se *WUSCHEL* exprimuje v celém shluku buněk a navíc ještě ovlivňuje svým putováním buňky okolní. Genetickými manipulacemi se zjistilo, že kapradinový gen *WUSCHEL* není schopný napravit mutaci homologického genu u huseníčku *Arabidopsis*⁸, pokud byl exprimován ve stejných buňkách, jako se exprimoval původní *WUSCHEL* huseníčku. Protein kódovaný kapradinovým genem totiž nebyl schopen migrovat do sousedních buněk. Pokud však byl kapradinový gen upraven tak, aby byl protein schopen migrace, rázem se obnovila funkčnost celé signalizace!

Takže evoluční inovace meristému u semenných rostlin spočívá ve složitější mezibuněčné komunikaci založené na toku signálních proteinů mezi buňkami, což umožnilo vytvoření složitějšího vícebuněčného meristému, který je schopen zakládat orgány s mnohem variabilnější geometrií – porovnejte sami pestrost způsobů

rozmístění listů na stonku či architektury květenství semenných ve srovnání s výtrusnými rostlinami.

Iniciace tvorby listových základů

A teď se dostáváme k další zajímavé otázce: Jak je vlastně regulováno zakládání listových orgánů na meristému? Zkoumáním exprese různých transkripčních faktorů se zjistilo, že v listovém primordiu se přestává exprimovat gen *KNOX*, který se jinak exprimuje v celém meristému, přičemž jeho exprese je zde blokována aktivací genu *ASYMETRIC LEAVES*. Pomocnou roli při regulaci tvaru listového primordia dále hrají geny ze skupiny *CUP-SHAPED COTYLEDON*, které jsou pojmenovány podle charakteristického projevu jejich mutace – listy se netvoří jako izolované výrůstky, ale jako pohárkovitý útvar okolo středu meristému.

Co ale primárně vymezuje místa, kde se spouští aktivita výše zmíněných regulatorů? Určujícím faktorem je vytvoření koncentračních gradientů fytohormonu auxinu (viz **obr.8.17**). Auxin je syntetizován buňkami povrchových vrstev na vrcholu meristému a buňky si ho mohou směrovaně předávat pomocí proteinových přenašečů PIN. Ty jsou v plazmatické membráně a zajišťují pumpování auxinu ven z buňky. Pozorujeme-li jejich uspořádání na buněčných membránách buněk v pokožce meristému, zjišťujeme, že v místech, kde se má začít zakládat nové listové primordium, jsou proteiny PIN lokalizovány jen na membránách směřujících do středu budoucího primordia. Tímto směrem je čerpán auxin a v buňkách základu primordia se tedy koncentruje auxin, který na buňky působí jako morfogenní faktor: spustí jejich dělení a růst listového základu.

Co se děje s auxinem, který se hromadí ve středu listového primordia? Z jeho středu dále putuje opět pomocí přenašečů PIN do nitra meristému v úzkém pásu, kde je jeho koncentrace taková, že způsobí diferenciaci zdejších buněk v prokambium, což je zárodečné pletivo cévního svazku. Toky auxinu od jednotlivých listových primordií se stýkají ve stonku pod meristémem, kde se díky tomu vytváří prstenec cévních svazků. V pozdějších fázích vývoje není listové primordium jen cílem transportu auxinu, ale začíná jej intenzivně syntetizovat. Syntéza auxinu je úměrná velikosti primordia a tím je určována i mohutnost toku auxinu z listového základu do stonku. Podle toho se pak zakládá přesně takový objem cévních svazků, který odpovídá potřebám vznikajícího listu.

Při tvorbě auxinových gradientů funguje pozitivní zpětná vazba. Takže pokud na meristému máme jednu založené primordium, v jeho okolí dochází k intenzivnějšímu odčerpávání auxinu a to blokuje zakládání primordií v těsném sousedství. Na protilehlé straně meristému se tím však vytváří relativní maximum, které stimuluje aktivitu proteinů PIN tak, že začnou auxin čerpat směrem k tomuto maximu a tím se toto nové koncentrační maximum posílí, což způsobí jeho transformaci v další listové primordium. Předchozí primordium se zatím díky dělení buněk na vrcholu meristému odsune dále od středu meristému a na uvolněném prostoru se může založit zase další primordium.

⁷Jsou tvořeny geometrickými tvary, které se opakují na mnoha úrovních (listy členěné na lístky a lístečky).

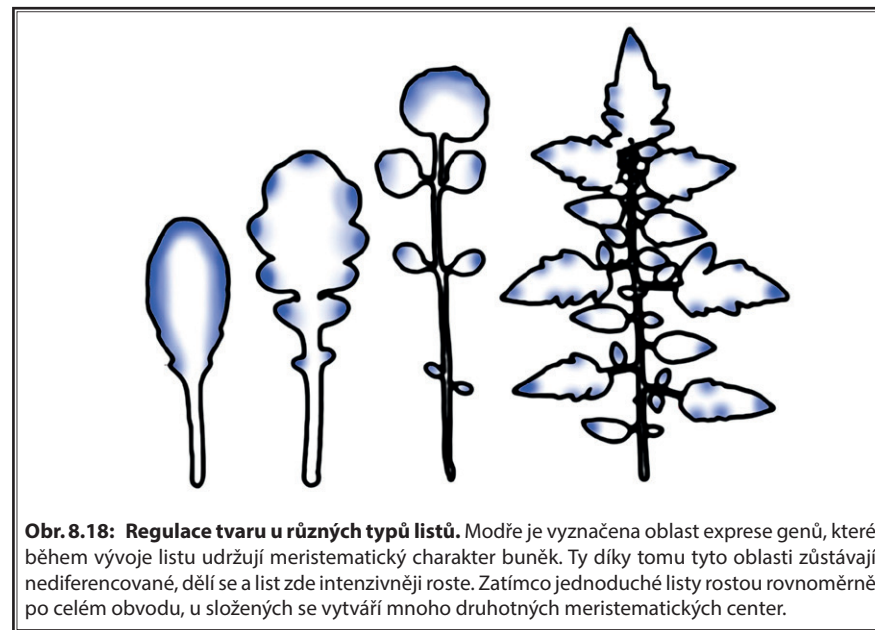
⁸*Arabidopsis thaliana* je hlavní modelová krytosemenná rostlina v molekulárně-genetickém výzkumu.

Stejnou pozitivní zpětnou vazbou se zaostřuje i tok auxinu z listového primordia do nitra stonku. V buňkách uprostřed toku je vlivem nejvyšší koncentrace auxinu nejvíce stimulována tvorba proteinů PIN, čímž se zde nadále zvyšuje přenosová kapacita pro auxin. Tyto buňky tudíž auxin odčerpávají z okolí, což posléze vyústí v situaci, kdy bude auxin přenášen pouze úzkým řetězcem buněk, ve kterých díky tomu naroste koncentrace auxinu natolik, aby mohla spustit jejich diferenciaci v prokambium.

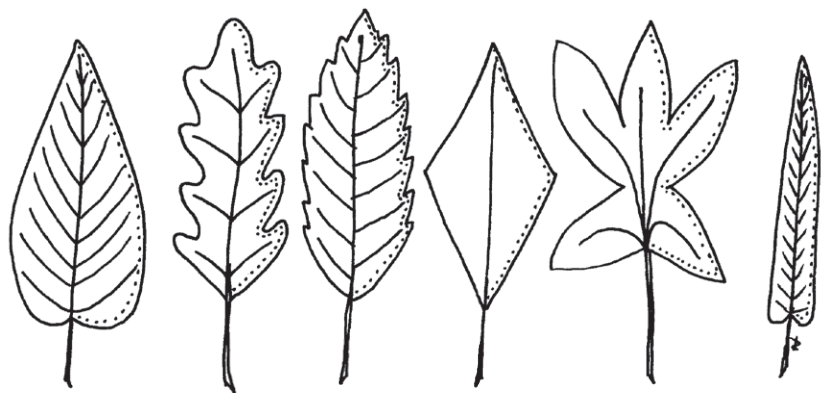
Zakládání tvarů listů

Velkým tématem morfologie rostlin jsou tvary listů. Ty mohou být jednoduché či složené, celokrajné či různým způsobem členěné. Rostliny tím optimalizují vlastnosti listů na konkrétní ekologické podmínky a i na úrovni čeledí či rodů můžeme nacházet velkou variabilitu v listových tvarech. Molekulární genetika postupně odhaluje i principy, jakými rostlina reguluje tvary listových orgánů. Když se list zakládá, mají jeho buňky ještě vysokou dělivou schopnost a konec listu se vyznačuje meristematickým charakterem buněk. Pokud vzniká celokrajný list, je meristematická zóna omezena pouze na koncový okraj listu. Pokud má vzniknout členěný či složený list, dojde během vývoje k rozpadu meristematické zóny na mnoho podružných, které způsobují nerovnoměrné dělení buněk v rámci listové plochy a tvorbu úkrojků či laloků (viz **obr. 8.18**).

Na regulaci exprese genů, které udržují meristematický charakter buněk, se v tomto případě mimo jiné podílí i krátké RNA, micro-RNA (miRNA), viz **rámček 6.A**. Zatímco klasická mRNA slouží jako vzor pro tvorbu proteinu na ribozomu, miRNA jsou krátké řetězce RNA, které vykazují komplementaritu s konkrétními mRNA. Komplementární miRNA díky tomu skrze párování bází interaguje s cílovou mRNA a vytváří se dvouřetězcová RNA. Ta je buňkou rozeznávána jako něco nežádoucího a je odbourávána. Díky tomu se působením miRNA může umlčet exprese cílové mRNA v buňce. Cíli miRNA bývají zpravidla mRNA konkrétních



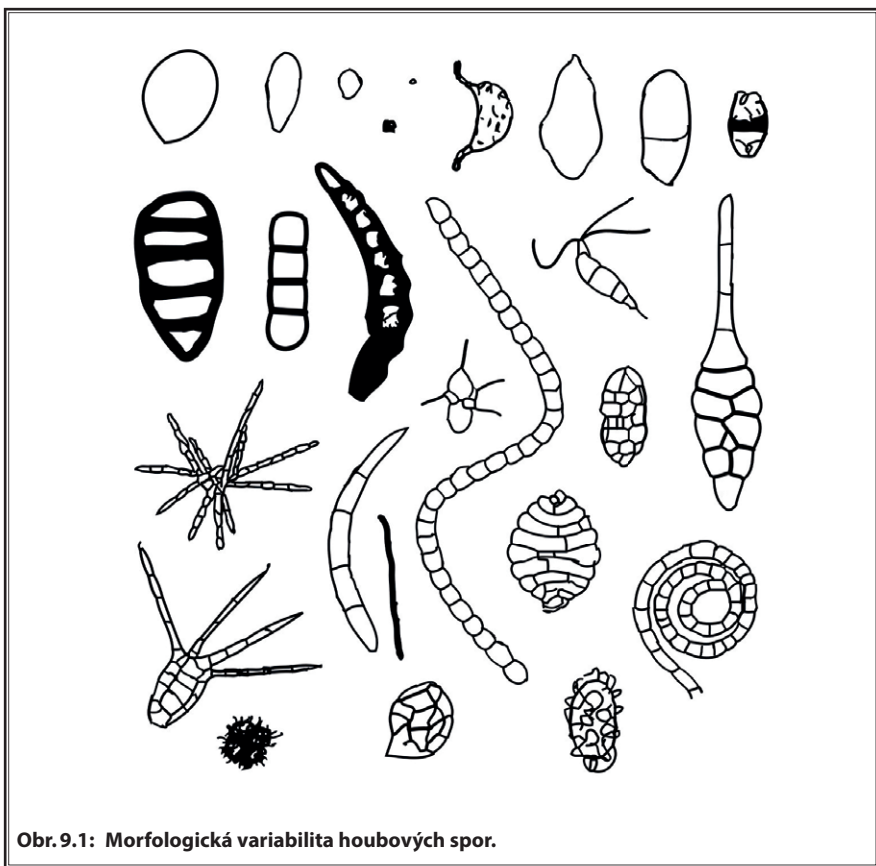
transkripčních faktorů, které například v případě listu udržují meristematický charakter buněk. Konkrétní miRNA se pak exprimují v místech, kde má být meristematický stav buněk vypnut a spuštěna jejich diferenciace.



9. MLÁDÍ HUB

Určení momentu, kdy u houby končí mládí, je u velké části druhů problematické. Mnohé houby jsou za vhodných podmínek téměř nesmrtelné a ve formě vegetativního mycelia dokáží přežívat bez výraznějších projevů stárnutí velmi dlouhou dobu. Ani přitom nemusí tvořit plodnice. Začátek života hub je už ale ohraničený jasně – na počátku je **výtrus (spora)**.

Na rozdíl od mnohobuněčných rostlinných semen s typicky diploidním embryem jsou spory hub obvykle **jednobuněčné** a **haploidní**. Ať už se přitom jedná o produkt pohlavního či nepohlavního rozmnožování, vyznačují se spory obrovskou variabilitou tvarů, velikostí, barev a počtu buněk či charakteru svého povrchu, což je patrné i z několika příkladů na **obr. 9.1**. V porovnání s vegetativními buňkami hyf (houbových vláken) se výtrusy vyznačují hustší cytoplazmou, silnější buněčnou stěnou, pomalejším metabolismem a často také obsahem velkého množství zásobních látek, uspořádaných například do podoby tukových kapének.



Obr. 9.1: Morfologická variabilita houbových spor.

9.1 Šíření spor

Většina hub využívá k šíření spor **proudění vzduchu**. Uvážíme-li mikroskopické rozměry spor, nemusí se jednat o „vítr“ – stačí jemné rozdíly v teplotě vzduchu, které dávají vzniknout stoupavým proudům. Velká část stopkovýtřusých hub z pododdělení Agaricomycotina (hříby, holubinky, bedly apod.) si navíc vypomáhá tím, že tvoří rozměrné plodnice na vysokém tření, díky kterému jsou tvořící se výtrusy vysoko nad substrátem, a vzdušné proudy je po uvolnění ihned zachytí. S efektivitou rozšiřování spor souvisí i tendence hub k jejich zmenšení, drobné spory jsou totiž zachycovány větrem již výrazně níže nad povrchem. To ale nefunguje neomezeně, protože do příliš malých spor houba nemůže uskladnit dostatečné množství živin pro klíčení.

Nepohlavní spory (konidie) některých skupin hub se vyznačují velmi specifickým tvarem, který jim umožňuje šířit se vodou. Mnohdy bývají vícebuněčné a vybíhají do čtyř dlouhých ramen. Tyto výrůstky pak mají obvykle za úkol udržovat je na vodní hladině díky velkému povrchovému napětí a současně sloužit k zachytávání na ponořeném substrátu podobně jako lodní kotvy. Jiné typy mají zase soudečkovitý či hustě spirální tvar pro zachytávání bublinek vzduchu ve svém středu. Pohlavní výtrusy stejných druhů hub jsou přitom obvykle již přizpůsobeny spíše na šíření větrem a zřejmě umožňují osídlení nových vodních ploch a toků, kdežto konidie šířené vodou zajišťují především efektivnější kolonizaci jedné lokality. Vodu jako vektor využívají i starobylější skupiny hub (zejména zástupci oddělení Chytridiomycota a Blastocladiomycota, kam patří například i ekonomicky významní parazité z rodů *Batrachochytrium* a *Coelomomyces*). Ty jsou sice díky výtrusům s tlačným bičíkem (zoosporám) schopné pohybu i nezávisle na okolí, ale vzhledem k jejich mikroskopickým rozměrům je za většinu jejich transportu odpovědné proudění vody. Samotné zoospory jsou pak schopny spíše pomocí chemoatraktantů lokalizovat vhodný substrát, na který se přichytí.

Přítomnost mnoha druhů hub lze rozpoznat už z velké dálky. Kromě makroskopicky nápadných druhů se jedná i o skupinu hub využívající pro své rozšiřování hmyz – konkrétně mouchy. Jejich plodnice obvykle produkují silně páchnoucí látky, které vůní věrně připomínají hnijící maso. To samozřejmě přiláká množství hmyzu, který si pak na povrchu svého těla odnese spoustu lepkavých výtrusů. Tento typ disperze najdeme v našich lesích například u rodů **hadovka** (*Phallus*), **psivka** (*Mutinus*) či **květnatec** (*Clathrus*, **obr. 9.2**). Mnoho hub se dokonce nechává různými živočichy cíleně pozřít. Jejich obvykle tlustostěnné spory nejsou rozloženy trávicími enzymy a spolu s exkrementy se pak dostanou na nové lokality v okolí. Ekologickou skupinou, u které je tento způsob šíření velice častý, jsou houby s podzemními plodnicemi. Jsou totiž trvale skryté pod povrchem půdy a nemohou využívat jiný způsob rozšiřování. Samozřejmě se ale houba snaží omezit ničení mladých plodnic a například intenzivně aromatické látky produkované **lanýži** (*Tuber*) tak vylučují jenom dospělé a zralé plodnice.



Obr.9.2: Květnatec Archerův (*Clathrus archeri*) svým zápachem shnilého masa láká mouchy, které pak šíří jeho lepkavé výtrusy. Tento druh původem z Austrálie k nám byl zavlečen a v současnosti se s ním roztroušeně potkáme na mnoha místech ČR.

9.2 Klíčení spor

Faktory nutné k započetí klíčení výtrusů se mohou napříč různými skupinami hub výrazně lišit. Před klíčením se navíc potřebují mnohé houby i nějakým způsobem přichytit (např. druhy parazitické). K tomu mohou sloužit rozmanité přívěsky či biopolymery na buněčné stěně. Mezi takové biopolymery může patřit ledacos – od polysacharidů (jako je např. **manan**), po **hydrofobiny** – specifickou rodinu proteinů, které najdeme jenom u hub a na povrchu některých spor vytvářejí autopolymery amfipatickou vrstvu (tj. vrstvu s hydrofilní i hydrofobní částí). Hydrofobní část molekuly každého monomeru potom směřuje vně a hydrofilní část dovnitř.

U některých druhů klíčí spory téměř okamžitě po dopadu na substrát a rehydrataci (do této skupiny patří z pochopitelných důvodů i modelové druhy hub používané v laboratořích), mnohé druhy ale vyžadují specifické chemické či fyzikální stimuly.

9.A WC a modré světlo. Jedním z důležitých podnětů, umožňujících orientaci při růstu a vývoji hub, je i světlo. Když se hyfy rostoucí v půdě dostanou na povrch substrátu, musí reagovat na změnu mnohých faktorů prostředí – od rychlejšího vysychání až po UV záření. K tomu, aby tuto změnu zachytily, jim slouží celá rada fotoreceptorů, schopných vnímat různé vlnové délky. Obzvláště rozšířený je WC komplex – flavinový receptor, který po aktivaci modrým světlem působí jako transkripční faktor a spouští expresi celé řady proteinů. Indukuje tak syntézu karotenoidů, reguluje nastavení vnitřních biologických hodin (může se projevovat periodickou změnou hustoty mycelia v substrátu), ale hlavně také stimuluje tvorbu plodnic. U mnohých druhů hub se tak bez modrého světla plodnice vůbec netvoří, u jiných jsou zase různě tvarově deformované. To už je ale téma související s pohlavním procesem, tudíž houbové mládeži „nepřístupné“.

Striktně koprofilní zástupci rodů **měchomršť** (*Pilobolus*) a **hnojenka** (*Sordaria*) rostoucí na exkrementech tak například vyžadují krátkodobé zahřátí na teplotu kolem 37 °C a částečné natrávení buněčné stěny, ke kterému normálně dochází při jejich průchodu trávicí soustavou. Výtrusy mnohých ektomykorhizních či fytopatogenních hub zase začnou klíčit jenom v přítomnosti specifických kořenových exudátů (látek vylučovaných rostlinou do okolí kořene) či jiných chemických signálů jejich konkrétního rostlinného partnera/hostitele.

9.3 Růst mycelia

Právě **mycelium** (podhoubí) představuje vegetativní tělo houby (někdy označované také jako stélka) a je zodpovědné za získávání živin. Do prostředí vylučuje enzymy, které jsou schopné rozložit okolní biopolymery na jednodušší látky. Ty jsou potom transportovány do buněk mycelia pomocí usnadněné difúze či aktivního transportu.

Primární mycelium, které vyrostlo ze spory, je u hub zpravidla haploidní, časem však hyfy splývají a vzniká pozoruhodná situace, neboť buňky spolu splynou, ale jejich jádra ne. Takovému myceliu, tvořenému buňkami se dvěma jádry, říkáme **dikaryotické**. U vřeckovýtrusých hub (Ascomycota) zůstávají buňky jen s jednou sadou chromozomů standardně až do tvorby plodnic a jen tzv. askogenní hyfy, které dávají vzniknout vřecku s výtrusy, jsou dikaryotické. U stopkovýtrusých hub (Basidiomycota) dochází naproti tomu k splynutí dvou haploidních mycelií (a tím vzniku sekundárního mycelia) již brzo po vyklíčení a dávno před začátkem tvoření plodnic. Po většinu života jsou pak u těchto hub mycelium i celé jejich plodnice dikaryotické. Od tohoto zjednodušeného schématu ale existuje řada odchylek a někdy i větší taxonomické skupiny mají specifické jaderné počty (např. mycelium vřeckovýtrusých **kadeřavek** (Taphrinales), které je dikaryotické).

Růst mycelia je u většiny druhů hub pravidelný a přísně regulovaný proces, při kterém se hyfová vlákna průběžně větví, prodlužují a prorůstají rovnoměrně do všech stran na stále větší a větší ploše. V některých případech bývá růst pozitivně orientovaný. U mnohých rzí tak například hyfa, jež vyklíčí ze spory na listu hostitele, roste pouze směrem k otevřenému průduchu. Orientuje se při tom pomocí fyzikálních stimulů, jako je pozice rýh na povrchu listu. U některých druhů je navíc prokázána i schopnost sledovat pH gradient, tvořený průduchy.

10. DOPORUČENÁ LITERATURA

10.1 Knihy

- GILBERT, S. F. (2010): *Developmental biology, 9th edition*. Sinauer Associates. (v angličtině)
- PURVES W. K., ET AL. (2005): *Life: The Science of Biology (7th edition)*. Sinauer Associates and W. H. Freeman. (v angličtině)
- SADLER W. T. (2011): *Langmanova lékařská embryologie*. Grada. (v češtině)
- PERSAUD T. V. N. & MOORE K. L. (2002): *Zrození člověka: Embryologie s klinickým zaměřením*. ISV. (v češtině)

10.2 Články v češtině

- PERGNER J. & SOUKUP V. (2016): *Život bez hlavy*. Vesmír 95,1.

10.3 Články v angličtině

- EDLUND R. K. ET AL. (2015): *The role of Foxi family transcription factors in otic placode and neural crest cell development*. Curr. Top. Dev. Biol. 111, 461-495
- FEINBERG T. E. & MALLATT J. (2013): *The evolutionary and genetic origins of consciousness in the Cambrian Period over 500 million years ago*. Frontiers in Psychology 4, 667
- IRIE N. & KURATANI S. (2014): *The developmental hourglass model: a predictor of the basic body plan?* Development 141, 4649-4655
- SCHLOSSER G. (2008): *Do vertebrate neural crest and cranial placodes have a common evolutionary origin?* BioEssays 30, 659-672.

10.4 Webové zdroje

- <https://news.nationalgeographic.com/2015/03/150324-ancient-methuselah-date-palm-sprout-science/> – článek o vypěstování palmy ze 2000 let staré datle (v angličtině)
- <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x/epdf> – článek o regulaci dormance a klíčení semen (v angličtině)
- <http://seedbiology.eu/pdf/SSR0150281.pdf> – článek o úloze fytohormonů v regulaci dormance a klíčení semene (v angličtině)
- <http://www.plantphysiol.org/content/154/2/516> – článek o načasování kvetení (v angličtině)
- https://en.wikipedia.org/wiki/Seed_dormancy – rozšiřující čtení o dormanci semen (v angličtině)

11. ZDROJE OBRÁZKŮ

- Obr. 1.1: LUCIE BUCHBAUEROVÁ
- Obr. 2.1: https://en.wikipedia.org/wiki/Mitosis#/media/File:Major_events_in_mitosis.svg
- Obr. 2.2: https://en.wikipedia.org/wiki/Meiosis#/media/File:Meiosis_Overview_new.svg
- Obr. 2.3: <https://cs.medlicker.com/62-akrozom>
- Obr. 2.4: upraveno podle <http://www.altrui.co.uk/resources/the-human-egg-cell-explained/>
- Obr. 2.5: <http://2.bp.blogspot.com/-qmJhqWE9UBw/T53Cwgsz2I/AAAAAAAAAGA/N-oKbJUOZ90/s1600/METAZOA+paps+et+al+2009.jpg>
- Obr. 2.6: http://home.sandiego.edu/~gmorse/2011BIOL221/biol221_studyguide3.html
- Obr. 2.7: <https://www.quia.com/jg/1622465list.html>
- Obr. 2.8: upraveno podle http://mol-biol4masters.masters.grkraj.org/html/Developmental_Biology1-Drosophila.htm
- Obr. 2.9: https://en.wikipedia.org/wiki/Drosophila_embryogenesis#/media/File:Maternal_effect_mRNAs.svg
- Obr. 2.10: https://en.wikipedia.org/wiki/Drosophila_embryogenesis#/media/File:Drosophila_early_embryo_protein_gradients.svg
- Obr. 2.11: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hox-genes-drosophila.jpg>
- Obr. 2.12: <http://bio1903.nicerweb.com/Locked/media/ch18/homeotic.html>
- Obr. 2.13: <http://aisbiology.pbworks.com/w/page/49012795/DNA%2C%20RNA%2C%20and%20Proteins>
- Obr. 2.14: GILBERT, S. F. (2010): *Developmental biology, 9th edition*. Sinauer Associates.
- Obr. 2.15: http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DEVO_06/devo_06.html
- Obr. 2.16: http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DEVO_03/devo_03.html
- Obr. 2.17: PURVES W. K., ET AL. (2005): *Life: The Science of Biology (7th edition)*. Sinauer Associates and W. H. Freeman.
- Obr. 2.18: upraveno podle <https://www.carlsonstockart.com/images/xl/Amnionic-Egg.jpg>
- Obr. 3.1: http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DEVO_05/ch05f03.jpg; http://static.nautil.us/7690_c6776f93bc9afe2e511a1dbd5478362c.png
- Obr. 3.2: Gilbert, S. F. (2010): *Developmental biology, 9th edition*. Sinauer Associates.
- Obr. 3.3: VLADIMÍR SOUKUP, JIŘÍ PERGNER
- Obr. 3.4: FEINBERG & MALLATT (2013): *The evolutionary and genetic origins of consciousness in the Cambrian Period over 500 million years ago*. Frontiers in Psychology 4, 667
- Obr. 3.5: VLADIMÍR SOUKUP, JIŘÍ PERGNER
- Obr. 3.6: VLADIMÍR SOUKUP, JIŘÍ PERGNER
- Obr. 3.7: SCHLOSSER (2008): *Do vertebrate neural crest and cranial placodes have a common evolutionary origin?* BioEssays 30, 659-672.
- Obr. 3.8: VLADIMÍR SOUKUP, JIŘÍ PERGNER
- Obr. 3.9: <https://ars.els-cdn.com/content/image/1-s2.0-S1084952114003206-gr1.jpg>
- Obr. 3.10: http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DB_04/fig4_b1a.jpg
- Obr. 3.11: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:All-trans-Retins%C3%A4ure.svg>
- Obr. 3.12: IRIE & KURATANI (2014): *The developmental hourglass model: a predictor of the basic body plan?* Development 141, 4649-4655

Obr. 3.13: EDLUND ET AL. (2015): *The role of Foxi family transcription factors in otic placode and neural crest cell development*. Curr. Top. Dev. Biol. 111, 461-495

Obr. 3.14: <https://twitter.com/eyeforscience>

Obr. 4.1: https://en.wikipedia.org/wiki/Heart_development#/media/File:2037_Embryonic_Development_of_Heart.jpg

Obr. 4.2: https://www.78stepshealth.us/scanning-electron/images/3330_104_166-bulboventricular-sulcus.jpg

Obr. 4.3: https://opentextbc.ca/anatomyandphysiology/chapter/22-7-embryonic-development-of-the-respiratory-system/#fig-ch23_07_01

Obr. 4.4: upraveno podle <https://cz.pinterest.com/pin/390405861425838397/>

Obr. 4.5: <http://motherhow.com/infant-reflexes/>

Obr. 4.6: https://www.mimibazar.cz/rodinne_foto.php?id=372525

Obr. 4.7: <https://www.dreamstime.com/stock-illustration-growth-hormone-signaling-pathway-illustration-image48161036>

Obr. 4.8: <https://en.wikipedia.org/wiki/Acromegaly>

Obr. 4.9: <http://howmed.net/physiology/hormones-thyroid-gland/>

Obr. 4.10: <https://fertilitypedia.org/edu/reproductive-cells/leydig-cell>

Obr. 4.11: https://www.researchgate.net/figure/Schematic-representation-of-the-hypothalamic-pituitary-gonadal-HPG-axes_fig5_268791949

Obr. 5.1: KAREL KODEJS

Obr. 5.2: KAREL KODEJS

Obr. 5.3: KAREL KODEJS

Obr. 5.4: KAREL KODEJS

Obr. 5.5: KAREL KODEJS

Obr. 5.6: KAREL KODEJS

Obr. 5.7: KAREL KODEJS

Obr. 5.8: KAREL KODEJS

Obr. 5.9: KAREL KODEJS

Obr. 5.10: KAREL KODEJS

Obr. 5.11: <https://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:Ecdysone.svg>

Obr. 5.12: http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DB_02/fig2_6.jpg

Obr. 5.13: <http://ofthebox.org/wp-content/uploads/2017/10/10-17.jpg>; <https://bugguide.net/images/r/60R/0P0/60R0P0Q080TQG03QFKURRQ3RIQJRZQJRIQ1RLQWRRQVRM0VR3KB R703QM0JQ70YQM0DQRQDQX0FQFK.jpg>

Obr. 5.14: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/ce/Culex_sp_larvae.png

Obr. 5.15: <http://www.insecta.bio.spbu.ru/z/antidictionary/tergalii&gills.htm>

Obr. 6.1: MICHAEL MIKÁT, VÍT BUREŠ

Obr. 6.2: MICHAEL MIKÁT

Obr. 6.3: MICHAEL MIKÁT, MILOSLAV MAKOVEC

Obr. 6.4: MICHAEL MIKÁT

Obr. 6.5: MICHAEL MIKÁT

Obr. 6.6: MICHAEL MIKÁT

Obr. 6.7: MICHAEL MIKÁT

Obr. 6.8: MICHAEL MIKÁT

Obr. 6.9: https://cs.wikipedia.org/wiki/Epigenetika#/media/File:Epigenetic_mechanisms.jpg

Obr. 6.10: [http://psychology.wikia.com/wiki/Imprinting_\(psychology\)?file=Lorenz.gif](http://psychology.wikia.com/wiki/Imprinting_(psychology)?file=Lorenz.gif)

Obr. 6.11: <http://www.dailymail.co.uk/news/article-1269739/Not-bird-brained-idea-Owl-puppet-used-feed-rescued-wild-tawny-owlets.html>

Tab. 7.1: JAN ČERNÝ

Obr. 7.1: Yadlapalli S. & Yamashita Y. M. (2012): Spindle positioning in the stem cell niche. WIREs Dev. Biol. 1:215-230

Obr. 7.2: <https://slideplayer.fr/slide/12726677/>

Obr. 7.3: <https://infograph.venngage.com/p/222718/knockout-mice>

Obr. 7.4: <https://courses.lumenlearning.com/boundless-biology/chapter/regulating-gene-expression-in-cell-development/>

Obr. 7.5: <http://histonano.com/books/Junqueira%27s%20Basic%20Histology%20PDF%20WHOLE%20BOOK/21.%20The%20Male%20Reproductive%20System.htm>

Obr. 7.6: <https://www.sciencealert.com/7-year-old-boy-incurable-condition-80-skin-reconstructed-epidermolysis-bullosa>

Obr. 7.7: https://www.researchgate.net/publication/281326105_Fetal_microchimerism_and_maternal_health_A_review_and_evolutionary_analysis_of_cooperation_and_conflict_beyond_the_womb

Obr. 7.8: <http://www.jst.go.jp/erato/nakauchi/research2.html>

Obr. 7.9: <https://iubmb.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/bmb.2003.494031049999>

Obr. 7.10: https://www.jospt.org/doi/abs/10.2519/jospt.2014.5334?url_ver=Z39.88-2003&rft_id=ori:rid:crossref.org&rft_dat=cr_pub%3dpubmed

Obr. 7.11: <https://www.pinterest.co.uk/pin/369928556885228511>

Obr. 7.12: http://aboutcancer.com/brain_stemcell_barani_507.htm

Obr. 8.1: <https://hi-static.z-dn.net/files/d47/d734fbf91f6b67b5dbb29d1960d91171.jpg>; <http://www.krishisewa.com/images/sb01.jpg>

Obr. 8.2: https://cites.org/sites/default/files/i/news/2010/coco_de_mer_L.jpg

Obr. 8.3: <https://ecomingafoundation.files.wordpress.com/2015/07/untitled9jpg.jpg>

Obr. 8.4: JAN PONERT

Obr. 8.5: <https://globalchangeecology.w.uib.no/files/2015/02/fig-3-tomas.jpg>

Obr. 8.6: <https://lh4.ggpht.com/-7wLsZYs--zY/UoLA4NEJq9I/AAAAAAAAAW4/AAWI08x7mBo/w1200-h630-p-k-no-nu/N%252520SEED%252520AND%252520CORN%252520SEED%252525B9%252525D.png?imgmax=800>

Obr. 8.7: https://en.wikipedia.org/wiki/Amylopectin#/media/File:Amylopektin_Sessel.svg

Obr. 8.8: <https://msu.edu/~bentle48/stages.jpg>

Obr. 8.9: <http://bidvertiser.info/oak-tree-sapling/oak-tree-sapling-dicotyledon-oak-seedling-oak-tree-sapling-osrs/>; <https://www.stuartking.co.uk/wp-content/uploads/WildWood-beech-seedling-Stuart-King.jpg>

Obr. 8.10: MAGDALENA BOHUTINSKÁ

Obr. 8.11: <https://gobotany.newenglandwild.org/species/poa/bulbosa/>

Obr. 8.12: STANISLAV VOSOLSOBĚ

Obr. 8.13: STANISLAV VOSOLSOBĚ

Obr. 8.14: STANISLAV VOSOLSOBE

Obr. 8.15: https://farm5.staticflickr.com/4057/4425262405_dbcb5f2ec0_b.jpg

Obr. 8.16: <http://dev.biologists.org/content/develop/137/21/3535/F4.large.jpg>

Obr. 8.17: <https://ai2-s2-public.s3.amazonaws.com/figures/2017-08-08/e59f73e1af53866e0c62cbd40085f0d6bea9473e/3-Figure1-1.png>

Obr. 9.1: <http://www.mycolog.com/CHAP3a.htm>

Obr. 9.2: LUKÁŠ JANOŠÍK



FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ!

Fakulta lesnická a dřevařská ČZU v Praze poskytuje komplexní vysokoškolské vzdělání na všech úrovních (bakalářské, magisterské i doktorské). Uchazeči mají možnost vybrat si mezi prezenční či kombinovanou formou studia. Některé obory jsou vyučovány i v anglickém jazyce.

Stipendijní program

Není nám lhostejný osud našich studentů, a proto máme rozsáhlý stipendijní program vytvořený na míru pro studenty tak, aby jim pomohl s ekonomickou stránkou studentského života: stipendium pro 1. ročníky, prospěchové stipendium, stipendium pro mladé vědecké pracovníky, cena děkana, ubytovací, sportovní a sociální stipendium.

Dřevařský pavilon FLD

Držíme krok s novými trendy, a proto byl v roce 2016 vybudován Dřevařský pavilon FLD. Toto technologické, vědecké a výukové centrum vytváří ideální podmínky pro technické vzdělávání studentů a podporuje využití dřeva v České republice jako nejvýznamnější obnovitelné suroviny.

Výuka i praxe

Studium není pouze o sezení v přednáškových sálech a studování po knihovnách. Kromě výuky ve školní lavici studenti na FLD absolvují i řadu praxí přímo v terénu. Díky praktické části studia si mohou studenti ověřit teoretické znalosti a získat tolik potřebný pohled i z druhé strany. Zároveň svým studentům nabízíme program Erasmus+, pracovní stáže, letní školy či Double Degree programy, v jejichž rámci student získá dva diplomy.

Odpočinková zóna

Pečujeme o své studenty, a proto byla na prosbu studentů zřízena odpočinková zóna - moderní místnost, kde mají studenti k dispozici pohodlná křesílka, zamykatelné skřínky a vybavenou kuchyňku.

Studentský život

Univerzitní kampus zahrnuje všechny objekty, které student během studia potřebuje - jak jednotlivé fakulty, tak i moderní knihovny, ubytování, kluby a restaurace, a také sportoviště.

Více informací:
www.fld.czu.cz

Sledujte nás na:



Kamýcká 1176, 165 00 Praha 6-Suchbát, tel: +420 224 384 351

Fakulta životního prostředí ČZU v Praze

Poskytujeme komplexní vzdělání v širokém spektru oborů spojených s **ochranou životního prostředí, přírody a krajiny.**

Reagujeme na nejmodernější vzdělávací trendy
a na aktuální poptávku praxe.

Výuku doplňujeme exkurzemi, praxemi a terénními cvičeními.

Staňte se součástí našeho týmu!

Studujte i v angličtině některý ze sedmi bakalářských, jedenácti magisterských a čtyř doktorských oborů, v prezenční či kombinované formě studia.

Více informací naleznete na webových stránkách fakulty
www.fzp.czu.cz

Chcete vědět, co se u nás děje právě **TED**?
Sledujte FŽP na sítích **YouTube, Facebook a Twitter.**



WE ARE

CS

CS

I

IN

IN

IN

IN

IN

IN

SYSTEMATICKÁ BIOLOGIE A EKOLOGIE
APLIKOVANÁ EKOLOGIE
EXPERIMENTÁLNÍ BIOLOGIE

BIOLOGIE
BIOFYZIKA
IN OSTRAVA

ENVIRONMENTÁLNÍ GEOGRAFIE
FYZICKÁ GEOGRAFIE A GEOEKOLOGIE
OCHRANA A TVORBA KRAJINY
KARTOGRAFIE A GEOINFORMATIKA
MODELOVÁNÍ V ENVIRONMENTÁLNÍ GEOGRAFII

APLIKOVANÁ INFORMATIKA
APLIKOVANÁ MATEMATIKA
MATEMATIKA

FYZIKA
CHEMIE
ANALYTICKÁ CHEMIE PEVNÉ FÁZE
INFORMAČNÍ SYSTÉMY

INFORMATIKA
INFORMATIKA A VÝPOČETNÍ TECHNIKA
APLIKOVANÁ INFORMATIKA
POLITICKÁ A KULTURNÍ GEOGRAFIE
EKONOMICKÁ GEOGRAFIE A REGIONÁLNÍ ROZVOJ
UČITELSTVÍ
VÍCEOBOROVÁ STUDIA (KOMBINACE OBORŮ)



OSTRAVSKÁ UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Mezinárodní vědecké týmy, inspirující akademické prostředí, moderně vybavené prostory pro studium, výzkum i volný čas

Terénní exkurze i na exotických místech, jako jsou deštné pralesy, pouště, oceány nebo třeba Arktida

Zahraniční studium nejen po Evropě, ale také na prestižních amerických či asijských univerzitách

Profesní uplatnění nejen v biologickém a ekologickém výzkumu či v laboratořích experimentální biologie, ale i v orgánech státní správy (ochrana životního prostředí), v botanických a zoologických zahradách nebo jako učitel

Bohatý studentský život, který tě nejen rozvine v biologa, ale bude tě i bavit... :)

prf.osu.cz/kbe/





PŘÍRODOVĚDECKÁ
FAKULTA
Univerzita Karlova

www.natur.cuni.cz
www.prirodovedcem.cz

CHCETE BÁDAT V LABORATOŘI?

Naši studenti se mohou zapojovat do práce ve vědeckých týmech již v průběhu bakalářského studia. K dispozici jsou špičkově vybavená pracoviště a laboratoře, spolupracujeme také s Akademii věd ČR.

CHCETE BĚHEM STUDIA CESTOVAT PO SVĚTĚ?

Naše fakulta spolupracuje s množstvím zahraničních univerzit z celého světa a podporuje možnosti studijních stáží v zahraničí v rámci výměnných programů.

CHCETE PRACOVAT V TERÉNU?

V rámci studia absolvujete řadu terénních cvičení. Naši vědci provozují terénní výzkum na všech světadílech.

CHCETE NĚCO VÍČ?

Pro nastupující studenty, kteří byli úspěšnými řešiteli přírodovědných olympiád a dalších soutěží, máme nachystáno motivační stipendium. Úspěšní studenti vyšších ročníků jsou také odměněni stipendiem.

Přírodovědecká fakulta je součástí nejstarší a nejprestižnější univerzity v České republice. Poskytuje vzdělání v oblasti **biologie, demografie, chemie, geografie, geologie a ochrany životního prostředí**. V přijímacím řízení i následném studiu je zohledňováno nadání a píle studentů. Úspěšné absolvování fakulty znamená vytvoření celoživotního kapitálu.

Přehled bakalářských biologických studijních oborů:

Biologie

Je nejuniverzálnějším bakalářským oborem, který je určen uchazečům majícím zájem o poznávání biologických disciplín v celé jejich rozmanitosti.

Molekulární biologie a biochemie organismů

Je oborem, který propojuje znalosti biologie s poznatky chemie, fyziky i matematiky. Je určen zejména pro budoucí výzkumné pracovníky v laboratoři.

Ekologická a evoluční biologie

Je zaměřena na výchovu odborníků v oblasti ekologie a biodiverzity a věnuje se dynamicky se rozvíjícím směrům současné biologie, například populační biologii či ekologii společenstev.

Bioinformatika

Je stále relativně novým oborem (spolupráce s MFF UK), který se snaží dát smysl záplavě biologických dat a zároveň řešit problémy s ukládáním, dostupností a distribucí těchto dat.

Biologie se zaměřením na vzdělávání

Cílem oboru je poskytnout odborný předmětový základ, na kterém lze stavět při navazujícím studiu učitelství biologie pro střední školy, stejně jako při studiu dalších specializovaných biologických oborů.

Geobiologie

Kombinuje studium živé a neživé přírody, snaží se porozumět evolučním trendům života na Zemi od prvního výskytu živých organismů až po současnost.

Biologická olympiáda vám může otevřít dveře na naši fakultu!

Přijímací zkouška je prominuta úspěšným řešitelům ústředních (celostátních) kol olympiád přírodovědných oborů. Podrobné informace o dalších oborech a podmínkách prominutí přijímací zkoušky najdete na stránkách: www.prirodovedcem.cz



UNIVERZITA KARLOVA
Lékařská fakulta
v Hradci Králové



Vychováváme nejlepší mediky v České republice,
naši studenti pravidelně vítězí v soutěži Medik roku.
Přidej se k nim a studuj i ty v Salonu republiky.



MUNI PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Zapojíme Vás do výzkumu!

„Víme, co zaměstnavatelé od našich
absolventů chtějí. A přesně na to se
naše studijní programy a specializace
profilují hned od začátku studia.“

Tomáš Kašparovský,
děkan Přírodovědecké fakulty MUNI

DNY OTEVŘENÝCH DVEŘÍ

14.9.2018, 22.1.2019, 26.1.2019

INFORMACE PRO ZÁJEMCE O STUDIUM NAJDETE NA:
WWW.SCI.MUNI.CZ/CZ/PRIBC

www.lfhk.cuni.cz



SCI.MUNI.CZ

FACEBOOK.COM/FACULTYOFSCIENCEMU

LÁSKA K PŘÍRODĚ MÁ U NÁS ŘADU PODOB – VYBER SI TU SVOJI NA WWW.MENDELU.CZ

Agronomická fakulta

- Molekulární biologie a biotechnologie • Fytotechnika
- Rostlinolékařství • Zootechnika • Všeobecné zemědělství
- Agrobiznis • Technologie potravin • Agroekologie
- Provoz techniky • Odpadové hospodářství • Pozemkové úpravy a ochrana půdy •

Provozně ekonomická fakulta

- Management cestovního ruchu • Management obchodní činnosti • Manažersko-ekonomický • Sociálně ekonomický
- Finance • Veřejná správa • Ekonomická informatika
- Automatizace řízení a informatika •

Lesnická a dřevařská fakulta

- Dřevařství • Krajinářství • Lesnictví • Hospodaření s přír. zdroji (sub)tropů • Arboristika • Design nábytku • Tvorba a výroba nábytku • Stavby na bázi dřeva •

Zahradnická fakulta

- Zahradnictví • Vinohradnictví a vinařství • Jakost rostlinných potravinových zdrojů • Zahradní a krajinářská architektura • Zahradní a krajinářské realizace •

Fakulta regionálního rozvoje a mezinárodních studií

- Socioekonomický a environmentální rozvoj regionů
- Mezinárodní rozvojová studia •

MÁME KAMPUS V CENTRU MĚSTA

S PRAXÍ OD NÁS SE NEZTRATÍŠ – VLASTNÍME
ŠKOLNÍ ZEMĚDĚLSKÝ PODNIK ŽABČICE
A ŠKOLNÍ LESNÍ PODNIK MASARYKŮV LES KŘTINY

MEZI PŘEDNÁŠKAMI MŮŽEŠ NA PIKNIK
DO BOTANICKÉ ZAHRADY A ARBORETA

PROŽIJEŠ STUDENTSKÝ ŽIVOT V BRNĚ, KTERÉ PATŘÍ
K NEJLEPŠÍM UNIVERZITNÍM MĚSTŮM NA SVĚTĚ

MŮŽEŠ ODJET STUDOVAT NĚKOLIK
SEMESTRŮ DO ZAHRAŇÍ

DOPORUČUJE BRNĚNSKÝ KRÁL MAJÁLESU 2018





Hledáš opravdu dobré vzdělání?

Máš jedinečnou příležitost získat kvalitní vzdělání na některé z našich osmi fakult. Pestrá nabídka studijních oborů, otevřená a přátelská atmosféra, univerzitní kampus s moderní knihovnou. A když k tomu přidáš pravý studentský život v Českých Budějovicích, může být téměř rozhodnuto. Přidáš se k nám?

Více informací ke studiu a přihláškám najdeš na webových stránkách.

Univerzita Palackého v Olomouci Přírodovědecká fakulta



- ❖ **Přírodovědecká fakulta** Univerzity Palackého v Olomouci je výzkumně zaměřená fakulta poskytující bakalářské, magisterské i doktorské vzdělání v různých odvětvích matematiky a informatiky, fyziky, chemie a biochemie, biologie a ekologie, geografie a geologie a jim příbuzných oborech.
- ❖ **Biologická pracoviště** nabízí studentům kvalitní studijní zázemí, individuální přístup, moderně vybavené laboratoře, možnost aktivně se zapojit do řešení výzkumných projektů již od bakalářského studia, možnost vycestovat do zahraničí na studijní pobyty a vědeckovýzkumné stáže, a také přátelské prostředí umožňující všestranný rozvoj osobnosti.
- ❖ **Bakalářské studium biologie** je reprezentováno čtyřmi jednooborovými studijními programy – *Biologie a ekologie*, *Experimentální biologie*, *Molekulární a buněčná biologie*, *Ekologie a ochrana životního prostředí*; a dvouoborovým (učitelským) studiem *Biologie a Biologie v ochraně životního prostředí*.
- ❖ **Magisterské Navazující studium** nabízí pokračující programy – *Botanika*, *Experimentální biologie*, *Experimentální biologie rostlin*, *Hydrobiologie*, *Molekulární a buněčná biologie*, *Zoologie*; *Ochrana a tvorba krajiny*, *Ochrana a tvorba životního prostředí*; a *Biologie (učitelství)*.
- ❖ Absolventi mohou pokračovat ve studiu i v následných Doktorandských (Ph.D.) programech.
- ❖ **Podrobné informace** o všech bakalářských a navazujících magisterských studijních oborech PŘF UP a aktuální podmínky přijímacího řízení jsou dostupné na <https://www.prf.upol.cz>



OLYMPUS®

Your Vision, Our Future



ŠKOLNÍ

mikroskopy a stereomikroskopy

Nový standard pro školy a univerzity

Kompaktní a odolná konstrukce

Jednoduchý transport

Ergonomie

Olympus CX23

laboratorní mikroskop pro výuku a vzdělávání

Olympus SZ51/61

univerzální stereomikroskopy s možností spodního i horního osvětlení

Olympus Czech Group, s.r.o., člen koncernu

e-mail: mikroskopy@olympus.cz, tel.: +420 221 985 267

www.olympus.cz



ČSE je vědecká společnost sdružující profesionální a amatérské entomology z České republiky i ze zahraničí.

Jejím cílem je podpora a propagace entomologie jako vědního oboru, který hraje klíčovou roli v poznání přírody a v ní probíhajících dějů.

- pořádá odborné přednášky nejen pro členy, ale i pro širokou veřejnost;
- pořádá Entomologické dny (ve spolupráci s Agenturou ochrany přírody a krajiny České republiky);
- organizuje výzkum hmyzu na území České republiky;
- spolupracuje při pořádání tematických výstav;
- zaujímá odborná stanoviska k problémům ochrany přírody;
- vlastní rozsáhlou knihovnu jak současných, tak historických entomologických periodik, která jsou k dispozici členům;
- vydává vědecký časopis *Klapalekiana*;
- s Entomologickým ústavem Akademie věd v Českých Budějovicích se podílí na vydávání prestižního mezinárodního časopisu *European Journal of Entomology*.

- Zajímá Tě svět hmyzu?
- Není Ti lhostejné, jak v Tvém okolí ubývá druhů živočichů?
- Chceš se podílet na výzkumu bezobratlých v České republice?
- Zajímavé informace objevíš na www.entopol.cz, kde snadno najdeš v případě Tvého zájmu i přihlášku do Společnosti.

Těšíme se!



Mládí vpřed!

Biologická olympiáda 2018–2019, 53. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Mgr. Magdalena Bohutínská (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Lucie Buchbauerová (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

prof. RNDr. Jan Černý, Ph.D. (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Bc. Albert František Damaška (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Bc. Lukáš Janošík (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Karel Kodejš (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Tereza Matějková (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Michael Mikát (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

MUDr. Mgr. Tereza Nedvěďová (Institut klinické a experimentální medicíny)

Mgr. Jiří Pergner, Ph.D. (Ústav molekulární genetiky, AV ČR)

Bc. Doubavka Požárová (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Vladimír Soukup, Ph.D. (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Martin Těšický (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

MUC. Aneta Tremarová (2. lékařská fakulta Univerzity Karlovy v Praze,

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Stanislav Vosolsobě (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Editor: Albert František Damaška

Ilustrace: Anna Vosolsobě

Grafická úprava: Květa Trávníčková a Veronika Valouchová

Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze,

Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchbátka

Vytiskla Tiskárna FLORA, s. r. o.,

Štěrboholská 44, 102 00 Praha 10

Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,

Špálava 23, 162 00 Praha 6

Vydání první, náklad 5 500 kusů

Vydáno roku 2018

Neprodejně

ISBN 978-80-213-2868-6