

ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

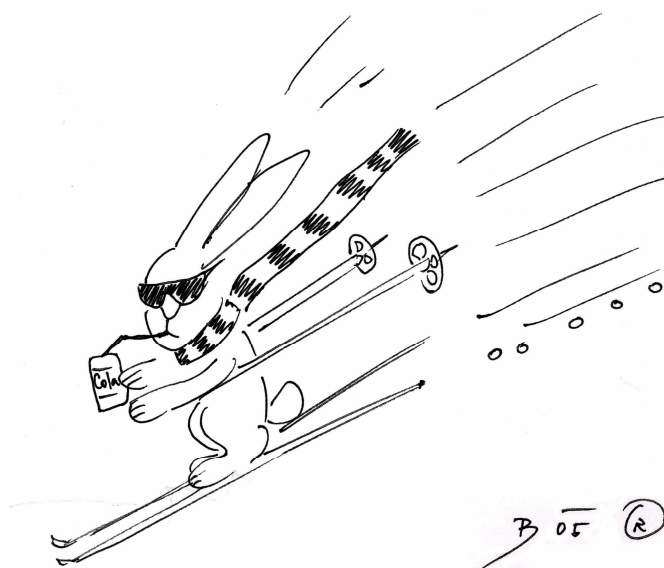
BIOLOGICKÁ OLYMPIÁDA

2005/2006
40. ROČNÍK

Pohyb

přípravný text kategorie A, B

Ivan ČEPIČKA
Petr L. JEDELSKÝ
Magdalena KUBEŠOVÁ
Jana LIŠKOVÁ
Jan MATĚJŮ
Vendula STRÁDALOVÁ



NÁRODNÍ INSTITUT DĚTÍ A MLÁDEŽE
Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy

OBSAH

1	PŘEDMLUVA	5
2	POHYB UVNITŘ BUŇKY	6
2.1	Transport látek (PETR L. JEDELSKÝ)	6
2.1.1	Přenos látek přes membránu	7
2.1.1.1	Pasivní transport	7
2.1.1.2	Aktivní transport	9
2.2	Cytoskelet u eukaryot (VENDULA STRÁDALOVÁ)	11
2.2.1	Mikrotubuly	11
2.2.2	Nukleace – organizační centra mikrotubulů	12
2.2.2.1	Proteiny regulující dynamiku mikrotubulů	14
2.2.3	Aktinová vlákna – mikrofilamenta	14
2.2.3.1	Proteiny regulující dynamiku mikrofilament	15
2.2.4	Molekulární motory	16
2.2.4.1	Myoziny – motory spojené s aktinem	17
2.2.4.2	Kineziny a dyneiny – motory spojené s mikrotubuly	18
2.2.4.3	Jak fungují motorové molekuly?	19
2.2.5	Spolupráce cytoskeletu a motorových molekul	20
2.2.5.1	Vnitrobuněčný transport organel	20
2.2.5.2	Souhra aktinu a myozinu II při svalovém stahu	20
2.2.5.2.1	Kontrakce – svalový stah	22
2.2.5.3	Úloha aktinového skeletu při pohybu buněk – plazení	23
2.2.5.4	Řasinky a bičíky – spolupráce mikrotubulů a dyneinů	24
2.2.5.4.1	Bazální tělíška bičíků a centrioly	26
2.2.5.5	Úloha cytoskeletu během dělení buňky	26
2.2.5.6	Tvorba a funkce dělicího vřeténka během mitózy	27
2.2.5.6.1	Napojení mikrotubulů na kinetochory	28
2.2.5.6.2	Rozchod chromozómů v anafázi	29
2.2.5.6.3	Cytokineze (dělení buňky)	30
2.2.5.6.3.1	Kontraktilní prstenec živočišných buněk	31
2.2.5.6.3.2	Cytokineze u rostlinných buněk	31
2.2.6	Střední filamenta (intermediate filaments)	32
2.2.6.1	Struktura středních filament:	32
2.3	Prokaryota (JANA LIŠKOVÁ)	35
2.3.1	Cytoskelet u prokaryot	35
2.3.2	Bakteriální bičík	35
2.3.2.1	Struktura bičíku bakterií	36

2.3.2.2	Jak bakteriální bičík funguje?	37
3	POHYBY NA ÚROVNI BUNĚK	37
3.1	Pohyby bakterií (JANA LIŠKOVÁ)	37
3.1.1	Pohyb bakterií pomocí bičíku	37
3.1.2	Další způsoby pohybu prokaryot	39
3.2	Pohyb jednobuněčných eukaryot (IVAN ČEPIČKA)	40
3.2.1	Pohyb bičíky	40
3.2.2	Pohyb řasinkami	42
3.2.3	Améboidní pohyb	43
3.2.4	Améboflageláti	43
3.2.5	Klouzavý pohyb	44
3.2.6	Pohyb částí buněk	44
3.2.7	Pasivní pohyb	45
3.2.8	Pohyb jako reakce na podněty	46
3.2.9	Evoluce pohybu u jednobuněčných organismů	47
3.3	Pohyb buněk mnohobuněčného organismu (LIŠKOVÁ)	48
3.3.1	Spermie	48
3.3.2	Migrace buněk v těle	49
3.3.2.1	Mezibuněčná hmota	49
3.3.2.2	Jak buňka migruje?	50
3.3.2.3	Migrace buněk v zárodečném vývoji obratlovců	50
3.3.2.4	Migrace buněk v životě dospělého organismu - zánět	52
3.3.3	Jiné pohyby v rámci mnohobuněčného organismu	52
3.3.3.1	Krevní oběh u člověka	52
3.3.3.1.1	Lymfatický systém	53
3.3.3.2	Pohyby gastrointestinálního traktu	53
3.3.3.3	Řasinkový epitel	54
4	POHYBY VYŠŠÍCH ROSTLIN (MAGDALENA KUBEŠOVÁ)	55
4.1	Aktivní pohyby	55
4.1.1	Fyzikální pohyby	55
4.1.2	Vitální pohyby	58
4.1.2.1	Lokomoční pohyby	58
4.1.2.2	Ohyby	58
4.1.2.2.1	Paratonické ohyby	58
4.1.2.2.1.1	Tropizmy	58

4.1.2.2.1.2	Nastie	61
4.1.2.2.2	Autonomní pohyby	64
4.2	Pasivní pohyby	64
5	POHYB ŽIVOČICHŮ (JAN MATĚJŮ)	69
5.1	Strategie pohybu	69
5.2	Stavba svalu	70
5.2.1	Rozdělení kosterních svalů podle funkce	71
5.2.2	Síla svalu	72
5.2.3	Oporné struktury	73
5.3	Způsoby pohybu	75
5.3.1	Plazení, pídalkovitý pohyb, kotrmelce	75
5.3.2	Plavání, pádlování a veslování	77
5.3.3	Reaktivní pohyb	79
5.3.4	Kráčivý pohyb – chůze a běh	80
5.3.5	Chůze po dvou končetinách	84
5.3.6	Pohyb na vodní hladině	85
5.3.7	Skákání	85
5.3.8	Pohyb v korunách stromů a na skalách	86
5.3.9	Plachtění	87
5.3.10	Aktivní let	89
5.4	Migrace	95
6	LITERATURA:	97

1 Předmluva

Tématem letošního ročníku biologické olympiády je pohyb. Tento pojem označuje celou řadu jevů, které se týkají velmi širokého spektra biologických problémů. Pohyb biologických systémů se zcela řídí zákony fyziky a chemie a je uskutečňován a katalyzován prostřednictvím molekulárních komplexů proteinové povahy.

Na následujících stránkách vám ukážeme, že takový fenomén, jako je pohyb v biologických systémech, lze nazírat mnohými způsoby. A to jak z pohledu klasické fyziky jako pohyb těles a hmotných bodů, tak i z hlediska jeho významu, funkce a evoluční historie.

Nejprve svůj pohled nasměrujeme na nejmenší biologicky relevantní částice: atomy, ionty a molekuly. Dále se budeme věnovat proteinům, zprostředkovávajícím pohyb buněk, buněčné dělení a další životní děje. Zaměříme se na strategie pohybu bakterií, jednobuněčných eukaryot a pohyb buněk mnohobuněčných organismů během ontogeneze. Další kapitola nás zavede do říše rostlin a ukáže široké spektrum pohybů, které vykonávají zdánlivě statické rostliny. Závěrečná kapitola je věnována způsobům pohybu známým u živočichů.

Věříme, že Vám tato brožurka přinese řadu nových podnětů a přivede Vás k zamyšlení nad některými jevy, které se zdají být samozřejmé.

Děkujeme všem kolegům, kteří se podíleli na odstranění chyb primárního rukopisu a kteří přispěli dobrou radou či názorem k realizaci celého textu. Děkujeme recenzentům za kritické pročtení manuskriptu a řadu cenných připomínek.

Autoři

2 Pohyb uvnitř buňky

2.1 Transport látek

Pro vysvětlení jednotlivých jevů zde nebudeme používat matematický aparát, fyzikální ani chemické vzorečky. Zájemci o hlubší porozumění problematice je mohou vyhledat ve fyzikální a fyzikálně-chemické literatuře.

Často sice slýcháte, že peníze hýbou světem, nebo že láska hory přenáší. Hybatelem všeho dění ve vesmíru je však nerovnoměrná distribuce energie a částic.

Učebnice termodynamiky většinou začínají definicí otevřené, uzavřené, izolované a dalších typů soustav z hlediska možnosti výměny jejich energie, tepla a práce s okolím. Tyto notoricky známé definice není třeba opisovat a raději se zaměříme na připomenutí důsledků, které vyplývají ze zákonů termodynamiky. Sami jste se jistě nesčetněkrát přesvědčili, že energie (ani ve formě tepla) ani částice nepřecházejí samovolně (bez vynaložení práce) směrem zvyšující se koncentrace. Studený hrnc neohřeje plotýnku vařiče. Úklid v pokoji a takzvaný zub času nám navíc připomínají, že systémy samovolně směřují k méně uspořádanému stavu. Pro biologické systémy je zcela zásadním předpokladem udržení neuspořádanosti na únosné míře a kontrolované hospodaření s různými formami energie a částicemi.

Zásadním krokem evoluce biologických systémů bylo jejich oddělení od zbytku světa pomocí membrány. Membrána jim umožňuje udržení potřebného složení vnitřního prostředí, které se výrazně liší od neživého okolí svým chemickým složením i uspořádaností.

Zaměříme se nyní na vlastnosti biologických membrán. Typicky si pod pojmem biologická membrána představujeme dvojitou vrstvu fosfolipidů tu a tam protknutou proteinem. Taková membrána je běžná u eukaryotních organismů, pro vysvětlení základních vlastností pro tuto chvíli není nutná detailní znalost chemické podstaty. Důležitou vlastností, kterou sdílejí všechny lipidy vytvářející membránu je jejich amfipatický charakter. Toto označení znamená, že jejich molekuly obsahují jednak vysoce hydrofobní část a jednak vysoce hydrofilní část. Odhalené hydrofobní části jednotlivých molekul způsobují deformaci uspořádání vodíkových můstků mezi molekulami vody a proto se ve vodném prostředí shlukují tak, aby byl kontakt s vodou minimalizován. Hydrofilní části jsou nasměrovány směrem do vodného prostředí. Vhodný tvar molekul lipidů umožňuje vytvořit tenkou dvojvrstvu, na jejíchž površích jsou lokalizovány hydrofilní části molekul lipidů, zatímco hydrofobní směřují doprostřed. Biologická membrána tak utváří tenkou vrstvu vysoce hydrofobního prostředí, které je stabilizované uprostřed vody.

Svět rozdělený membránou na dva prostory sice umožňuje efektivní zadržování živin a ztěžuje vniknutí škodlivin, ale zároveň představuje problém, jak transportovat potravu z vnějšího prostředí dovnitř a odpad naopak ven. Pro některé látky je membrána volně propustná, pro řadu dalších však nikoli. Vnitřní hydrofobní část membrány totiž tvoří účinnou bariéru pro pohyb polárních a

nabitých látek napříč membránou. Příroda si proto vytvořila řadu technických řešení, která umožňují transport látek napříč membránou.

2.1.1 Přenos látek přes membránu

Pokud se koncentrace látky liší na obou stranách membrány, pak bude látka mít tendenci migrovat tak, aby se koncentrace vyrovnaly. Pro transport některých látek, kterých je vně nadbytek a uvnitř se spotřebovávají (nebo se uvnitř vytvářejí a vně je jich mizivé množství) postačí využít koncentračního spádu. Transport, který probíhá ve směru snižující se koncentrace, se označují jako pasivní transport. Jiné látky je však potřeba transportovat směrem vyšší koncentrace, k čemuž slouží pumpy využívající k pohonu energii z jiného transportního nebo chemického děje. Tento způsob přenosu se označuje jako aktivní transport. U iontů se navíc kromě samotného rozdílu koncentrace na obou stranách membrány uplatňuje také jejich náboj. Pokud se liší distribuce kladných a záporných iontů uvnitř a vně membrány, pak hovoříme o tzv. membránovém potenciálu. Membránový potenciál působí proti pohybu iontů, které by jej zvyšovaly a naopak tlačí ionty směrem vedoucím ke snížení potenciálu.

Samostatným případem doplňujícím výše zmíněné principy je migrace molekul rozpouštědla. Pokud membrána neumožňuje průchod rozpuštěné látky, ale je propustná pro molekuly rozpouštědla, hovoříme o polopropustné (semipermeabilní) membráně. Průchod molekul rozpouštědla (vody) vede k vyrovnání celkové koncentrace rozpuštěných látek v prostoru rozděleném membránou. Tento jev se nazývá osmóza. V praxi lze pozorovat např. vylučování kapiček vody na povrchu rozkrojené okurky posypané krystaly kuchyňské soli. V případě, že jsou buňky umístěny do prostředí s nízkou koncentrací rozpuštěných látek (např. destilovaná voda), vede to k nasávání vody dovnitř do buněk, až dojde k jejich roztržení. Naopak vysoká koncentrace způsobuje sraštění buněk.

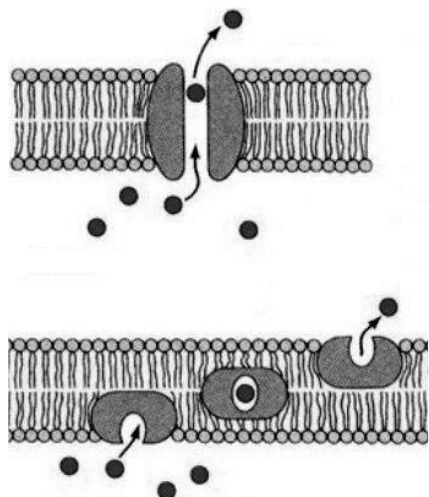
2.1.1.1 Pasivní transport

Pro přenos po koncentračním spádu se uplatňují dva základní mechanismy: 1. prostá difuze umožněná schopností látky volně procházet membránou nebo využívat kanál (pór), kterým látka může překonat prostředí membrány. 2. usnadněná difuze, kde průchod přes prostředí membrány zprostředkovává membránový transportér (viz Obr. 2.1).

Volně přes membránu mohou procházet látky, jejichž fyzikálně-chemické vlastnosti umožňují jejich zanoření do hydrofobní střední části membrány (např. látky rozpustné v tucích – např. steroidní hormony; plyny O_2 , CO_2). Pro jiné látky připravila příroda v membráně proteinový komplex, který vytváří napříč membránou kanál propojující vodné prostředí. V tomto případě odpadá nutnost kontaktu s hydrofobním prostředím.

Příkladem jsou specifické iontové kanály pro ionty Na^+ , K^+ a Ca^{2+} , které se podílí na přenosu signálu v buňkách. U iontových kanálů kromě koncentrace ovlivňuje průchod iontů také distribuce náboje na membráně – ionty migrují tak, aby se koncentrace na obou stranách vyrovnala, zároveň se musí vyrovnat celkový náboj.

Pro transport látek ve směru jejich klesající koncentrace dále příroda vyvinula specifický membránový transportér, který je částečně zanořený do membrány a v místě, kde z ní vyčnívá, dokáže specificky zachytit svého pasažéra, poté se zcela potopí do membrány a vynoří se na druhé straně, kde svého pasažéra vyloží. Tento proces potápění a vynořování může probíhat náhodně, zcela nezávisle na vazbě přenášené látky. Výsledek opět závisí na koncentraci – se zvyšující se koncentrací se také zvyšuje pravděpodobnost nasednutí do transportéru. Tímto způsobem například funguje přenašeč pro glukosu v savčích jaterních buňkách. Náhodně se přepíná mezi stavem, kdy je

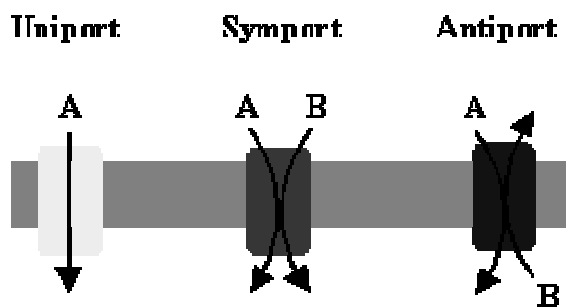


Obr. 2-1 Porovnání kanálu (nahore) a transportéru (dole). Dle Nelson & Cox (2005).

orientován dovnitř a vně buňky. Když je po jídle koncentrace glukosy v krevním oběhu vysoká, dochází k transportu převážně směrem do buňky, kde jsou molekuly glukosy zabudovávány do glykogenu, čímž se intracelulární koncentrace glukosy snižuje. Naopak při poklesu hladiny glukosy v krvi dochází k transportu glukosy převážně směrem ven z buněk.

Kanály a transportéry se zásadně liší svojí účinností při měnících se koncentracích látky. Kanály umožňují rychlý průchod látky v širokém rozmezí koncentrací, zatímco rychlost přenosu transportérem nelze donekonečna zvyšovat. Se zvyšující se koncentrací substrátu dosahuje rychlost přenosu své limitní hodnoty.

Jednou z možností, jak transportovat ionty, aniž by se změnil membránový potenciál, je spřažení transportu jednoho druhu iontu směrem dovnitř a druhého, stejně nabitého iontu směrem ven. Příkladem takového transportéru je hydrogenuhličitan/chloridový antiportér červených krvinek. V tkáních organismu je zvýšená koncentrace CO_2 , který difunduje do erytrocytů a je enzymem karbonátdehydratázou přeměňován na hydrogenuhličitan. Přenos hydrogenuhličitanových aniontů ven z erytrocytu probíhá elektoneutrální výměnou za chloridový anion. V plicích dochází k transportu hydrogenuhličitanu opačným směrem a karbonátdehydratáza uvolňuje CO_2 , který pak difunduje do plicního sklípku.



Obr. 2-2 Obecná klasifikace transportu. Dle Nelson & Cox (2005).

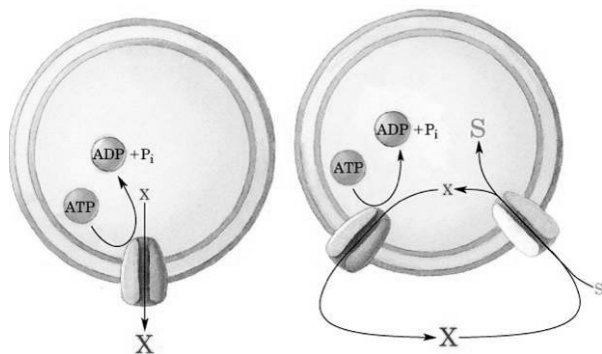
Přenos jedné látky se označuje jako uniport a představuje zejména pasivní transport, pojem symport označuje přenos dvou látek shodným směrem. Antiport je přenos dvou látek rozdílnými směry (viz Obr. 2.2).

2.1.1.2 Aktivní transport

Jak však uskutečnit transport proti spádu koncentrace nebo spádu elektrického (elektrochemického) potenciálu? Nezbyvá než vynaložit energii. Možností je hned několik. S využitím univerzálního energetického zdroje ATP (viz Box 2-1) lze pohánět pumpu, která čerpá látku na jedné straně membrány a vypouští ji na straně druhé. Pumpy některých archebakterií mohou být také poháněny energií fotonů.

Některé pumpy poháněné hydrolýzou ATP navíc umožňují otočení směru reakce a místo práce čerpadla mohou fungovat jako turbína syntetizující ATP. Obdobně fungují přečerpávací vodní elektrárny, které v době přebytku elektrické energie čerpají vodu do výše umístěné nádrže a naopak v době spotřeby vyrábějí elektřinu.

Představitelem pumpy poháněné hydrolýzou ATP (též označované jako ATPasa) je živočišná sodno-draselná pumpa, která udržuje nízkou koncentraci sodných iontů a vysokou koncentraci draselných iontů uvnitř buňky. Vzniklý, neustále udržovaný, elektrochemický potenciál sodných iontů je využíván jako rezervoár energie, která může být použita pro transport jiných látek. Transport buď probíhá stejným směrem (tj. symport) nebo směrem opačným (tj. antiport). Tento druh transportu lze dobře dokumentovat na příkladu vstupních dveří do Fyziologického ústavu AV ČR. Dveřmi lze projít pouze s čipem, který odemkává zámek. Návštěvník se od zaměstnanců liší rychlostí pohybu v blízkosti dveří, neboť zpravidla přešlapuje na místě a vyčkává – dveře jsou pro něj nepřekonatelné, zatímco zaměstnanci



Obr. 2-3 Dva druhy aktivního transportu. Přímé využití energie ATP k transportu látky X (vlevo), Využití gradientu X k transportu S. Upraveno podle Nelson & Cox (2005)

vybavení čipem hbitě procházejí. Transport návštěvníka je možný pouze za současného transportu zaměstnance, který mu otevře dveře. Tento transport může být v tomto případě jak souhlasným směrem (symport), tak opačným směrem (antiport). Tento přírůstek by k dokonalosti ještě potřeboval, aby vás zaměstnanec do dveří násilím vtlačil...

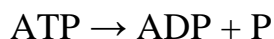
Příkladem z fyziologie je přenos glukózy ze střeva do epitelálních buněk, kde se zároveň s glukózou do buňky dostává sodný ion (ten je posléze potřeba s vynaložením ATP opět vyčerpat z buňky). Tento způsob spřažení zajistí, že glukosa je transportována do buňky i v případě, že její intracelulární koncentrace převyšuje koncentraci ve střevě, což by v případě pasivního transportu neplatilo a vedlo by k málo efektivnímu využití zdroje potravy. Celá řada transportérů poháněných extracelulárními sodnými ionty se uplatňuje v resorpci cukrů a aminokyselin z primární moči. U rostlin se zpravidla namísto sodných iontů uplatňují protony.

Některé bakterie disponují pumpami specializovanými na vypuzování toxických iontů (např. Cd^{2+}) ven z buňky. Řada pump umožňuje bakteriím

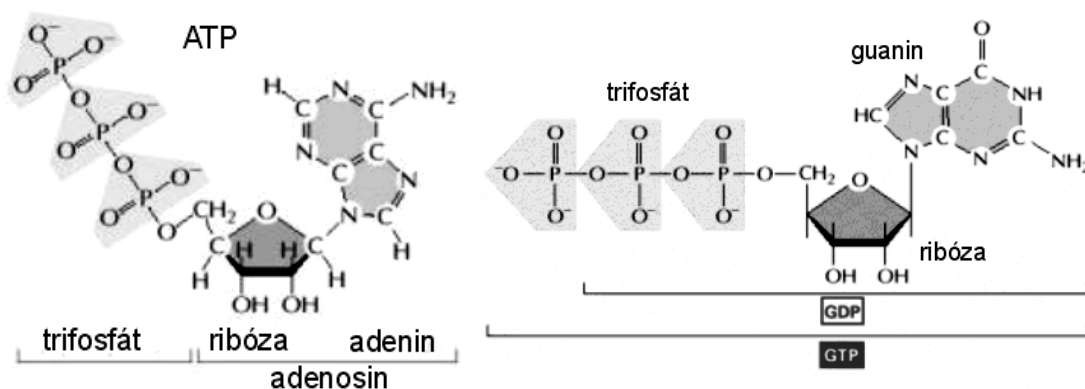
vypudit antibiotika a je zodpovědná za rezistenci. Stejný princip rovněž komplikuje léčbu některých nádorů, které pomocí pumpy nespecificky exportují celou řadu léčiv a unikají tak před účinky chemoterapie.

Box 2-1 ATP a GTP

Buňka potřebuje mít část svých energetických zásob v takové podobě, aby byla k okamžitému použití. K tomuto účelu existují v živém světě speciální sloučeniny, které si buňky samy syntetizují a při jejich následném štěpení rychle mohou získat energii. Nejuniverzálnější takovouto sloučeninou je adenosintrifosfát neboli ATP. Tato molekula se skládá z báze adeninu (ten se normálně nalézá v DNA či RNA), pětiuhlíkatého cukru ribózy a 3 zbytků kyseliny fosforečné. Vazby mezi fosfátovými zbytky se nazývají makroergické (na energii bohaté), neboť jejich štěpením (hydrolyzou) se uvolní velké množství energie, které je buňka schopna využít. Schopnost štěpit ATP má celá řada proteinů v buňce. Takovéto enzymy se souhrnně nazývají ATPázy. Po odštěpení jednoho fosfátového zbytku z ATP vzniká molekula adenosindifosfát (ADP) a po odštěpení dvou fosfátových zbytků molekula adenosinmonofosfát (AMP).



Podobně je tomu s molekulou GTP, guanosintrifosfátem. Tato molekula též může v určitých případech sloužit jako energetické platidlo, necméně není tak univerzální. Molekula GTP vypadá podobně jako ATP, jen se zde místo báze adeninu nachází báze guanin (taktéž se vyskytuje v DNA a RNA). Vazby mezi fosfátovými zbytky jsou opět makroergické a enzymy, které jsou schopné GTP štěpit, nazýváme GTPázy. Molekula vznikající po odštěpení jednoho fosfátu se nazývá guanosindifosfát (GDP) a když jsou odštěpeny dva fosfátové zbytky, dostaneme guanosinmonofosfát (GMP).



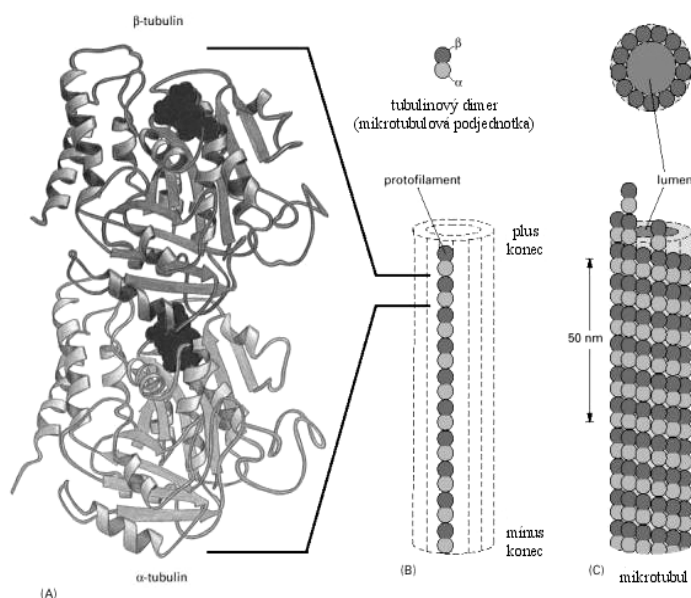
Obr. 2-4 Stuktura molekul ATP (vlevo) a GTP (vpravo).

2.2 Cytoskelet u eukaryot

2.2.1 Mikrotubuly

Mikrotubulová vlákna mají průměr asi 25 nm a jsou tvořena mnoha molekulami malých proteinů kulovitěho tvaru zvaných tubuliny. Základní stavební jednotkou je dimer tubulinů α a β . Oba proteiny obsahují ve své struktuře vazebné místo pro jednu molekulu **GTP** (guanosin trifosfát – viz Box 2-1). Zatímco GTP na α -tubulinu je stabilně vázané a nehydrolyzuje se, GTP na β -tubulinu se hydrolyzuje na GDP (odštěpuje se z něj jeden fosfátový zbytek) během polymerace dimerů do vláken a po depolymeraci je vyměnitelné za jinou molekulu GTP. Tato vlastnost významně ovlivňuje dynamiku mikrotubulů v buňce.

Tvorba mikrotubulových vláken se děje skládáním dimerů $\alpha\beta$ tak, že se vždy vrchní část β -tubulinu jednoho dimeru váže se spodní částí α -tubulinu dalšího dimeru – tímto by tedy vznikalo jednoduché vlákno (které nazýváme protofilament), na jednom konci končící α -tubulinem a na druhém β -tubulinem. Celý mikrotubul je ale duté vlákno, které má na průřezu po obvodu 13 molekul tubulinu, můžeme si jej tedy představit jako váleček složený ze 13 protofilament složených z dimerů $\alpha\beta$ tubulinu. V takovémto válečku mezi sebou tedy tubuliny interagují vždy ještě z boku – tentokrát ale α -tubulin s α -tubulinem a β -tubulin s β -tubulinem (viz Obr. 2-5).



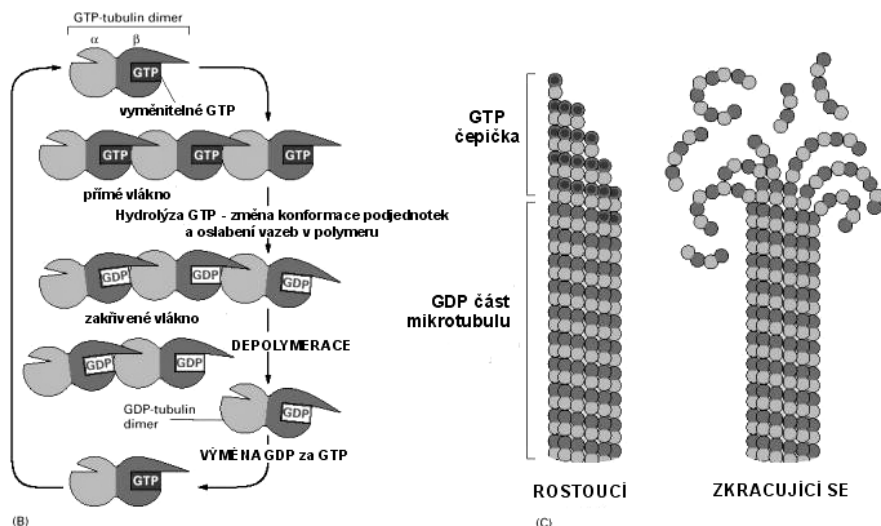
Obr. 2-5 Struktura tubulinových molekul a mikrotubulového vlákna.

A) struktura alfa a beta tubulinu s navázanými molekulami GTP.

B) tubulinový dimer a jeho řazení do protofilamenta.

C) mikrotubulové vlákno

Všechny molekuly tubulinu jsou ve vláknech, uspořádané stejným směrem a všechna protofilamenta jsou v mikrotubulu uspořádána paralelně, takže konce vzniklého mikrotubulu jsou rozdílné. Říkáme, že vzniklé mikrotubulové vlákno je **polarizované**. K přidávání (polymeraci) nebo odebrání (disociaci) podjednotek dochází jen na koncích vlákna mikrotubulu. Oba konce se ovšem výrazně liší schopností růstu. Ten konec, který se prodlužuje rychleji, se nazývá **plus konec** (končí β -tubulinem) a druhý konec, který je méně dynamický, většinou je někde ukotven a neroste, se nazývá **mínus konec** (končí α -tubulinem).

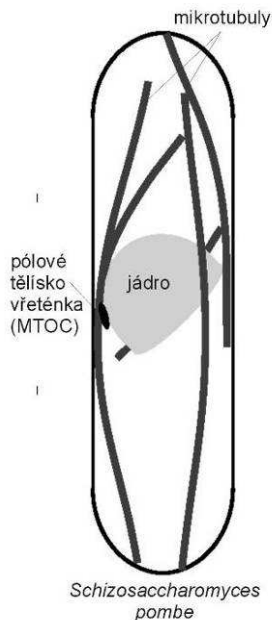


Obr. 2-6 Dynamická nestabilita mikrotubulů

Na rostoucím konci vlákna dochází k připojování podjednotek s GTP, které tvoří tzv. **GTP čepičku**. Ta brání zakřivení vláken, neboť dimery s GTP tvoří rovná vlákna, kdežto podjednotky s GDP (po odštěpení fosfátu) mají tendenci se ohýbat. Teď ovšem záleží na poměru mezi rychlostí přidávání podjednotek a rychlostí hydrolyzy GTP. Pokud dojde ke ztrátě GTP čepičky, jednotlivá protofilamenta se zakříví, kroutí se na všechny strany z vlákna a vlákno se začne zkracovat. Po určitém čase ale vlákno může opět získat GTP čepičku zpět a začít se prodlužovat. V živé buňce můžeme pozorovat, že různá mikrotubulová vlákna jsou velmi „neposedná“ (zvláště u okraje buňky) a mohou během minuty přepínat několikrát mezi svým prodlužováním a zkracováním. Takovéto chování umožňuje rychlý obrat podjednotek a přizpůsobivost různým podmínkám; označujeme jej termínem **dynamická nestabilita** (viz Obr. 2-6).

2.2.2 Nukleace – organizační centra mikrotubulů

Dimery α - a β -tubulinu mají sice schopnost skládat se do vláken samy o sobě, ale tento proces je velmi pomalý a málo účinný. Navíc je také třeba určit, kde je vláken potřeba a kde se tedy mají v buňce tvořit. Proto v buňce existují speciální přídatné proteiny, které jsou nezbytné k určení místa polymerace a jejímu zahájení (tzv. nukleaci). Uspořádání mikrotubulů se výrazně liší mezi živočišnými, rostlinnými a houbovými buňkami. Obecně jsou mikrotubulová vlákna mínus koncem ukotvena v tzv. **organizačních centrech mikrotubulů** (z angličtiny = **MTOC**).

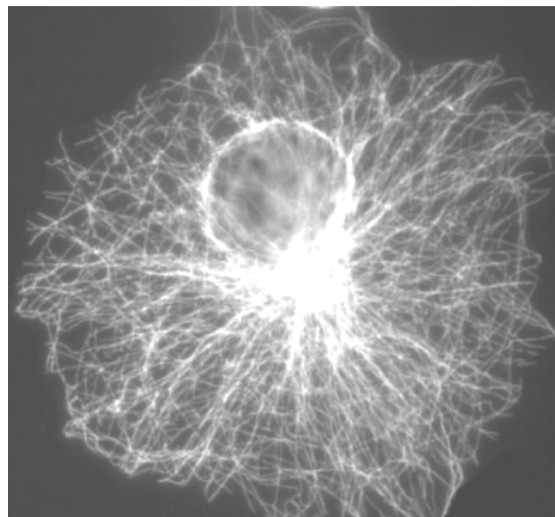


Obr. 2-7 Uspořádání mikrotubulů u hub (kvasinka *S. pombe*)

struktury složené z upravených mikrotubulů a přídatných proteinů (viz Obr. 2-10, kapitola 2.2.5.4.1 str. 26). Velmi podobnou strukturu jako centrioly mají i bazální tělíska řasinek a bičků (viz dále). Centrozomální hmota navíc obsahuje velké množství dalších proteinů, například motorové molekuly (viz kapitola 2.2.4 str. 16 a Obr. 2-27), různé strukturní proteiny a složky kontrolního systému buněčného cyklu. Klasické uspořádání mikrotubulů v živočišné buňce viz Obr. 2-8. Toto uspořádání ovšem nenalezneme všude – např. v neuronech je organizace mikrotubulů pozměněna kvůli jejich dlouhým výběžkům, axonům.

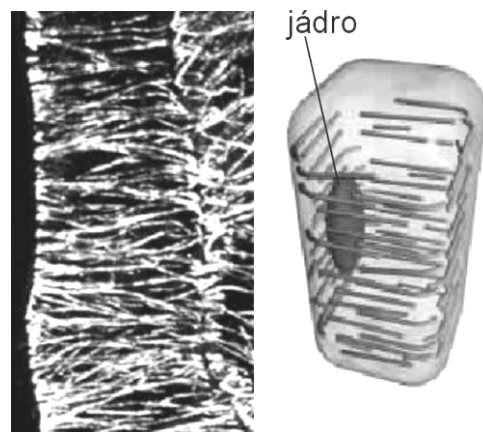
U hub a rozsivek vypadá organizační centrum jako destička zapuštěná do jaderného obalu a nazývá se **pólové tělísko vřeténka** (anglicky *spindle pole body*). Je to složitý proteinový komplex, který **neobsahuje centrioly**. Mikrotubuly jsou kotveny ve více oblastech kolem jaderné membrány, jako například u kvasinky *Schizosaccharomyces pombe* na Obr. 2-7.

Rostliny mají mikrotubuly v buňce uspořádány zcela jinak. Mikrotubuly jsou kotveny v mnoha menších organizačních centrech obsahujících γ -tubulin. Většina těchto center se nalézá na buněčném okraji a mikrotubuly se obtácejí pod plazmatickou membránou (viz Obr. 2-9), kde se podílejí na ukládání a organizaci celulósových vláken v buněčné stěně. Ani u rostlin se nevyskytují centrioly.

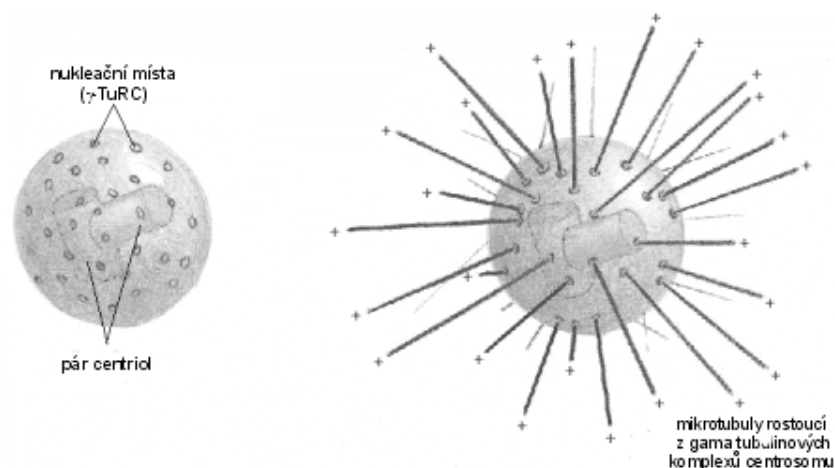


Obr. 2-8 Mikrotubuly v živočišné buňce

V živočišných buňkách je takovýmto organizačním centrem **centrozóm** nacházející se vedle jádra. Centrozóm obsahuje speciální strukturu uvnitř níž se nachází dvě **centrioly**, což jsou krátké válcovité



Obr. 2-9 Uspořádání mikrotubulů v rostlinné buňce.



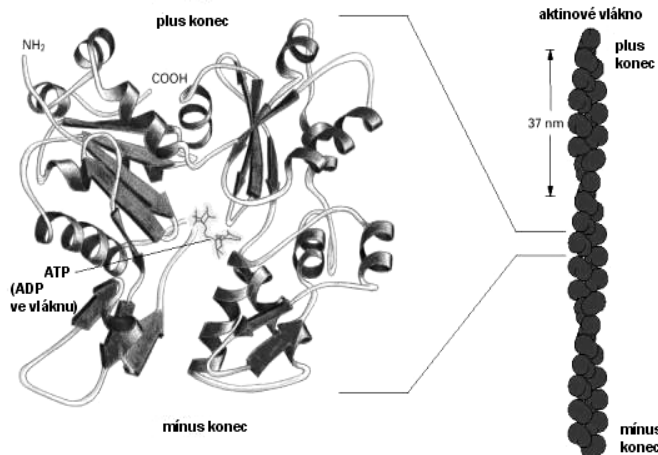
Obr. 2-10 Centrozóm s centriolami a nukleační místa mikrotubulů v živočišné buňce. (stavba centrioly viz Obr. 2-27, kapitola 2.2.5.4.1 str. 24)

2.2.2.1 Proteiny regulující dynamiku mikrotubulů

V buňce je chování mikrotubulového skeletu regulováno spoustou přídatných proteinů. Určité proteiny mohou např. vázat volné podjednotky a zajišťují tak, že veškeré dimery ihned nezpolymerují do vláken, čímž je udržena určitá zásoba volných podjednotek v buňce. Řada proteinů má schopnost vázat se podél kompletních mikrotubulů a měnit jejich stabilitu, jak kladně, tak záporně. Tyto proteiny souhrnně nazýváme **MAP** proteiny (proteiny asociované s mikrotubuly). Takové proteiny se mimo jiné podílí na uspořádávání mikrotubulů. Některé proteiny se vážou i k plus koncům mikrotubulů a podílí se na zvyšování nebo snižování rychlosti agregace nebo se mohou účastnit vazby mikrotubulů k buněčnému okraji.

2.2.3 Aktinová vlákna – mikrofilamenta

Aktinová vlákna neboli mikrofilamenta jsou nejtenčí ze všech tří cytoskeletálních struktur, jejich průměr se pohybuje v rozmezí 59 nm. Základní stavební jednotkou mikrofilament je malý protein zvaný **aktin**. Každá molekula aktinu obsahuje jedno vazebné místo pro molekulu ATP, které vypadá jako štěrbenka je umístěno uprostřed proteinu. Polymerace aktinu probíhá přikládáním molekul aktinu k sobě, přičemž všechny monomery jsou ve vlákně orientovány stejným směrem, vznikající vlákno je podobně polarizované jako mikrotubuly. Výsledné aktinové vlákno vypadá jako složené ze dvou paralelních protofilament obtočených navzájem kolem sebe (viz Obr. 2-11) a je daleko ohebnější než mikrotubuly. Pro zesílení aktinových struktur v buňce jsou mikrofilamenta často provázána a pospojována dohromady spoustou rozličných přídatných proteinů. Mikrofilamenta jsou daleko kratší než mikrotubuly, zato jejich množství v buňce je mnohem větší.

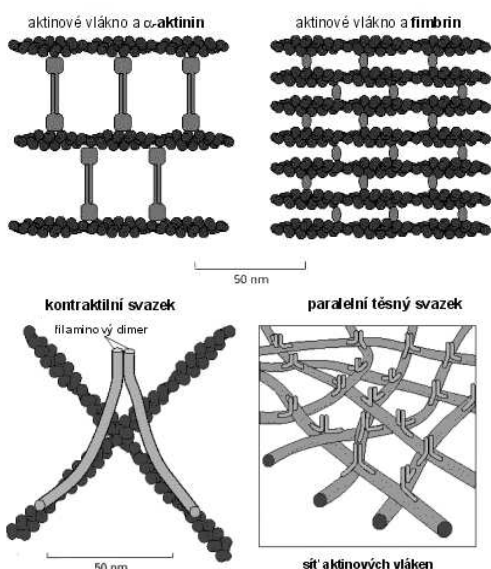


Obr. 2-11 Struktura aktinové molekuly a aktinového vlákna

Podobně jako u mikrotubulů, mají rozdílné konce mikrofilament odlišnou schopnost rychlosti růstu a depolymerace. Jako mínus konec, nerostoucí, je označována ta část vlákna, ke které je natočena ATP-vázající štěrbina aktinu a jako plus konec se označuje jeho rostoucí část. ATP, podobně jako GTP u tubulinu, je za určitý čas po začlenění aktinové podjednotky do vlákna rozštěpeno na fosfát a

ADP (adenosin difosfát), které zůstane vázáno s aktinem ve vláknu. Aktinová vlákna jsou v buňce též velmi dynamická a jsou neustále dle potřeby přestavována.

Aktin se v buňce nachází často u plazmatické membrány. Vrstva aktinových filament pod plazmatickou membránou se nazývá buněčný kortex a je zodpovědná za určení tvaru a pohybu povrchu buňky. Na buněčném povrchu můžeme rozeznávat různé typy výčnělků a výběžků, jako jsou špičaté mikrokly (známé hlavně z povrchu střevních epiteliálních buněk) a filopodie či ploché výčnělky zvané lamelipodie (slouží k plazivému pohybu buňky po podloží, případně k fagocytóze, viz Obr. 2-25). Aktinová vlákna mohou být přímá, nevětvená, ale na rozdíl od mikrotubulů se taktéž mohou větvit a tvořit stroměčkovou síť.



Obr. 2-12 Proteiny propojující mikrofilamenta. α -aktinin a fimbrin spojují mikrofilamenta do paralelních svazků, kdežto filamin působí vznik trojrozměrné sítě vláken.

2.2.3.1 Proteiny regulující dynamiku mikrofilament

Podobně jako u mikrotubulů, existuje v buňce velký počet proteinů, které se navazují k volným podjednotkám a podílejí se na regulaci rychlosti a způsobu polymerace aktinových vláken a na udržování zásobní koncentrace volných podjednotek v cytoplazmě. Najdeme zde také proteiny, které mají schopnost vázat se podél vytvořených vláken a měnit jejich vlastnosti, jako například stabilizující tropomyozin, se kterým se setkáme ještě u svalů. Proteiny, které interagují s konci mikrofilament a mohou je stabilizovat nazýváme „čepičkovací“ (*capping*). Řada z nich má taktéž velký význam ve svalech, jako proteiny CapZ a tropomodulin.

Jak již bylo naznačeno, jsou aktinová

vlákná často propojena a pospojována do vyšších celků. Na těchto procesech se podílí celá řada dalších proteinů. V buňce můžeme najít dvě základní podoby uspořádání aktinových vláken – paralelní svazky a prostorovou síť vláken překřížených pod různými úhly. Některé proteiny propojující mikrofilamenta najdete na Obr. 2-12.

Poslední skupinou proteinů, které nějakým způsobem modifikují chování aktinových vláken v buňce, jsou proteiny, které jsou schopné rozlamovat mikrofilamenta na kratší vlákna.

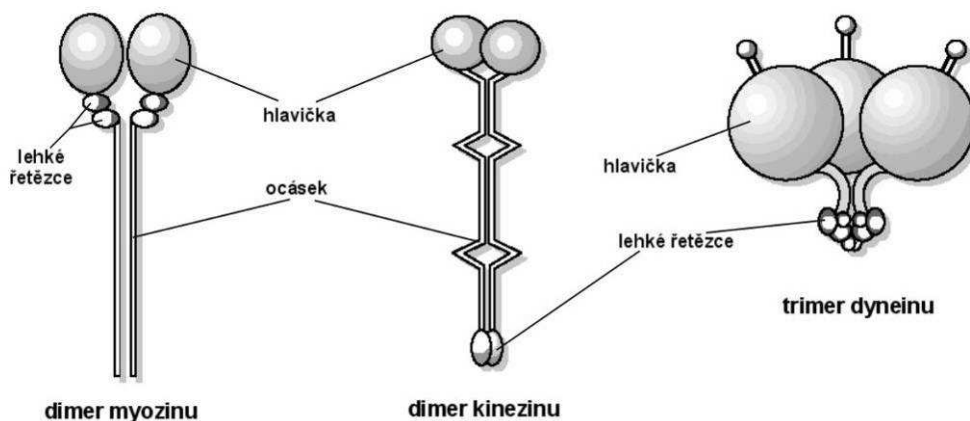
Aktinový skelet (spolu se středními filamenty) má v buňce též velmi významnou roli při propojení vnitřních buněčných struktur s okolím – tj. s mezibuněčnou hmotou (viz kapitola 3.3.2.1 str. 49) nebo dalšími buňkami v tkáni. Existují speciální spoje pro kontakty mezi buňkami a speciální spoje pro kontakt s mezibuněčnou hmotou, které jsou zprostředkovány speciálními transmembránovými proteiny. Propojení aktinového skeletu s ostatními buňkami je velmi důležité např. v epitelových tkáních. Na obou buňkách se vždy na stejných místech proti sobě nachází dva stejné spoje a interagují navzájem mezi sebou. Výraznou aktinovou strukturou v buňce, která se účastní připojení k mezibuněčné hmotě a je důležitá k plazení buňky, jsou tzv. stresová vlákna (viz Obr. 2-25)

2.2.4 Molekulární motory

Určitě nejzajímavějšími a nejvíce fascinujícími proteiny v buňce, které jsou spojeny s cytoskeletem, jsou motorové proteiny neboli molekulární motory. Tyto bílkoviny jsou schopné štěpit molekuly ATP a energii získanou z této reakce využít k pohybu podél polarizovaných cytoskeletálních vláken. To ovšem není vše. Motorové proteiny nejenže využívají cytoskeletální útvary jako „silnici“, po které se pohybují, ony jsou ještě schopné „naložit“ na sebe různé buněčné složky jako náklad a přemísťovat je po „silnicích“ na různá místa uvnitř buňky. V každé eukaryotní buňce je celá řada těchto proteinů a mezi sebou se liší typem skeletu, který využívají jako silnici (buď aktinový či mikrotubulový), směrem, kterým se po vláknech pohybují (zda k plus či k minus konci) a typem nákladu, který jsou schopny nést nebo vázat. Řada z nich nosí a rozmísťuje po buňce membránové orgány (mitochondrie, endoplazmatické retikulum, Golgiho komplex) a váčky. Jiné posunují cytoskeletální filamenta vzájemně podél sebe a generují tak sílu, která působí např. stah svalů, pohyb řasinek a bičků, pohyb chromozómů při mitóze a meióze a oddělení dvou buněk při buněčném dělení (cytokinezi).

Existují tři velké skupiny proteinů fungujících jako molekulární motory – **myoziny**, které putují podél aktinových vláken, a **kineziny** a **dyneiny**, jež využívají jako svou dráhu mikrotubuly.

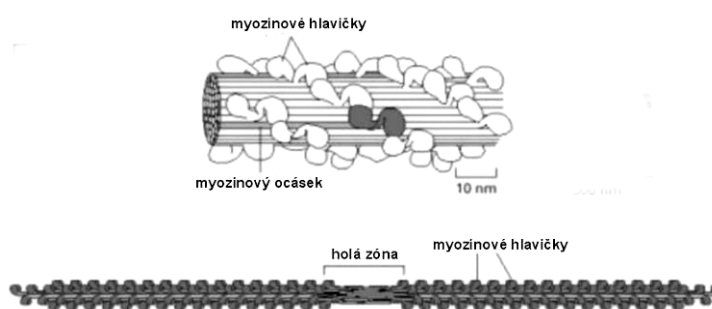
Základní struktura motorových molekul je podobná (viz Obr. 2-13). Na jednom konci molekuly se nachází kulovitá hlavička – motorová doména, která váže a štěpí ATP a též se váže k vlákně, po němž kráčí. Druhý konec molekuly, ocásek, může mít různou strukturu a odpovídá za případnou dimerizaci, oligomerizaci a za interakci s nákladem. K tomuto základnímu, tzv. těžkému řetězci se většinou vážou další přídatné proteiny (lehké řetězce), které regulují funkci a vazbu motorových proteinů.



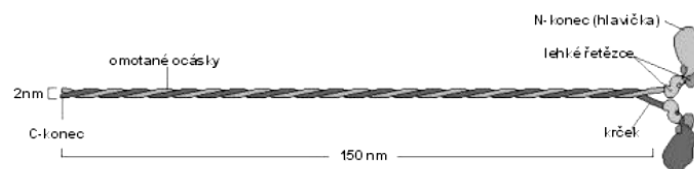
Obr. 2-13 Molekulární motory. Základní struktura tří typů motorových molekul.

2.2.4.1 Myoziny – motory spojené s aktinem

Prvním objeveným molekulárním motorem vůbec byl svalový myozin II, který je zodpovědný za svalový stah. Do dnešního dne byla nalezena spousta dalších proteinů patřících do velké rodiny myozinů o 18 třídách (myoziny I–XVIII). Člověk má ve svém genomu přes 40 genů kódujících různé myozinové proteiny. Téměř všichni členové této rodiny krácejí podél aktinových vláken k jejich



Obr. 2-14 Bipolární svazek molekul myozinu II.

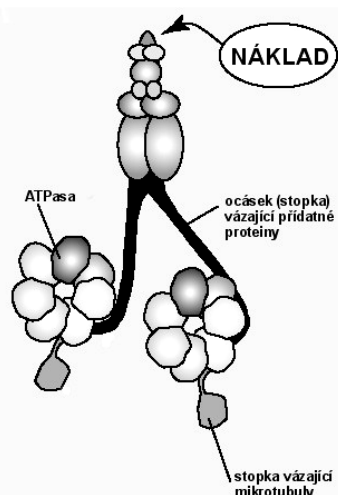


Obr. 2-15 Struktura myozinu II.

plus konci (až na jednu výjimku). Většinou mají myoziny podobnou strukturu hlaviček, liší se ovšem výrazně svými ocásky, které určují jejich funkci – ta u všech ještě není známa. Tak například **myozin II** má velmi dlouhý šroubovitý ocásek, který se obtáčí kolem ocásku druhé molekuly myozinu II a na jejich konci pak ční dvě hlavičky (viz Obr. 2-15). Myozin II tedy funguje jako dimer. Tyto dimery se vážou svými ocásky s dalšími dimery a tvoří tlusté bipolární svazky myozinu II (viz Obr. 2-14). Myozin II se podílí na různých aktivitách, kde je potřeba stahu (ve svalech i nesvalových buňkách, při buněčném dělení a při migraci buněk). **Myozin I** naproti tomu funguje jako monomer, má jednu hlavičku a krátký ocásek, který se váže buď k membránám nebo k dalšímu aktinovému vláknu. Myozin I se účastní například organizace membránových výčnělků na povrchu buňky bohatých na aktin (mikroklky, filopodie, lamelipodie). Z dalších myozinů můžeme ještě zmínit **myozin V**, který se účastní transportu organel a membránových váčků po buňce.

2.2.4.2 Kineziny a dyneiny – motory spojené s mikrotubuly

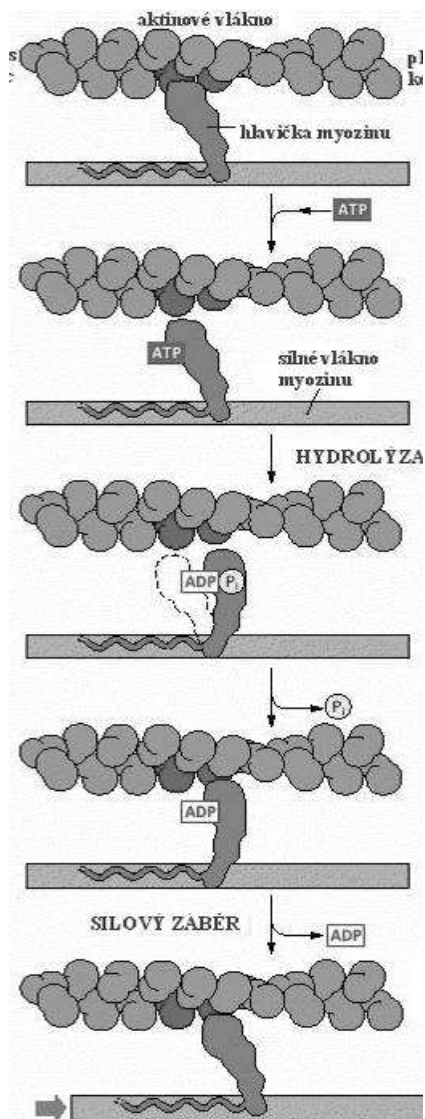
Ačkoliv kineziny i dyneiny využívají stejná vlákna ke svému pohybu, jsou vzájemně zcela nepříbuzné. Naopak, kineziny jsou více podobné svou strukturou a mechanismem pohybu myozinům, proto se soudí, že mají myoziny a kineziny společný evoluční původ. **Kinezin** byl objeven v neuronech, kde transportuje v axonech váčky směrem k synapsi. Je, podobně jako myozin II, dvouhlavičkový, s dlouhým zatočeným ocáskem. Dnes je kinezin členem velké nadrodiny proteinů, která čítá asi 10 rodin. Člověk má asi 40 takových proteinů. Většina kinezinových motorů kráčí podél mikrotubulů **k jejich plus konci**, výjimkou je jen jedna třída, která má hlavičku umístěnou na opačné straně proteinu a pohybuje se k mínus konci mikrotubulů. Některé z kinezinů fungují jako monomery, jiné tvoří homo- nebo heterodimery a existuje též jeden zástupce, který tvoří bipolární svazky mnoha dimerů. Mnoho kinezinů má ve svém ocásku vazebné místo buď pro membránové organely nebo pro jiné mikrotubuly a účastní se nejen transportu organel a váček po buňce, ale řada z nich má specifické role během mitózy a meiózy při formování dělicího vřeténka, pohybu chromozómů a během buněčného dělení.



Obr. 2-16 Struktura dyneinové molekuly.

Dyneiny jsou výrazně větší než myoziny a kineziny a pohybují se všechny **k mínus konci** mikrotubulů. Jsou nejen největší, ale také nejrychlejší z motorových molekul. Mají odlišnou strukturu, jejich hlavičky jsou výrazně větší a k mikrotubulům se navíc vážou pomocí krátké stopky, která ční z hlavičky (viz Obr. 2-16). Většinou jsou tvořeny dvěma nebo třemi těžkými řetězci (s motorovými doménami hlavičkami). Ke své funkci ovšem potřebují ještě spoustu přídatných molekul (lehkých řetězců).

Rodina dyneinů obsahuje dvě hlavní velké větve, plazmatické a ciliární (neboli axonemální) dyneiny. **Plazmatické dyneiny** se nacházejí asi ve všech eukaryotních buňkách, jsou dvouhlavé (ze dvou stejných těžkých řetězců) a účastní se hlavně transportu membránových váček po buňce – například jsou zodpovědné za umístění Golgiho komplexu ve středu buňky. **Axonemální dyneiny** jsou buď heterodimery nebo heterotrimery (mají 2 nebo 3 motorové hlavy) a jsou specializované pro rychlý a účinný klouzavý pohyb mikrotubulů, který řídí pohyb řasinek a bičíků.



Obr. 2-17 Pohyb myozinu podél aktinového vlákna.

2.2.4.3 Jak fungují motorové molekuly?

Jak již bylo řečeno, využívají molekulární motory ke svému pohybu energie ze štěpení molekul ATP. Při pohybu podél vlákna cyklují motorové domény mezi stavy, kdy jsou navázány k vláknu, po němž kráčí, a kdy jsou z vlákna uvolněny. To, jestli jsou navázány nebo uvolněny, závisí na cyklu štěpení ATP – jestli se molekula motoru nachází s navázaným ATP, ADP nebo samotná. Každý stav je totiž charakteristický jinou prostorovou strukturou (konformací) motorového proteinu a jinou vazebnou přilnavostí (afinitou) k vláknu cytoskeletu. Motorová molekula tak cykluje mezi různými stavy a posunuje se krok po kroku podél vlákna. Nejlépe bude, když si celý cyklus ukážeme na posunu myozinové hlavičky (myozin II) podél aktinového vlákna (viz Obr. 2-17).

Po skončení předchozího cyklu je myozin bez ATP pevně navázán na aktin (ve svalu má toto stádium velmi krátké trvání, neboť je k myozinu ihned vázáno ATP). Po vazbě ATP se lehce změní konformace hlavičky myozinu a ta se uvolní z aktinového vlákna, což je důležité pro pohyb hlavičky podél vlákna. Poté je ATP myozinovou hlavičkou rozštěpeno na ADP a fosfátový zbytek, přičemž obě tyto molekuly zatím zůstávají vázané na myozinu. Rozštěpením ATP dojde k další konformační změně, která

dovolí hlavičce myozinu vyklonit se asi o 5 nm dopředu ve směru pohybu. Tam je myozin schopen slabě se chytit aktinového vlákna, což navodí další konformační změnu a uvolnění fosfátového zbytku a následnou pevnou vazbu k vláknu. Uvolnění fosfátu spustí silový záběr, kdy vázaný myozin změní rychle svou konformaci a ohne se zpět do výchozí konformace (jako na počátku). Během tohoto záběru je z myozinu uvolněno i ADP a myozin je připraven na nový cyklus – posunul se ovšem o jednu pozici dopředu ve svém směru pohybu. Zdá se, i když je myozin II konstruován jako dimer, že každá hlavička pracuje samostatně a jejich činnost není nikterak koordinována. U dimeru kinezinu jsou naopak obě hlavičky ve své činnosti pečlivě koordinovány a vypadá to poté, jako kdyby kinezin pěkně krácel jako dvounožec podél mikrotubulu ke svému cíli. Souvisí to s tím, že kinezin potřebuje zůstat co nejdéle v kontaktu s vlákem, aby donesl svůj náklad co nejdále; potřebuje mít vysokou procesivitu. Myozin II zato pracuje ve velkém svazku molekul, kde si hlavičky navzájem nesmějí překážet a na stejnou činnost jich je ve svazku spousta. Činnost hlaviček v dimeru myozinu II tedy nemusí být přesně koordinována. U jiných typů myozinů tomu může být ovšem jinak. Rozdíl mezi kineziny a

myoziny je i v povaze vazeb k ATP a cytoskeletu. Zatímco je myozin pevně vázán k aktinu bez ATP či ADP a uvolněn po navázání ATP, kinezin je na tom zcela opačně – tuhou vazbu k mikrotubulu vykazuje s navázaným ATP a jeho štěpením je z vlákna uvolněn.

2.2.5 Spolupráce cytoskeletu a motorových molekul

2.2.5.1 Vnitrobuněčný transport organel

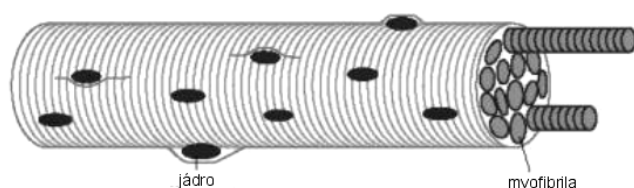
Hlavní funkcí motorových molekul v buňce během interfáze (mezi buněčnými děleními) je transportovat a rozmísťovat membránové organely na požadovaná místa. Například hvězdicovité uspořádání mikrotubulů v živočišné buňce odpovídá za rozmístění endoplazmatického retikula a cisteren Golgiho aparátu. Endoplazmatické retikulum vypadá jako síť trubiček sledujících mikrotubuly až k okrajům buňky, neboť jejich rozmístění zprostředkují kinezinové motory putující k plus koncům mikrotubulů. Buněčná lokalizace Golgiho aparátu je naopak závislá na dyneinech, směřujících k mínus koncům mikrotubulů, a tak Golgiho aparát v (živočišné) buňce nalezneme v centru buňky v blízkosti centrozómu. Taktéž výměnu membránových váček mezi endoplazmatickým retikulem a Golgiho aparátem zprostředkují motory putující podél mikrotubulů. Membránové váčky/organely mohou být transportovány taktéž podél aktinových vláken, a to hlavně tam, kam nedosáhnou mikrotubuly. Známým nosičem membránových nákladů podél mikrofilament je například dvouhlavý myozin V.

Jak se motorové molekuly vážou ke svým nákladům? Jak jsme si již řekli, ocásky motorových proteinů jsou u jednotlivých proteinů rozdílné a navíc se k nim mohou vázat ještě další proteinové molekuly, které zajišťují napojení správného nákladu. Na organelách a váčkách (= nákladech) se zase nacházejí speciální receptory, které jsou specifické pro různé typy ocásků na rozličných motorech. Takto je zajištěno, že se navzájem rozpozná motorový přenašeč se svým nákladem.

2.2.5.2 Souhra aktinu a myozinu II při svalovém stahu

Interakce mezi aktinem a myozinem je asi nejlépe známá (a prostudovaná) u svalového stahu. Práce kosterní, srdeční a hladké svaloviny závisí na vzájemném klouzavém pohybu aktinových vláken a svazků myozinu II. Všechny tři typy svaloviny jsou vysoce specializované pro rychlý a účinný stah.

Kosterní příčně pruhovaná svalovina je tvořena dlouhými úzkými svalovými vlákny, což jsou v podstatě velká mnohoaderná soubuní (syncytia) vzniklá fúzí mnoha samostatných buněk. Jádra těchto buněk zůstala zachována a

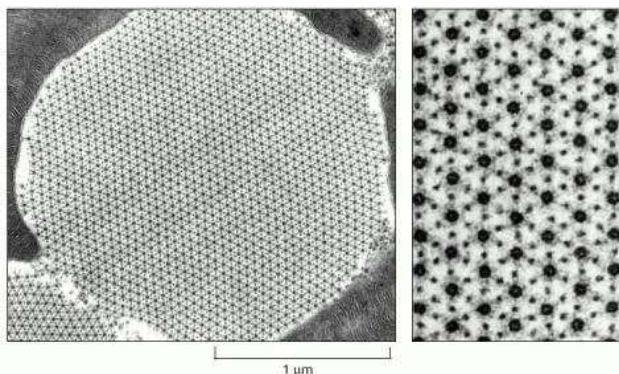


Obr. 2-18 Svalové vlákno-soubuní svalových buněk vyplněné myofibrilami.

nalézají se těsně pod plazmatickou membránou. Cytoplazma svalových vláken je z velké většiny vyplněna tzv. myofibrilami, což jsou základní stažitelné (kontraktilní) prvky ve svalech (viz Obr. 2-18).

Myofibrily jsou svázány k sobě vlákny desminu, který patří mezi střední filamenta (viz 2.2.6 str. 32) a jsou upevněny k plazmatické membráně proteinem dystrofinem. Každá **myofibrila** je válcovitá struktura o průměru asi 12 μm , dlouhá jako vlákno svalu. Je to v podstatě dlouhý řetězec opakujících se kontraktilních jednotek zvaných **sarkomery**. Sarkomery jsou asi 2,2 μm dlouhé a jsou to právě ony, kdo dávají myofibrilám kosterní a srdeční svaloviny pruhovaný vzhled (viz Obr. 2-20). Sarkomery jsou odděleny tzv. **Z-disky**, ze kterých na obě strany ční tenká aktinová vlákna, která jsou v Z-discích ukotvena svými plus konci. Uprostřed sarkomer mezi tenkými aktinovými vlákny se nachází silná vlákna složená ze speciální svalové formy myozinu II. Na všechny strany z tohoto silného vlákna koukají myozinové hlavičky (asi 300 hlaviček na jedno silné vlákno). Aktinová a myozinová vlákna se ve středu sarkomery částečně překrývají.

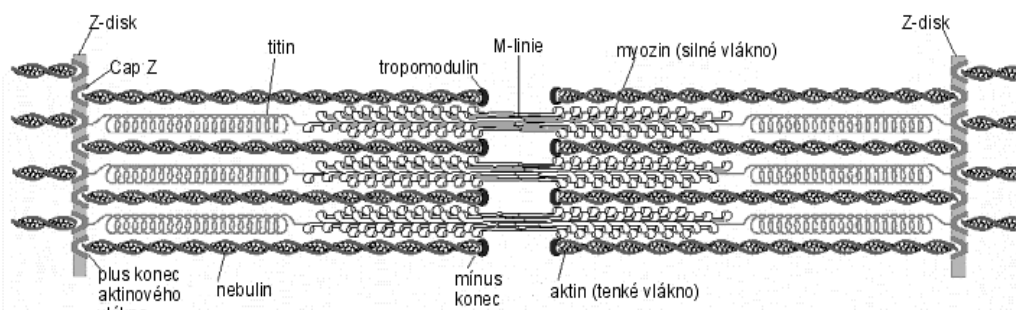
Na příčném průřezu sarkomerou (myofibrilou) bychom viděli, že myozinová filamenta jsou uspořádána šestiúhelníkovitě (hexagonálně) a aktinová vlákna jsou pravidelně rozmístěna okolo každého myozinového filamenta (viz Obr. 2-19).



Obr. 2-19 Příčný řez hmyzím svalem. Větší tečky – myozinová vlákna, menší tečky okolo aktinová vlákna.

Během svalového stahu se sarkomery (a tím pádem i myofibrily a svalová vlákna) zkracují, což je umožněno posunem myozinových svazků podél aktinových vláken. Hlavičky myozinu kráčí k plus koncům aktinových vláken ukotvených v Z-discích. Jelikož jsou myozinové svazky bipolární (hlavičky jsou orientovány na dvě opačné strany) a aktinová vlákna ční z obou stran sarkomery do

středu proti sobě, myoziny posouvají aktinová vlákna z opačných stran sarkomery blíž k sobě a sarkomera se zkracuje. Každá hlavička myozinu během stahu cykluje asi 5x za sekundu a posouvuje se rychlostí asi 15 μm za sekundu.



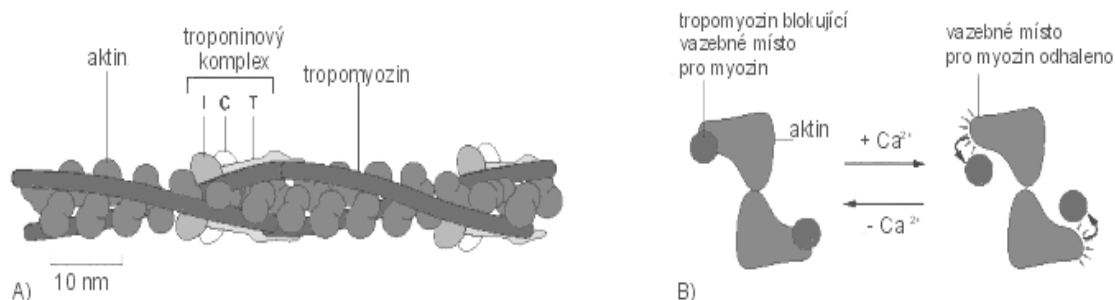
Obr. 2-20 Stavba sarkomery

Sarkomery nejsou složeny čistě jen z aktinu a myozinu, nachází se zde celá spousta dalších proteinů, které regulují délku sarkomer, rozmístění všech komponent a průběh stahu. Z-disk je složen z proteinů **CapZ** a **α -aktininu**. CapZ ukotvuje plus konce aktinových vláken (čepičkový protein) a brání jejich

depolymeraci. α -aktinin zajišťuje jejich pravidelné rozestupy. Délka aktinových vláken je určena obrovským proteinem **nebulinem**. Ten se táhne podél aktinových vláken od Z-disku až k jejich minus koncům, které jsou stabilizovány čepičkami z proteinu **tropomodulinu**. Myozinová vlákna jsou umístěna uprostřed mezi Z-disky pomocí ještě daleko většího proteinu zvaného **titin**. Ten funguje jako molekulární pružina, která dovoluje sarkomeře a svalu relaxovat po vykonání práce.

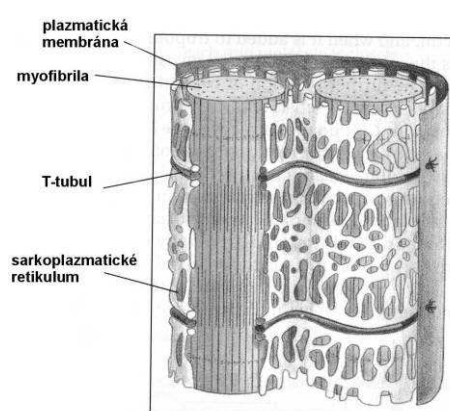
2.2.5.2.1 Kontrakce – svalový stah

Stah je zahájen, jen když přijde ke svalu přes nervosvalovou ploténku signál z motorického nervu. Ten spustí depolarizaci plazmatické membrány svalového vlákna, která se šíří i do vchlípenin plazmatické membrány, tzv. T-tubulů, jež obtácejí každou myofibrilu (viz Obr. 2-22). Signál je nakonec přenesen na endoplazmatické retikulum, kterému se ve svalu říká sarkoplazmatické. Zde jsou skladovány buněčné zásoby vápenatých iontů. V sarkoplazmatickém retikulu jsou otevřeny kanály pro Ca^{2+} a zvýšená koncentrace vápníku v cytosolu spouští svalový stah. Zahájení stahu je velmi rychlé a synchronní, všechny myofibrily reagují naráz. Ca^{2+} je hned pumpováno zpět do sarkoplazmatického retikula (asi do 30 ms) pomocí speciální pumpy využívající energie ze štěpení ATP. To dovoluje uvolnění myofibril.



Obr. 2-21 Regulace svalového stahu. A) Umístění troponinového komplexu a tropomyozinu. B) Pohyb tropomyozinu po iniciaci stahu – role vápníku.

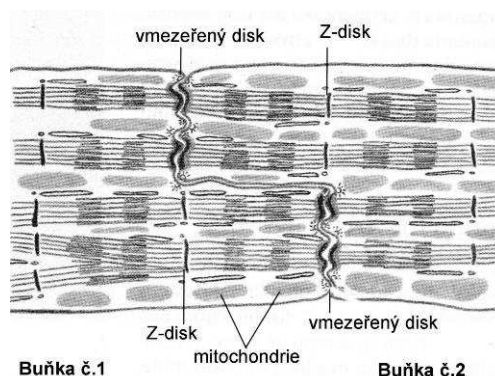
Spuštění svalového stahu pomocí vápenatých iontů závisí na dalších přídatných proteinech na aktinových vláknech (viz Obr. 2-21). Do žlábků podél aktinového vlákna se váže svalová forma proteinu **tropomyozinu**, která je dlouhá jako 7 aktinových molekul. Na začátku každé molekuly tropomyozinu sedí **troponinový** komplex, složený ze 3 molekul **troponinu T, I a C** (od *Tropomyosin binding, Inhibitory a Ca^{2+} binding*). Troponin I (inhibiční) váže aktin a troponin T (vázající tropomyozin). V klidu komplex troponinu I a T nutí tropomyozin, aby byl umístěn mimo svůj oblíbený žlábek v aktinovém vlákně a místo toho okupoval místo, do kterého se váže myozin při svalovém stahu. Myozin proto nemůže vykonávat práci. Když se uvolní vápník, troponin C (vázající Ca^{2+}) naváže 4 molekuly Ca^{2+} , změní konformaci a donutí troponin I,



Obr. 2-22 Svalové vlákno – uspořádání myofibril, sarkoplazmatického retikula a T-tubulů.

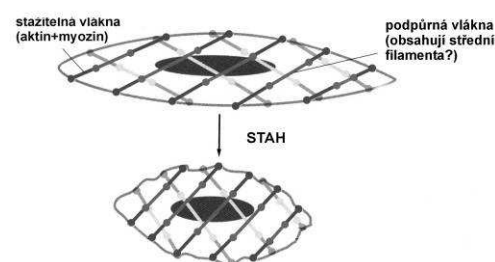
aby se pustil aktinu a dovolil tropomyozinu obsadit svůj oblíbený žlábek na vlákně aktinu. Tím se na aktinu uvolní vazebné místo pro myozin II a začne stah.

Srdeční sval je také příčně pruhovaný a jeho stah je také iniciován ionty vápníku. Obsahuje však speciální isoformy aktinu a myozinu II a jeho buňky pracují samostatně, tvoří syncytia. Jednotlivé buňky jsou mezi sebou spojeny speciálními strukturami zvanými **vmezežené (interkalované) disky**, které mají podobnou strukturu jako Z-disky a navíc obsahují speciální buněčné spoje, které vypadají jako kanálky. Tyto kanálky dovolují šíření akčního potenciálu mezi buňkami, aby byla zajištěna souhra všech buněk během stahu.



Obr. 2-23 Buňky srdeční svaloviny – spojeny vmezeženými disky.

Hladké svalstvo je způsobeno k déle trvajícím stahu. Není příčně pruhované (proto hladké) a nalezneme jej např. v trávicím traktu, děloze a ve stěnách arterií. Buňky hladkého svalstva jsou podlouhlé, vřetenovité a jednojaderné. Obsahují také aktin a myozin II, ale ty nejsou uspořádány tak pravidelně jako v kosterním svalu, tvoří myofibrily. Kontrakční aparát je méně pravidelně stavěný, je zhruba orientovaný s delší osou buňky a ukotvený v plazmatické membráně v místech spojů s ostatními buňkami. Jeho struktura a mechanismus stahu není dosud přesně znám. Stah hladkého svalu není tak rychlý, ale dovolí větší zkrácení buňky.



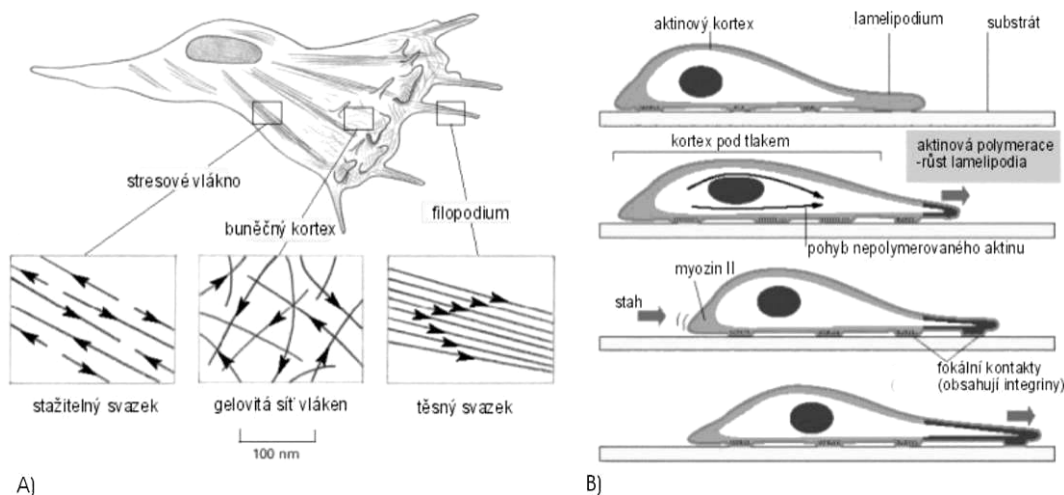
Obr. 2-24 Hladká svalovina – hypotetické uspořádání stažitelného aparátu v buňce.

2.2.5.3 Úloha aktinového skeletu při pohybu buněk – plazení

Řada buněk využívá k pohybu plazení (např. améby), u živočichů využívají plazení ke svému pohybu téměř všechny buňky kromě spermií (mají bičík). Tato schopnost je velmi důležitá hlavně během vývoje, kdy migrují po vyvíjejícím se těle i celé soubory buněk. Diferencované buňky se už poté většinou tímto způsobem nepohybují. Například buňky neurální lišty (viz kapitola 3.3.2.3 str. 50) jsou schopné migrovat na značné vzdálenosti během zárodečného vývoje, makrofágy a neutrofilní granulocyty putují k místu zánětu a fibroblasty se pohybují k poškozenému místu, které mají opravit.

Plazení buněk je závislé na aktinovém skeletu v buňce (viz Obr. 2-25). Ve směru, ve kterém se buňka pohybuje, se nalézá místo s vysokou koncentrací aktinu a velkou rychlostí aktinové polymerace. Takovému místu říkáme vedoucí okraj buňky (angl. *leading edge*). Zde na povrchu buňky dochází k vystrkování různých aktinových výběžků, které ční nad substrátem, v určité

vzdálenosti od těla buňky se přichytí k substrátu a přitáhnou si za sebou zbytek buňky.



Obr. 2-25 Uspořádání aktinu v buňce (A) a jeho úloha při pohybu buňky (B).

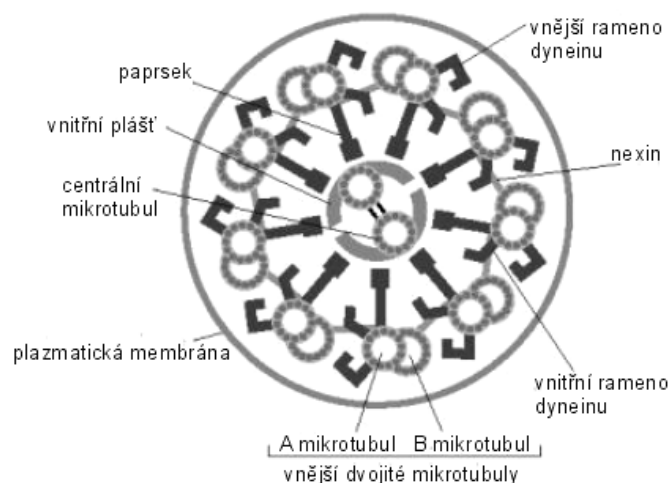
Výběžky plazmatické membrány a vysunutí vedoucího okraje buňky jsou závislé na polymeraci aktinu a na silách, které polymeraci vznikají. U různých buněk existují různé typy struktur výběžků. Rozeznáváme filopodie, lamelipodie a pseudopodie, které jsou všechny vyplněny aktinovou hmotou bez organel. **Filopodie** jsou tenké vláknité struktury (nalezneme je třeba u fibroblastů), které obsahují centrální svazek aktinových vláken, jenž je delší než v mikrokličích (které jsou jinak svou strukturou podobné). Jsou také daleko více dynamické. **Lamelipodie** jsou ploché deskovité struktury (najdeme je třeba u epitelových buněk, fibroblastů a některých neuronů), které jsou vyplněné sítí provázaných aktinových vláken. Lamelipodie jsou většinou orientovány souběžně s podložkou, po níž se pohybují. **Pseudopodie** (panožky) jsou „trojrozměrné“ široké struktury vyplněné síťovitě uspořádanými aktinovými vlákny. Nalézáme je například u améb a neutrofilních granulocytů.

Pohyb buňky závisí na souhře cytoskeletu a buněčné adheze (na připojení k mezibuněčné hmotě). Během vysouvání výběžků nad substrát dochází k tvorbě nových míst spojení s podložkou (okolím). Tyto struktury zůstávají, kde jsou, dokud se přes ně buňka nepřehoupne. Když se výběžek nechytí, je vyzvednut do výšky a stažen zpět. Při přitahování těla buňky za vedoucím okrajem se účastní stresová vlákna, která jsou tvořena rovnoběžně uspořádanými svazky aktinových vláken a myozinu II a jsou ukotvena ve speciálních buněčných spojích s mezibuněčnou hmotou. Stah způsobený činností myozinu je nejpravděpodobněji odpovědný za pídalkovitý pohyb buněčné hmoty ve směru vytyčeném vedoucím okrajem buňky.

2.2.5.4 Řasinky a bičíky – spolupráce mikrotubulů a dyneinů

Řasinky (cilie) a bičíky (flagella) jsou vysoce specializované a účinné pohybové struktury složené z mikrotubulů a (ciliárních) dyneinových motorů. Řasinky i bičíky jsou vlasovité buněčné výstupky obalené membránou, které mají ve svém středu speciální svazek mikrotubulů zvaný **axonema**. Bičík generuje vlnivý pohyb a používají jej například spermie, různí prvoci a řasy pro plavání. Řasinky mají zcela stejné uspořádání a podobný mechanismus pohybu jako bičík, ale jsou kratší a většinou se na buňce vyskytují ve větším množství.

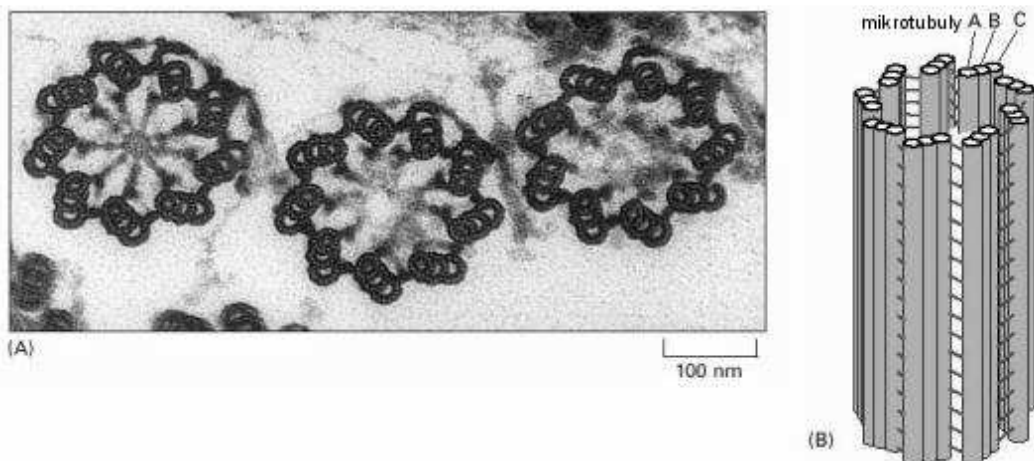
Řasinky se většinou na buněčném povrchu pohybují synchronně a buď tak mohou umožňovat plavání např. prvokovi nebo v těle živočichů ženou jedním směrem např. exkrety v dýchacím traktu nebo vajíčko ve vejcovodech.



Obr. 2-26 Struktura axonematu (bičík, řasinka)

Pohyb řasinek a bičíku se děje jejich ohnutím. **Axonema** má od prvoků po člověka všude stejnou strukturu (viz Obr. 2-26). V jeho středu jsou dva mikrotubuly, okolo nichž je do kruhu uspořádáno 9 dvojic mikrotubulů. Tyto dvojité mikrotubuly jsou tvořeny v podstatě jedním kompletním mikrotubulovým vláknem (ze 13 protofilament), na nějž je napojeno další nekompletní vlákno (z 11 protofilament).

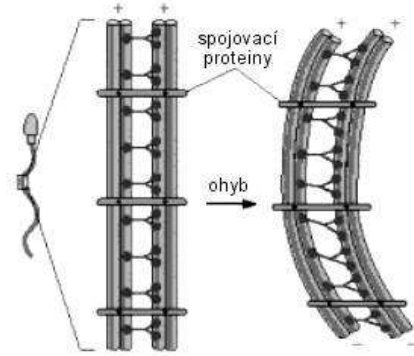
Mikrotubulová vlákna se táhnou podél celé délky bičíku či řasinky. V pravidelných pozicích podél délky mikrotubulů se nachází přídatné proteiny, které provazují mikrotubuly pevně mezi sebou. Dalším velmi důležitým proteinem je zde **ciliární dynein**, který tvoří můstky mezi sousedními dvojitými mikrotubuly kolem dokola axonematu (viz Obr. 2-26). K jednomu mikrotubulu je vázán pevně a podél druhého je schopen kráčet jedním směrem. Když je dynein aktivován, má tendenci rozejít se podél sousedního mikrotubulu a posunovat ho vzájemně proti mikrotubulu, ke kterému je připojen. Jenomže jsou tu spojovací proteiny, které drží mikrotubuly pevně v určité pozici a zabrání tak jejich vzájemnému posunu. Síla generovaná dyneinem je poté převedena na ohyb (viz Obr. 2-26).



Obr. 2-27 Struktura centrioly a bazálního tělíska bičíku (řasinky). A) snímek bazálních tělísek z elektronového mikroskopu. B) uspořádání mikrotubulových tripletů.

2.2.5.4.1 Bazální tělíska bičků a centrioly

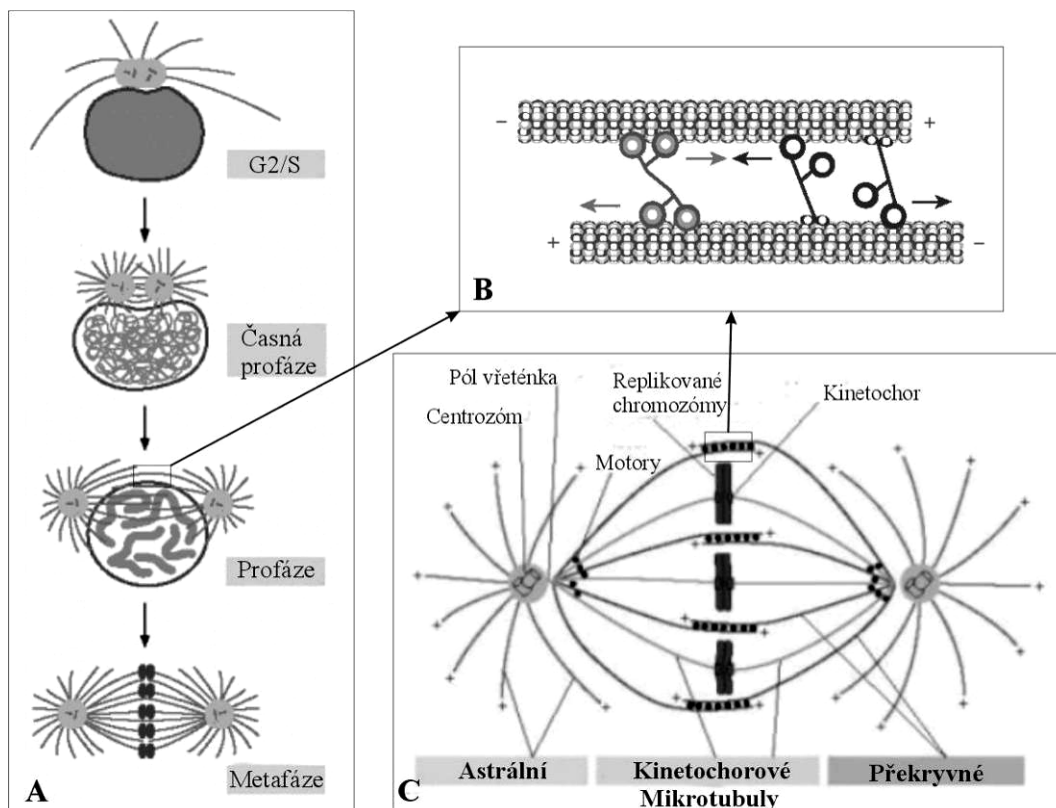
Řasinky a bičky jsou na buněčném povrchu kotveny tzv. **bazální tělisky**. Jejich struktura je stejná jako struktura centriol v centrozómu. Jsou to krátké válcovité útvary, které jsou tvořeny 9 trojitými fúzovanými mikrotubulovými vlákny (podobně jako dvojice mikrotubulů v axonematu) uspořádanými do kruhu (viz Obr. 2-28). U sebe jsou drženy speciálními spojovacími proteiny.



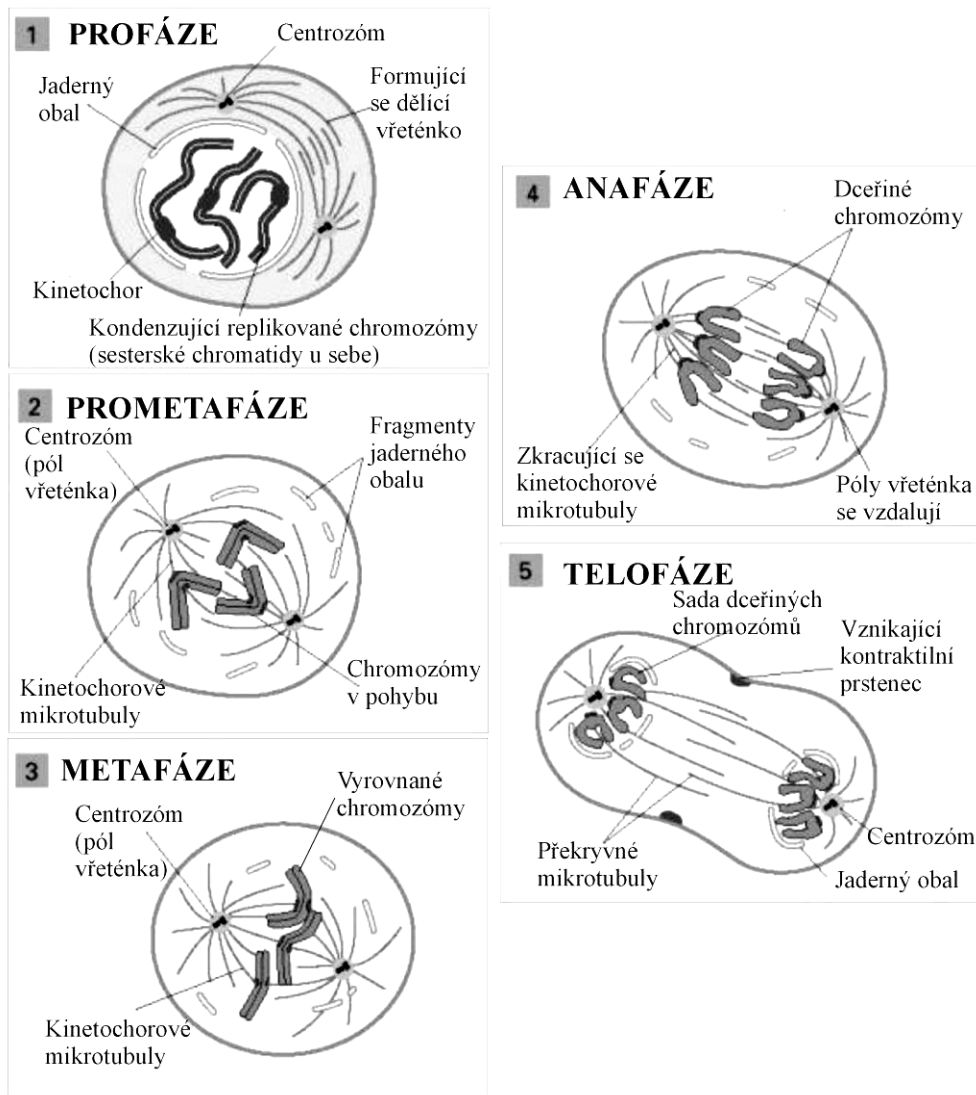
Obr. 2-28 Ohyb mikrotubulů v axonematu bičku

2.2.5.5 Úloha cytoskeletu během dělení buňky

Život dělicí se buňky je vlastně sled událostí vedoucích od jednoho dělení k dalšímu. Časový úsek mezi jednotlivými děleními nazýváme buněčný cyklus, který můžeme rozdělit na 4 etapy – G1-fázi, S-fázi, G2-fázi a M-fázi. G1, S a G2 fáze se souhrnně označují jako interfáze, během níž se buňka připravuje na další buněčné dělení – roste, replikuje DNA (zdvojnásobuje dědičnou informaci), ještě roste a množí buněčné organely. U živočichů navíc dochází během interfáze ke zdvojení centrozómů (Obr. 2-29). Během M fáze potom dojde k rozdělení zdvojeného genetického materiálu (mitóza) a k rozdělení cytoplazmy a jejího obsahu (cytokineze) mezi dvě vznikající dceřiné buňky.



Obr. 2-29 Rozdělení centrozómů a tvorba dělicího vřeténka v živočišné buňce (A). B) Účast molekulových motorů při tvorbě a funkci dělicího vřeténka. C) Tři typy vřeténkových mikrotubulů v živočišné buňce (astrální mikrotubuly chybí u rostlin).



Obr. 2-30 Mitóza a její části.

Eukaryota vyřešila problém, jak pečlivě a rovnoměrně distribuovat (segregovat) chromozómy a rozdělit cytoplazmu na dvě rovnocenné části, velice fikaně. Během M fáze buňka kompletně přestaví cytoskelet a vytvoří z něj speciální nástroje pro rozdělení chromozómů a pro rozpůlení buňky, které jsou po vykonání své práce rychle rozloženy.

M fázi rozdělujeme na 6 částí, z nichž prvních pět částí patří mitóze a poslední fází je cytokineze neboli buněčné dělení, které se částečně překrývá s koncem mitózy (začíná v anafázi). Části mitózy (viz Obr. 2-30) jsou: 1. **profáze**, kdy dochází ke spiralizaci chromozómů a přestavbě cytoskeletu; 2. **prometafáze**, která je charakterizovaná rozpadem jaderného obalu a napojováním chromozómů na dělicí vřeténko; 3. nejdělsí **metafáze**, kdy se chromozómy řadí v centrální rovníkové rovině; 4. **anafáze**, během níž jsou sesterské chromatidy v chromozómu podélně rozštěpeny a chromozómy jsou velmi rychle otaženy od sebe k opačným pólům vřeténka; 5. **telofáze**, kdy dochází k postupné despiralizaci chromozómů a tvorbě jaderného obalu.

2.2.5.6 Tvorba a funkce dělicího vřeténka během mitózy

Základem pro rozchod chromozómů v mitóze je funkční mitotické dělicí vřeténko (angl. *mitotic spindle*), jehož základem jsou mikrotubuly a řada

pohyblivých částí (vč. motorů), které pohybují chromozómy. Na počátku M fáze prudce vzroste dynamická nestabilita mikrotubulů a během profáze je kompletně přeorganizováno uspořádání mikrotubulů v buňce – relativně menší počet dlouhých mikrotubulů charakteristický pro interfázi se změní na velké množství kratších a více dynamických mikrotubulů obklopujících každý centrozóm.

Uspořádání a funkce dělicího vřeténka závisí na motorových molekulách, které operují hlavně kolem konců mikrotubulů. Jedná se o koordinovanou spolupráci plus a minus orientovaných motorů, záleží na přesném vyvážení mezi oběma typy motorů. Některé motory jsou schopné tvořit oligomery, které mohou vzájemně propojovat a posouvat dvě mikrotubulová vlákna.

U živočišných buněk během profáze se mikrotubuly z 1. a 2. centrozómu dostanou do kontaktu, přičemž mají vzájemně opačnou polaritu. V místech překryvu začnou pracovat motory orientované k plus konci (kineziny) a jejich činností jsou od sebe odtlačovány oba rozdělené centrozómy, vznikají tak dva póly budoucího vřeténka (viz Obr. 2-29). Po rozpadu jaderného obalu mohou mikrotubuly začít vstupovat do centrálního prostoru a interagovat s chromozómy. Mikrotubuly vycházející z obou pólů tvoří strukturu, kterou nazýváme dělicí vřeténko (má vřetenovitý tvar, Obr. 2-29). Rozeznáváme až tři typy vřeténkových mikrotubulů (Obr. 2-29) – astrální, kinetochorové a překryvné. **Astrální** mikrotubuly směřují do všech směrů v cytoplazmě a přispívají k ukotvení a orientaci pólů vřeténka v buňce a jejich vzájemnému oddalování. **Kinetochorové** mikrotubuly se napojují na kinetochory chromozómů, což jsou speciální proteinové komplexy, které se v profázi tvoří na centromerách chromozómů. Jsou tak přímo odpovědné za pohyb chromozómů. **Překryvné** mikrotubuly jsou natažené mezi oběma póly vřeténka a překrývají se v rovníkové rovině, jsou zodpovědné za bipolární tvar vřeténka.

U hub nedochází během mitózy k rozpadu jaderné membrány, mají tzv. **uzavřenou mitózu**. Mohou si to dovolit, neboť jejich pólové tělíčko vřeténka je umístěno v jaderném obalu a po jeho zdvojení se mezi oběma tělísky začne z mikrotubulů tvořit dělicí vřeténko přímo uvnitř jádra. Astrální mikrotubuly zůstávají v cytoplazmě a kotví vřeténko v prostoru.

U rostlin je situace složitější, neboť nemají žádné jasně definované organizační centrum mikrotubulů. Dělicí vřeténko se tedy tvoří jen posunem mikrotubulů pomocí motorových molekul a spousty regulačních proteinů. Takovéto vřeténko pak zcela postrádá astrální mikrotubuly a je tvořeno jen mikrotubuly kinetochorovými a překryvnými nataženými mezi dvěma póly.

2.2.5.6.1 Napojení mikrotubulů na kinetochory

V profázi se na kondenzovaných chromozómech v jejich speciálních částech zvaných **centromery** (jsou to speciální sekvence DNA sloužící právě k zajištění rozchodu chromozómů) začnou skládat složité destičkovité proteinové komplexy zvané **kinetochory**. Ty mimo jiné obsahují i mikrotubulové motorové molekuly. V této fázi jsou sesterské chromatidy stále spojeny po celé své délce, a tak se na obou chromozómech z každé strany tvoří jeden kinetochor. V prometafázi se rozpadá jaderný obal (u živočichů a rostlin) a mikrotubuly ze vznikajícího dělicího vřeténka mohou vstoupit do prostoru k chromozómům a začít je na sebe napojovat. Napojování chromozómů na dělicí

vřeténko je velmi dynamický proces. Chromozómy se nejdříve připojují k mikrotubulům z boku a rychle jsou dopraveny k pólu vřeténka, kde se napojí na (plus) konce mikrotubulů. Chvíli poté se na stejný chromozóm z druhé strany (na druhý kinetochor na sesterské chromatidě) napojí druhý mikrotubul z opačného pólu vřeténka. Tyto dva opačné mikrotubuly se o chromozómy jakoby přetahují, až se vyrovnají v centrální rovníkové rovině. Kinetochorové mikrotubuly po napojení na chromozómy jsou v kinetochoru stabilizovány, ale stále zůstává záhadou, jak přesně napojení na kinetochory funguje. Mikrotubuly totiž i po napojení neustále polymerují (na plus konci – tedy v kinetochoru!) a depolymerují (hlavně na mínus konci).

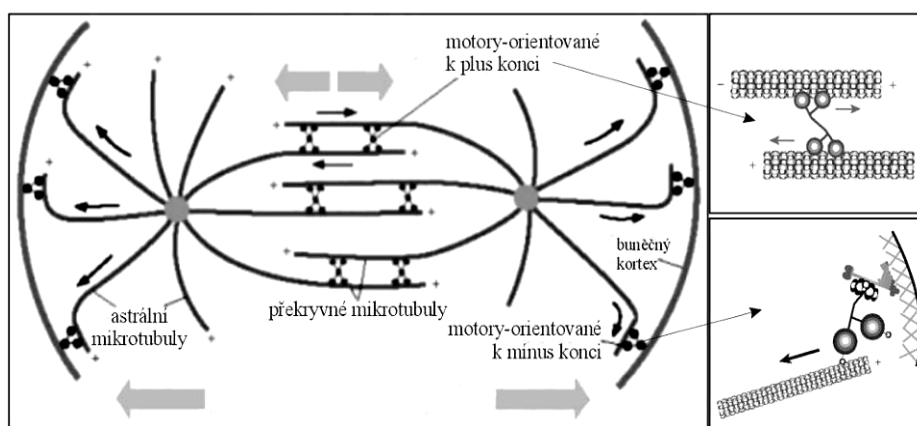
Napojení všech chromozómů na vřeténko je velmi kritický proces pro zdárný průběh mitózy, proto je velmi pečlivě hlídán a regulován. Metafáze, ve které k napojování a k vyrovnání chromozómů dochází, je proto nejdelší fází mitózy (trvá asi polovinu celkové doby M fáze). Jestliže nějaký kinetochor na chromozómu není připojen, vysílá signál, který zdržuje přechod do anafáze. Anafáze může začít až v momentě, kdy jsou všechny chromozómy správně napojeny na mikrotubuly, tedy kdy neexistuje žádný signál z volného kinetochoru, který by ji zdržoval. Tomuto stádiu mitózy se říká **metafázický kontrolní bod**.

2.2.5.6.2 Rozchod chromozómů v anafázi

Jestliže jsou chromozómy správně napojeny a seřazeny v centrální rovině buňky, nic nebrání přechodu do anafáze. Anafáze začíná náhle rozlepením spoje mezi chromozómy. Oddělené dceřiné chromozómy ihned rychle putují k opačným pólům vřeténka. Oddálení chromozómů se děje vlivem dvou nezávislých a současných procesů. Prvním z nich je **anafáze A**, kterou zprostředkují kinetochorové mikrotubuly a motorové proteiny v kinetochorech, jež táhnou chromozómy k pólům. Druhým procesem je **anafáze B**, což je vlastně vzájemné oddalování celých pólů vřeténka závislé na překryvných a astrálních (– tam, kde jsou) mikrotubulech a motorech s nimi asociovaných. Anafáze B začíná většinou malou chvilku po začátku anafáze A.

Během **anafáze A** dochází na plus koncích kinetochorových mikrotubulů k náhlému přepnutí z polymerace na depolymeraci a mikrotubuly se začnou rychle zkracovat (až v telofázi skoro vymizí). Není jasné, co toto přepnutí způsobí – možná je to důsledek ztráty napětí, které bylo udržováno po celou metafázi, dokud byly chromozómy drženy u sebe. Také není zcela jasné, co a jak řídí pohyb chromozómů k pólům vřeténka – jak drží chromozóm u depolymerujícího mikrotubulu? V úvahu přichází dvě možné varianty – buď pohyb podél mikrotubulu řídí molekulové motory přítomné v kinetochoru a mikrotubul následně depolymeruje, nebo depolymerace sama řídí pohyb chromozómů.

V **anafázi B** (Obr. 2-31), během odtačování pólů vřeténka, se mohou uplatňovat až dvě různé síly (u živočichů). První z nich je podobná té, která se podílela na vzniku dělicího vřeténka po rozdělení dvou centrozómů. Závisí na překryvných mikrotubulech a motorových molekulách kráčejících k plus koncům mikrotubulů. V centrální rovině se překryvné mikrotubuly z opačných pólů vřeténka překrývají (odtud také jejich název) a motorové molekuly je vzájemně posouvají proti sobě, čímž odtačují póly od sebe a centrální svazek překryvných mikrotubulů se zužuje. Druhou silou, která přispívá k oddálení pólů vřeténka, je činnost motorů orientovaných k mínus koncům mikrotubulů. Tyto motory interagují s konci astrálních mikrotubulů a buněčným kortexem u membrány a tím, že kráčí k mínus koncům těchto mikrotubulů, přitahují každý pól vřeténka k okrajům buňky – póly se tak vzájemně vzdalují. Tato síla se může uplatňovat jen tam, kde jsou přítomny astrální mikrotubuly (živočišné a



Obr. 2-31 Anafáze B a účast molekulárních motorů při oddalování pólů vřeténka (živočišná buňka).

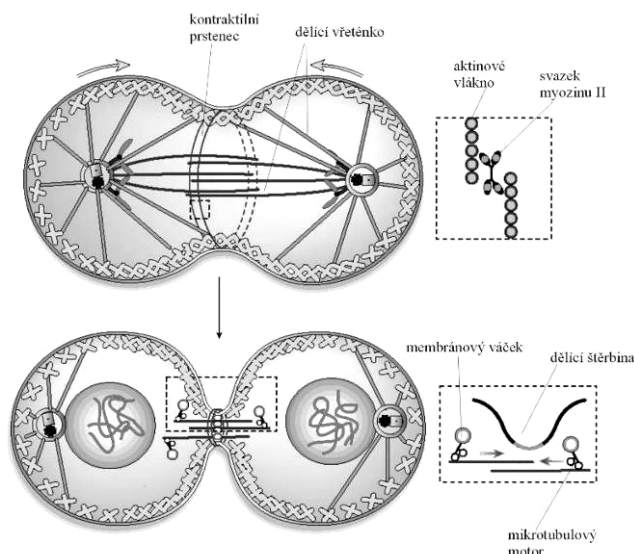
houbové buňky). Lze se bez ní tedy i obejít (rostlinné buňky).

Na konci anafáze a během telofáze rozdělené sady chromozómů začnou despiralizovat a obalovat se jaderným obalem. Ještě nám ale stále zbývá rozdělit rovnoměrně cytoplazmu a organely a oddělit dceřiné buňky.

2.2.5.6.3 Cytokineze (dělení buňky)

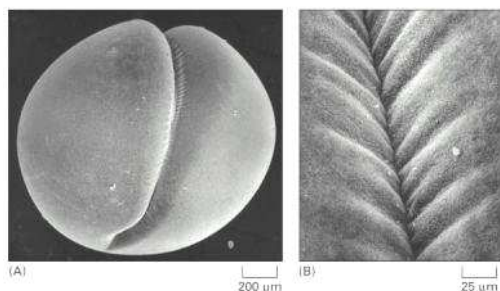
Cytokineze u většiny buněk doprovází mitózu (pokud chybí, vznikají mnohjaderné buňky, jako například během časného stádia vývoje mušky octomilky). Tento proces musí probíhat ve správný čas a na správném místě – začíná v pozdní anafázi, pokračuje přes telofázi a končí se začátkem další interfáze. U živočichů a rostlin se mechanismus cytokineze liší. U živočišných buněk a jednobuněčných eukaryot dochází k tvorbě tzv. kontraktilního prstence z aktinu a myozinu, který mateřskou buňku zaškrtní za vzniku dvou dceřiných. U rostlin je cytoplazma dělena od středu buňky činností mikrotubulové struktury zvané fragmoplast, kdy dochází postupně k tvorbě tzv. buněčné destičky – nové buněčné stěny a plazmatické membrány mezi dvěma vznikajícími dceřinými buňkami.

2.2.5.6.3.1 Kontraktilní prstenec živočišných buněk



Obr. 2-32 Cytokineze a kontraktilní prstenec živočišných buněk.

prstenec začne stahovat a zaškrcovat buňku uprostřed, fúzí zároveň s plazmatickou membránou v místě zaškrcování membránové váčky, aby byl vyvážen nárůst buněčného povrchu – je přidávána nová membrána (Obr. 2-32).



Obr. 2-33 Prohlubující se štěrбина při dělení buňky.

Prstenec vymizí s koncem zaškrvení. Během stahu má prstenec na průřezu stále stejný průměr, zdá se tak, že jeho celkový objem a počet filament se neustále snižují. Aktinová vlákna jsou velice dynamická a jejich uspořádání se neustále během cytokineze mění. Mikrotubuly také průběžně během anafáze a telofáze pomáhají stabilizovat prohlubující se štěrbinu na buněčném povrchu, která se tvoří v důsledku zaškrvení (viz Obr. 2-32).

2.2.5.6.3.2 Cytokineze u rostlinných buněk

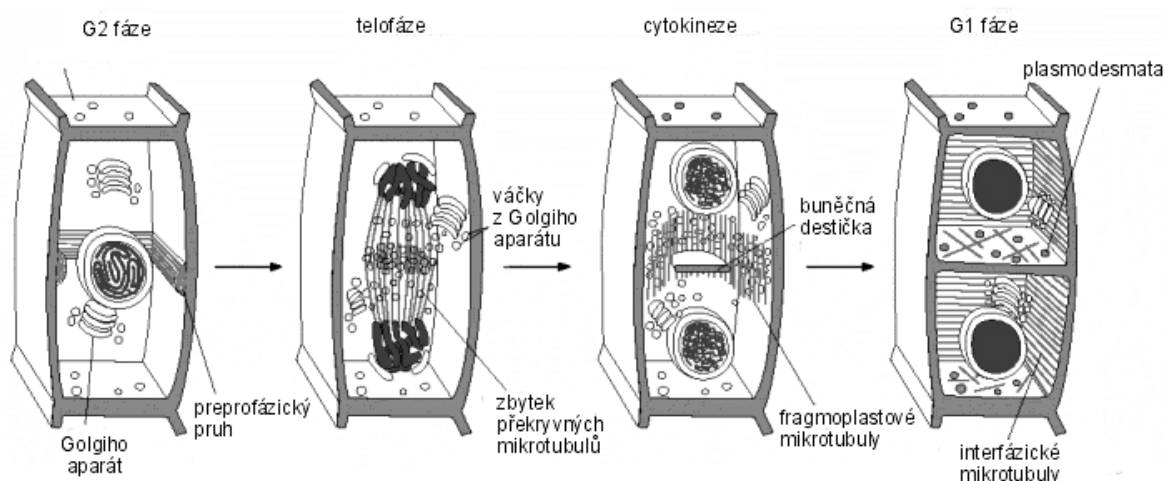
Rostlinné buňky mají na svém povrchu neohebnou buněčnou stěnu. Rozdělení dceřiných buněk se proto děje zcela jiným mechanismem než u živočichů. Cytoplazma je dělena ze středu buňky ven k jejímu okraji konstrukcí nové buněčné stěny – tzv. buněčnou destičkou. Orientace buněčné destičky určí pozici dvou dceřiných buněk vzhledem k sousedním buňkám, což je v rostlinném těle důležité, neboť rostlinné buňky jsou nepohyblivé (viz Obr. 2-34).

Kontraktilní prstenec je dynamická struktura složená z aktinových vláken, myozinu II a regulačních proteinů. K tvorbě prstence dochází těsně pod plazmatickou membránou v rovině metafázické desky kolmo na osu dělicího vřeténka (viz Obr. 2-32). Je tak zajištěno, že se buňka rozdělí přesně mezi dvěma sadami rozdělených chromozómů. Mikrotubuly dělicího vřeténka pomáhají určit rovinu buněčného dělení, ovšem přesný mechanismus této pomoci není znám. Když se kontraktilní

Přípravy na tvorbu prstence se dějí už v časných fázích mitózy. V M fázi se rozpadají a přestavují interfázické aktinové struktury – kortex a stresová vlákna a myozinové svazky jsou uvolněny. V anafázi se myozin II začíná akumulovat do vznikajícího aktinového prstence. Kompletně složený prstenec obsahuje kromě překrývajících se aktinových filament a bipolárních svazků

K určení orientace budoucí buněčné destičky dochází již během G2 fáze. Tehdy jsou okrajové mikrotubuly v buňce přestavěny a vytvoří s aktinovými vlákny pod plazmatickou membránou pás po obvodu buňky – tzv. **preprofázický pruh**. Ten se postupně během profáze ztenčuje, až v metafázi zcela vymizí. Rovina dělení ovšem byla jakýmsi záhadným způsobem určena – buněčná destička v cytokinezi roste ze středu buňky přesně k místu, kde se předtím nacházel preprofázický pruh.

Tvorba buněčné destičky začíná v pozdní anafázi a je řízena strukturou zvanou **fragmoplast**, která obsahuje zbytkové překryvné mikrotubuly dělicího vřeténka. Po mikrotubulech jsou pomocí motorových proteinů dopravovány do středu buňky (k fragmoplastu) membránové váčky odvozené z Golgiho aparátu, které jsou naplněny polysacharidy a glykoproteiny, tedy složkami nezbytnými ke stavbě nové buněčné stěny. V rovníkové rovině váčky fúzíjí a vzniká diskovitá membránová struktura – **časná buněčná destička**. Ta splývá s dalšími váčky a postupně se rozšiřuje k okraji buňky, až dosáhne plazmatické membrány a buněčné stěny. Později dojde uvnitř buněčné desky k vytvoření celulósových vláken a k dokončení buněčné stěny. Buňky byly rozděleny.



Obr. 2-34 Cytokineze u rostlin. Tvorba preprofázického pruhu, fragmoplastu a buněčné destičky.

2.2.6 Střední filamenta (intermediate filaments)

Střední filamenta jsou třetí a zatím poslední cytoskeletální strukturou, která byla v buňce dosud nalezena. Za svůj název vděčí průměru svých vláken, který se pohybuje kolem 11 nm – jsou tedy uprostřed mezi mikrofilamenty a mikrotubuly. Tato vlákna jsou nejspíše evolučně nejmladší skeletální struktury, dosud totiž nebyly nalezeny u hub ani u rostlin.

2.2.6.1 Struktura středních filament:

Struktura středních filament se v několika významných hlediscích liší od předchozích dvou typů vláken, mikrofilament a mikrotubulů. Monomery středních filament jsou velmi **protáhlé**, tyčovité molekuly, narozdíl od kulovitého tvaru aktinu a tubulinu. Velmi rychle dimerizují. Každá molekula se skládá ze tří částí – centrální šroubovité (α -helikální) domény tyčového tvaru a dvou koncových kulovitých domén, hlavičky a ocásku (viz Obr. 2-35). Centrální

doména je u všech středních filament podobná, zatímco délka a struktura hlavičkové a ocasní části se mezi jednotlivými typy středních filament velmi různí. Centrální šroubovitá část molekuly je zodpovědná za dimerizaci proteinů, kdy se dvě molekuly středních filament omotají svými středními částmi navzájem kolem sebe tak, že obě hlavičky a oba ocásky jsou vždy u sebe na stejné straně dimeru (viz Obr. 2-35). Dimery tvoří základní stavební prvky středních filament. Hlavičkové a ocasní části jsou naopak zodpovědné za polymeraci proteinů a za interakce s rozličnými složkami v buňce, a tak za funkci jednotlivých typů středních filament. Během skládání těchto dimerů do vláken **není potřeba energie** bezprostředně uvolněná z **ATP** nebo **GTP**. Nejdříve se vždy k sobě přikládají bočně dva dimery; ty se ale řadí vzájemně protisměrně, takže vznikajícímu tetrameru a poté i celému vláknu **chybí polarita!** Tetramery se poté skládají do vyšších struktur, až vzniká vlákno. Přesný mechanismus polymerace středních filament není zcela znám, zdá se, že existuje několik mechanismů skládání těchto proteinů do vláken a že různé třídy středních filament využívají odlišné způsoby polymerace. Je známa také řada proteinů, které se podílí na propojování vláken středních filament do silnějších svazků.

Také k dynamické **výměně podjednotek** ve vláknech dochází **podél celého** průběhu **vlákna** a ne jen na koncích, jak je tomu u mikrofiliament a mikrotubulů. Vzhledem k tomu, že střední filamenta nejsou polarizovaná, nebyl dosud objeven ani **žádný motor**, který by byl specifický pro tato vlákna.

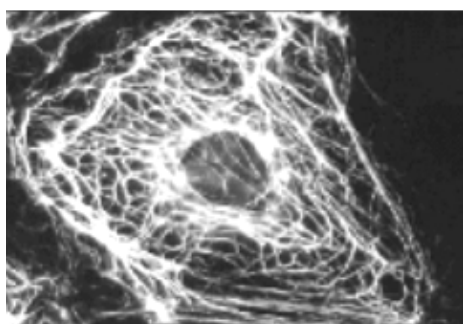
Další výraznou odlišností tohoto typu skeletu je fakt, že rodina středních filament obsahuje velmi rozmanitý a bohatý počet členů (celkem asi 65 genů u člověka) a v různých buněčných typech jsou produkovány různé typy těchto molekul; každý buněčný typ může tedy být charakterizován svou specifickou produkcí určitých typů proteinů z řad středních filament. To nám může pomoci například při odhalování, z jakého buněčného typu vznikly různé rakovinné buňky. Přítomnost určitých typů středních filament je prozradí. Obvykle jsou střední filamenta dělena do 5 tříd (viz Tabulka 2.1), z čehož první 4 třídy jsou cytoplazmatické proteiny (I. Kyselé keratiny, II. Zásadité keratiny, III. Proteiny příbuzné vimentinu, IV. Neurofilamenta) a do V. třídy patří jaderné proteiny zvané laminy, které tvoří těsně pod jadernou membránou hustou síť vláken nazývanou lamina.

Tabulka 2.1

Třída	Příklady	Lokalizace (člověk)
I.	Kyselé keratiny (>25 genů)	buňky epitelu a jejich deriváty (nehty, vlasy)
II.	Zásadité keratiny (>24 genů)	
III.	Vimentin Desmin Periferin GFAP ...	řada buněk mezenchymálního původu, svaly, periferní neurony, gliové buňky (astrocyty, Schwannovy buňky)
IV.	Neurofilamenta (př. NF-L, NF-M, NF-H)	centrální nervová soustava
V.	Lamin A/C Lamin B1 a B2	jádro většiny diferencovaných buněk jádro všech buněk



Obr. 2-35 Struktura dimeru středních filament.



Obr. 2-36 Síť středních filament v buňce.

Ve většině živočišných buněk tvoří střední filamenta v cytoplasmě trojrozměrnou síť vláken obklopující jádro a rozprostírající se dále směrem k okrajům buňky (viz Obr. 2-36) od jadernou membránou se pak nachází hustá síť vláken, lamina, tvořená hlavně laminy a též řadou proteinů umístěných v jaderné membráně. Lamina se podílí na mechanické výztuži jaderného obalu, interaguje s chromatinem a zdá se, že má

nezanedbatelné role i v regulaci různých procesů v jádře. Na začátku mitózy se lamina rozpadá, což umožňuje rozpad i jaderné membrány; na konci mitózy se naopak laminy podílí na znovuvytvoření jaderného obalu.

Jakmile střední filamenta zpolymerují do vláken, jsou většinou velmi stabilní a nerozpustná i za podmínek, při kterých se mikrofilamenta a mikrotubuly snadno rozpouštějí (např. při opůsobení vysokými koncentracemi solí a detergenty). Taktéž jsou vlákna středních filament daleko odolnější k deformaci při mechanickém namáhání než mikrotubuly a aktinová vlákna. Je těžké je zlomit, ale přitom jsou lehce ohebná. Tyto skutečnosti vedly k představě, že skelet ze středních filament je pouze pevná a statická buněčná struktura, která vyztužuje buňku a slouží jí hlavně k odolávání proti mechanickému stresu. To můžeme například pozorovat v různých částech těla

jako jsou např. nehty, vlasy, pokožka, za jejichž pevnost odpovídají hlavně proteiny keratiny.

Nic ale není tak jednoduché, jak se na první pohled jeví, a tak původní představa o úloze a chování středních filament musela být v současné době trošku rozšířena. S použitím technik, které umožňují sledovat konkrétní proteiny v živých buňkách, bylo zjištěno, že vlákna středních filament neustále mění tvar, mohou se zkracovat a prodlužovat ve všech směrech v cytoplazmě. Zdá se, že skelet středních filament je také velmi dynamický a je včleněn mezi aktinový a tubulinový skelet. Byla objevena řada proteinů, které se na funkčním propojení těchto složek cytoskeletu podílí. Navíc je správné utvoření a udržování organizace sítě středních filament v cytoplazmě závislé na celistvosti a funkčnosti obou dvou složek cytoskeletu popsaných dříve – mikrotubulech a mikrofilamentech a jejich specifických motorových molekulách (kinesinech, dyneinech a myozinech). Motory asociované s mikrotubuly či aktinovými vlákny se nejspíše podílí na dopravě stavebních jednotek středních filament na místa potřeby po buňce. Takovéto funkční včlenění středních filament mezi oba zbývající cytoskeletární systémy má zajisté svůj význam a střední filamenta se takto nejspíše podílí na regulaci umístění různých membránových organel (endozómů, lyzozómů apod.) v buňce.

Střední filamenta jsou navíc, tak jako aktin, důležitá při spojení vnitřku buňky s okolím, tvoří různé druhy mezibuněčných spojů a spojů s mezibuněčnou hmotou.

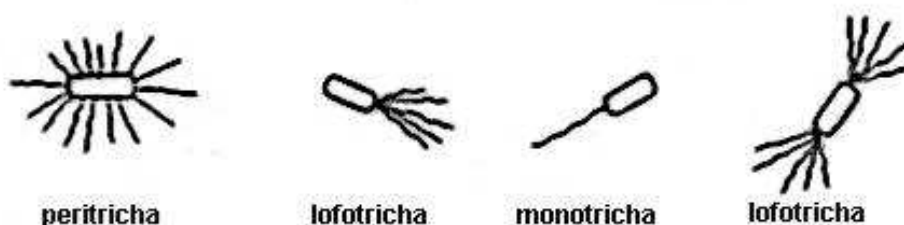
2.3 Prokaryota

2.3.1 Cytoskelet u prokaryot

Donedávna byl pro nás cytoskelet pouze záležitostí eukaryotních buněk. Avšak kdo hledá, najde, a trochu v duchu tohoto pořekadla byl nalezen i cytoskelet v prokaryotních buňkách. V posledních letech se ukazuje, že bakterie nejsou jen „pytlíky na enzymy“, ale že naopak mají velmi přesně organizovanou stavbu buňky i bez membránových organel. Bakteriální cytoskelet má dokonce stejné součásti jako cytoskelet eukaryotních buněk, tedy mikrotubuly, mikrofilamenta i intermediální filamenta. Je však nutno podotknout, že u prokaryot dosud nebyly objeveny žádné molekulární motory (viz kapitola 2.2.4 str. 16), takže o funkci cytoskeletu v bakteriálních buňkách toho vlastně mnoho nevíme.

2.3.2 Bakteriální bičík

Hlavním orgánem pohybu prokaryot je bičík. Prokaryotní bičík pracuje na odlišném principu než bičík eukaryot. Jeho činnost by se dala přirovnat k lodnímu šroubu. Bakteriální bičík je pevná struktura většinou šroubovicovitého tvaru, která se točí a tím pohání buňku vpřed, tedy ji tlačí, netáhne. Bičíky eukaryot se však nikdy netočí (viz kapitola 2.2.5.4 str. 24). Bakteriální bičíky mají malé rozměry, což znamená tloušťku okolo 20 nm a délku okolo 20 μm .

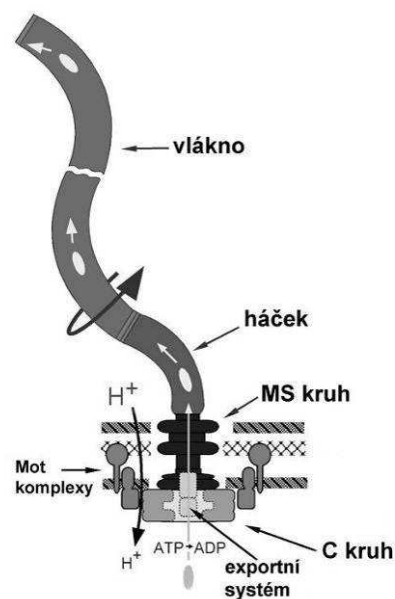


Obr. 2-37 Polohy bičků bakterií. Dle Prescottta (1999).

Kde všude mohou mít bakterie bičky (mají-li je)? Nejjednodušší varianta je jeden biček na konci oválné bakterie (takovým bakteriím se pak říká **monotricha**), nebo dva bičky na obou pólech bakteriální buňky (**amfitricha**). Bakterie mohou mít také celý svazek bičků na jednom či obou pólech buňky (**lofotricha**) nebo bičky rozmístěné po celém povrchu (**peritricha**). Situace s bičkem je o to složitější, že mnoho druhů bakterií si nechá vyrůst bičky tak, jak mu jim to vyhovuje podle momentálních podmínek prostředí, a tak během života procházejí několika výše vyjmenovanými typy „bičkatosti“. Počet a polohu bičků tak většinou nelze použít jako znak k určování bakterií. Například bakterie rodu *Vibrio* mají pouze polární bičky, žijí-li ve vodním prostředí. Ve viskózních prostředích (například hlen na sliznicích) se však mění na peritricha, takže mají bičky po celém povrchu buňky.

2.3.2.1 Struktura bičku bakterií

Bičky bakterií se uspořádáním výrazně liší od bičků eukaryot. Biček se skládá ze tří částí: z bazální části, háčku a vlákna (Obr. 2-38). Největší a nejvýraznější částí je **vlákno** bičku (filament). Skládá se z několika tisíc molekul proteinu flagellinu, které jsou šroubovitě naskládány na sebe a tvoří poměrně pevnou, mírně stočenou dutou trubici, která plní funkci lodního šroubu. Dutinou se transportují nové molekuly flagellinu, které od konce prodlužují vlákno bičku. **Háček** (hook) je krátká pružná část, která připojuje vlákno bičku k bazální části. **Bazální část** (basal body) tvoří několik prstenců, které ukotvují biček do buněčné stěny. Uspořádání bazální části



Obr. 2-38 Části bičku u G^- bakterií. Dle Bardyho (2003).

odráží rozdíly ve stavbě buněčné stěny u grampozitivních a gramnegativních bakterií (Viz Brožura pro 38. ročník). Bazální část bičku u G^- bakterií je tvořena čtyřmi kruhy: kruh L je v lipopolysacharidové vrstvě, kruh P v peptidoglykanu, kruh MS je v plazmatické membráně, kruh C je v cytoplasmě. G^+ bakterie nemají P a L kruh, protože nemají ani příslušné (lipopolysacharidové a peptidoglykanové) vrstvy buněčné stěny. Každý kruh je samozřejmě komplex mnoha proteinů.

2.3.2.2 Jak bakteriální bičík funguje?

Točení bičíku je poháněno rozdílem koncentrace H^+ vně a uvnitř buňky, nezávisí tedy na dostupnosti ATP v buňce. Jak tento rozdíl vzniká? Transportní systémy v plazmatické membráně přesouvají H^+ ven z buňky a tím vzniká rozdíl koncentrací H^+ uvnitř a vně buňky. Vzniklý gradient pohání točivý motor bičíku, čímž se H^+ zase vrací zpátky do buňky. Kruh C funguje jako rotor. Speciální MotA a MotB proteinové komplexy jsou v plazmatické membráně okolo C kruhu, kde fungují jako stator (nepohybující se část). Mezi kruhem C a Mot komplexy procházejí protony (H^+) a tak roztáčí bičík. C kruh také umožňuje přepínání mezi oběma směry točení bičíku. Existují i bakteriální bičíky poháněné gradientem sodných iontů (Na^+).

Bylo změřeno, že bičík bakterie *Escherichia coli* rotuje 270x za sekundu, bičík bakterie *Vibrio alginolyticus* 1100x za sekundu. Není to úctyhodná rychlost?

Bičík **archebakterií** má odlišnou strukturu, je spíš podobný pilu typu IV eubakterií, o kterém bude řeč dále (kapitola 3.1.2 str. 39). Je to také točivá struktura poháněná gradientem H^+ , i způsob pohybu (viz dále) je u archebakterií podobný. Bičík však nemá podobnou bazální část, flagellin tvořící vlákno je sekvenčně zcela odlišný a jeho nové molekuly jsou zřejmě přidávány na bázi, nikoli od konce jako u bičíku eubakterií.

3 Pohyby na úrovni buněk

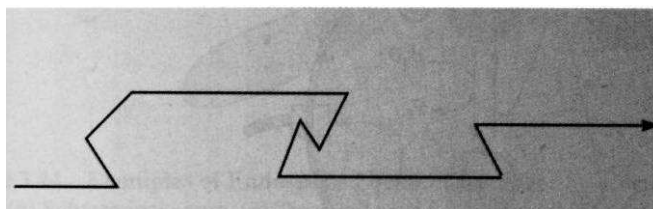
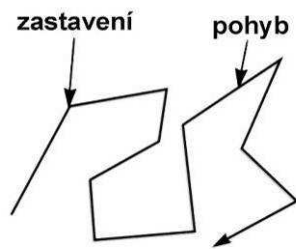
3.1 Pohyby bakterií

3.1.1 Pohyb bakterií pomocí bičíku

Jak již bylo řečeno, prokaryota se pohybují nejčastěji pomocí jednoho nebo více bičíků. Bakteriální bičík se může točit oběma směry a tyto směry točení zabezpečují rozdílné funkce při regulaci pohybu buňky bakterie.

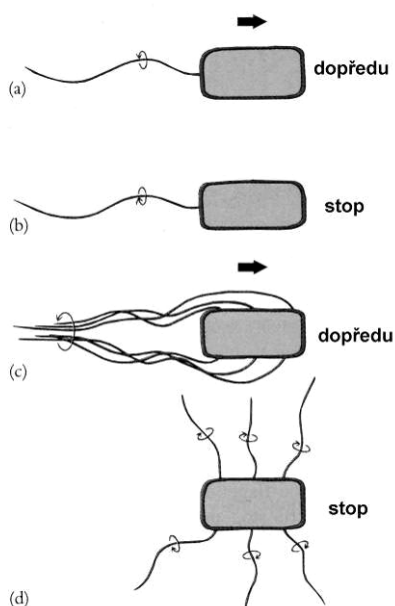
Pohyb většinou nebývá samoučelný, neboť vyžaduje energii, a tou se přece neplýtvá nadarmo. Také bakterie se většinou pohybují kvůli něčemu. Buď se pohybují ve směru zdroje potravy, nebo naopak pryč od nějakého ohrožení. Obojí vnímají receptory na svém povrchu jako gradient rozpuštěných látek. Pohybuje-li se bakterie v důsledku takového gradientu, tomuto pohybu říkáme pozitivní nebo negativní **chemotaxe**. Prokaryota mohou také reagovat na změny teploty, světlo či magnetické pole.

Jak se bakterie pohybuje, když zrovna nereaguje na žádný gradient a nepodléhá tedy chemotaxi? V tomto případě je její pohyb náhodný (Obr. 3-1). Účelem takového pohybu je ovšem nalézt nějaký „slibný“ gradient. Dráha bakterie se skládá z rovných úseků, které jsou přerušovány zastávkami na místě a točením, po němž bakterie vyrazí novým, zcela náhodným směrem. Při rovném pohybu dopředu se



Obr. 3-1 Pohyb bakterie. Nahoře náhodný pohyb, dole chemotaxe ve směru gradientu (znázorněn odstíny šedi). Dle Prescottta (1999).

bičičk točí proti směru hodinových ručiček a bakterii tlačí, při točení bakterie na místě se bičičk točí po směru hodinových ručiček. Má-li bakterie více bičičků po celém povrchu (peritricha), při cestě kupředu se bičičky díky pružnému háčku ohnou a mohou tak všechny tlačit stejným směrem (Obr. 3-2). Při točení bakterie na místě pak takovéto bičičky míří paprskovitě od povrchu buňky.



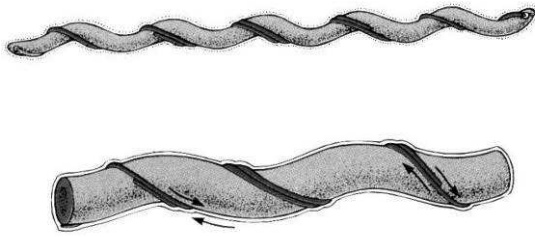
**Obr. 3-2 Pohyb bakterie
a, b – pohyb bakterie s jedním bičičkem
c, d – pohyb bakterie s více bičičky
Dle Prescottta (1999).**

Při chemotaxi (pozitivní či negativní) se prodlužuje rovná dráha pohybu bakterie v kýženém směru, „kotrmelcování“ na místě se zapíná později. Jinak zůstává schéma náhodného pohybu stejné, ale dráha špatným směrem je vždy kratší než dráha správným směrem. Tím je docílen sice trochu zmatený, ale přece pohyb k cíli.

Bakterie „cítí“ různé chemoatraktanty díky receptorům na svém povrchu. Tyto receptory fungují často zároveň jako transportéry živin do buňky. Bakterie vnímají gradienty koncentrace látek v čase, nikoli v prostoru. To znamená, že bakterie porovná koncentraci, ve které se právě nachází, s koncentrací, v níž

se nedávno nacházela. Podle toho vyhodnotí, jestli se pohybuje dobrým či špatným směrem.

Rychlost „plavání“ bakterií je úctyhodná: 20 – 40 μm za sekundu, což představuje 2 – 100 délek těla za sekundu. Porovnání s plaveckými schopnostmi jiných zajímavých organismů již necháme na vás...



Obr. 3-3 Spirocheta. Nahoře celá buňka, dole detail. Del Prescottta (1999).

Axiální filamenta jsou vlastně specializované bičíky a jsou orgánem pohybu spirochet (Obr. 3-3). Tyto bakterie G^- typu mají buňky šroubovicového tvaru (jak již napovídá jejich jméno). Podél celé buňky se táhnou axiální filamenta uložená u vnější membrány a ukotvená na obou koncích buňky. Filamenta jsou strukturně podobná běžnému

bakteriálnímu bičíku, pohyb buňky je docílen točením filament. Buňka se pohybuje, točí-li se axiální filamenta na protilehlých koncích buňky opačným směrem. Točí-li se stejným směrem, dochází ke známému „kotrmelcování“ bakterie na místě. Přesný fyzikální princip pohybu pomocí axiálních filament však dosud není objasněný.

3.1.2 Další způsoby pohybu prokaryot

Některá prokaryota ovládají i jiné způsoby pohybu než pomocí obyčejného bičíku. Lépe řečeno, řada bakterií se velmi účinně pohybuje a přitom žádné bičíky nemá. Tento způsob pohybu bakterií označujeme **klouzání** (gliding). Klouzání probíhá vždy na rozhraní dvou fází (pevná látka / kapalina, pevná látka / vzduch). Mechanizmů klouzání bakterií je více a o některých toho není známo mnoho. Nejznámější je klouzání pomocí vypuzování slizu a pomocí specializované struktury označované jako pilus typu IV.

Pilus typu IV je orgánem pohybu například u *Pseudomonas aeruginosa*, *Myxococcus xanthus* (proteobakterie). Je to vláknitá struktura délky okolo 2 μm a tloušťky 6 nm. Vlákno pilu je poskládáno ze šroubovicovitě uspořádaných monomerů proteinu pilinu, ale uvnitř není dutina. Pilus se při pohybu prodlužuje a zkracuje, bakterie je jím zřejmě tažena. Předpokládá se, že konec pilu se přichytí na povrch, pak se pilus zkrátí a přitáhne buňku. Tento mechanismus pohybu se uplatňuje při pohybu jednotlivých buněk nebo při sociálním klouzání.

U bakterie *Myxococcus xanthus* se rozlišuje klouzání sociální a klouzání samostatné. Při samostatném klouzání jsou bakterie schopny pohybovat se jednotlivě. Pohyb je poháněn mohutným **vypuzováním slizu**, tento způsob klouzání používá i mnoho sinic (přesný mechanismus tohoto pohybu však dosud není znám). Při sociálním klouzání spolu více bakterií vytvoří jakéhosi „slimáčka“ a pohybují se spolu pomocí pilů typu IV.

Sinice jsou zdatnými „klouzači“, mnohé se mohou tímto způsobem pohybovat rychlostí až 10 μm za sekundu. Ze zástupců klouzajících se pomocí vypuzování slizu můžeme jmenovat například známé vláknité rody *Spirulina* nebo *Anabaena*, u rodu *Oscillatoria* se sinice při klouzání ještě točí okolo osy vlákna.

Další mechanismy klouzání bakterií zahrnují (kromě vypuzování slizu a pilu typu IV) stažitelný (kontraktilní) cytoskelet u bakterie *Spiroplasma*

melliferum a mykoplasmata nebo pohyb pomocí pohybu buněčného povrchu u rodu *Flavobacterium* (funguje podobně jako pásy tanku).

V životě sinic se uplatňuje ještě další typ pohybu, a to vznášení ve vodním sloupci pomocí speciálních organel – **plynových vezikulů**. Plynové vezikuly jsou sloupovité váčky vyplněné vzduchem a dusíkem přítomné v cytoplazmě sinic, jsou nahloučeny do shluků – aerotopů. Zvláštností těchto organel je membrána, která je ohraničuje, je totiž složená pouze z proteinů, nemá lipidovou složku. Sinice si mohou plynové vezikuly snadno vytvořit, a pak se vznášejí na hladině, nebo je odbourají a pak klesají na dno.

3.2 Pohyb jednobuněčných eukaryot

Jednobuněčná eukaryota představují svébytné organizmy a jejich buňka musí sama bez možnosti specializace zajišťovat všechny důležité funkce nutné k udržení života, jako např. získávání energie, rozmnožování a získávání informací z vnějšího prostředí. Mnoho z těchto životních projevů přímo či nepřímo souvisí s pohybem. Tradičně se rozlišují čtyři typy aktivního pohybu jednobuněčných eukaryot: pohyb bičíky, řasinkami, panožkami a klouzavý pohyb. V minulosti byl typ pohybu jedním z nejvýznamnějších kritérií pro klasifikaci jednobuněčných eukaryot, jak ale uvidíme, dnes hraje na vyšších taxonomických úrovních jinou roli. Všimneme si také evoluce pohybu eukaryot. V textu se budeme důsledně držet pojmů Protista nebo prvoci označujících všechna jednobuněčná eukaryota, protože obsah skupin „Protozoa“, „řasy“ a „houby“, kam byla dříve jednobuněčná eukaryota řazena, je dnes přinejmenším nejistý.

3.2.1 Pohyb bičíky

Bičíkovci jsou nejrozšířenější formou jednobuněčných eukaryot a většina skupin eukaryot má alespoň v některé části životního cyklu bičíkatá stádia. Skupiny, které nemají žádná bičíkatá stádia, jako např. mikrosporidie (*Microspora*), většina hub (*Fungi*), některé měňavky skupiny Amoebozoa, spájkivky (*Zygnematophyceae*) a ruduchy (*Rhodophyta*), je podle současných znalostí ztratily sekundárně a jejich předci bičíky měli. Bičíky neslouží pouze k pohybu. Filtrátoři si pohybem bičíku přihánějí potravu. Mnozí bičíkovci se bičíky přichycují na podklad nebo hostitele.

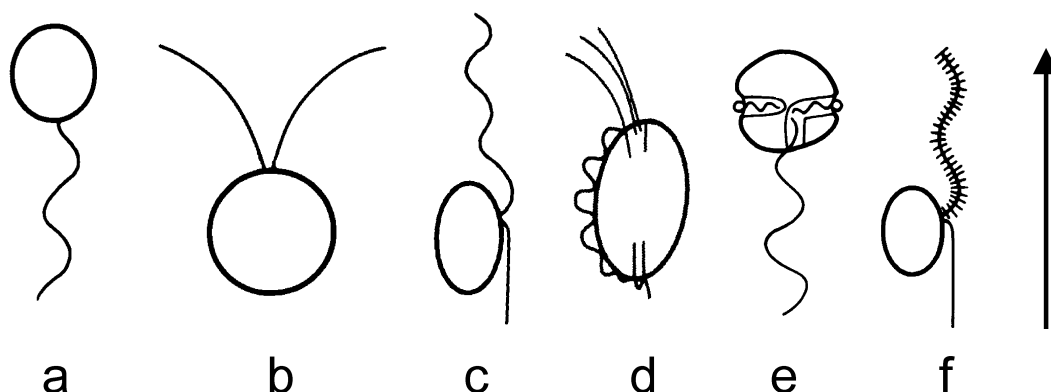
Bazální tělíska bičíků nikdy neleží volně v cytoplazmě, ale jsou vždy asociována s cytoskeletem (žíhanými kořenovými fibrilami, mikrotubulárními fibrilami aj.), který bazální tělíska ukotvuje do přesného místa v buňce. Tomuto komplexu bičíků a asociovaného cytoskeletu se říká **mastigont** a jeho struktura je typická pro jednotlivé eukaryotní skupiny. Pokud mastigont leží blízko jádra a je s ním spojen fibrilami (např. *Trichomonas*, *Giardia*, *Mastigamoeba*), vzniká **karyomastigont**.

Povrch bičíku může být holý, jako např. u zelených řas nebo u spermii, anebo z jeho povrchu mohou vyrůstat i v několika řadách vláskovité struktury – **mastigonemy**. Jednoduché nebo dvojdílné mastigonemy zvětšují objem vody ovlivňované bičíkem a dodávají pohybu razanci. Tuhé trojdílné mastigonemy se nazývají retronemy a obrací proud vody vytvářený pohybem bičíku (viz dále).

Vnitřek bičíku je tvořen axonematem a cytoplazmou, vedle axonematu může probíhat silná fibrila (paraflagelární lišta).

Bičíkovce rozlišujeme podle inzerce bičíků, tj. podle místa, odkud bičíky vybíhají z buňky. U **opistokontních** bičíkovců vybíhá (většinou pouze jediný) bičík ze zadní části buňky (myšleno ve směru pohybu). Vlnění bičíku od jeho báze ke konci vytváří proud vody směřující za buňku a bičík tlačí buňku před sebou.

U **anterokontních** bičíkovců vybíhají bičíky (nejčastěji dva) z přední části buňky. Posunem inzerce bičíků na stranu buňky, jako je tomu např. u některých stramenopil, vznikly **pleurokontní** buňky. Dopředu směřující bičík se vlní od svého konce k bázi nebo vykonává veslovitý pohyb jako ruce u plaveckého stylu prsa. Táhne tedy buňku za sebou. **Isokontní** (homodynamické) bičíky jsou stejné a stejně se pohybují. Najdeme je častěji u fotosyntetických eukaryot. Např. u zelené řasy rodu *Chlamydomonas* měřují dva stejné bičíky dopředu před buňku a synchronně veslují. Pokud se různé bičíky téže buňky pohybují jinak, jsou heterodynamické. Nejčastěji jeden z bičíků nesměruje dopředu, ale stáčí se dozadu podél buňky. Zatímco přední bičík (bičíky) táhne buňku, zpětný bičík ji tlačí a funguje jako stabilizátor nebo kormidlo. U některých parabasalidů (např. *Trichomonas*) a kinetoplastidů (např. *Trypanosoma*) je zpětný bičík asociován s cytoplazmatickým výběžkem a spolu vytváří **undulující membránu**. U parabasalidů je undulující membrána podložena fibrilou (kostou). Undulující membrány jsou výhodné pro pohyb ve viskózním prostředí střeva a krve. Zvláštní uspořádání bičíků u obrněnek (Dinoflagellata) se nazývá **dinokont**. Dva heterodynamické bičíky jsou uloženy v rýhách. Příčný stuhovitý bičík obtáčí buňku, má paraflagelární lištu a jednu řadu mastigonem. Druhý bičík je zpětný a může nebo nemusí nést mastigonemy. U skupiny Stramenopila (Heterokonta) nese přední bičík tuhé trojdílné mastigonemy (retronemy). Retronemy obracejí proud vody vznikající vlněním



Obr. 3-4 Uspořádání bičíků. a – opisthokontní bičíkovci (zoospory chytridiomycet). b – izokontní bičíky (zelené řasy). c – přední a zpětný bičík (některá Kinetoplastida). d – více předních bičíků, zpětný bičík vytváří undulující membránu (*Tritrichomonas*). e – dinokont (obrněnky). f – přední bičík má retronemy (Stramenopila). Šipka udává směr pohybu buněk.

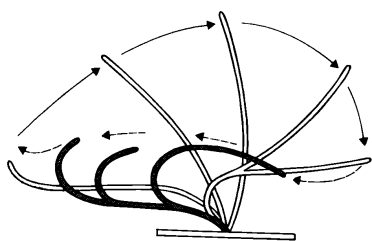
bičíku, takže pohyb bičíku od báze ke konci (u nahých bičíků je tomu naopak) táhne buňku dopředu. Holý zpětný bičík funguje jako ostatní zpětné bičíky.

U opalinek (Opalinidae) a některých parabasalidů (Parabasala) došlo k obrovskému zmnožení bičíků, které připomínají řasinky u nálevníků. Zmnožení počtu bičíků souvisí s gigantizmem buněk u těchto skupin.

3.2.2 Pohyb řasinkami

Řasinky (cilie) nálevníků jsou stavbou i funkcí identické s typickými bičíky a jsou od nich odlišovány pouze konvenčně. Protože způsob pohybu nálevníků a jejich pohybový aparát byl studován mnohem podrobněji než u ostatních protist, zaslouží si vlastní kapitolu. Cilie nálevníků jsou kratší než normální bičíky, je jich mnohem více (i přes deset tisíc), a jejich bazální tělíska jsou charakteristicky propojena s cytoskeletem. Toto uspořádání je v rámci jednobuněčných eukaryot unikátní a připomíná řasinkový epitel některých živočichů. Všechny struktury jsou pevně fixovány v podpovrchové vrstvě, **kortexu**. Základní funkční pohybová jednotka je **kinetida**. Skládá se z řasinky, jejího bazálního tělíska a z přidruženého cytoskeletu. Jedna kinetida může obsahovat více bazálních tělísek (tzv. polykinetida). Soubor propojených bazálních tělísek a přidruženého cytoskeletu se nazývá infraciliatura, soubor jednotlivých cilií je ciliatura. Podle umístění na buňce nálevníka rozlišujeme ciliaturu somatickou (po celém těle kromě ústního otvoru) sloužící k pohybu a orální (spojenou s ústním otvorem) sloužící k přihánění potravy. Somatické kinetidy jsou většinou uspořádány pravidelně do podélných řad – **kinet**. Uspořádání orálních kinetid bývá složitější a záleží zde na taxonomické příslušnosti nálevníka.

U některých nálevníků (*Euplotes*, *Stylonychia* aj.) jsou k sobě cilie vycházející z jedné polykinetidy těsně přiloženy (avšak nesrůstají) a vzniká **cirrus**, prstovitý útvar sloužící k chození po substrátu. Podobně jsou v oblasti buněčných úst z orálních cilií (většinou více kinetid) vytvořeny **membranely** různých typů sloužící k přihánění potravy.

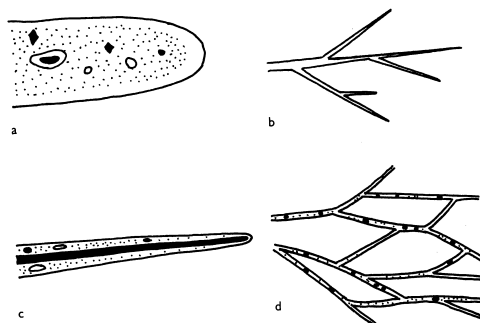


Obr. 3-5 Schéma pohybu cilie. Prázdná řasinka značí účinný úder, plná značí zpětný ráz. Podle Hausmann *et al.* (2003).

Pohyb cilie lze rozdělit do dvou fází. Při účinném úderu se řasinka ohýbá u své báze a svým pohybem přemísťuje velký objem vody. Při zpětném rázu se řasinka vrací na původní místo, přitom zůstává těsně nad povrchem buňky a proud vody téměř nevytváří (Obr. 3-5). Proto je více vody přeneseno během účinného úderu, než se jí vrátí během zpětného rázu. Údery cilií jsou vzájemně koordinovány tak, že nálevník je schopen účinně měnit směr i rychlost pohybu a může dokonce i couvat.

3.2.3 Améboidní pohyb

Měňavkovité (améboidní) organizmy se pohybují pomocí panožek (pseudopodií). Panožky jsou téměř vždy spojeny kromě pohybu i s příjmem potravy (fagocytózou). U měňavek se schránkou jsou buď **pseudopodie** vytvářeny pouze z části buňky a ze schránky vycházejí jedním velikým otvorem (krytenky), nebo z celého povrchu buňky a ze schránky vycházejí mnoha otvory (např. dírkonošci). Tvar pseudopodií bývá u amébovitých organismů obvykle důležitým



Obr. 3-6 Typy pseudopodií.

a – lobopodie. b – rozvětvená filopodie.

c – axopodie. d – retikulopodie. Podle Sleight (1991).

taxonomickým znakem. Podle tvaru rozeznáváme lobopodie, filopodie, retikulopodie a axopodie. **Lobopodie** jsou klasické zaoblené pseudopodie amoebozoi a heteroloboseí. Pokud měňavka leze pouze jednou panožkou, jedná se o monopodiální lobopodie. Takové měňavky připomínají slimáky a říká se jim „limax“ améby. Rod *Vanella* vytváří jednu širokou pseudopodii – lamelipodii (podobné panožky vytvářejí lidské fibroblasty). Častěji se setkáváme s polypodiálními lobopodiemi, kdy je panožek vytvářeno více. Taková je situace např. u nejznámější měňavky *Amoeba proteus*. Rychlost vytváření pseudopodií se u jednotlivých druhů měňavek může lišit. Např. *Entamoeba histolytica* (měňavka úplavičná) vytváří tzv. eruptivní pseudopodie – buňka jakoby praskne a vylije se panožka. Tím se liší od podobného, ale neškodného druhu *Entamoeba coli*, který vytváří panožky pomalu. **Filopodie** jsou špičaté výběžky na povrchu buněk. Mohou být větvené, ale nesplývají spolu a netvoří síť. Rozlišujeme pravé filopodie sloužící k pohybu a obsahující uvnitř pravděpodobně aktinová vlákna (např. *Nuclearia* a *Euglypha*) a nepravé filopodie (akantopodie) tvořící se na povrchu lobopodií a nesloužící k pohybu (např. *Acanthamoeba*). **Retikulopodie** (rhizopodie) jsou větvené spojující se vláknité panožky často tvořící síť (např. u dírkonožců a chlorarachniophyt). Spíše než k pohybu slouží k přijímání potravy. **Axopodie** (aktinopodie) slunivek a dírkonožců se podobají filopodiím, jsou však vyztuženy svazkem mikrotubulů. Opět slouží spíše k přijímání potravy a k pasivnímu vznášení ve vodě.

3.2.4 Améboflageláti

Některé organizmy se pohybují jak pomocí bičků, tak pomocí panožek. Všechny takovéto „hybridní“, v přírodě dosti rozšířené organizmy zde budeme nazývat améboflageláti a uvedeme několik zajímavých případů. Rod *Naegleria* ze skupiny Heterolobosea žije jako měňavka pohybující se monopodiálním lobopodiem. *Naegleria* žije buď volně ve vodě, nebo paraziticky v obratlovcích. Za určitých okolností, např. při náhlém poklesu osmolarity, se měňavky transformují na dvoubičíkaté plovoucí buňky schopné kolonizovat vzdálenější místa. *Naegleria*, stejně jako většina ostatních prvoků, je kromě toho schopna tvořit nepohyblivé cysty přežívající nepříznivé podmínky.

Bičenka poševní (*Trichomonas vaginalis*) z kmene Parabasala je původce lidské urogenitální trichomonózy. Pokud není v kontaktu s hostitelskými buňkami, volně plave v pochvě pomocí pěti bičíků, z nichž jeden tvoří po celé své délce undulující membránu. Po kontaktu s buňkami poševního epitelu dojde u trichomonády k tzv. améboidní transformaci, kdy buňka vytvoří četné panožky a vklíní se jimi mezi buňky epitelu. Bičíky přitom zůstávají zachovány. U jiné trichomonády, *Histomonas meleagridis* parazitující v ptácích, dojde po transformaci ke ztrátě jejího jediného bičíku.

Organizmy skupiny Pelobiontida jsou volně žijící anaerobní améboflageláti. Pomocí jediného bičíku jsou schopni nepříliš svižně plavat, většinou však lezou po substrátu pomocí lobopodií. Do skupiny Pelobiontida patří i mnohojaderná měňavka bahenní (*Pelomyxa palustris*), u které byly krátké bičíky, vytvořené po jednom v karyomastigontech, objeveny teprve nedávno.

3.2.5 Klouzavý pohyb

Klouzavý pohyb výtrusovců, tj. gregarin (hromadinek), kokcidií a krvinkovek, se svým charakterem výrazně odlišuje od výše popsáných typů pohybu protist. Buňky výtrusovců „kloužou“ po povrchu hostitelských buněk bez viditelné změny tvaru nebo pohybu specializovaných organel. Mechanismus klouzavého pohybu nebyl dlouho znám a bylo formulováno několik hypotéz, které ho měly vysvětlit. Soudilo se např., že se buňka gregarin odstrkuje pomocí slizového válce, který za sebou vylučuje, nebo že k pohybu přispívá vlnění jemných žeber, které mají gregariny na svém povrchu. Při pohledu do světelného mikroskopu však tento pohyb není patrný a žebra jsou na gregarinách vytvořena spíše pro zvětšení povrchu buněk. Navíc se buňka gregariny pohybuje i po rozpuštění slizu. Nakonec byl klouzavý pohyb vysvětlen u kokcidií a krvinkovek a předpokládá se, že i u gregarin funguje na stejném principu. Pod povrchem buňky probíhají aktinová vlákna, se kterými je asociován myozin. Jeden z produktů mikronem (žlázovitá část apikálního komplexu) – transmembránový protein umožňující vázat se jedním koncem na myozin a druhým koncem na hostitelské buňky. Tím, jak se myozin posunuje po aktinových vláknech, posunuje celou buňkou.

Klouzavý pohyb je znám také u jiných eukaryotních organismů, např. u krásivek (Desmidiáles) a rozsivek (Bacillariophyceae). Zde není klouzavý pohyb zcela objasněn, pravděpodobně se děje vylučováním slizu.

3.2.6 Pohyb částí buněk

Buňky jsou dynamické útvary, jejichž všechny součásti, snad kromě vnitřních a vnějších oporných struktur, jsou v neustálém pohybu. Cytoskeletární motory pohybují organelami sem a tam, buňky mění tvar, pohybují bičíky, vysunují panožky, nastavují plastidy světlu. Některé součásti cytoskeletu jsou schopny kontrakcí, mohou svými pohyby měnit směr úderů bičíků nebo přispívají k celkovému pohybu buňky.

Některí přisedlí nálevníci jsou na podklad připevněni pomocí stažitelných stonků. Při podráždění se stoněk prudce spirálovitě stočí a odnese tělo buňky do bezpečí. Pohyb stonků nebyl dosud objasněn, patrně se však neděje pomocí

mikrotubulů nebo mikrofilament. Jiní nálevníci, obzvláště druhy žijící v půdě a písku mohou různě ohýbat části těla.

U skupiny Haptophyta vyrůstá mezi bičíky útvar zvaný haptonema. Svým vzhledem je haptonema podobné bičíku, ale liší se od něj vnitřní stavbou. Obsahuje mikrotubuly (menší počet než bičík) a cisternu endoplazmatického retikula. Haptonema může být různě dlouhé a může být kontraktilní. Haptonema je schopno pohybu a slouží především k lapání drobné kořisti. Kromě toho, při srážce s překážkou, se může šroubovitě stočit a škubnout buňkou zpět rychleji, než by to udělaly bičíky.

Spory mikrosporidií mají unikátní vystřelovací aparát, pomocí kterého dopraví svůj živý obsah bezpečně do hostitelské buňky. Uvnitř spory je stočeno duté vlákno, v zadní části veliká vakuola a v přední části organela zvaná polaroplast. Když má spora vystřelit, vakuola a polaroplast nabobtnají a tlačí na cytoplazmu a na vlákno. Vlákno se vystřelí z buňky (přitom se obrátí naruby jako rukáv) a napíchne hostitelskou buňku. Tlak uvnitř spory způsobí, že jádro s cytoplazmou – zárodek – se dostane do trubice a je injikován do buňky. Vystřelovací vlákna mají také spory myxozoi, ta však neslouží k průniku do hostitelské buňky, ale pro přichycení na ni (jsou lepkavá).

Mnoho prvoků má pod plazmatickou membránou váčkovité orgány schopné na určité podněty (mechanické, chemické, elektrické) vystřelit svůj obsah do okolí buňky. Takovýmto útvarům se obecně říká extruzomy. Extruzomů je hodně typů, mají různý původ a slouží různým účelům. Např. mukocysty vylučují sliz, který pomáhá lapání kořisti nebo tvorbě cysty. Trichocysty nálevníků, ejektizomy skrytěnek apod. vystřelují tyčinky nebo trubice a slouží k odrazování predátorů. O epixenozomech nálevníků bude řeč později (kapitola 3.2.9 str. 47).

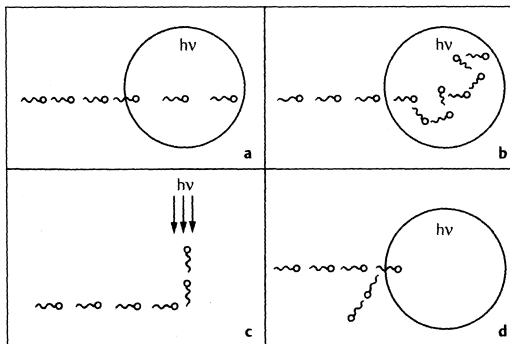
3.2.7 Pasivní pohyb

Prvoci se samozřejmě nepohybují pouze aktivně, mnoho z nich používá pro své šíření vodu, vzduch i živé organizmy. Planktonní Protista mívají na povrchu různé výčnělky, ostny a jiné struktury zvětšující jejich povrch a usnadňující jim vznášení ve vodě. Filtrující prvoci jsou často přisedlí na vodních živočiších a mohou být ke svým hostitelům nebo dokonce k jejich částem značně specifictí. Někteří prvoci jsou přisedlí na buňkách pohyblivých prvoků. Např. rournatka rodu *Allantosoma* z tlustého střeva koní žije přichycena na nálevníky.

U trichomonády *Mixotricha paradoxa* z termitů se vyvinul neobvyklý vztah se symbiotickými bakteriemi. Buňka mixotrichy je dlouhá až půl milimetru a její čtyři relativně krátké bičíky by k jejímu pohybu nestačily. Na rozdíl od příbuzných stejně velikých brvítek (*Hypermatigotea*), u kterých došlo k velikému zmnožení bičíků, používá *Mixotricha* ke svému pohybu koberec spirochet přisedlých na jejím povrchu. Spirochet (a i jiných typů bakterií) je zde dokonce více druhů, mají na jejím povrchu speciální místa pro přisednutí a pohybují se koordinovaně. *Mixotricha* je tedy složité společenství organismů funkčně připomínající hypermastigidy.

3.2.8 Pohyb jako reakce na podněty

Všechny živé organizmy reagují na signály z vnějšího i vnitřního prostředí. U protist se tyto reakce projevují velice často právě jako změny směru nebo rychlosti pohybu. Podle odpovědi rozdělujeme pohyby podmíněné podnětem na kineze, taxe a tropizmy. Ke **kinezi** dochází v případě, kdy buňka zjišťuje gradient určitého podnětu (koncentrace chemické látky, teplotní gradient atd.) v čase. Princip kineze, tj. změna pohybu bez protstorové orientace ke zdroji podnětu, je u protist stejný jako u prokaryot (viz kap. 3.1 str. 37). Oproti prokaryotům jsou eukaryota schopna měnit nejen směr, ale i rychlost pohybu. **Taxe** je orientovaný pohyb ke zdroji (pozitivní taxe) nebo od zdroje (negativní taxe) v případech, kdy je buňka schopna rozeznat směr podnětu (nejčastěji světla, gravitace nebo elektrického pole). Příjem a zpracování podnětů se liší



Obr. 3-7 Změny chování způsobené světlem. a – kineze, během působení podnětu se zvyšuje rychlost plavání, buňka uteče ze světla. b – kineze, v osvětlené plošce jsou častější změny směru pohybu, buňka se udrží na osvětleném místě. c – pozitivní taxe, buňka změni směr ke zdroji světla. d – šoková reakce, buňka se lekne světla a zvolí jiný směr pohybu. Podle Hausmann *et al.* (2003), upraveno.

pro fotosyntetické druhy je nezbytné udržet se v oblasti (hloubce) s optimální intenzitou světla. Většina bičíkatých fotosyntetických eukaryot má ve svém plastidu stigma – červenou skvrnu. Stigma může samo o sobě fungovat jako fotoreceptor – čidlo intenzity světla. U krásnooček leží fotoreceptor na bázi bičíku. Jak buňka při pohybu rotuje kolem své podélné osy, stigma periodicky zastihuje fotoreceptor a buňka je schopna vnímat směr, odkud světelné paprsky přicházejí.

Několik typů orientovaných pohybů vzniká jako reakce na mechanické podněty – gravitaxe (reakce na gravitaci), reotaxe (reakce na proud), tigmotaxe (reakce na dotyk). Všechny tyto taxe mohou být pozitivní i negativní. Zvláštním a poněkud nepřírodným jevem je u prvoků galvanotaxe. Protéká-li prostředím stejnosměrný proud, část buňky blíže ke katodě je depolarizována a část buňky blíže k anodě je hyperpolarizována. To ovlivňuje i činnost bičíků (řasinek). Buňky různých druhů prvoků reagují na proud různě:

podle taxonomické příslušnosti i podle typu signálu a jejich princip na molekulární úrovni často není dosud znám.

Časté jsou reakce na různé chemické látky. Predátoři pozitivně reagují na látky produkované do okolí jejich kořistí. Kořist zase reaguje na látky vylučované predátory. Protista vylučují i různé feromony. Jednotlivé améby hlenek rodu *Dyctiostelium* jsou při shlukování a tvorbě plodniček lákány cAMP (cyklickým adenosinmonofosfátem), který samy produkují. Sexuální feromony k sobě lákají potenciální pohlavní partnery. Látkám, které prvoky odpuzují, se stejně jako u živočichů říká repelenty.

Mnozí prvoci reagují pozitivně i negativně na světlo. Obzvlášt

některé plují ke katodě, jiné k anodě, některé dokonce kolmo na spojnicí elektrod.

3.2.9 Evoluce pohybu u jednobuněčných organismů

Bičíky eukaryotního typu a schopnost tvorby pseudopodií, související s fagocytózou, jsou u eukaryot obecně rozšířeny. Jsou to dokonce jedny ze základních znaků odlišující Eukaryota a Prokaryota. Proto badatele zabývající se vznikem eukaryot (eukaryogenezí) zajímá původ eukaryotických pohybových struktur a pohyb prvních eukaryot. Protože doba, která uplynula od vzniku eukaryot i bičíků se počítá na miliardy let, informace o proběhlých dějích zachované v buněčných strukturách i v genomu jsou již téměř setřené a žádná z hypotéz dosud nebyla patřičně ověřena.

Někteří autoři hledají původ bičíku v endosymbiotické události a domnívají se, že bičík vznikl z eubakterie, podobně jako mitochondrie a plastidy. Fakt, že bičíky ani centrioly neobsahují DNA, zde není na škodu, protože ani některé mitochondrie nemají vlastní genom. První taková hypotéza, která se objevila, spojuje původ bičíku se samotným vznikem eukaryotické buňky a jádra (eukaryogenezí). Eukaryotní organizmus měl vzniknout symbiózou termoacidofilní archebakterie (podobné dnes žijícímu rodu *Thermoplasma*) a spirochéty (gramnegativní eubakterie). Archebakterie chránila pomocí produktů svého metabolismu obligátně anaerobní spirochetu před účinky kyslíku a spirocheta se jí odvděchovala tím, že s ní hýbala, a archebakterie se snáze dostala ke zdrojům síry, kterou potřebovala. Genom spirochety se měl přesunovat do genomu archebakterie a soužití mělo nabývat na komplexitě. Postupně tak měl vzniknout primitivní eukaryotní organizmus s karyomastigontem a bez mitochondrií. Jiná hypotéza vzniku eukaryotického bičík si všímá epixenozomů. Epixenozomy jsou útvary na povrchu nálevníků rodu *Euplotidium* funkčně nahrazující extruzomy (slouží k obraně před predátory). Nejsou však v cytoplasmě, ale na povrchu nálevníků a jde vlastně o symbiotické eubakterie ze skupiny Verrucomicrobia. Epixenozomy obsahují mikrotubuly a dlouho nebylo jasné, jak se do nich mikrotubuly dostaly, když prokaryota vlastní mikrotubuly nemají. V genomu jejich volně žijícího příbuzného, rodu *Prostheco bacter*, však byly nalezeny geny pro α i β tubulin (nemáme na mysli FtsZ, viz kap. 2.3.1 str. 35) a je proto možné, že tubuliny jsou ve skutečnosti eubakteriálního původu. Bičík mohl být původně epixenozomem, sloužil by k obraně hostitelské buňky a teprve později získal pohybovou funkci.

Přestože symbiogenetické hypotézy vzniku mitochondrií, plastidů a dokonce i samotné eukaryotické buňky jsou dnes dosti uznávané, většina badatelů vykládá vznik bičíku jinak. Oproti symbiogenetickým hypotézám předpokládají dnes více uznávané hypotézy endogenního vzniku, že bičíky vznikly z již existujících cytoskeletárních struktur eukaryotických buněk. Významná je souvislost bičíku a dělicího vřeténka, které je u některých protist přímým pokračováním bazálního tělíska. Centriola (pokud je přítomna) je homologická s bazálním tělískem. Jestli má mikrotubulární košík amoebozoí vyrůstající z bazálního tělíska něco společného s dělicím vřeténkem, není známo. Je jisté, že o původu bičíku eukaryot víme velice málo a je zde stále mnoho prostoru pro spekulace.

3.3 Pohyb buněk mnohobuněčného organismu

O pohybech v rámci mnohobuněčného organismu by se dalo napsat mnoho, vždyť mnohobuněčné organismy nejsou v žádném případě statické či neměnné struktury. Některé buňky se pohybují aktivně (takovému pohybu pak říkáme migrace), některé pasivně pomocí krevního oběhu. K nejmohutnějším migracím buněk dochází v zárodečném vývoji živočichů, obratlovců i bezobratlých, ale i v dospělosti mají migrace buněk nezastupitelný význam, ať už při hojení tkání nebo při rozmnožování – jinou než pohyblivou spermii si přece málokdo dokáže představit. V této brožuře se kvůli nedostatku místa budeme hlouběji zabývat pouze migracemi buněk u obratlovců. Pro úplnost se zmíníme také o pohybech orgánů a krevním oběhu.

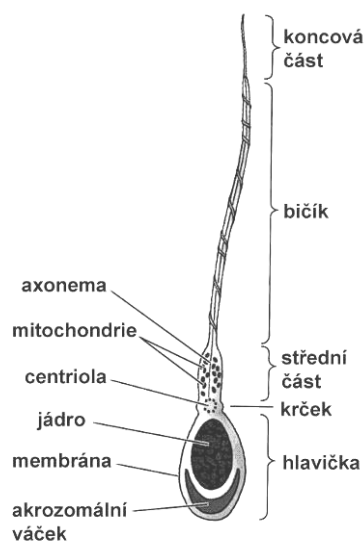
Donedávna se předpokládalo, že buňky rostlinného těla vzhledem k mohutné buněčné stěně nemají schopnost migrace v rámci organismu. V poslední době bylo však i toto dogma vyvráceno, ukázalo se, že buněčné migrace se uplatňují i v životě rostlin. Mnohé objevy na tomto poli nás určitě ještě čekají.

3.3.1 Spermie

Samčí pohlavní buňky jsou bezesporu nejpohyblivější buňky, jaké mnohobuněčné organismy mají. Z morfolgie spermií je zřejmé, že této vysoké pohyblivosti musely mnoho obětovat. Vždyť kromě organel nezbytných pro pohyb a přenos genetické informace jim mnoho jiného nezbylo.

Spermie se skládá z hlavičky, krčku, střední části, bičíku a koncové části. **Hlavička** obsahuje jádro s haploidní genetickou informací a akrozomální váček. Tento váček je plný enzymů, které se uplatní při pronikání spermie do vajíčka. Ve **střední části** spermie jsou mitochondrie, které dodávají energii (v podobě ATP) potřebnou pro pohyb spermie. V hlavičce ani krčku nezbyvá téměř žádná cytoplazma ani další organely obvyklé u eukaryotních buněk (endoplazmatické retikulum, Golgiho systém), to vše bylo během vývoje spermií eliminováno.

Bičík spermií je **mikrotubulární** struktura. Bičík je pokrytý plazmatickou membránou a uvnitř se ukrývají komplexní proteinové struktury – **axonema** neboli osní vlákno. V centru axonematu jsou dva mikrotubuly, ty jsou obklopené devíti dvojicemi mikrotubulů (uspořádání 9 + 2). Všechny tyto mikrotubuly vycházejí z centriolu přítomného v krčku. Mikrotubuly jsou navzájem propojeny molekulárním motorem **dyneinem**, který dokáže energii uloženou v ATP přeměnit na pohyb. Vzájemné posuny dvojic mikrotubulů vůči sobě pak způsobují vlnění bičíku a díky tomuto vlnění spermie plave. Dynein je nepostradatelný pro schopnost pohybu spermií. Samci myši s nefunkčním genem pro dynein jsou sterilní, protože jejich spermie jsou nepohyblivé. Tyto



Obr. 3-8 Lidská spermie
Dle Gilberta (2000).

myši mají také další poruchy, například mají nepohyblivý řasinkový epitel v dýchacích cestách a jsou proto vnímavější k průduškovým infekcím.

Box 3-1 Vlak lásky u myšic

Víte, že spermie myšice lesní tvoří „vlak lásky“? Na hlavičce má každá spermie háček, kterým se zachytí za bičík jiné spermie. Tisíce spermií dohromady tak tvoří jakýsi svazek – vlak, kterým putují dohromady za svým cílem. Tento vlak lásky dosahuje mnohem vyšší rychlosti pohybu než osamocený plavec.

K čemu to? Myšice jsou velmi promiskuitní a tak se soutěž o vajíčka nepořádá mezi spermii jednoho samce, ale mezi spermii různých samců zároveň. Jenom samec s nejrychlejšími spermii bude otcem potomstva, což je samozřejmě podstatné. A tak spermie každého samce dokonce kooperují, jen aby předešly závodníky z konkurenčních stájí.

Spermie jsou tvořeny v semenotvorných kanálcích varlat. Do ejakulace jsou skladovány v nadvarlatech. Zralé spermie jsou však pohybově inaktivní, jejich pohyb je aktivován až před oplozením vzhledem k omezenému množství jejich energetických rezerv. Dlouhou cestu k vajíčku urazí spermie ani ne tak vlastní silou, jako díly stahům hladké svaloviny dělohy a vejcovodů. Po ejakulaci se za 15 – 20 minut sperma zkapalňuje a spermie již nejsou omezeny v pohybu. Další událost, která zvýší pohyblivost spermií, je **kapacitace**. Sekret vylučovaný v samičím pohlavním traktu působí na spermie, například zvýší vstup vápenatých iontů do buňky spermie, čímž je pohyblivost aktivována. Kapacitace však především umožní vylití akrozomálních enzymů, bez něhož by neproběhlo oplození. Rychlost pohybu aktivované lidské spermie je asi 40 mm za minutu.

U obratlovců se vyskytují jen bičíkaté spermie. Tento typ je také nejrozšířenějším typem u bezobratlých. U některých ryb a obojživelníků je po celé délce spermie vyvinuta undulující membrána (viz kapitola 3.2.1 str. 40). Pohybová přizpůsobení spermií závisí samozřejmě na typu oplození. Spermie vypouštěné do vody nemají příliš velké energetické zásoby, zato jich bývá velké množství. U živočichů s vnitřním oplozením jsou obvyklé spermie schopné pohybovat se dlouho, ale také vydržet dlouho v inaktivním stavu.

3.3.2 Migrace buněk v těle

Migrace buněk je děj nepostradatelný pro zárodečný vývoj i fungování dospělého organismu. Poruchy migrace buněk mohou mít fatální následky. V porušené migraci buněk má původ řada vývojových vad. Po celý život jsou různé migrující buňky důležité pro správný průběh imunitní odpovědi nebo hojení ran. Migrace buněk však také přispívá k řadě patologických procesů, například k závažnosti zhoubných nádorů.

3.3.2.1 Mezibuněčná hmota

Mezibuněčná hmota je pro migrující buňky něco jako lešení. Ale co víc, zároveň funguje jako ukazatel směru, kam jít, i jako signál, kdy zastavit a co udělat potom. Buňky mají na svém povrchu řadu receptorů, kterými se na mezibuněčnou hmotu nejen vážou, aby po ní mohly „šplhat“, ale také vnímají

její složení a vyhodnocují pak signály, které jim mezibuněčná hmota poskytuje. Migrující buňky jsou dokonce schopny pomocí specializovaných enzymů mezibuněčnou hmotu štěpit a tak si „probourat“ cestu.

Mezibuněčná hmota se skládá z makromolekul vylučovaných buňkami do okolí, a to různých proteinů a polysacharidů. Základní složky mezibuněčné hmoty jsou vláknité proteiny (kolagen), glykosaminoglykany a různé glykoproteiny. Kolagen a další vláknité proteiny dávají mezibuněčné hmotě pevnost, glykosaminoglykany (speciální polysacharidy, často bývají připojené na proteiny) pružnost (vážou velké množství vody a tvoří tak gel) a ostatní glykoproteiny pomáhají buňkám připojit se na mezibuněčnou hmotu.

Různé specializované glykoproteiny mezibuněčné hmoty jsou pak zodpovědné za signalizaci pro migrující buňky. Příkladem je **fibronectin**, velký dimerní glykoprotein. Díky fibronektinu jsou zárodečné buňky schopny domigrovat do základů gonád, jdou takřka po fibronektinové stezce.

3.3.2.2 Jak buňka migruje?

Nejprve buňka přijme signál, že je třeba vydat se na cestu určitým směrem. Pak se ve směru pohybu prodlouží, jako by vysunula „nohu“. Na konci tohoto výběžku pak vytvoří adhezní místo, přichytí se k povrchu. Na opačném konci buňky, dalo by se říci „vzadu“, jsou pak adhezivní místa zrušena a buňka se zase zkrátí, kontrahuje. Tímto procesem došlo k posunutí v kýženém směru a proces se může opakovat zase od začátku (viz kap. 2.2.5.3 str. 23).

Pro vazbu k fibronektinu mají buňky zvláštní transmembránové receptory **integriny**. Uvnitř buňky jsou integriny napojeny na cytoskelet, konkrétně aktinová filamenta. Mikrofilamenta jsou také tím motorem, díky kterému je buňka schopná prodloužit se ve směru pohybu a pak se zase zkrátit. Takto je adheze k mezibuněčné hmotě přímo propojena s cytoskeletem. Vazba integrinů na fibronectin má pro buňku také signální funkci, odpověď na tento signál však není jednoznačně daná, záleží na dalším „kontextu“.

Leukocyty mají na svém povrchu další typ adhezních molekul – **selektiny**. Tyto transmembránové proteiny se vážou k cukerným strukturám na buňkách cévního endotelu. Tento typ adhezivity se uplatňuje při pronikání leukocytů z krevního oběhu do poškozených tkání (viz kapitola 3.3.2.4 str. 52).

3.3.2.3 Migrace buněk v zárodečném vývoji obratlovců

Během zárodečného vývoje obratlovců má migrace buněk nezastupitelný význam, a to již v nejranějších stádiích. Významným dějem, který by bez migrace buněk neproběhl, je gastrulace. Při ní se z dosud poměrně homogenní hmoty buněk vytvářejí tři zárodečné listy (ektoderm, entoderm a mezoderm) a dochází tedy k první závažné diferenciaci buněk embrya. U každé skupiny obratlovců je mechanismus gastrulace trochu jiný, ale jedno mají společné – mohutnou migraci buněk, téměř by se dalo říci, že buňky cestují „tam a zase zpátky“...

Prekurzory pohlavních buněk – prapohlavní buňky – se nevytvářejí přímo v základech pohlavních žláz (gonád), tedy vaječníků či varlat. Naopak, tyto prapohlavní buňky musí z místa svého vzniku urazit dalekou cestu do budoucí gonády velmi brzy během zárodečného vývoje. Po osídlení do té doby nijak nediferencovaného základu gonády se teprve gonáda začne vyvíjet samčím či samičím směrem. Místa vzniku prapohlavních buněk jsou u různých skupin obratlovců různá. U obojživelníků je to zadní část střeva, u savců extraembryonální mezoderm. U ptáků se zárodečné buňky dostávají do gonád krevním oběhem, u obojživelníků a savců vlastní aktivní migrací.

Vůbec nejúčelnějším příkladem důležitosti migrace buněk během zárodečného vývoje obratlovců jsou buňky neurální lišty. Neurální lišta se vytváří během neurulace, tedy tvorby neurální trubice. Neurální trubice je budoucí mícha a mozek a leží tedy v podélné ose těla embrya. Mezi neurální trubicí a povrchoým ektodermem jsou buňky neurální lišty, které zbyly z ektodermu po uzavření neurální trubice a mají původ v okrajích neurální ploténky (viz Box 3-2). Tyto buňky ovšem na svém místě dlouho nevydrží, téměř ihned si sbalí pomyslný raneček a vydají se na dlouhou či kratší pouť.

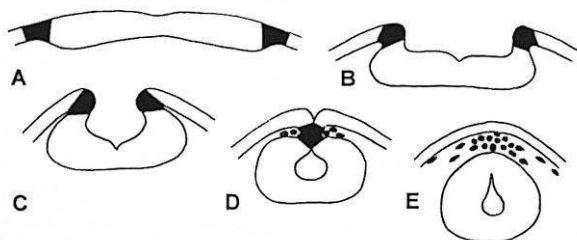
Box 3-2 Neurulace

Neurulace je děj, při kterém se tvoří z dosud jednolitého ektodermu (zárodečný list na povrchu těla) neurální trubice a neurální lišta. Nejdříve se vytvoří tlustší oblast ektodermu (neurální destička) v budoucí ose těla, posléze se okraje této destičky (neurální valy) začnou zvedat a zbytek naopak zanořovat, až dojde ke splynutí neurálních valů a pod povrch těla se odškrtí dutá neurální trubice. V místě odškrcení trubice se diferencuje masa buněk – ona neurální lišta. Neurální trubice i neurální lišta jsou tedy ektodermálního původu.

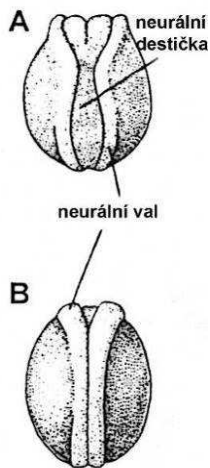
Kam cestují? Dá se říci, že do celého těla. Jejich cestu lze někdy sledovat podle pigmentových stop, které za sebou zanechávají, protože řada z těchto buněk dá vznik pigmentovým buňkám. Až budete kuchtat rybu, všimněte si, jestli nemá pigmentovanou pobříšnici. Pigmentové buňky v pobříšnici jsou zapomenutí poutníci z neurální lišty. Z buněk neurální lišty tedy pocházejí pigmentové buňky v celém těle, ale i některé kosti obličeje, část srdce,

řada nervových ganglií, dřev nadledvin, gliové buňky a řada dalších tkání. Buňky neurální lišty jsou na začátku svého vývoje velmi plastické co do další

diferenciace, dají vznik histologicky naprosto odlišným tkáním (nervová versus kostní tkáň). Také jejich schopnost migrace je značná a zároveň velmi složitě regulovaná. Při poruše migrace buněk neurální lišty vznikají závažné vývojové vady, jako příklad můžeme uvést poruchy pigmentace nebo časté poruchy srdeční funkce.



Obr. 3-9 Neurulace a vznik neurální lišty
A – vznik neurální destičky, B, C – uzavírání neurální trubice, D, E – vznik neurální lišty (tmavě). Dle Ročka (2002)



Obr. 3-10 Neurulace
A – fáze před uzavřením neurálních valů
B – fáze po uzavření neurálních valů

U člověka bylo prokázáno, že buňky plodu migrují do těla matky, usazují se v různých tkáních a přijímají funkce těchto tkání (to však pravděpodobně platí pro všechny savce). Tak se každá žena během těhotenství mění na chiméru, mozaiku buněk s odlišným genetickým materiálem. Čeká-li žena chlapečka, má pak část buněk jejího vlastního těla chromosom Y.

3.3.2.4 Migrace buněk v životě dospělého organismu - zánět

V místě poškození tkáně a tedy vzniku zánětu se z poškozených buněk uvolňují různé signální molekuly, které kromě dalších projevů vyvolají také přísun fagocytů a lymfocytů (souhrnně leukocytů). Dojde ke zvýšení adhezivity cévní výstelky (endotelu) v okolí poškození a fagocyty jsou tak "vychytávány" z krve. Po zachycení na cévní stěnu fagocyty pronikají mezi buňkami endotelu do tkáně, v níž se pak aktivně pohybují směrem k místu zánětu. Zde splní svou úlohu, tedy fagocytují cizí tělíčka (nejčastěji bakterie nebo části poškozených buněk). Produkují také další signální molekuly a tím „zesilují poplach“. Pak na místě zahynou (neutrofilové) nebo se vydávají na další cestu (makrofágy, lymfocyty), aby zprostředkovaly systémovou imunitní odpověď. Tato cesta vede do lymfatických orgánů, tedy do mízních uzlin nebo do sleziny, a cestující buňky se „svezou“ krevním oběhem.

3.3.3 Jiné pohyby v rámci mnohobuněčného organismu

3.3.3.1 Krevní oběh u člověka

Krev může plnit své četné funkce jen tehdy, jestliže nepřetržitě cirkuluje organismem. To zabezpečuje srdce – dvě spojená čerpadla. Jedno čerpadlo – pravá polovina srdce – žene krev k okysličení do plic. Druhé čerpadlo – levá polovina srdce – žene krev do celého těla. Každé čerpadlo se skládá z předsíně a komory. Při pumpování krve se rytmicky střídají diastola (uvolnění svaloviny, komory se plní krví) a systola (krev je stažením srdeční svaloviny vypuzována do velkých tepen, z pravé komory do plicnice a z levé komory do aorty). Systola předsíní předchází systole komor, tak předsíně pomáhají plnit komory. Mezi předsíněmi a komorami jsou cípate chlopně, mezi komorami a tepnami poloměsíčné chlopně, obojí dovolují pouze jednosměrný tok krve.

Cévy spolu se srdcem tvoří krevní oběh. Z hlediska zajištění krevního oběhu mají cévy různé funkce. **Pružník** tvoří velké elastické cévy, které mají význam v přeměně nárazového toku krve na kontinuální (aorta). **Rezistenční cévy** určují přítok krve k orgánům a tkáním. Mohou aktivně měnit průsvit, jejich stěna obsahuje značný podíl hladké svaloviny. Kromě malých tepének (arterioly) sem patří také malé žíly (venuly), ty svým průsvitem vlastně regulují kapilární tlak. **Prekapilární sfinktery** jsou konečné úseky předkapilárních tepének, které rozhodují o průtoku krve jednotlivými kapilárami. **Kapiláry**

představují styčnou plochu mezi krví a tkání, nemají schopnost aktivní kontrakce. **Arteriovenózní zkratky**, jsou-li otevřeny, poskytují zkratku mezi tepnou a žílou. Mají schopnost kontrakce, takže krev jimi protékat může a nemusí. **Kapacitní cévy** jsou velké žíly, slouží při své výrazné roztažnosti jako rezervoár, který vyrovnává stále se měnící průtok krve různými tkáněmi.

Průchod krve kapilárami je doprovázen tvorbou tkáňového moku. Tkáňový mok se tvoří filtrací skrz stěnu kapiláry na jejím začátku, vystoupení tekutiny z kapiláry do tkáně je poháněno vysokou koncentrací rozpuštěných bílkovin ve tkáňovém moku. Na konci kapiláry se však prudce snižuje krevní tlak uvnitř kapiláry a tkáňový mok se proto vstřebává zpět do krve (je tažen nízkým tlakem spolu s odpadními produkty metabolismu. Filtrace ven z kapiláry mírně převažuje nad reabsorpcí a přebytečná tekutina z tkáně – tkáňový mok – je odváděna lymfatickými cévami.

3.3.3.1.1 Lymfatický systém

Lymfa (míza) pochází z tkáňového moku, její složení je podobné složení krevní plazmy, ale obsahuje méně bílkovin. Vstup lymfy do lymfatických kapilár je zajištěn tlakem tkáňového moku. Proudění lymfy je poháněno kontrakcemi stěn lymfatických cév, pohyby kosterního svalstva, dýchacími pohyby hrudníku, střevní peristaltikou a činností srdce, díky němuž je míza „nasávána“ do krve. Pohybu mízy správným směrem napomáhají také chlopně v cévách. Stejně mechanizmy se uplatňují při návratu krve do srdce žilním systémem. Mízní cévy se spojují v hrudní mízovod, který odvádí mízu z dolní poloviny těla, levé poloviny hrudníku, krku a hlavy. Zbytek mízy je odváděn pravostranným mízním kmenem. Oba mízovody ústí na počátku horní duté žíly.

3.3.3.2 Pohyby gastrointestinálního traktu

Pohyby gastrointestinálního traktu mohou mít funkci mísící nebo posunující. Mísící pohyby zahrnují místní zaškrcování střeva ve vzdálenostech 10 – 20 cm a kývavé pohyby střeva. Posunovací funkci plní peristaltické pohyby, což jsou vlny kontrakcí cirkulární svaloviny střeva probíhající po celém průběhu tenkého i tlustého střeva od žaludku po konečník.

Polykání je složitý děj, z části reflexní a zčásti řízený vůlí. Vyžaduje přesnou koordinaci mnoha svalů. Na polykací reflex bezprostředně navazují peristaltické pohyby jícnu, které sousto tlačí do žaludku. V žaludku je potrava mechanicky zpracována a trávena, v menší míře dochází ke vstřebávání. Peristaltické pohyby a zaškrcování žaludku zajistí rozmělnění tráveniny. Posun tráveniny do dvanáctníku je přesně regulován.

Zvracení se u některých savců vyvinulo jako ochranný reflex, který má odstranit ze žaludku (někdy až z tenkého střeva) nebezpečné látky. Příznakem blížícího se zvracení je nevolnost, slinění, bledost. Při zvracení bránice zvýší tlak na žaludek, jehož obsah je vtlačěn do jícnu. V žaludku i jícnu se objeví antiperistaltické pohyby. Otevírá se horní svěrač jícnu (a uzavírá vstup do hrtanu) a trávenina je vypuzena ústy ven. Centrum pro ovládání zvracení se nachází v prodloužené míše. Vyvolat je může přeplnění žaludku, požití toxických látek, dráždění sliznice hltanu, dráždění rovnovážného orgánu a různé psychické podněty.

Průjem je vlastně také obrannou reakcí, která má vypudit dráždivé prvky (toxiny, bakterie) ven z těla. Při průjmu dochází kromě silné aktivace posunujících peristaltických pohybů i k sekreci vody a solí za účelem odplavení střevního obsahu.

V tlustém střevě se velké peristaltické pohyby objevují 1 – 3krát denně. Jinak je obsah tlustého střeva promícháván a pomalu posunován speciálním dějem – haustrací. Při ní je střevo současně zaškrceno cirkulární svalovinou na dvou místech několik cm od sebe a objeví se dočasná výduť – haustrum. Haustrace je přerušena při velkých peristaltických pohybech. Defekace probíhá reflexivně, je však iniciována otevřením zevního konečnickového svěrače ovládaného vůlí.

3.3.3.3 Řasinkový epitel

Řasinky (cilie) jsou struktury velmi podobné bičíkům, ale kratší. V jejich středu je také axonema, díky kterému se řasinky pohybují. Vyskytují se na buňkách řasinkového epitelu v dýchacích cestách a ve vejcovodech. Řasinky se synchronizovaně pohybují jedním směrem (jako by zametaly) a tím posunují hlen na povrchu epitelu žádaným směrem. V dýchacích cestách takto posunují hlen spolu s částčkami prachu a bakteriemi směrem ven k hltanu. Ve vejcovodech řasinkový epitel žene vajíčko směrem od vaječníku k děloze. Stejně cilie mají také vláskové buňky Cortiho orgánu a statokinetického ústrojí.

4 Pohyby vyšších rostlin

Začátky výzkumu pohybů rostlin položil Darwin (1865) svou prací o ovíjivých rostlinách. Většina rostlin je během svého života pevně fixována k podkladu (výjimkou jsou některé vodní rostliny), přesto však i u rostlin můžeme mluvit o pohybu. Nenajdeme zde sice tolik rozličných forem jako u živočichů, přesto se rostliny orientují v prostoru, reagují na změny podmínek prostředí a rozšiřují se na nová území. Pohyb rostlin se liší svým charakterem od pohybu jiných organismů. Většinou se nejedná o aktivní pohyb celých jedinců, ale pouze o pohyb určitých částí rostlinného těla. Vlastní pohyb v pravém slova smyslu u rostlin představují fyziologické procesy způsobující natáčení rostlinných orgánů během růstu, které rostlině umožňuje reagovat na změny v okolním prostředí (a tím např. zlepšit výživu) či vůbec přežít. Takový pohyb rostlin je dán především změnou směru či rychlosti růstu. V rostlinném těle neexistuje obdoba živočišné nervové soustavy, růst je regulován zejména rostlinnými hormony. Rovněž se uplatňuje přenos signálů pomocí biochemických či biofyzikálních změn na membránách buněk. Rozšiřování rostlin do větších vzdáleností je u rostlin umožněno pasivním pohybem, kdy jsou rostlinné části rozšiřovány cizími činiteli. Pasivní pohyb má velký význam pro rozmnožování rostlin a pro jejich osídlování nových míst.

Je třeba zdůraznit, že v poslední době se podařilo vyvrátit řadu dříve uznávaných teorií a mechanismy některých pohybů ještě nebyly uspokojivě vysvětleny. Proto je třeba mít na paměti, že zde použité dělení pohybů a definice jednotlivých kategorií jsou jen jedním z možného pojetí této problematiky. Jako výchozí rozdělení pohybů rostlin použijeme vymezení aktivních a pasivních pohybů, které se liší jak mechanismem, tak i úlohou, kterou hrají v životě rostliny.

4.1 Aktivní pohyby

Za aktivní pohyb rostlin považujeme pohyb rostlinných částí (i odumřelých), který vzniká čistě na základě fyzikálních principů a pohyb bezprostředně související s růstem rostliny. V prvním případě se jedná o tzv. fyzikální pohyby, ve druhém případě o pohyby vitální.

4.1.1 Fyzikální pohyby

Fyzikální pohyby mohou mít různý charakter a podle typu fyzikálních reakcí rozlišujeme pohyby hygroskopické (bobtnavé), kohezní, explozivní (mrštivé) a pohlcovací. Fyzikální pohyby můžeme zaznamenat jak na rostoucí rostlině, tak u odumřelých, neaktivních částí, které již ani nemusejí mít spojení z rostlinou, ze které pocházejí.

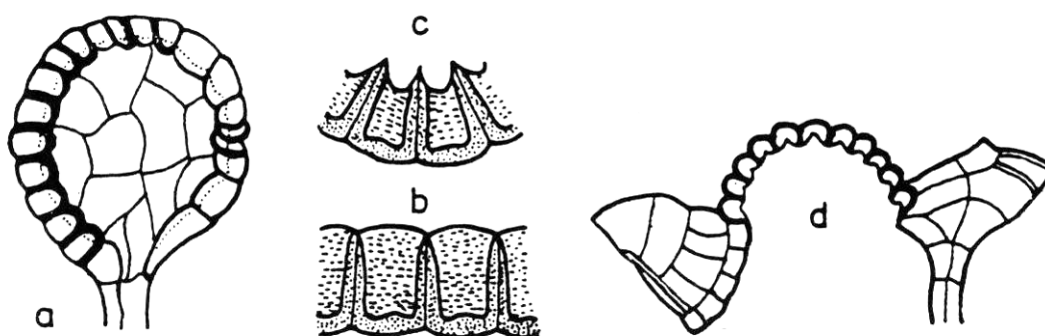
Prvním typem jsou hygroskopické pohyby, které vznikají změnou tvaru a objemu buněk vlivem nasávání a ztráty vody či díky bobtnavosti buněčné stěny. Slouží nejčastěji k rozšiřování spor či semen, dále se uplatňují např. při vadnutí rostlin. Příkladem hygroskopického pohybu je otvírání a zavírání šišek jehličnanů, kdy za vlhka nabobtná spodní strana plodních šupin a tím se šiška uzavře. Naopak za sucha se spodní strana šupin po odparu vody zkrátí a šiška se rozevře. Většinou okřídlená semena jehličnanů jsou tedy uvolňována za suchého

počasí, kdy se mohou rozšířit do větší vzdálenosti. Také rozmnožování přesliček je ovlivněno hygroskopickým pohybem. Vnější vrstva jejich výtrusů je tvořena 4 hapterami, což jsou pentlicovité útvary, které obtáčejí výtrus a při změně vlhkosti se rozplétají. Haptery se pak během hygroskopického pohybu vzájemně proplétají, což způsobí šíření výtrusů ve shlucích. To má velký význam pro rozmnožování, neboť výtrusy přesliček jsou odděleného pohlaví a šířením ve shlucích se zvyšuje pravděpodobnost, že rostlinky vyrostlé z výtrusů se v dospělosti budou moci pohlavně rozmnožit. Dalším příkladem hygroskopických pohybů jsou pohyby zubů na tobolkách mechů či tobolkách zvonku (*Campanula*) a silenky (*Silene*), které se za sucha vytáčejí ven od ústí tobolky, čímž umožňují uvolnění výtrusů či semen. Za vlhka naopak tobolku uzavírají. Vypadávaní semen je ovlivněno hygroskopickými pohyby také u lusků bobovitých rostlin (*Fabaceae*), jejichž chlopně se po puknutí šroubovitě stáčejí a umožňují tak uvolnění (štírovník růžkatý, *Lotus corniculatus*) nebo přímo vymrštění semen. Šroubovitý pohyb nalezneme také u dlouze osinkatých obilek kavylu (*Stipa*) z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*), které se při vysychání stáčejí, čímž zavrtávají obilku do země. U tohoto stepního druhu umožňuje takový pohyb zároveň ochranu proti požárům, kdy se obilky s rostoucí teplotou včas dostanou pod zem před příchodem vlastního požáru. Stejný druh pohybu se vyskytuje u dlouhého zobanu, který vybíhá z nažky pumpavy (*Erodium*). Dalším příkladem hygroskopického pohybu je rozevírání chmýru nažek pampelišky (*Taraxacum*) či pohyby zákrovních listenů zralých úborů pupavy (*Carlina*).

Kohezní pohyby jsou vyvolány přilnavostí (kohezí) molekul vody k vnitřní straně buněčné stěny. Na tomto principu je založeno otevírání sporangií (výtrusnic) kapradin. Sporangia mají po obvodu tzv. prstenec (annulus), složený z buněk jejichž dovnitř směřující buněčné stěny a stěny dotýkající se sousedních buněk jsou ztlustlé. S dozráváním výtrusů sporangium postupně ztrácí vodu a její přilnavost k buněčné stěně se tenké, ven směřující buněčné stěny začínají vchlipovat směrem dovnitř, čímž se k sobě dostávají okraje postranních buněčných stěn. Po obvodu sporangia tak vzniká tlak, kterým se buňky prstence napínají a to až do té míry, že dojde k natržení sporangia. K tomu dochází ve zcela specifickém místě zvaném stomum, kde je prstenec přerušen buňkami s neztlustlou buněčnou stěnou. Prstenec se pak ještě dále zkracuje, čímž dochází k jeho překlopení a výtrusy jsou tak uvolňovány do ovzduší (viz Obr. 4-1).

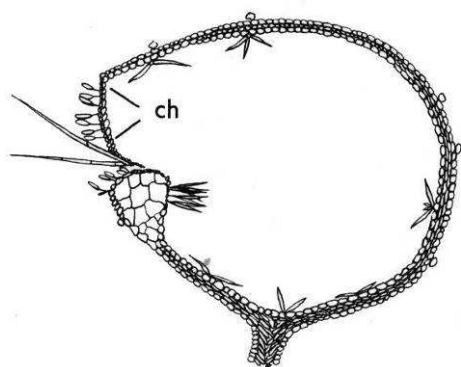
Podobně se kohezní síly uplatňují při otevírání zralých prašníků krytosemenných rostlin, kde úlohu prstence zastupují buňky endothecia (tak se nazývá vrstva buněk s charakteristickými ztlustlinami umístěná pod epidermis prašníku). Kohezními silami dochází rovněž ke svinování listů za sucha (např. u kostřavy, *Festuca*). Také krouťivý pohyb elater (mrštníků) jätrovek je příkladem kohezního pohybu. Elatery jsou sterilní buňky se spirálními ztlustněninami umístěné v tobolkách jätrovek, odkud svým pohybem vymršťují zralé spory.

Explozivní pohyby jsou vyvolané změnou vnitřního napětí buňky (tzv. turgoru), která vyvolá puknutí orgánu. Pohyb orgánu vzniká buď spontánně při změnách turgoru v buňce, nebo může být spuštěn dotykem. Příkladem jsou mrštiné pohyby zralých tobolek netýkavky (*Impatiens*), kdy se tobolka v kratičkém okamžiku rozdělí na pět chlopní a dochází k vymrštění semen. Známým příkladem je také uvolňování semen u rostliny s přiléhavým názvem tykvice stříkavá (*Ecballium elaterium*). U této rostliny se zralý, štětinatě chlupatý plod připomínající okurku po dotyku u stopky odlomí, čímž vznikne otvor, kterým jsou spolu s tekutým obsahem plodu vystříknuta semena. Osmotická hodnota buněk zralého plodu dosahuje vysokých hodnot (až 1,5 MPa) a semeno může být vymrštěno až do vzdálenosti 12 metrů.



Obr. 4-1 Kohezní pohyb výtrusnice osladiče (*Polypodium*); a) zavřená výtrusnice, vlevo buňky prstence naplněné vodou, vpravo dvě buňky stomia, uprostřed výtrusorodé pletivo; b) buňky prstence naplněné vodou; c) vchlipování blanky po ztrátě vody; d) prasklá výtrusnice. Podle Dostál et Dykyjová (1962).

Posledním typem fyzikálního pohybu, který zmíníme, je pohlčovací pohyb známý u bublinatky (*Utricularia*). Jedná se o masožravou rostlinu většinou volně vzplývající ve vodě, která chytá vodní bezobratlé. K tomuto účelu má vytvořeny na listových úkrojcích či na samostatných stopkách prýtu speciální pasti listového původu.



Obr. 4-2 Průřez měchýřkem bublinatky (*Utricularia*); ch= chlopeň. Dle Goebel z Libbert (1974).

Jedná se o měchýřkovité útvary (většinou o průměru několika milimetrů), které mají uvnitř po obvodu umístěné větvené trichomy, které umožňují vysávání vody z měchýřku, čímž vzniká v pasti podtlak. Měchýřek má otvor uzavírající se chlopní. Před otvorem jsou vně měchýřku umístěny citlivé štětinky, které po podráždění živočichem způsobí otevření chlopně směrem dovnitř a následkem vyrovnávání tlaků je živočich proudem vody vtažen do pasti (viz Obr. 4-2).

4.1.2 Vitální pohyby

4.1.2.1 Lokomoční pohyby

Lokomoční pohyby neboli taxy představují pohyby z místa na místo, kdy se rostlina či její část aktivně přesune jako jeden celek na jiné místo. Tento druh pohybu je mezi rostlinami hojně zastoupen u vývojově nižších forem rostlin (příkladem jsou některé zelené řasy). U vyšších rostlin se takto pohybují spermatozoidy mechorostů, kapradin a některých nahosemenných rostlin (např. jinanu dvoulaločného, *Ginkgo biloba*). Ve všech těchto případech je pohyb spermatozoidu zajištěn bičíky.

4.1.2.2 Ohyby

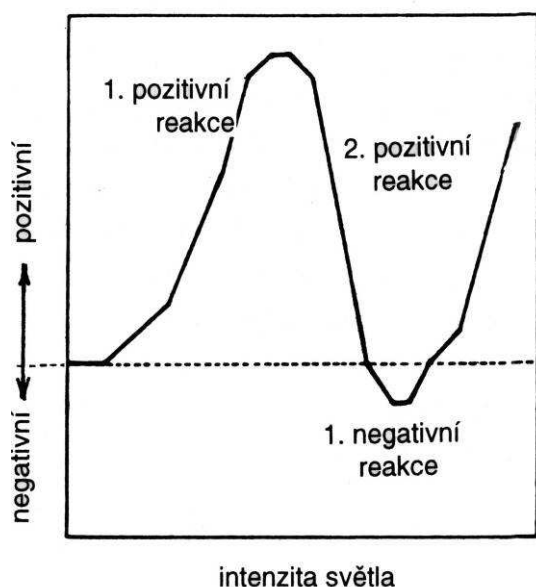
Ohyby tvoří stěžejní způsob aktivního pohybu rostlin, kdy se pohybují jednotlivé orgány. Ohyby vyvolané vnějším podrážděním označujeme jako paratonické, ohyby bez zřejmého vnějšího podráždění označujeme jako autonomní.

4.1.2.2.1 Paratonické ohyby

Paratonické ohyby se dělí na tropizmy, kdy je podrážděním určen i směr ohybu a orgán se pohybuje buď za zdrojem podráždění (pozitivní tropizmy) nebo od zdroje podráždění (negativní tropizmy) a nastie, kdy je reakcí na podráždění ohyb neorientovaný vůči zdroji podráždění.

4.1.2.2.1.1 Tropizmy

Tropizmy mohou být vyvolávány nejrůznějšími faktory prostředí, ve kterém rostlina žije. Na základě působícího faktoru rozlišujeme několik typů tropizmů. Pro vznik ohybu a určení míry zakřivení je přitom důležitá intenzita působení faktoru a tzv. prezentační doba, tj. doba, po kterou je orgán vystaven působení faktoru.



Obr. 4-3. Vliv zvyšující se intenzity světla na ohyb koleoptile ovsa (*Avena sativa*). Převzato z Šebánek et al.

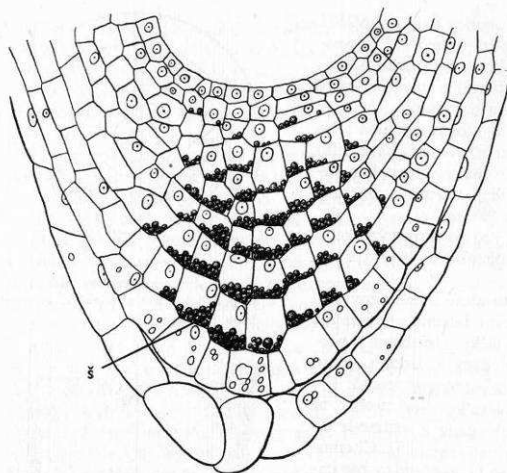
Ohyby vyvolané světlem označujeme jako fototropizmy. Podstatou těchto ohybů je reakce na jednostranné osvětlení orgánu, při kterém prodlužovací růst osvětlené a neosvětlené strany má rozdílnou rychlost, a tím vzniká ohyb. Pozitivní fototropismus, kdy se orgán ohýbá směrem ke zdroji světla je znám u koleoptilí trav (koleoptile = klíčnicí pochva v obilce trav obklopující základ budoucího prýtu) a u stonků většiny vyšších rostlin. Pro postranní větve lodyh je typický tzv. plagiotropismus, kdy růst má směr kolmý na zdroj světla. Negativně fototropní jsou kořeny, které však mohou být i necitlivé ke směru osvětlení.

Citlivost k jednostrannému osvětlení není u všech druhů stejná, a různé druhy reagují na změnu osvětlení v různé míře, např. listnáče jsou na rozdíl od jedle (*Abies*) citlivé. U druhů citlivých na míru osvětlení platí, že čím vyšší je intenzita jednostranného osvětlení, tím větší je ohyb, tj. tím větší je zakřivení orgánu. To však platí jen do určité míry. Například u ovsa (*Avena*) bylo zjištěno, že po dosažení určité hodnoty osvětlení dojde k negativnímu fototropizmu a následně nastane další pozitivně fototropická reakce, tj. růst je „klikatý“ (viz Obr. 4-3).

Rozdílná rychlost růstu osvětlené a neosvětlené strany je způsobena přesunem rostlinného hormonu auxinu, který se vlivem jednostranného osvětlení přesouvá na méně osvětlenou stranu, kde vyvolává rychlejší růst. U klíčících dvouděložných rostlin auxin vzniká v mladých listech a je transportován do stonku, kde způsobí ohyb. Při nerovnoměrném osvětlení vzniká ve větší míře ve více osvětlených částech. U koleoptilí trav je auxin syntetizován přímo v růstovém vrcholu. Dalšími rostlinnými látkami majícími podíl na pohybech rostlin jsou gibereliny a růstové inhibitory. Např. u slunečnice (*Helianthus*) bylo prokázáno nerovnoměrné rozložení těchto látek, kdy gibereliny se hromadily na neosvětlené straně, zatímco inhibitory růstu na straně osvětlené.

Významným faktorem ovlivňujícím růst rostlin je zemská tíže, gravitace. Ohyby, které vyvolává, se nazývají gravitropizmy (dříve geotropizmy). Jelikož intenzita gravitační síly je stále stejná, důležitým faktorem pro vyvolání gravitropizmu je pouze prezentační doba, tj. určitá minimální doba působení gravitace, která vyvolá ohyb. Např. u ovsa bylo zjištěno, že k ohybu dochází po 5 minutách vodorovného položení koleoptile. Hlavní kořen je pozitivně gravitropický, hlavní stonek negativně gravitropický. Postranní větve rostou zhruba kolmo na směr tíže a lodyžní i kořenové větve vyšších řádů nejsou zemskou tíží ovlivněné. Je zajímavé, že při pokusech s odstředivou silou byla gravitace přebita směrem odstředivé síly – lodyžky rostly proti a kořínky po směru odstředivé síly.

Při gravitropizmu se uplatňují buňky obsahující malá tělíska, která se přesypávají podle směru gravitační síly. Taková tělíska označujeme jako statolity,



Obr. 4-4. Průřez kořenovou čepičkou rukve (*Rorippa*); š= škrobová zrna. Převzato z Guttenberg (1952).

buňky tato tělíska obsahující se nazývají statocysty. Nejčastěji slouží jako statolity plastidy obsahující škrob (amyloplasty, viz Obr. 4-4).

Na zemskou tíži reagují také tělíska Golgiho aparátu. Největší význam pro gravitropizmus byl však vždy přisuzován amyloplastům.

Protože amyloplasty jsou umístěné v kořenové čepičce, byl za důkaz důležitosti amyloplastů považován fakt, že kořen po odříznutí kořenové špičky ztrácí citlivost k zemské tíži. V gravitropizmu se

však musejí uplatňovat i jiné látky či tělíska, neboť mutanti kukuřice (*Zea*) a huseníčku (*Arabidopsis*), kteří neobsahují škrob, na gravitaci reagují jako ostatní rostliny. Také háčkovité ohyby klíčnicích rostlin jsou vyvolané zemskou tíží, která způsobuje nerovnoměrné rozložení auxinu. Vliv gravitace je patrný také u ovíjivých rostlin, jejichž kroužící vrcholy jsou negativně gravitropické a zároveň laterálně gravitropické. Při laterálním gravitropizmu vnější strana ohnuté části roste rychleji než strana vnitřní. Klíčící rostliny fazolu (*Phaseolus*) nejprve rostou vzhůru, ale při určité velikosti se vrchol ohne do vodorovného růstu a posléze opět začne být negativně gravitropický a začne kroužit proti směru pohybu hodinových ručiček. Fazol zastupuje tzv. levotočivě ovíjivé rostliny, které jsou mezi ovíjivými rostlinami běžnější. Mezi pravotočivě ovíjivé rostliny, kroužící ve směru chodu hodin, patří např. chmel (*Humulus*).

U ovíjivých rostlin, respektive u rostlin s úponky (např. rostliny z čeledi bobovité, Fabaceae či tykvovité, Cucurbitaceae) se vyskytuje další druh pohybu a to tzv. tigmotropismus neboli haptotropismus. Podstatou tigmotropizmu je citlivost na jednostranný dotyk, kdy v kroužící úponce po dotyku dochází ke zkrácení růstu v místě dotyku a k prodloužení růstu na opačné straně, čímž se úponka ovíjí.

U kořenů bylo zjištěno, že jsou-li vystavené jednostranně působící vlhkosti, rostou ve směru zvyšujícího se vlhka. Tento pohyb označujeme jako pozitivní hydrotropismus. Ten může v suchých obdobích či na suchých stanovištích převládat nad gravitropizmem, a kořeny tedy mohou růst vlivem hydrotropizmu i směrem vzhůru.

Rostliny reagují také na jednostranné působení roztoků. Tento druh ohybu se nazývá chemotropismus. Příkladem pozitivního chemotropizmu je růst kořenů ve směru zvyšující se koncentrace $(\text{NH}_4)_3\text{PO}_4$ či růst pylové láčky k mikropyle vajíčka. Negativní chemotropismus představuje ohyb kořenů od směru působení NaCl.

V tropických lesích se vyskytuje řada tzv. epifytů. Jedná se o rostliny, které koření v zemi, ale aby se dostaly za světlem do vyšších partií lesa využívají jako podklad pro růst jiné rostliny, po kterých se pnou. U těchto rostlin se uplatňuje skototropismus, kdy tyto rostliny orientují svůj růst směrem do nejtemnějších míst. Zvyšují tak pravděpodobnost, že se dostanou ke kmeni stromu, po kterém se následně budou pnout. Příkladem skototropické rostliny je *Monstera gigantea*. Skototropismus nesmíme zaměňovat s negativním fototropizmem, kdy by rostliny rostly v úhlu 180° od jednostranného působení světla. Skototropické rostliny se ohýbají skutečně směrem k nejtemnějšímu místu, které se může vyskytovat v libovolném úhlu od zdroje světla. Předpokládá se, že po dosažení kmene se u epifytické rostliny začne uplatňovat pozitivně fototropický ohyb, ale uplatňovat se může i negativní gravitropismus či tigmotropismus, které způsobí ohyb a umožní tak růst za světlem.

Dalším rozlišovaným typem ohybů je tzv. traumatotropismus. Negativní traumatotropismus byl zaznamenán v případě jednostranného poranění kořene, kdy se v místě poranění zvýší intenzita růstu a tím se kořen odkloní od místa, kde bylo způsobeno poranění.

Experimentálně byla u rostlin zaznamenána také citlivost k elektrickému proudu a výsledný ohyb byl pojmenován jako elektrotropismus. Stonky a

koleoptile vystavené působení slabého stejnosměrného proudu jsou slabě pozitivně elektrotropické, kdežto kořeny reagují negativně elektrotropicky.

4.1.2.2.1.2 Nastie

Termínem nastie označujeme pohyby, které vznikají jako reakce na podráždění a nejsou orientované vůči zdroji podráždění. Mohou být vyvolány vnějšími i vnitřními faktory. Směr pohybu zde není určen směrem působení zdroje vyvolávajícího pohyb, ale je dán vnitřní stavbou reagujících struktur. Na rozdíl od tropizmů tedy zdroj vyvolávající pohyb nemusí působit jednostranně. Ohyb vzniká buď při rozdílné rychlosti růstu na protilehlých stranách ohýbajícího se orgánu, nebo na základě změny tlakového potenciálu v některých buňkách.

U květů mnoha rostlin se vyskytuje fotonastie, kdy je rozevírání a zavírání květů ovlivněno světelnými podmínkami. Rozevírání květu způsobuje rychlejší růst horní strany korunních či okvětních plátků, při rychlejším růstu spodní strany plátků se květy zavírají.

Květy některých druhů rostlin jsou však ovlivněné teplotou nikoli světlem. Takové rostliny označujeme jako termonastické. Patří mezi ně např. tulipán (*Tulipa*), u něž vnější buňky okvětních plátků rostou intenzivněji při nižších teplotách, vnitřní buňky naopak při vyšší teplotě. Následkem toho se při poklesu teploty prodlouží vnější strana okvětí a květ se uzavře.

Povahu růstové nastie může mít i reakce na dotyk podkladu u popínavých rostlin. Nazývá se tigmonastie a vyskytuje se např. u úponků posedu (*Bryonia*). Vrcholy úponků jsou citlivé na dotyk díky speciálním papilám.

Příklad růstové nastie představuje rovněž lapací mechanismus masožravé rostliny mucholapky (*Dionaea muscipula*). Vlastní růstová nastie se zde uplatňuje až při otevírání pasti, my si však nejprve vysvětlíme princip sklápování listů této zajímavé rostliny. Její list je rozdělen na dva díly, které se k sobě po podráždění hmyzem rychle přiklopí a během asi 0,5 s sklápnou jako past. Hmyz totiž podráždí senzorické chlupy na pokožce listu, čímž dojde ke změně akčního potenciálu na membránách buněk listu. Podráždění chlupů uvnitř pasti (tedy na svrchní straně listu) vyvolá napumpování H^+ do buněčných stěn vnějších buněk (tedy buněk na spodní straně listu). Náhlé uvolnění protonů způsobí, že pletivo v tomto okamžiku rychle absorbuje vodu z mezibuněčného prostor. Tím se vnější strana pasti roztáhne a past se uzavře. Otevírání se pak děje nastickým pohybem, pozvolným růstem vnitřní strany pasti, zatímco vnější strana neroste.

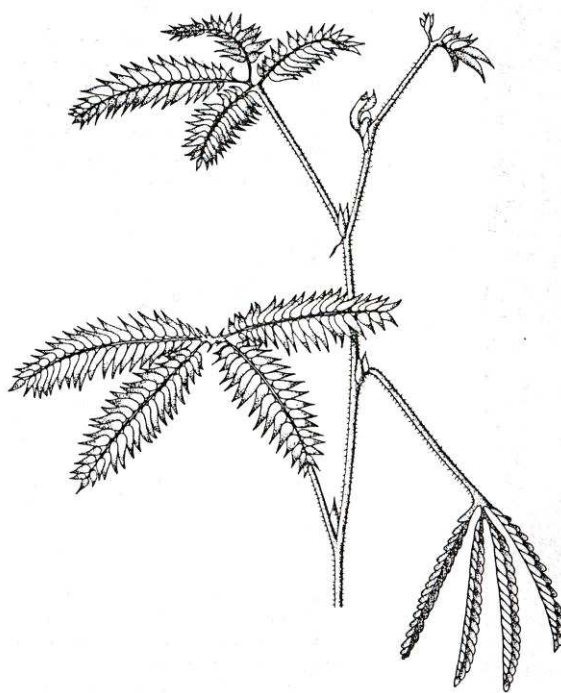
Mezi nastie vyvolané změnou turgoru řadíme pohyby svěracích buněk průduchů. Svěrací buňky jsou zároveň fotonastické a hydronastické, neboť v případě dostatečného množství vody se otevírají vlivem světla, nedostatek vody zase způsobí uzavření průduchů (viz Box 4-1).

Dalším typem turgorových nastí jsou nyktinastie (spánkové pohyby). Tyto pohyby souvisejí s fotoperiodizmem a většinou se jedná o pohyby v kloubových polštářcích v místech, kde přisedají listy či lístky. Např. čičorka (*Coronilla*) či jetel (*Trifolium*) na noc ohýbají lístky směrem vzhůru, zatímco šťavel (*Oxalis*) je sklání dolů. U fazolu jsou primární listy během dne namířeny vzhůru, v noci naopak směrem dolů. Pohyb je vyvolán změnou turgoru buněk

v kloubovém polštářku po působení auxinu. Spodní strana polštářku je citlivější na auxin, který zde zvýší propustnost buněk pro vodu a K^+ , což má za následek zdvihání listů.

Pohybová reakce na otřes se nazývá seizmonastie. Tento druh nastie byl studován zejména u citlivky (*Mimosa*). Její list je složen ze čtyř mnohojařmých lístků umístěných na dlouhém řapíku. Za normálních podmínek jsou listy odstálé od lodyhy a lístky i lístečky jsou rozložené v horizontálním postavení. Po otřesu se vždy dva protilehlé lístečky jednoho jařma zvednou k sobě, postupně další a další dvojice se přidají, svěsí se lístky a nakonec i celý list (viz Obr. 4-5). Po nějakém čase se všechny části listu vrátí do původní polohy.

Tyto pohyby jsou opět způsobeny změnou turgoru v kloubových polštářcích a vzruch, který se nese rychlostí $15\text{--}20\text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ je vlastně elektrický signál způsobený směnou iontů K^+ . Seizmonastie byla zaznamenána také u tyčinek dřišťálu (*Berberis*), devaterníku (*Helianthemum*) či chrpy (*Centaurea*). U dřišťálu hmyz po dosednutí na květ vyvolá pohyb, kterým se tyčinky přiklánějí směrem k blizně. U dřišťálu hmyz po dosednutí na květ vyvolá pohyb, kterým se tyčinky přiklánějí směrem k blizně. Sami si můžete tento pohyb ověřit. Stačí dotknout se nitek v květech dřišťálu kupříkladu stéblem a tyčinky se přikloní k blizně.

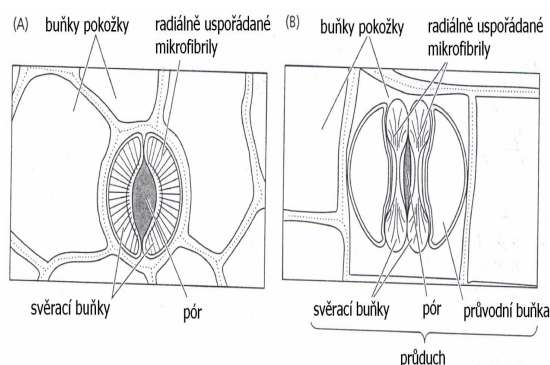


Obr. 4-5. Lodyha citlivky (*Mimosa*); vlevo dva listy v klidové poloze, vpravo list po seizmonastické reakci. Převzato z Mohr et Schopfer (1995).

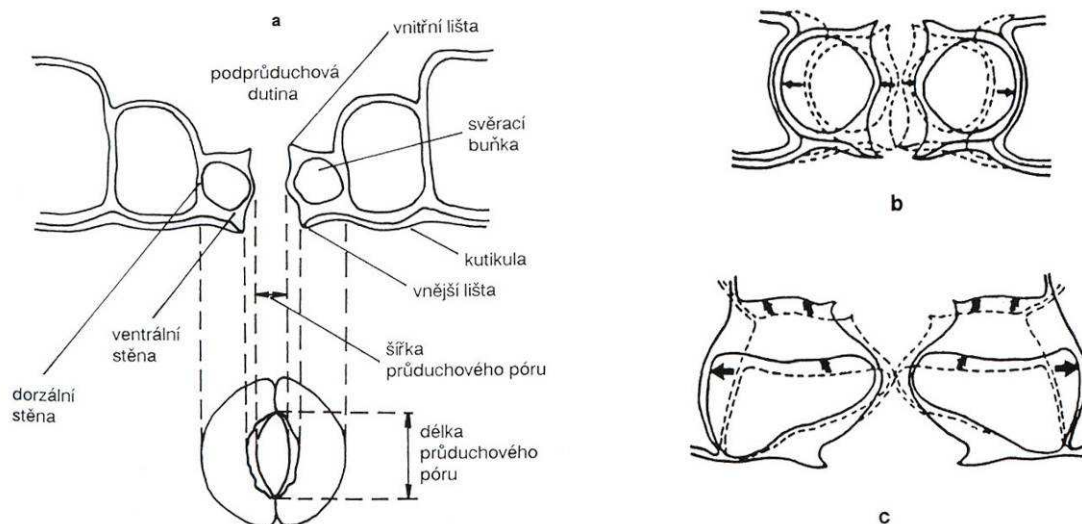
Box 4-1 Otevírání průduchů

Průduchy se u rostlin vyvinuly v souvislosti s přechodem na souš. Nalezneme je proto u jätrovek, mechů, kaprad'orostů a naprosté většiny semenných rostlin. U kaprad'orostů a semenných rostlin jsou průduchy pohyblivé, což těmto skupinám umožňuje lepší reakci na podmínky prostředí. Při dostatečném zásobení rostlinného těla vodou jsou průduchy otevřené a umožňují tak rostlině přijímat CO_2 . Naopak při nedostatku vody jsou uzavřené, čímž brání ztrátě vody. Průduchy jsou tvořeny svěřacími buňkami a vlastním pórem (průduchovou štěrbinou). Pro správnou funkci průduchů musí být buněčná stěna svěřací buňky ztlustlá. U běžné epidermální buňky dosahuje tloušťky 1 až 2 μm , síla stěny svěřací buňky může být až 5 μm . Buněčná stěna však není ztlustlá rovnoměrně. Výrazně ztlustlá je vnitřní a vnější boční stěna, spodní strana (u póru) je ztlustlá poněkud méně a horní stěna není ztlustlá vůbec. Druhým prvkem klíčovým pro otevírání a zavírání průduchů jsou celulózní mikrofibrily, které určují tvar buňky. V buněčné stěně svěřacích buněk tyto mikrofibrily vytvářejí jakési obruče, které nutí svěřací buňky při otevírání průduchů k vyklenutí ven, čímž se pór zvětšuje. U jednoděložných koncové části svěřacích buněk zvětší svůj objem a tenké části se od sebe oddálí, čímž se rozšíří skulina mezi nimi. Svěřací buňky jsou citlivé na intenzitu a kvalitu světla, teplotu, relativní vlhkost a vnitrobuněčnou koncentraci CO_2 a na základě jejich změn regulují otevírání a zavírání průduchů. Vlastní otevření průduchu je způsobeno zvýšením turgoru a změnou objemu cytoplazmy. Díky nerovnoměrnému ztloustnutí buněčné stěny a radiálnímu uspořádání mikrofibril pak tyto dvě změny způsobí oddálení vnitřních stěn svěřacích buněk, čímž se průduchová skulina zvětší.

Průduchy se dají rozdělit na dva základní typy (viz Obr. 4-6). Jeden typ představují svěřací buňky trav a některých dalších jednoděložných (např. palem), druhý typ nalezneme u zbylých jednoděložných a dále u dvouděložných, nahosemenných, kaprad'orostů a mechorostů. Svěřací buňky trav mají protáhlý tvar s kulovitým koncem. Jejich tvar připomíná činku. Vlastní pór je úzká podélná štěrbinu umístěná mezi užšími částmi obou svěřacích buněk, dosahující jen ke ztlustlým částem buněk. Svěřací buňky jsou zde vždy obklopeny párem diferencovaných epidermálních buněk, tzv. podpůrnými buňkami. Svěřací buňky typu dvouděložných mají ledvinovitý tvar a pór je umístěn uprostřed mezi nimi.



Obr. 4-6 Typy průduchů; A) typ dvouděložné, B) typ trávy. Dle Meidner et Mansfield (1968)



Obr. 4-7 Stavba průduchu; a) příčný řez typickými ledvinovitými svěracími a podpůrnými buňkami se strukturami determinujícími velikost póru a jejich průmět do plochy; b), c) změny tvaru svěracích buněk při otevírání a zavírání póru. Převzato z Meyers et Meidner (1990).

4.1.2.2.2 Autonomní pohyby

Jako autonomní pohyby označujeme samovolné pohyby, u kterých neznáme vnější podnět, který je vyvolává. Je však možné, že u některých pohybů jsme jen doposud nebyli schopni identifikovat vnějšího činitele, který pohyb spouští. Tyto pohyby jsou známy jen u cévnatých rostlin. Řadíme sem pohyby klíčnic rostlin, kdy změny hladiny fytohormonů v různých částech rostliny vyvolávají kývavé pohyby vrcholů lodyh. U ovíjivých rostlin během vývoje tento pohyb postupně přejde v pohyb ovíjivý. Také u kořenů byly pozorovány autonomní pohyby. Jedná se o oscilace ze strany na stranu. Mechanismus těchto cirkumnutací, jak bývají označovány kývavé či otáčivé pohyby vrcholových částí rostlin, není příliš dobře prozkoumán, avšak u kořene je nezbytná přítomnost kořenového vrcholu, neboť po jeho odstranění oscilace ustanou.

4.2 Pasivní pohyby

Prozatím jsme se zabývali pohyby částí rostlin, které představovaly převážně přesuny řádově v centimetrech. Rostliny se však dokáží šířit i na velké vzdálenosti. Jde však o pasivní pohyby, které zprostředkovávají určité vektory (přenašeči). Pasivní pohyby jsou pro život rostlin velmi důležité a ovlivňují rozmnožování rostlin i jejich šíření do nových míst. Neschopnost vlastního přemísťování je u rostlin nahrazena přítomností částice, pomocí kterých se rostlina rozšiřuje. Takové částice nazýváme diaspory. Může jít o pohlavním rozmnožováním vzniklé spory, semena, plody, plodenství nebo částice sloužící k nepohlavnímu rozmnožování jako např. cibule, pacibulky, hlízy, části lodyh, trsů apod. U mnoha rostlin mají diaspory charakteristické struktury či specifický tvar, který vznikl jako přizpůsobení na určitý způsob rozšiřování. V literatuře najdeme desítky názvů označujících jednotlivé způsoby šíření. Mnohé z nich

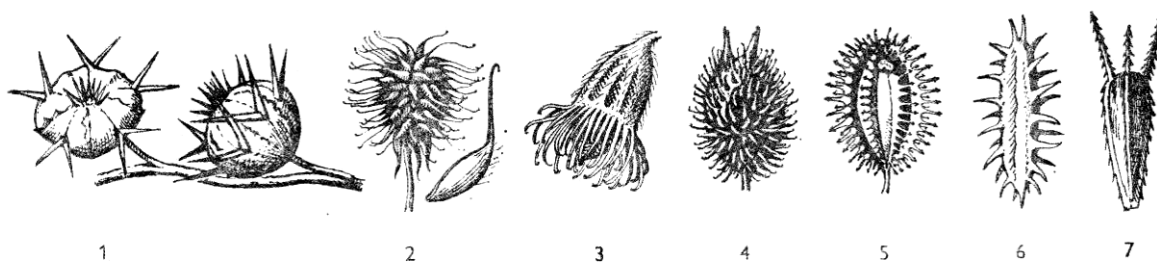
však nejsou užívané, proto se zaměříme spíše na přizpůsobení diaspor danému druhu rozšiřování než na vyjmenovávání mnohdy krkolomných názvů. Přece jen ale zmíníme dva hlavní pojmy: koncovkou -gamie (např. anemogamie, hydrogamie, zoogamie, atd.) označujeme rozšiřování pylu, zatímco mluví-li se o rozšiřování semen a plodů, používá se koncovka -chorie (např. anemochorie, hydrochorie, zoochorie, atd.).

Jedním z nejvýznamnějších faktorů je vítr, který umožňuje šíření na velmi velké vzdálenosti (např. žluté nánosy pylu v kalužích, které jistě všichni znáte, mohou být i u nás tvořeny hlavně pylem borovic ze Středomoří). Na šíření pylu větrem je samozřejmě závislé množství větrosnubných (anemogamních) rostlin (patří mezi ně téměř všechny nahosemenné rostliny, většina našich listnatých stromů, lipnicovité, šachorovité a merlíkovité rostliny, kopřivy a mnoho dalších). Vedle toho má vítr zásadní význam pro mechorosty, lišejníky apod., pro které představuje jediný způsob dálkové přepravy jejich spor. Rostliny přenášené větrem mohou snadno putovat po celé Zemi, a nemají-li velké nároky na podmínky prostředí, mohou mít často kosmopolitní areál. Strategie anemogamních rostlin spočívá v tom, že přenášovaná diaspora dosahuje minimální velikosti i objemu, nebo má k přenosu větrem speciální zařízení. Podobně jako výše zmíněné diaspory mechorostů nebo pyl se mohou i některá semena rozšiřovat větrem pouze díky malé hmotnosti a objemu. Nalezneme je kupříkladu u orchidejí, kde semeno neobsahuje zásobní látky, a proto je velmi malé a lehké. Výživu klíčících rostlinek orchidejí pak zajišťují často složité symbiotické vztahy s houbami. Proto mnoho orchidejí nedokáže vyklíčit na stanovišti, kde se nevyskytuje vhodná symbiotická houba. Mezi rostlinami s malými semeny nalezneme mnoho epifytů, které mohou růst na povrchu jiné rostliny i ve značných výškách. Pokud jsou semena objemnější a těžší, bývají k rozšiřování větrem vybavena určitými strukturami, které pomáhají létat. Příkladem jsou rozličné trichomy či chmýr na semenech či plodech. Chmýr vzniklý přeměnou kalichu nalezneme u četných zástupců čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*) a kozlíkovitých (*Valerianaceae*). Chlupy na semenech se uplatňují také u topolu (*Populus*) a vrby (*Salix*) a chlupy vytvářené povrchovými buňkami osemení napomáhají šíření větrem u vrbovky (*Epilobium*). Např. u bavlníku (*Gossypium*) je trichomy pokryto celé semeno, kdežto u pampelišky (*Taraxacum*) či kozí brady (*Tragopogon*) je chmýr padákovitého tvaru umístěn na stopečce a nažka je zavěšena pod ním. Také u koniklece (*Pulsatilla*) či plaménku (*Clematis*) slouží k roznosu plodů dlouhé chlupovité přívěsky. Další uzpůsobení anemochorii zajišťují lemy či křídla, která zvětšují plochu plodu či semene. Blanité lemy nalezneme např. u jilmu (*Ulmus*), křídlaté jsou známé dvounažky javoru (*Acer*) či nažky jasanu (*Fraxinus*). Trojlaločné křídlo má oříšek habru (*Carpinus*) a blanité křídlo na semeni zajišťuje létání u mnoha jehličnanů. Vítr využívají i tzv. stepní běžci. Jedná se o stepní rostliny, které mají kulovitý tvar prýtu a po odkvětu a dozrání semen se celá rostlina u země ulomí a je kutálena větrem po stepi, při čemž vypadávají semena. Příkladem u nás rostoucích stepních běžců jsou máčka ladní (*Eryngium campestre*) či katrán tatarský (*Crambe tataria*).

Dalším vektorem je voda. Rostliny využívající vodu pro opylování nazýváme hydrogamní a jsou zastoupeny především některými vodními druhy.

Mnohem širší spektrum rostlin patří mezi tzv. hydrochorní druhy, pro které je voda prostředek rozšiřování semen či plodů. Diaspory jsou většinou odolné vůči vlhkosti díky ztlustlému povrchu či vylučováním voskových látek po obvodu. Některé plody či semena mívají přídatná zařízení, která jim umožňují zakotvit v bahně. Mnoho mokřadních rostlin má plody krátkodobě nepotopitelné a ke dnu klesají až po určité době. Např. nažka pryskyřníku plazivého (*Ranunculus repens*) má síťnatě svraskalý povrch, který způsobí, že mezi rýžkami povrchu se udržují vzduchové bublinky a plod se nepotopí. U žabníku (*Alisma*) je plování zajištěno přítomností vzduchu mezi oplodím a osemením. Za nejodolnější hydrochorní rostliny jsou však rostliny rozšiřované mořskou vodou, např. palmy. U kokosové palmy (*Cocos nucifera*) má velký význam tvrdá skořápka mající na povrchu vláknité vrstvy vzdušného pletiva překryté kožovitým obalem. Některé rostliny se rozšiřují dokonce pomocí dešťových kapek. Plody těchto rostlin se za vlhka otevírají a dopadem dešťové kapky jsou vymršťována semena. Příkladem je např. u nás rostoucí rozchodník ostrý (*Sedum acre*).

Velký význam má pro mnoho druhů rostlin šíření diaspor pomocí živočichů. Uzpůsobení přitom nalezneme jak u přenášených diaspor, tak u živočichů. Na přenosu pylových zrn se u krytosemenných rostlin již od třetihor podílejí opylovači. Nejvýznamnější skupinou pro zoogamní rostliny je bezesporu hmyz, u nějž se mnohé skupiny či jednotlivé druhy specializovaly na určité typy květů. Nejčastějšími opylovači jsou zástupci blanokřídlých. Na přenosu pylu se však podílejí i jiné řády hmyzu (např. dvoukřídlí, motýli) nebo i jiní bezobratlí jako např. někteří měkkýši. Mezi obratlovci se uplatňují jako opylovači známí jihoameričtí kolibříci a zástupci z řádu letounů. Význam živočichů spočívá i v rozšiřování semen a plodů. Podle toho zda je diaspora přenášena na povrchu těla živočicha či uvnitř, rozlišujeme epi- a endozochorii. Mnoho rostlin se během evoluce adaptovalo na svého zochorního partnera. Endozochorní rostliny jsou rozšiřovány nejrůznějšími skupinami živočichů. Mezi bezobratlými roznašeči semen jsou významní mravenci a roznos prostřednictvím mravenců si dokonce vysloužil vlastní termín – myrmekochorie. Myrmekochorní rostliny mají na svých semenech zvláštní výrůstky zvané elaiozomy (masíčka), pro které mravenci semena sbírají a shromažďují je v mraveništi. Elaiozomy mohou obsahovat olej, škrob, cukr či vitamíny, a proto jsou pro mravence velmi lákavou potravou. Mravenec přitom semeno kvůli elaiozomu přeneše až na několik metrů daleko a nepoškozené je po zkonsumování elaiozomu odloží. Díky elaiozomům jsou u nás přenášena mravenci semena biky (*Luzula*), vlašovičníku (*Chelidonium*), černýše (*Melampyrum*), violky (*Viola*), chrastavce (*Knautia*), jaterníku (*Hepatica*) a některých dalších druhů.



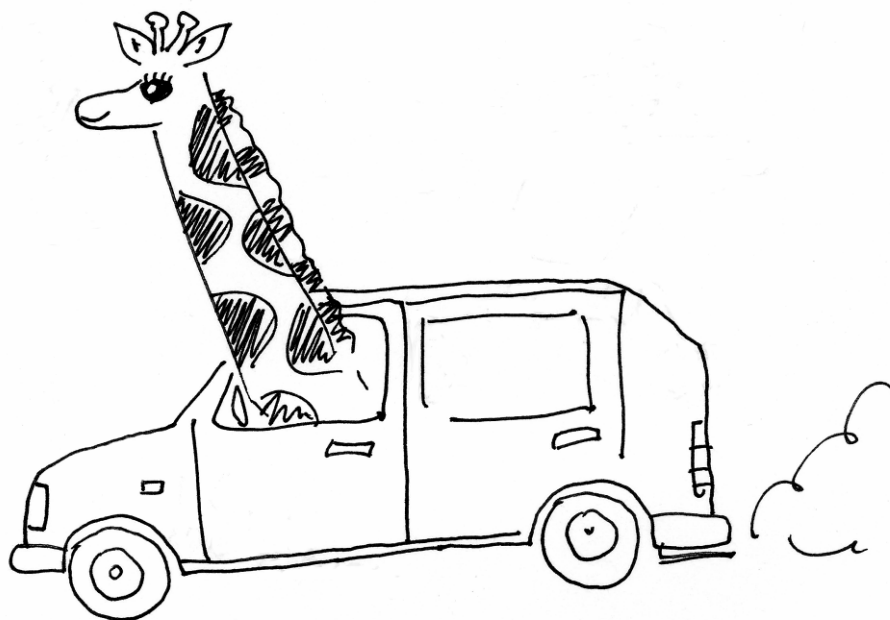
Obr. 4.9. Epizoochorní diaspory; 1- kotvičník, 2- kuklík, 3- řepík, 4- řepeň, 5- mrkev, 6- dejvovec, 7- dvouzubec. Převzato z Opravil (1987).

Endozoochorní rostliny jsou rozšiřovány zejména ptáky a savci a nalezneme mezi nimi především rostliny s dužnatými bobulemi. Dále do této kategorie patří však i ostružiník (*Rubus*), jahodník (*Fragaria*), jmelí (*Viscum*) apod. Některé endozoochorní druhy mají dužnaté plody obsahující uvnitř semena se silným osemením, která se nepoškodí ani při průchodu trávicím traktem živočicha. Tvrdá osemení najdeme např. u semen jalovce (*Juniperus*), jeřábu (*Sorbus*) či třešně (*Cerasus*). Některá semena dokonce k vyvolání klíčení přímo musejí projít trávicím traktem živočicha, aby se jim narušilo silné osemení jinak bránící proražení klíčku. Plody či semena uzpůsobená k roznosu ptáky lákají živočicha převážně pestrým zbarvením, zatímco druhy hustých porostů (např. tropických lesů) a druhy lákající savce na svou přítomnost upozorňují spíše charakteristickou vůní. Z našich druhů charakteristicky voní např. jahody, z tropických druhů je známý páchnoucí leč lahodný durian (*Durio zibethicus*).

Epizoochorní rostliny mají buď specializované háčky k přichycení na tělo živočicha či se jedná o druhy, kterými se sice živočichové živí a jejichž semena jsou kompletně trávena, ale některé diaspory mají to štěstí, že je živočich ztratil či zapomněl, kam si je uschoval jako své zásoby. Někdy jsou takové druhy oddělovány od vlastních epizoochorních rostlin a nazývají se synzoochorní rostliny. Takovým příkladem jsou např. žaludy, které jsou rozšiřovány sojkou. Sojka si dělá zásoby v podobě žaludů ukrytých do nejrůznějších skrýší – do mechu, pod kůru apod. Všechny své skrýše však už zpětně nenajde a žaludy vyklíčí v nové duby. Stejně zásoby si dělá myšice křovinná s lískovými oříšky či hraboš polní s obilím. Na rozdíl od endozoochorních druhů diaspory těchto rostlin mají většinou suché oplodí či osemení a mohou být živočichem skladovány po delší dobu. Svým vzhledem živočicha nijak nelákají a k úspěšnému rozšíření dochází vlastně jen náhodou, když je živočich z jakéhokoliv důvodu nezkonsumuje. Vlastní epizoochorní rostliny mohou přilnout k povrchu živočišného těla již jen na základě přilnavosti vody či bahna, jako je tomu u mnohých vodních a mokřadních rostlin. Jejich diaspory častou ulpí na nohou vodních ptáků a mohou tak být při ptačím tahu odneseny do vzdálenosti stovek kilometrů. Přichycení diaspor na živočicha lépe zajistí vylučování slizu, který najdeme např. u semen šalvěje lepkavé (*Salvia glutinosa*) či některých rožců (*Cerastium*). Nejčastějším přízpůsobením epizoochorii je však přítomnost různých přívěsků. Takové útvary najdeme často u stepních druhů, kde již po tisíciletí probíhá koevoluce rostlin a býložravců. Také u nás jste však jistě někdy obírali ze svého oděvu nažky s háčkovitými výrůstky

patřící kuklíku městskému (*Geum urbanum*), kulovité plody rostliny s přílehlavým názvem svízel přítula (*Galium aparine*) či jste po sobě házeli háčky poseté úbory lopuchu (*Arctium*), plné holých, až po rozpadu úboru vypadávajících nažek.

Neopominutelný vliv na rozšiřování diaspor má samozřejmě člověk. Jako ostatní živočichové se i on podílí svým tělem na přenosu endozoochorních i epizoochorních druhů rostlin. Navíc však záměrně rozšiřuje veškeré další druhy rostlin, které nějakým způsobem využívá (okrasné rostliny, zemědělské plodiny, apod.). Rozšiřování rostlin však pasivně napomáhá i vytvářením nových vhodných prostředí, např. pro mnohé rumištní druhy jsou vhodnými biotopy různá překladiště, areály továren, navážky či komposty. Plevelné a rumištní druhy pak neúmyslně rozšiřuje zejména odedávným zavlékáním rostlin s osivem, dále rozšiřováním zemědělskými stroji a zejména nejrůznějšími typy dopravy. Veškeré komunikační cesty – silnice, železnice – mohou být důležitým koridorem napomáhajícím pohybu rostlin po určitém území.



5 Pohyb živočichů

Aktivní pohyb je neodmyslitelně spojen snad se všemi živými organizmy a s živočichy obzvláště. Pohyb je zkrátka to první, co u živočichů zpozorujeme a co nás zaujme. Podle toho zda se živočich hýbe, většinou usuzujeme, jestli je naživu. Snad právě proto bývá pohyb mnohdy uváděn i mezi základními projevy života samého. Možnosti a způsoby aktivního pohybu v živočišné říši jsou nepřeberné, od pohybů potravy ve trávicím traktu a krve v cévách přes pohyby dýchací a žvýkácí až po let, běh nebo plavání.

Vzhledem k šíři tohoto tématu se nadále omezíme pouze na aktivní pohyb organismů z místa na místo, tzv. lokomoci. Nejprve je třeba definovat, co si pod pojmem aktivní pohyb (lokomoce) představujeme. Aktivním pohybem rozumíme takový pohyb organismu, který je vyvolán a udržován vlastním pohybovým aparátem organismu na úkor spotřeby vlastních energetických zásob. Je také nutno připomenout, že pohyb, nebo alespoň některé z jeho forem, by (jak bude dále vysvětleno) nemohl fungovat bez existence řady fyzikálních jevů jako jsou gravitace, tření, povrchové napětí nebo zákon akce a reakce.

V živočišné říši lze rozlišit tři základní typy pohybových mechanismů: améboidní pohyb, pohyb pomocí brv či bičíků a pohyb svalový, s jejichž molekulárními mechanismy jste se již měli možnost seznámit v předchozích kapitolách.

5.1 Strategie pohybu

Améboidní pohyb má lokomoční význam na buněčné úrovni a prakticky ve u všech skupin mnohobuněčných živočichů můžeme nalézt pohyblivé améboidní buňky. Při lokomoci mnohobuněčných organismů však ztrácí tento způsob na svém významu.

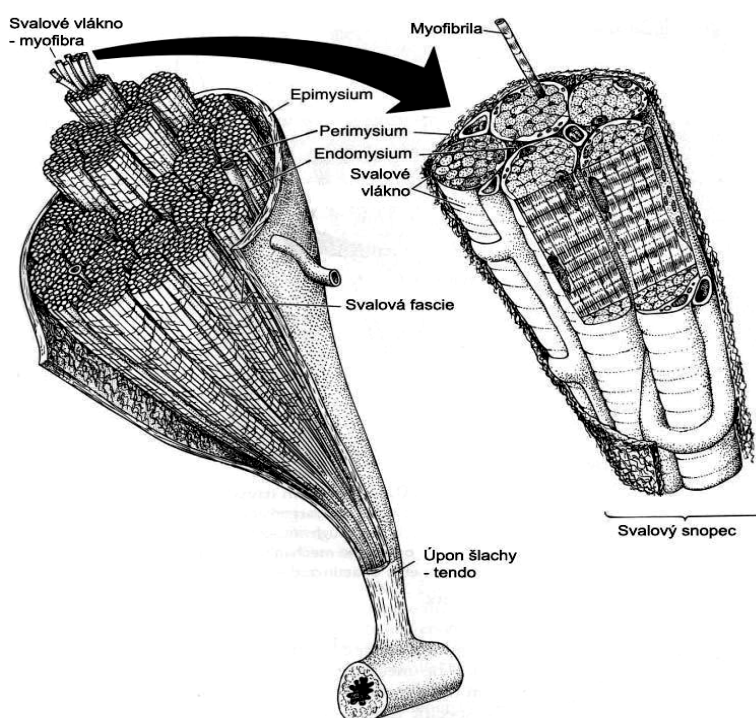
Řasinky a bičíky jsou obvyklé lokomoční struktury jednobuněčných organismů, a také spermií většiny živočichů. Lokomoční význam mají i u řady skupin bezobratlých. Vločkovci (Placozoa) se pohybují za pomoci vnějšího řasinkového epitelu, ale pomáhají si i měňavkovitými změnami povrchu těla. Řasinkového epitelu k plavání také využívají larvy živočišných hub (Porifera), tzv. amfiblastuly, a žahavců (Cnidaria), tzv. planuly, také trochofory kroužkovců (Anelida) a měkkýšů (Molusca) a larvy řady dalších především mořských skupin bezobratlých. Pomocí řasinkového epitelu se pohybují i drobné ploštěnky (Turbellaria). Jejich pohyb není, zvláště v proudící vodě, příliš efektivní a jejich šíření se děje především díky pohybu pasivnímu. Obrvený epitel nemusí sloužit pouze k lokomoci, najdeme ho například i u řady vnitřních orgánů obratlovců (čichové a statoakustické orgány, dýchací cesty).

Svalový pohyb je nejodvozenějším způsobem pohybu a výrazně se uplatňuje především u relativně větších forem živočichů. Svalový pohyb, jak bylo uvedeno, je založen na schopnosti stažlivosti – kontraktility – živé hmoty, která je nejvíce rozvinuta právě u svalové tkáně. U každého mnohobuněčného organismu zajišťuje svalová tkáň řadu funkcí, mění tvar orgánů i celého těla, účastní se příjmu potravy, dýchání, rozmnožování a umožňuje komunikaci.

5.2 Stavba svalu

Svalová tkáň je původem ze středního zárodečného listu (mezodermu). Výjimkou jsou láčkovci jejichž svaly jsou ektodermálního původu (lačkovci mají pouze dva zárodečné listy). Na základě vnitřní struktury (viz předchozí kapitoly) rozlišujeme dva základní typy svalové tkáně hladkou a příčně pruhovanou (srdeční svalovina je specializovaným typem svalové tkáně, která s lokomocí přímo nesouvisí). U bezobratlých (vyjma členovců) se uplatňuje především hladká svalovina. Příčně pruhované svalstvo je diferencované u členovců a obratlovců, kde zajišťuje pohyb křídel a končetin.

Stavební a funkční jednotkou hladké svaloviny je protáhlá vřetenovitá buňka (myocyt). Buňky k sobě těsně přiléhají svými membránami, a proto se mezi nimi podráždění šíří velmi dobře. V příčně pruhované svalové tkáni jsou svalové buňky (vzhledem k tomu, že se jedná o mnohjaderné útvary, mluvíme o svalovém vláknu označovaném jako myofibra, neplést s vnitřní částí vlákna označovanou myofibrila) uspořádány hierarchicky (viz Obr. 5-1). Na povrchu svalových vláken je buněčná membrána – sarkolema. Mezi jednotlivými svalovými vlákny je natažena tenká vrstva vaziva označovaná jako endomysium (nemůže se mezi nimi šířit podráždění), skupiny svalových vláken vytvářejí svalové snopce, které jsou obaleny další vrstvou vaziva – perimysiem. Povrch celého svalu kryje vazivová pochva epimysium. Členovci nemají svaly obalené pojivovou pochvou (nemají kolagen), tu nahrazuje kutikulární bazální membrána tracheoblastů.



Obr. 5-1. Stavba kosterního svalu dle KARDONGA (1998).

umožňuje působit obrovskou silou i po dlouhou dobu. Potvrdit to může každý, kdo se někdy snažil rozevřít lastury živé slávky.

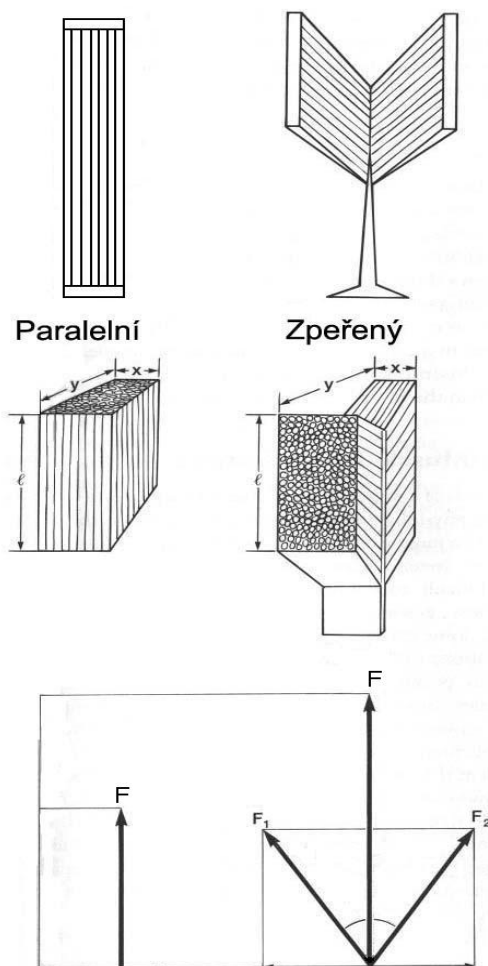
Z funkčního hlediska je možné příčně pruhovaný sval rozdělit na tři části. Začátek svalu (origo) je místo, kde je sval pomocí šlachy připojen ke kosti nebo jiné opoře. Dále rozlišujeme hlavu svalu (caput musculi), což je nejobjemnější

U některých měkkýšů, kroužkovců a hlístů se místo právě popsaného příčně pruhovaného svalstva vyskytuje tzv. šikmo pruhované svalstvo. Vrstvy různě světlolomné svalové tkáně jsou uspořádány ve šroubovici a při pohledu na svalové vlákno se jeví jako šikmé. Myotuby svalu jsou velmi dlouhé a podobně jako u srdečního svalu spojené příčnými můstky. Toto uspořádání jim

část svalu tvořená svalovými vlákny. Úpon svalu (insertio) je opět místem pevného připojení svalu na kost či jinou opornou strukturu.

5.2.1 Rozdělení kosterních svalů podle funkce

Svaly mají dvě základní funkce – fixační a kinetickou. Při pohybu je obvykle uvolněna jen pohybující se část těla, zbývající části jsou naopak pomocí svalů znehybněny – fixovány. Takové svaly označujeme jako fixační. Například



Obr. 5-2. Síla svalu závisí na počtu vláken, která se účastní stahu. Dle KARDONGA (1998)

u člověka provádí natažení nohy v kolenním kloubu čtyřhlavý sval stehenní. Při bližší analýze pohybu zjistíme že vlastní pohyb zajišťuje především přímý stehenní sval (tj. pouze jedna ze čtyř hlav stehenního svalu). Zbývající hlavy pouze fixují nataženou část končetiny v její pozici. Z uvedeného příkladu je zřejmé, že sval jako jedna anatomická jednotka, může zastávat odlišné funkce.

Z hlediska povahy pohybu, který svaly vykonávají, rozlišujeme natahovače neboli extenzory, jejichž opakem jsou ohybače – flexory. Svaly, které něco zvedají, označujeme jako levatory a k nim opačný pohyb vykonávají tzv. depresory. Svaly, jejichž funkcí je odtahování (například končetiny od těla), nazýváme odtahovače – abduktory, jim opačné jsou přitahovače neboli adduktory. Svaly s rotační funkcí jsou takzvané rotátory. Svaly, které natahují část těla do délky, jsou protraktory, opačně se chovají retraktory. Kruhové svaly se svěrací funkcí jsou sfinktery, k nim protikladně se chovají dilatátory. I v tomto případě

může jeden sval zastávat více funkcí. Kupříkladu známý krejčovský sval, nejdelší sval v lidském těle, provádí flexi, abdukcii a zevní rotaci stehna.

Z uvedeného je patrné, že existují svaly nebo svalové skupiny, které působí proti sobě. Jsou to tzv. antagonisté. Oproti tomu agonisté působí pohyb v jednom směru. Svaly zúčastněné na jednom typu pohybu (např. pokrčení nohy), jsou synergisté.

Správná součinnost a fungování svalové soustavy jsou samozřejmě závislé na podnětech přicházejících z nervových center. Nervové mechanismy řízení svalové činnosti přesahují rámec tohoto textu a nezbyvá než odkázat zájemce o tuto problematiku na odbornou literaturu (viz použitá a doporučená literatura).

Box 5-1 Rychlé a pomalé svaly

Svalová vlákna mají řadu společných anatomických znaků, které umožňují jejich jednotný obecný popis. Ve skutečnosti je sval tvořen populacemi fyziologicky a histologicky odlišných vláken. Při podrobnějším zkoumání můžeme u obratlovců rozlišit čtyři základní typy.

přechodná vlákna – vývojově nediferencovaná vlákna, potenciálně mohou dát vzniknout některému z následujících typů.

pomalá červená vlákna (SO – slow oxidative) tenká, méně myofibril s hustou sítí vlásečnic, hodně mitochondrií a myoglobinu; pomalé kontrakce, protahovaná a vytrvalostní – aerobní – činnost, ekonomická a odolná proti únavě; zajištění statických a polohových funkcí, pomalý pohyb.

rychlá červená vlákna (FOG fast oxidative and glycolitic) – objemnější, více myofibril, méně mitochondrií, středně hustá síť vlásečnic, rychlé kontrakce prováděné velkou silou po krátkou dobu, ekonomická a velmi odolná proti únavě, zajištění rychlého silového pohybu.

rychlá bílá vlákna (FG – fast glycolitic) – velký objem, málo kapilár, málo myoglobinu a nízký obsah oxidativních enzymů, silně vyvinuté sarkoplazmatické retikulum, málo odolná proti únavě, zajištění rychlého svalového pohybu prováděného maximální silou.

Zastoupení jednotlivých typů svalových vláken ve svalu je dáno geneticky. To platí především pro rychlostní a silová vlákna. Vytrvalostní schopnosti lze výrazně ovlivnit pohybovými aktivitami. Samozřejmě také záleží ekologické strategii druhu. Bažant bude mít ve svých svalech větší zastoupení rychlých bílých vláken než vytrvale létající holub. Odlišnosti lze postřehnout i na vnitrodruhové a individuální úrovni. Například u mužů bylo zjištěno větší relativní zastoupení FOG vláken ve svalech než u žen.

5.2.2 Síla svalu

Síla svalu závisí na počtu svalových vláken, které se stahu účastní. Zjednodušeně lze říci, že síla svalu závisí na ploše jeho fyziologického průřezu (ten je dán součtem příčných průřezů všech vláken svalu). Má-li sval paralelní upořádání svalových vláken, má při 30 % zkrácení své délky menší sílu zdvihu než sval zpeřený (viz Obr. 5-2). Kontrakce se totiž účastní méně svalových vláken než u zpeřeného svalu. Ten má při stejné délce a šířce více svalových vláken. Svaly s paralelní texturou se obvykle upínají dále od osy kloubu (mají delší páku) než svaly zpeřené.

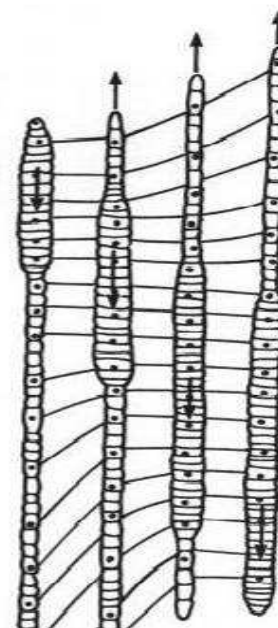
Při pozorování mravenců nebo jiného drobného hmyzu nás jistě zarazí velikost přemísťovaných břemen. Proč je hmyz silnější a je opravdu silnější? Ve skutečnosti je silnější jen o málo. Svaly končetin hmyzu jsou schopny odolávat většímu zatížení. Sval z nohy sarančete odolá zátěži $0,7 \text{ N/mm}^2$, kdežto obdobný sval potkana jen $0,35 \text{ N/mm}^2$. Příčně pruhovaný sval hmyzu se od obratlovčího liší také schopností pracovat při vyšší frekvenci stahů. Například létací svaly čmeláka pracují na frekvenci 150 Hz (velcí brouci zvládají i 1000 Hz) s výkonem 180 W/kg. Svaly stehna myši mají při frekvenci 5 Hz výkon 94 W/kg. Sval čmeláka při jednom stahu vykoná práci pouze 1,2 J/kg, kdežto u myši je to 19 J/kg. Hmyz vlastně není výkonnější, ale je (alespoň co do

frekvence svalových stahů) rychlejší. Ovšem za relativně velkou svalovou silou drobných členovců může především jejich malá tělesná velikost. Se zmenšující se velikostí těla roste jeho relativní síla svalů. Je to proto, že svalová síla roste úměrně se zvyšující se plochou svalového průřezu (tedy s druhou mocninou), ale objem těla roste se třetí mocninou, tedy rychleji. Z toho vyplývá, že ve větším těle jsou svaly relativně slabší a naopak. Jednoduše řečeno, při velikosti mravence by byl člověk asi podobně silný.

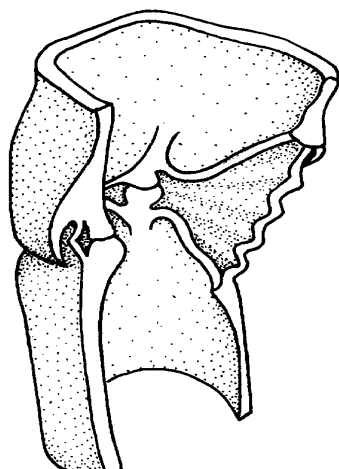
5.2.3 Oporné struktury

Možnosti pohybu organismů závisí i na přítomnosti a typu oporných struktur v jejich těle. Svaly nutně potřebují oporu, která jim po vykonání stahu umožní nabýt původního stavu – sval to sám nedokáže!

U organismů bez pevných oporných struktur se obvykle vytváří samonosný kožně-svalový (dermomuskulární) vak. Ten může být tvořen podélnou (longitudinální), příčnou (transverzální), šikmou (diagonální) a okružní (cirkulární) svalovinou. Často jsou některé z vrstev redukovány nebo nejsou vyvinuty. Například hlísti (Nematoda) mají zachovanou pouze podélnou svalovinu ve čtyřech pruzích. Synchronizovanými stahy jednotlivých vrstev svalového vaku dochází jak k pohybu celého organismu tak i k pohybům v oběhovém a trávicím systému organismu. Se vznikem kožně-svalového vaku souvisí takzvaný hydroskelet. Sním se setkáme nejen u ostnokožců, ale prakticky u všech živočichů s třemi zárodečnými listy a vytvořenou pravou či nepravou tělní dutinou. Princip hydroskeletu je založen na tom,



Obr. 5-3. Pohyb žížaly. Přední část těla se zužuje a posunuje dopředu. Zadní stahem podélných svalů zkracuje. Dle KARDONGA (1998).



Obr. 5-4. Kloubní spoj dvou článků končetiny členovců je překryt pouze pružnou blánou. Upraveno dle OBERNBERGERA (1952).

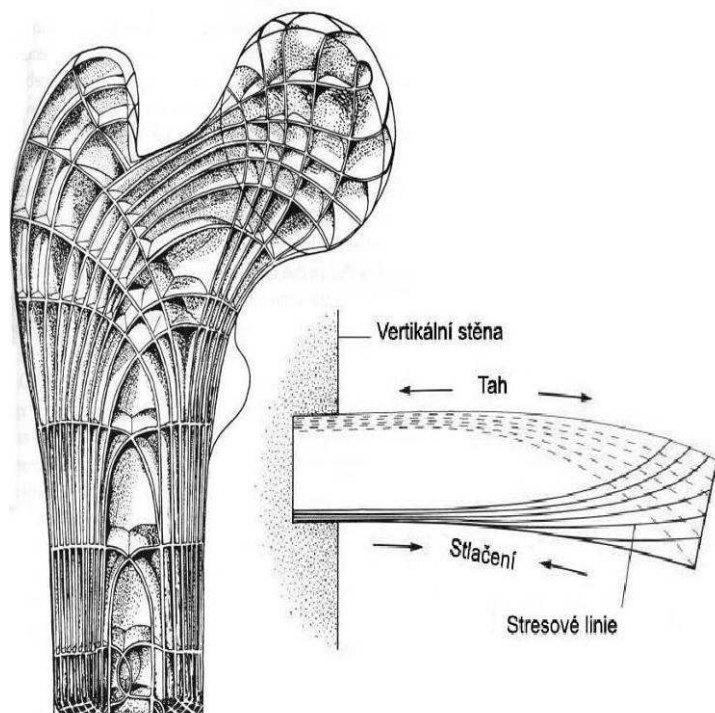
že kapaliny jsou téměř nestlačitelné. Tělní dutina naplněná vodou, která v klidu udržuje typický tvar těla organismu se při stahu okružního svalstva zúží a prodlouží a při stahu svalů podélných naopak rozšíří a zkrátí (viz Obr. 5-3).

K větší efektivitě pohybu, zvláště u suchozemských živočichů, přispívají více či méně specializované oporné a pohybové struktury – vnější nebo vnitřní kostra.

S vnější kostrou (kutikulou) se setkáme u řady mnohobuněčných živočichů. Největšího rozvoje však dosáhla u členovců (Arthropoda), jejichž je typickým atributem. Kutikula, která je produktem jejich pokožky, je stejně jako tělo článkovaná. Kutikula koryšů je vzhledem

k silné kalcifikaci pevná, ale nepružná. Hmyzí kutikula je vyztužena chitinem, který ji dodává na pevnosti, ale zároveň zachovává její pružnost. V místě úponu svalů tvoří kutikula směrem dovnitř výběžky a zdrsnění, na které se prostřednictvím bazální membrány svaly upínají. V místě kloubního spojení nebo jiného spoje dvou segmentů těla členovců chybí sklerotizovaná část kutikuly a spoj je překryt pružnou blánou – corium (viz Obr. 5-4).

Kost je tkáň typická pro obratlovce, původně vzniklá zřejmě jako úložiště nadbytečných minerálních solí v okolí chordy. Teprve postupem času došlo k modifikaci kostní tkáně. Nejprve v krycí, opornou a posléze i v pohybovou strukturu. V organismu plní kosti spojené pohyblivými klouby funkci pák, jak je známe z klasické mechaniky. Nápadné je to především na končetinách, kde dlouhé kosti tvoří ramena pák s opěrným bodem v ose kloubu. Ramenem síly je v tomto případě vzdálenost mezi osou kloubu a úponem příslušného svalu. Velké množství různých typů kloubních pojení kostí umožňuje širokou škálu pohybů. Například naše ruce a nohy jsou nejpohyblivější v ramenním respektive kyčelním kloubu, přičemž v obou případech se jedná o klouby kulovité. Naproti tomu kladek kloub, jakým je např. koleno nebo loket, umožňuje pohyb pouze v jedné rovině.



Obr. 5-5. Trámčina houbovitě kostní tkáně svým uspořádáním kopíruje tvar stresových linií vznikající v materiálu při jeho ohybu (vpravo) a umožňuje tak vysokou pevnost kosti při zachování relativně nízké hmotnosti. Dle KARDONGA (1998).

K funkci mechanické opory je kost dobře přizpůsobena. Je stavěna z kompaktní kostní tkáně, která tvoří pevnou vnější vrstvu. Uvnitř (zvláště na koncích – epifýzách) je vyztužena tzv. houbovitou kostní tkáně. Obzvláště zajímavé je uspořádání trámčiny houbovitě kostní tkáně. Tráměčky zpevňující kost jsou orientovány podél stresových linií, které vznikají například při mechanickém namáhání pevně fixované tyče (viz Obr. 5-5). Toto nápadné a účelné řešení, které poskytuje co možná největší pevnost materiálu při co možná nejmenším zvýšení jeho hmotnosti.

Podobný princip (nejspíše nezávisle vytvořený) konstrukce oporných systémů je dnes běžně využíván ve stavebnictví. Nesmíme ale zapomenout, že na rozdíl od lešení je kost živá a velmi dynamická struktura. Kost je za pomoci specializovaných buněk tzv. osteoklastů a osteoblastů neustále odbourávána a znovu stavěna podle aktuální potřeby těla (tím je umožněno i relativně dobré hojení zlomenin). V případě, že není kost zatížena může dojít i k její degeneraci.

Kromě výše zmíněných oporných struktur je třeba zmínit vnitřní vápenitou kostru ostnokožců (Echinodermata) a vápenité schránky tvořené pokožkou měkkýšů (Mollusca) a ramenonožců (Brachiopoda) apod.

5.3 Způsoby pohybu

Podle možností, které živočichu skýtá svalová a oporná soustava a podle prostředí, v kterém se pohyb odehrává, je možné rozeznat několik odlišných typů pohybu. Ve vodě se krom vlnivého plavání setkáme i s plazením, veslováním, kráčivým a reaktivním pohybem. Na suchu je nejběžnější chůze, běh, skákání, ale i různé způsoby plazení. Vzduch ovládají letci, ale pronikají tam i plachtaři a parašutisté. Na různé dobře diferencované způsoby pohybu (například úzká specializace koně k běhu a vorvaně k plavání) je nutno pohlížet pouze jako na extrémní vyústění selekčních tlaků. Naopak mnoho živočichů ovládá celou škálu lokomočních pohybů a jak dále uvidíme, většina těchto pohybů vykazuje společné rysy umožňující odvodit jeden od druhého.

5.3.1 Plazení, píďalkovitý pohyb, kotrmelece

Základním principem plazení je periodické zkracování a prodlužování částí těla a jejich střídavá fixace k povrchu. Jednoduše řečeno, živočich se natáhne, chytne, přitáhne a tak pořád dál.

Jak je z definice zřejmé, musí živočich umět zkracovat a prodlužovat své tělo. To jde nejlépe bez nějaké pevné kostry a není proto divu, že nejčastěji se plazením pohybují živočichové vybavení pružným kožně-svalovým vakem (důležitá je podélná a cirkulární svalovina). V případě, že opora těla nedovoluje jeho dostatečné zkrácení, řeší to (např. hadi) prohnutím těla. Kromě zkracování a prodlužování je nezbytné se nějak přichytit. Žížaly používají proslulé štětinky, plži hlen a hadi šupiny.

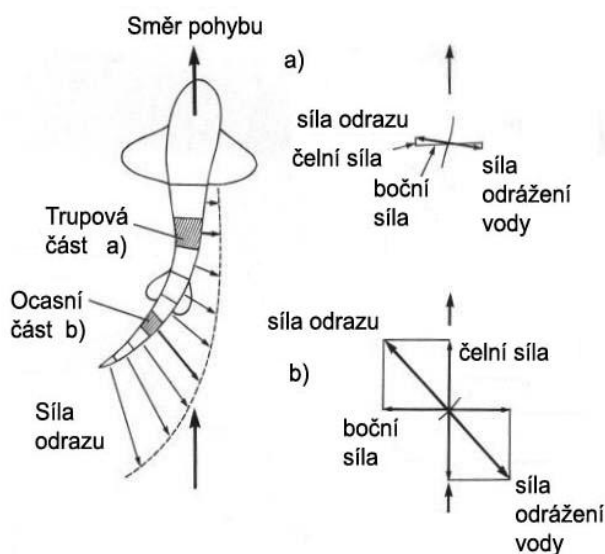
U žížaly probíhá pohyb substrátem podle následujícího schématu (viz Obr. 5-3). V přední části těla se stáhnou cirkulární svaly a tělo se protáhne. Aby se žížala neodstrčila dozadu zajišťují štětinky zaklesnuté do substrátu. Cirkulární svaly v přední části těla postupně ochabují a stah se v podobě vlny šíří do zadu. Podélné svaly v jednotlivých segmentech těla se stahují přesně opačně. Jedním takovým krokem zvládne 1g těžká žížala i 1,5 cm při rychlosti 4 mm/s.

A co hlemýžď? Jistě, zanechává za sebou slizkou stopu. Proč se ale nepřilepí definitivně nebo proč nepodkluzuje? Hlen plžů má totiž funkci lepidla i maziva zároveň. Při vyloučení má hlen vysokou viskozitu (hodně lepí), ale jakmile se začne hlemýžď pohybovat, odpor hleny se po okamžiku (0,2 s) změní a viskozita skokově poklesne (vznikne dobré mazadlo), a hlemýžď popoleze. Zkrácení těla (vlna svalového stahu, krok) je kratší než u žížaly, což se odráží na rychlosti hlemýžďího pohybu. Ta je v největším chvatu až 2,5 mm/s, ovšem velké druhy ušní (*Haliotis*) vyvinou rychlost i 19 mm/s.

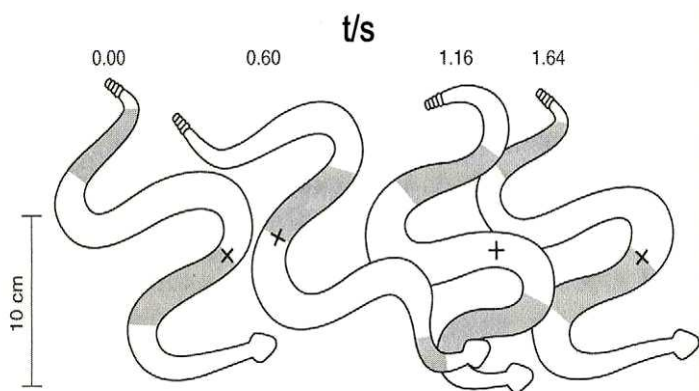
Hadi a beznozí ještěři obcházejí nemožnost přímého zkrácení těla tvorbou smyček a závitů. Jejich pohyb je založen na bočním dozadu směřujícím vlnění těla (synchronizovanými stahy mezižebních a meziobratlových svalů), při kterém se odrážejí od substrátu. To je velmi dobře vidět na stopě hada v měkkém substrátu, kdy zadní části esovitě stopy jsou zřetelně hlubší – tělo

v těch místech tlačilo na podklad větší silou. Že jsou hadi v plazení opravdoví mistři, lze usoudit i z množství stylů, které vyvinuli.

Nejrychlejší a energeticky nejvýhodnější je nepřerušované esovité vlnění těla „hadovitý pohyb“, který využívá většina hadů a jehož pomocí dokážou i plavat. Nejvyšší rychlost – 10 m/s – byla naměřena u takřka legendární černé mamby (*Dendroaspis polylepis*). Při tomto pohybu a běžné cestovní rychlosti spotřebovává had stejně energie (J/kg*m) jako stejně velký savec v běhu a pták v letu. Dalším způsobem je „harmonikovitý“ pohyb. Had vytvoří několik širokých smyček těsně za sebou, ty mu slouží jako pevná základna, a vymrští přední část těla dopředu. Následně přitáhne zbytek těla a celá situace se opakuje. Tento pohyb je energeticky nejnáročnější, ale zato umožňuje hadům šplhat a pohybovat se v norách.



Obr. 5-6. Při vlnivém pohybu se síla působící na okolní vodu a tedy i síla odrazu zvyšuje směrem od trupu k ocasu. Dle KARDONGA (1998).



Obr. 5-7. Plazení do boku u chřestýše (*Crotalus cerastes*). Pouze šedé části těla se dotýkají povrchu. Pro lepší orientaci je křížkem označen pevný bod na těle hada. Dle ALEXANDERA (2002).

hadi. Plazí se aniž by pohnuli tělem do strany. Pohyb se totiž uskutečňuje díky šupinám na břicho. Ty je schopen had napřimovat a zase sklápět tak, že se chovají jako miniaturní končetiny.

Pohyb pijavek a pídalek není úplně typické plazení (živočich se neposouvá po substrátu celým povrchem břišní části těla), ale ani běžné kráčení.

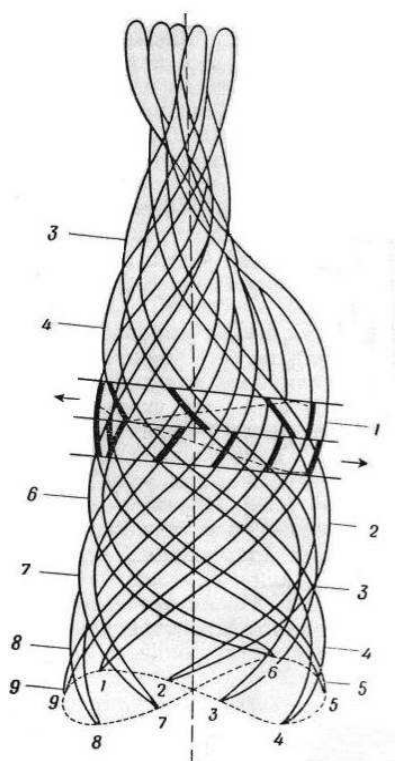
U některých zmijovitých a chřestýšovitých hadů je možno pozorovat zvláštní boční plazení (viz Obr. 5-7). Není to plazení v pravém slova smyslu, protože tělo se dotýká podkladu jen ve dvou úsecích a zbytek těla je zvednut nad povrch. Při pohybu přehazuje had postupně jednotlivé smyčky těla z jednoho místa na druhé a v písku po něm zůstává stopa ve tvaru písmene S. Tento pohyb je relativně energeticky nenáročný a je výhodný na sypkých a kluzkých površích. Zamezení styku větší části těla s často horkým povrchem substrátu (zejména u pouštních druhů) je jen druhotným výsledkem tohoto způsobu lokomoce. Neméně zajímavým způsobem se pohybují hroznýši, krajty a jiní velcí

Je to prostě něco mezi tím a nejlépe to vystihuje termín „píd'alkovitý pohyb“. Uplatňují se při něm jak struktury spojené s kráčením (nohy a panožky, u pijavek tuto funkci přebírají přísavky), tak i princip plazení (tj. prodlužování a zkracování těla).

I nezmaří se mohou v případě potřeby přemísťovat. Činí tak pomocí elegantních kotrmelců. Nejprve se k podkladu přichytí rameny, poté uvolní přísavný terčík a nakonec překlopí celé tělo. Kromě nich ovládají kotrmelce, a to dokonce i v zad, některé housenky (např. *Pleurotia*). Housenka se těsně před stočením do klubička odrazí hlavou směrem na zad a pak už se jen kutálí.

5.3.2 Plavání, pádlování a veslování

Plavání a veslování lze stručně definovat jako pohyb proti odporu prostředí vody za pomoci hnacích orgánů obvykle umístěných v zadní části těla. Nejrozšířenějším mechanismem plavání u mnohobuněčných organismů je v horizontální nebo vertikální rovině probíhající vlnění těla nebo jeho pružné části. Pro zvýšení efektivity je často tělo nebo jeho část opatřena ploutvemi. Tento způsob plavání je samozřejmý u ryb, paryb, kytovců, sirén a vůbec u většiny ve vodě žijících strunatců, setkáme se s ním ale také u ploštěnek, pásnic, pijavek, koryšů, některých plžů a řady dalších živočichů.



Obr. 5-8. Tělo úhoře v různých fázích pohybu (1-9) na jednom místě. Špička jeho ocas vlivem laterálního a vertikálního prohýbání těla opisuje tvar podobný lopatkám lodního šroubu. Dle ALEXANDERA (1975).

Mechanismus vlnivého způsobu plavání je dobře patrný ryb (viz Obr. 5-6). Při plavání se část trupu a ocas působením axiálních svalů rytmicky esovitě stáčí čímž vytváří tlak na okolní vodu (podobně jako plazící se had na substrát), od které se na základě zákona o zachování hybnosti odrazí. Při rychlém střídání směrů úderu ocasu se účinky sil vyrovnávají a ryba se pohybuje vpřed ve směru osy svého těla. Ač se to na první pohled nezdá, chová se ocas ryby podobně jako lodní šroub (viz Obr. 5-8).

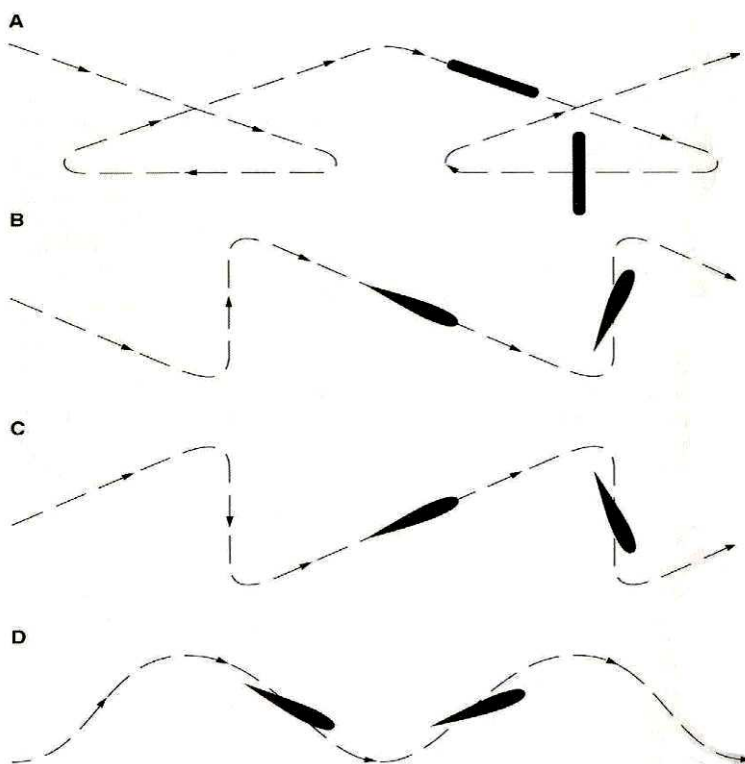
Vychází-li vlnivý pohyb z celého nebo většiny těla (tak je tomu u mořských hadů, úhořů a pijavek), vznikají víry již v jeho přední části a do určité míry narušují plynulé proudění vody okolo zbytku těla a ocasu. Není proto divu, že nejrychleji plavou živočichové, kteří pohybují jen ocasní částí těla. Jsou to zejména delfíni a tuňáci s širokou ocasní ploutví, úzkým ocasním násadcem a téměř neohebným zbytkem těla. Jejich přizpůsobení rychlému plavání samozřejmě zahrnuje i dokonalý proudnicovitý tvar těla. Vliv prostředí a způsobu pohybu se projevuje i na úrovni vnitřní stavby těla organismů. Například obratle výhradně akvatických (vodních) skupin obratlovců jsou až na výjimky amficoelní (tj. obratlová centra jsou na obou stranách konkávní).

Proč tomu tak je není dosud příliš známo. Pravděpodobně to bude souviset s pružností a ohebností páteře.

Konkrétní rychlost plavání se odvíjí především od frekvence vlnění. Amplituda (maximální vzdálenost špičky ocasu od klidové osy těla) se s rychlostí téměř nemění. Rekordmany mezi rybami jsou tuňáci (*Thunus*) a makrelovec wahoo (*Acanthocybium solanderi*), kteří se prohánějí rychlostí až 75 km/h. Z kytovců vynikají delfíni a sviňuchy, například delfín pobřežní (*Stenella attenuata*) vyvine rychlost až 40 km/h.

Další možností, jak plavat, je mávavý pohyb končetinami – vlastně jakési létání ve vodě. Anglosaská literatura tento pohyb označuje jako lift-powered swimming – „plavání zdvihem“ a pro končetinu užívá termín hydrofoil – „vodní křídlo“. Kromě tučňáků se mávavým pohybem předních končetin pohybují i mořské želvy a v kombinaci s vlněním těla jej užívají ploutvonožci. Ryby za pomoci synchronního pohybu prsních ploutví udržují a regulují hloubku a pro druhy s neohebným tělem, například čtverzubce (Tetraodontidae), je hlavním motorem lokomoce. Zjednodušeně je možno říct, že jde o synchronizovaný pohyb končetin v převážně vertikálním směru vzhledem k rovině pohybu těla (viz Obr. 5-9). Srovnání energetických nároků pohybu tučňáka se stejně velkou labutí (oba se pohybovali na hladině) jasně ukazuje, že pohyb „vodními křídly“ je dvakrát méně nákladný než níže uvedené plavání zdvihem. Nejvyšší rychlost naměřená „letícímu“ tučňáku Humboltovu (*Spheniscus humboldtii*) byla přes 16 km/h.

„Plavání zdvihem“ je možné dosáhnout i střídavým pohybem končetin, které vlastně fungují jako pádla a pohybují se vzhledem k rovině pohybu živočicha jak ve vertikálním tak i horizontálním směru (viz Obr. 5-9). Mechanismus je velmi jednoduchý. Končetina se pohybuje dolů a dozadu pod tělo, odráží se od okolní vody (viz zákon akce a reakce) a vytváří sílu, která tělo nadzvedává a pohání ho směrem dopředu. Aby při návratu končetiny vpřed nedošlo ke zrušení efektu předchozího pohybu, končetina mění svou plochu a snižuje odpor kladený vodě, ať už pouhým pokrčením, natočením, složením plovací blány nebo



Obr. 5-9. Schematizovaný pohyb končetin při plavání tahem - A) potápníci, znakoplavky; zdvihem - B) pyskoun (*Gomphosus*) C) lachtan (*Zalophus*), ruka při kraulu; D) mořské želvy. Dle ALEXANDERA (2002).

sklopením obrvených ploch. Plave tak většina suchozemských obratlovců, kteří nejsou nijak zvlášť přizpůsobeni životu ve vodním prostředí (včetně člověka), ale i semiakvaticky žijící kachny, labutě, potápky, kormoráni, vydry a bobři. Nesynchronní pohyb párových ploutví dovoluje rybám prudce měnit směr pohybu a také jemné manévrování.

Ač se z energetického hlediska nejedná o nejvýhodnější pohyb, jsou vzdálenosti, které takto živočichové překonávají, až překvapující. Lední medvěd (*Ursus maritimus*) prokazatelně najednou uplave více než 30 km a drobná lasice kolčava (*Mustela nivalis*) zdolá i 1,5 km široké vodní plochy.

U žab a brouků potápníků a různých vodních ploštic je při plavání hnacím motorem synchronně se pohybující zadní pár končetin, u žab opatřený plovací blánou a u potápníků sadou dlouhých plovacích brv. Během pohybu končetin směrem dozadu dochází k roztažení plovací blány, respektive napřímení plovacích brv, a tím pádem i k zvětšení plochy záběru a větší efektivitě odrazu. Při následném návratu končetin zpět se plovací blána, respektive brvy, složí a končetiny tak kladou okolní vodě pouze minimální odpor. Tento způsob plavání je označován jako „plavání tahem“ z anglického „drag-powered swimming“. Na rozdíl od předchozích dvou stylů je pohyb těla vyvolán pohybem končetiny v horizontální rovině (viz Obr. 5-9). Končetiny se vlastně chovají jako vesla a pohyb lze přirovnat k jízdě veslařské lodi či plaveckému stylu „prsa“.

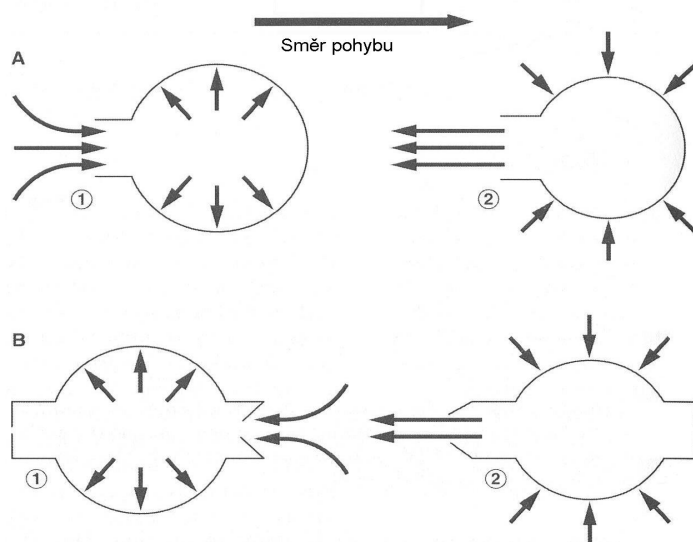
Vždy není možné jednoznačně odlišit jednotlivé styly. Řada živočichů, jak bylo zmíněno, jich totiž ovládá celou řadu a i mezi uvedenými styly lze pozorovat více či méně pozvolné přechody. Výše uvedené rozdělení berte především jako ilustraci široké škály možností pohybu, kterou živočichům vodní prostředí skýtá.

5.3.3 Reaktivní pohyb

I v této kapitole zůstaneme věrni vodě. S reaktivním nebo též proudovým způsobem pohybu se totiž můžeme setkat pouze u několika skupin většinou mořských bezobratlých živočichů. I tento způsob pohybu, stejně jako všechny ostatní, je založen na fyzikálním zákonu akce a reakce.

Do plášťové dutiny hlavonožců, zvonu medúz a trubýšů či mezi schránky mlžů se dostává voda (viz Obr. 5-9). Tu je živočich ze zmíněných míst schopen stahem svalů vypudit. Jestliže je voda vypuzena dostatečně rychle a v dostatečně velkém množství, může být tělo živočicha na základě uvedené fyzikální poučky uvedeno do pohybu opačným směrem než vypuzená voda. Jednoduše řečeno, živočich se pohybuje stejně jako nezavázaný nafouknutý balónek (ovšem poněkud více koordinovaněji).

To, že se tímto typem pohybu setkáváme pouze u vodních živočichů, je dáno praktickou nestlačitelností a velkou relativní hmotností vody. Voda je tím pádem efektivněji vypuzována z tělní dutiny než by tomu bylo v případě plynu. Druhým aspektem je výrazné nadlehčení těla ve vodním prostředí.



Obr. 5-10. Schéma pohybu hlavonožce A a salpy B. Dle ALEXANDERA (2002).

Tělo medúz, ač má pro reaktivní pohyb ideální tvar, je však příliš měkké, což nedovoluje prudké stahy, a jejich pohyb tedy není nijak rychlý. Podobně je tomu i u žebenatek (*Ctenophora*). U koloniálních trubýšů (*Siphonophora*) dokonce existují jedinci ve tvaru dutého zvonu specializovaní pouze k reaktivnímu pohybu, tzv. nectofory. Opravdovými mistry, alespoň co se zvládnutí proudového pohybu týče, jsou hlavonožci (*Cephalopoda*). Oliheň létavá

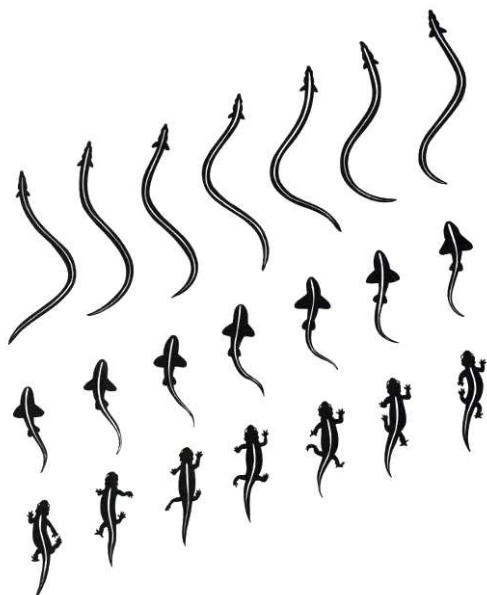
(*Ommastrephes pteropus*), jak napovídá její jméno, dokáže tímto způsobem vynést své tělo i mimo vodu a větší druhy krakatic dosahují rychlosti až 30 km/h. Hlavonožci nejsou omezeni pouze na tryskový pohon, díky ploutevnímu lemu také celkem slušně plavou.

K úniku před predátorem dokáží využít reaktivního pohybu i někteří mlži. Hřebenatky (*Pecten*) jsou díky silným svěracím svalům schopny prudce sevřít lastury a vyvolat tak proud vody. Ten je pomocí okraje plášťové dutiny usměrněn dozadu za mlže. Při rychlém střídání stahů a uvolnění pružných vazů dovede hřebenatka tímto způsobem i hbitě plavat. Střenky (*Solen*, *Ensis*) bývají ukotveny svou svalnatou nohou v podkladu. V případě nebezpečí vystříknou vodu z plášťové dutiny, vzniklý podtlak je přitáhne k noze a tím pádem schová v substrátu. Reaktivní pohyb salp (*Thaliacea*) je v podstatě stejný jako u předešlých skupin, pouze s tím rozdílem, že voda je nasávána otvorem v přední části těla a vypuzována v jeho zadní části (viz Obr. 5-9). Překvapivě i hmyz zvládá reaktivní pohyb. Prudkým vypuzením vody z rekta dokážou uvést své tělo do pohybu některé larvy vážek (*Odonata*).

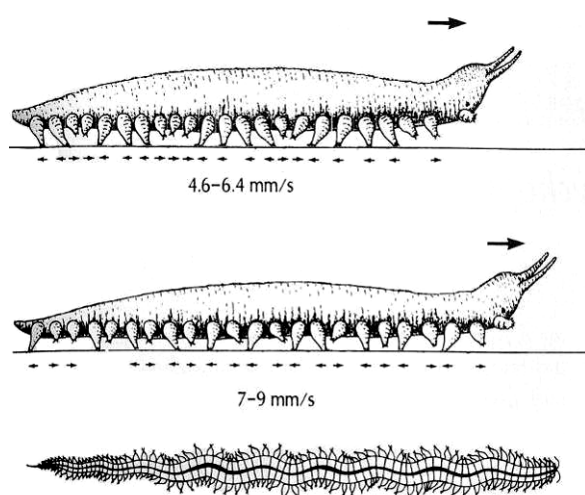
5.3.4 Kráčivý pohyb – chůze a běh

Schopnost chůze se u živočichů v průběhu evoluce vyvinula několikrát nezávisle na sobě a vychází z vlnivého způsobu plazení nebo plavání (viz Obr. 5-11). Její objevení je vždy podmíněno vznikem a rozvojem specializovaných lokomočních orgánů – končetin. Setkat se s ní můžeme u členovců, drápkovců, obratlovců a želvušek. Přechodný způsob pohybu (tzn. něco mezi chůzí a plazením) je možné pozorovat například u mnohoštětináčů.

Jak chůze tak i běh vyžadují systém pák (zde představovaný články vnější nebo vnitřní kostry) a systém svalů, které jimi pohybují. Přesto jsou principy obou způsobů pohybu poněkud odlišné.



Obr. 5-11. Chůze má s vlnivým plaváním mnoho společného. Tělo ocasatých obojživelníků i ještěřů se při chůzi vlní podobně jako těla ryb při plavání. Dle KARDONGA (1998).



Obr. 5-12. Pohyb drápkovce. Čím rychleji se tělo pohybuje, tím menší počet nohou je v kontaktu s podložkou. Na pohledu shora je možné pozorovat laterální vlnění těla. Dle PECHENIKA (1996).

došlápne na podklad, dojde k flexi (ohybu) hlezenního kloubu a napnutí Achillovy šlachy. V ní, podobně jako v natažené gumě, dojde k zvětšení elastické energie. Energie je posléze, za současného zkracování šlachy, využita k odrazu. U čtvernohých běžců se k tomu přidává i pohyb páteře, kterou lze přirovnat k listové pružině. Její prohnutí směrem dolů umožňuje posunout přední končetiny co nejdále dopředu a nahrbení se přidává odrazu na síle. Známe tedy obecné principy běhu a chůze, ale jak tyto pohyby probíhají u konkrétních živočichů a jak jsou ovlivněny konkrétním tvarem jejich končetin?

Chůze je založena na principu kyvadla. Noha se podobně jako kyvadlo pohybuje dolů, přičemž ztrácí potenciální a nabírá kinetickou energii. Při dopadu se část energie mění na tření a deformační energii. (Deformuje se jak končetina – ta naštěstí vratně, tak i podložka. Ve sněhu, bahnitém nebo sypkém terénu se chodí hůř, protože energie vynaložená na deformaci podložky je velká a nezbyvá na odraz, naopak na kameni působí větší deformační energie na nohy, které nás následně bolí.) Zbylá energie je použita k odrazu těla od podložky a jeho posunu vpřed. Samozřejmě se v této fázi již zapojují svaly a svým stahem přidávají odrazu na síle a doplňují potenciální energii končetiny do výchozího stavu.

Důležité také je že při chůzi i běhu se končetina pohybuje po oblouku. To je zřetelné například u člověka. Nejprve došlápeme na patu, pak prohne chodidlo, převážíme se na špičku a nakonec se prsty odrazíme. Není to vlastně nic jiného než valivý pohyb a ten, na rozdíl do smykového, má nižší ztráty vyvolané třením. Ostatně nohy šoupáme jen po ledu nebo při prohlídce hradních interiérů.

Oproti chůzi představuje běh pružnější, ale energeticky náročnější formu pohybu. Výrazně se zde uplatňuje elastická energie šlach a vazů. To je možné dobře ilustrovat na Achillově šlaše obratlovců (členovci mají v končetinách podobně fungující proužky elastické tkáně). Když noha

Pohyb organizmů, jako jsou stonožky, mnohonožky, stejnonoží koryši (Isopoda) a drápkovci, vybavených spoustou končetin, výrazně připomíná plazení kroužkoců a vlnivé plazení (viz Obr. 5-12). Končetiny se synchronně zvedají a opět klesají v několika vlnách po celé délce těla, které se navíc mírně laterálně vlní. Čím rychlejší je pohyb organismu, tím méně končetin je v kontaktu s povrchem (toto platí obecně pro chůzi a běh všech živočichů). Rychlost pohybu také závisí na délce končetin. Proto je strašník dalmatský (*Scutigera coleoptrata*), vybavený dlouhými nohama, rychlejší než stejně velká stonožka škvorová (*Lithobius forficulatus*).

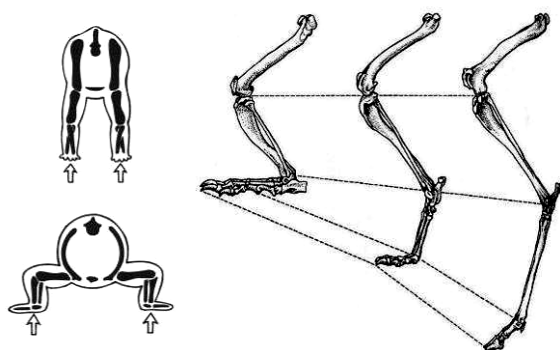
Hmyz má o mnoho méně končetin, a také způsob jeho pohybu je poněkud odlišný. Při rychlé chůzi nebo běhu se hmyz obvykle dotýká podkladu v každém okamžiku pouze třemi končetinami (při pomalé chůzi se země dotýká i více nohou, při velmi rychlém běhu to naopak může být méně než tři). Na zemi je vždy přední a zadní končetina jedné a prostřední končetina druhé strany, což se velmi rychle střídá. Přední noha je při tomto pohybu natažena dopředu, přičemž je opřena o chodidlo a drápky. Svíráním (flexí) kloubu mezi holení a stehnem táhne celé tělo dopředu. Střední noha funguje pouze jako opěrný bod. Na zadní noze naopak dochází k rozevírání (extenzi) kloubu mezi holení a stehnem, přičemž celé tělo je tímto způsobem odráženo dopředu. Tím vzniká rychlý pohyb, který však není zcela přímý, nýbrž spíše kolébavý. Například dobře známý šváb americký (*Periplaneta americana*), při hmotnosti těla 0,8 g zvládne běžet úctyhodnou rychlostí 1,5 m/s. Přičteme-li k tomu jeho manévrovací schopnosti, je jeho odchyt takřka nadlidským výkonem.

Desetinožci (Decapoda) a pavoukovci (Arachnida) se pohybují podobně jako hmyz, pouze počet nohou je větší. I zde platí čím delší nohy, tím rychlejší, čím kratší nohy, tím obvykle silnější. Krabi a pavouci běžníci jsou výjimeční schopností pohybu do boku. Samotný pohyb není příliš složitý, v podstatě jde o

běžné rychle prováděné úkroky. Pro zajímavost indopacifický krab plážový (*Ocypode ceratophthalma*) dokáže běžet rychlostí přesahující 2 m/s.

Chůze a běh obratlovců a především savců je nejlépe známým způsobem lokomoce. Nemá tedy příliš smysl popisovat, jak se která končetina zvedá a kam se posouvá, a že kůň dovede klusat a cválat a co je to mimochodník. Spíše se zaměříme na faktory, které ovlivňují rychlost a efektivitu pohybu.

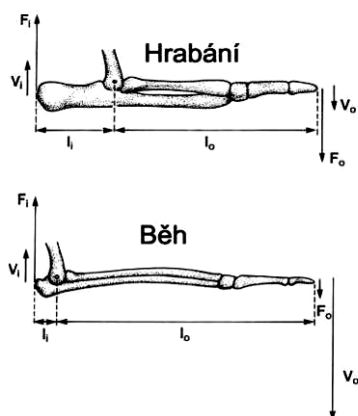
Výchozím bodem pro obratlovcí končetiny jsou párové ploutve umístěné po stranách těla, jak je tomu u recentních ryb. Toto



Obr. 5-13. Vlevo postavení končetin savce (nahore) a mloka (dole). Vpravo s rozvojem rychlosti se redukuje nášlapná plocha končetiny a výrazně se prodlužují elementy zánártí. Zleva zadní končetina plantigrádní - nášlap na celou plochu nohy (medvěd), digitigrádní - nášlap na články prstů (vlk) a unguigrádní - nášlap na špičky prstů (jelen). Dle KARDONGA (1998).

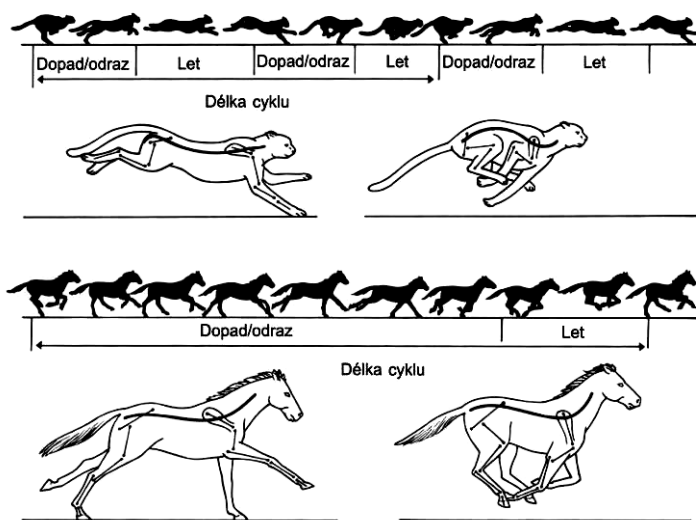
postavení si zachovaly i nohy ocasatých obojživelníků (viz Obr. 5-13). Svaly pánevního a ramenního pletence musí kromě pohybování končetinou také

udržovat tělo nad zemí, a to spolu se smíšeným krevním oběhem zhoršuje jejich pohybové dovednosti. Posun končetin pod tělo, jak tomu bylo u dinosaurů (viz Obr. 5-13) a jak je tomu u ptáků a savců, odlehčil svalům a umožnil efektivnější pohyb.



Obr. 5-14. Síla a rychlost se vzájemně vylučují. Delší páka a distální úpony svalů umožňují končetině působit větší silou. Naopak krátká páka a proximální úpon svalů jsou vhodné pro rychlý pohyb. Dle KARDONGA (1998).

Rychlost pohybu organismu závisí především na frekvenci a délce kroků. Frekvence má své pevné limity dané výkonem svalů, dýchací a oběhové soustavy. Snazší je prodlužovat krok. Ten, jak již bylo několikrát řečeno, závisí na délce končetiny. Končetinu, respektive její dlouhé kosti, ale také není možné neustále protahovat. Jejího prodloužení je dosahováno prolongací kostí zápěstních a zánártních. S tím souvisí i zmenšování plochy došlapu (viz Obr. 5-13). U dobrých běžců (pštros, kůň, vidloroh) zůstává v kontaktu s povrchem pouze jeden nebo dva prsty. Kromě uspořádání kostí a délky nohy ovlivňují možnost pohybu klouby. Například daněk a srnec mají v relativním měřítku stejně dlouhé končetiny. Klouby přední a zadní končetiny srnce v celkovém součtu umožňují ohyb 285° , respektive 315° , zatímco u daňka je to „pouhých“ 255° a 295° . Tento zdánlivě drobný rozdíl se projevuje na maximální rychlosti, která je přes 80 km/h u srnce a



Obr. 5-15. Srovnání běhu geparda a koně. Ohebná páteř geparda umožňuje, kromě letu s končetinami pod tělem (ta je u koně také), i zvláštní fázi letu s nataženými končetinami. Pohyb páteře přidává gepardu na rychlosti asi o 10 km/h. Dle KARDONGA (1998).

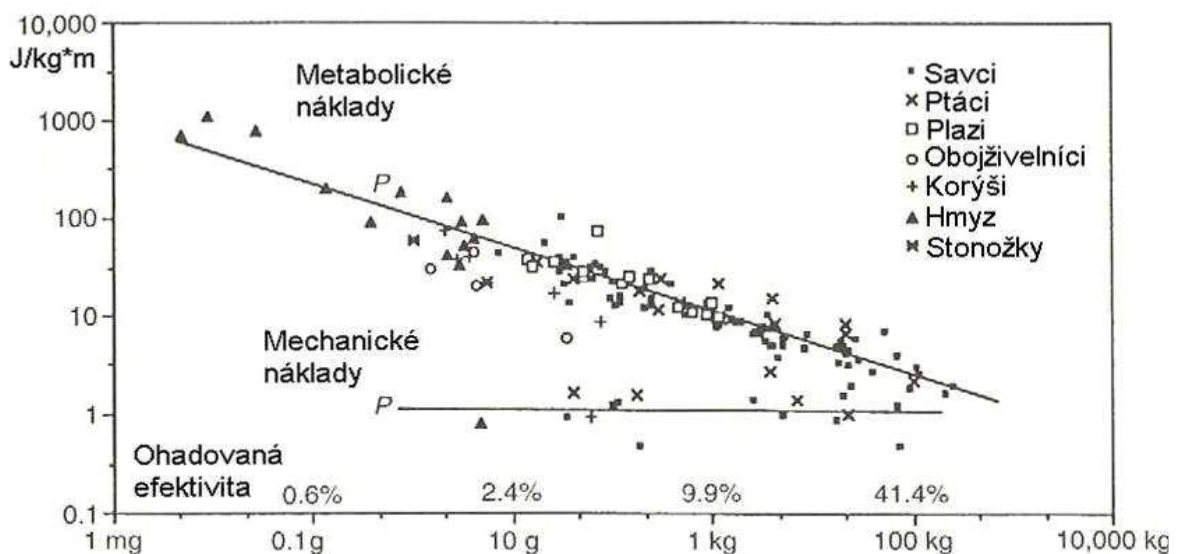
okolo 70 km/h u daňka. Další metodou, jak dělat dlouhé kroky, je mít ohebnou páteř (viz Obr. 5-15). Kůň je oproti gepardovi o mnoho větší a oba jsou dobře přizpůsobeni běhu. Čistě na základě tělesné velikosti bychom očekávali, že kůň bude rychlejší nebo alespoň stejně rychlý jako gepard (pomiňme relativně delší nohy geparda). Páteř koně ovšem není příliš ohebná (konkrétní důvod zde nehraje roli) a na rozdíl od geparda ho nutí k častějšímu kontaktu s povrchem, a tudíž k pomalejšímu pohybu.

Parametry pohybu jsou samozřejmě ovlivňovány životní strategií živočicha. Někdy si živočich musí vybrat buď se dokáže rychle zahrabat nebo bude umět utíkat (viz Obr. 5-14), oboje zároveň totiž nejde – tzv. trade off

(organizmus nemůže být zároveň přizpůsoben dvěma protichůdným selekčním tlakům).

Budeme-li chůzi a běh posuzovat z energetického hlediska můžeme vcelku nepřekvapivě konstatovat, že s rostoucí rychlostí rostou takřka lineárně i energetické náklady. O něco zajímavější je, že cval koně při rychlosti nad 1,7 m/s je energeticky méně nákladný než stejně rychlá chůze a při rychlosti 4,6 m/s je lepší cválat než klusat. Podobná závislost existuje i u člověka.

Po ulicích se ti reklamou nezaujatí a mladší z nás obvykle pohybují rychlostí 1,5 m/s, která je z energetického hlediska nejvýhodnější. Zrychlíme-li, pak při hodnotách 1,9 až 2,1 m/s přecházíme v běh. Ne že bychom nezvládli kráčet rychlostí 7 km/h, ale z energetického hlediska je už lepší běžet. Průměrné náklady aerobního běhu, stanovené na základě opakovaných měření, jsou přibližně $10,7 \times (\text{hmotnost těla})^{-0.32}$ [J/kg×m]. Běh je druhou energeticky nejnákladnější lokomoční technikou po letu. Důležitější než uvedená hodnota je,



Obr. 5-16. Energetické náklady transportu. S rostoucí hmotností klesají celkové metabolické náklady transportu. Mechanické náklady zůstávají na hmotnosti nezávislé. Písmenem P je označen šváb americký (*Periplaneta americana*). Dle ALEXANDERA (2002).

že uvedený vztah pravděpodobně platí pro všechny živočichy (od členovců po savce) schopné běhu (viz Obr. 5-16). Z uvedeného grafu dále vyplývá, že pro menší živočichy jsou náklady na transport větší než pro velké. Přesto, jak můžeme pozorovat v přírodě, ti menší většinou běhají a větší spíše chodí. Z čistě mechanického hlediska jsou totiž náklady pro malé i velké živočichy stejné (viz Obr. 5-16). Velký živočich totiž dělá velké kroky, na kterých závisí efektivita pohybu, a také se více uplatňuje pružnost šlach. To se samozřejmě odráží v energetické bilanci lokomoce, která pak na jednotku hmotnosti vychází výhodnější než u malých živočichů.

5.3.5 Chůze po dvou končetinách

Chůze po dvou (tzv. bipedie) je z pohledu savců něčím naprosto výjimečným. Běžně ji používá pouze člověk, příležitostně někteří další primáti a medvědi a jiní cirkusoví cvičenci. Podíváme-li se na ptáky a plazy, již nám tak neobyčejná nepřijde. Její mechanismy se v ničem neliší od výše popsanych a její

energetické zákonitosti jsou stejné jako u chůze kvadrupední (viz Obr. 5-16). Redukce opory těla na pouhé dvě nohy samozřejmě vyžaduje některé změny (například přestavbu pánve, změnu v úhlu kloubení pánve a stehenní kosti nebo vyvážení těžiště těla masivním ocasem).

5.3.6 Pohyb na vodní hladině

Pohyb na vodní hladině nevyžaduje nijak zvláštní pohyb končetin (je to celkem obyčejná chůze, nebo běh). Zajímavější je zjistit, proč se živočichové do vody neproboří.

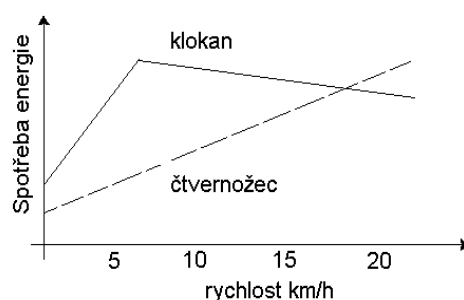
Ti s malou hmotností těla, například pavouci lovčící (*Dolomedes*), vodoměrky (*Hydrometra*) a bruslařky (*Gerris* a *Halobates*), využívají povrchového napětí vody. Jejich dlouhé a obrvené nohy rozkládají hmotnost těla na co největší plochu hladiny. Jeden gram (0,01 N) těžký lovčík vodní (*Dolomedes fimbriatus*) má velmi dlouhé a, jak vědecký název napovídá, obrvené nohy, které se povrchu vody dotýkají celkem na 24 cm (síly povrchového napětí se neuplatňují na ploše, ale jen na místě styku vody s pevnou látkou a vzduchem – tj. na hraně – obvodu). Povrchové napětí vody při 20°C je 7,3 N/cm. Zátěž způsobená pavoukem je pouze 4,2 N/cm (0,01/24), a proto se na vodě bez větších problémů nejen udrží, ale i hbitě pohybuje.

Na vodní hladině se dokáží pohybovat i známí jihoameričtí ještěři bazilišci (*Basiliscus*). Zde už si s povrchovým napětím nevystačíme, obvod končetin 1 kg těžkého živočicha by totiž musel být 140 m! Bazilišek obvykle váží okolo 100 g, ale i to je až moc. Bazilišek na vodu vstupuje ve velké rychlosti a vysoké frekvenci kroků. Při došlápnutí na hladinu se pod končetinou vytváří až 10 cm hluboká prohlubeň, která se neuzavírá okamžitě. Díky velké rychlosti pohybu nohy, zákonu o zachování hybnosti a hydrostatickému tlaku vody, který je již v hloubce 10 cm nezanedbatelný, se zvládne bazilišek včas a dostatečně odrazit. I přesto bazilišek balancuje na hraně svých možností a nezřídka musí po několika metrech začít plavat. Podle dosavadních poznatků je totiž 130 g limitní hmotnost, při které je při reálné rychlosti tento pohyb možný.

5.3.7 Skákání

Skákat dovede chvostoskok, blecha, kovařík, pstruh, vrabec, klokan i velryba. Pouze někteří živočichové však používají skákání jako hlavní způsob pohybu. Běžně se tak po zemi pohybují tarbíci, frčci a někteří další hlodavci, klokani a žáby. Znamenitě skácou blechy, chvostoscoci, brouci dřepčící, kobylky, saranče, křísi a pavouci skákavky.

Při skákání je využívána pružnost šlach i ohebnost končetin, ty bývají u skokanů dlouhé a štíhlé. Krátce před odskokem se celá končetina ohne v kloubech a složí pod tělo. Toto uspořádání umožňuje dosáhnout při odrazu co



Obr. 5-17. Energetické náklady pohybu klokanu ve srovnání s čtvernožcem. Při malé rychlosti se klokan pohybuje po všech „pěti“, což je energeticky velmi náročné. Při rychlosti nad 5 km/h přechází na skákavý pohyb, energetické

možná největšího zrychlení. Výška a délka skoku z místa totiž závisí jen na rychlosti a úhlu odrazu. Při výskoku do výšky 1 m by ve vakuu byla rychlost odrazu stejná pro blechu, žábu i člověka. Přesto skáčou různí živočichové různě vysoko. Poloopice komba (*Galago senegalensis*) drží výkonem 2,25 m (cca třikrát víc než zvládne špičkový atlet) rekord ve skoku do výšky z místa. Výška skoku je totiž závislá na výkonu svalů připadající na jednotku tělesné hmotnosti živočicha. Není divu, že má komba v relativním měřítku asi dvakrát více svalů než člověk.

Blecha není tak silná jako komba (svaly blechy tvoří 3% tělesné hmotnosti, u komby je to 36%), přesto jsou její skokanské výkony obdivuhodné. Z místa vyskočí do výšky 20 cm tj. 150 násobek délky svého těla. Člověk s touto schopností by hravě přeskočil budovu Národního divadla. Blecha dokáže na dráze 0,5 mm nabrat rychlost 1 m/s – čas potřebný ke zrychlení je pouze 0,001 s! Tak rychle se žádný existující sval stáhnout a nestihne to ani sval blechy. Na bázi zadních nohou má blecha zvláštní bloky tvořené proteinem resilinem. Jde o bílkovinu svými vlastnostmi podobnou gumě. Svaly tlačí na resilinové bloky a zvyšují energii pružnosti v nich uloženou. V určitém okamžiku se uvolní zámkový mechanismus končetiny, nahromaděná energie se prudce uvolní a blecha odskočí. Na principu elastických komponentů (kutikula, šlachy) pracují i končetiny kobylek, sarančí, furkula chvostoskoků, a na stejném principu je založen i typický pohyb kovařika.

Kromě silných svalů je, obzvláště při dopadu, důležité mít i pevnou kostru. Při dopadu je blecha zbržděna stejně jako auto, když v několika set kilometrové rychlosti narazí do betonové zdi. Blecha to přežije jen díky pevné kutikule a malé tělesné hmotnosti. Žáby tento problém řeší pevným pánevním pletencem, srostlými ocasními obratly, absencí žeber (nemohou si žádné polámat) a volným lopatkovým pletencem. Dopad je směřován právě na přední končetinu, která je díky svému volnému uložení ve svalovině schopna náraz pružně utlumit.

Energetické nároky skákání, které jsou relativně velké u jednotlivých skoků, se při pohybu sérií za sebou jdoucích skoků (např. klokani, tarbíci) snižují (viz Obr. 5-17). Výrazně se totiž uplatňuje pružnost šlach. Jejich elastická energie může v případě větších druhů klokanů pokrývat až 45 % energetických nákladů.

5.3.8 Pohyb v korunách stromů a na skalách

Stejně jako u pohybu na vodní hladině nevyžaduje (většinou) ani šplhání po stromech nějaký zvláštní styl pohybu končetin. Slovo většinou nám vyhrazuje prostor pro ručkování. Ručkování (brachiace) je typický styl pohybu gibbonů, orangutanů a některých dalších primátů (vysoce specializovaných arborikolních savců). Gibbon se chytí rukou větve, odrazí se, jeho tělo se zhoupne jako kyvadlo a on se zachytí druhou rukou (meztím zvládne i kousek volně letět) a tak pořád dál, kam až prales stačí. Aby to gibboni zvládli, jsou jejich neobvykle dlouhé ruce vybaveny velkou lopatkou a klíční kostí pevně fixovanou ke kosti hrudní.

Drobný brouček si na rozdíl od gibbona vykračuje pořád stejně, jedno jestli po zemi, kolmém kmeni či po listu břichem vzhůru. Jak to tedy

živočichové dělají, že se na kolmých a často hladkých plochách i přes neúprosné působení gravitace udrží?

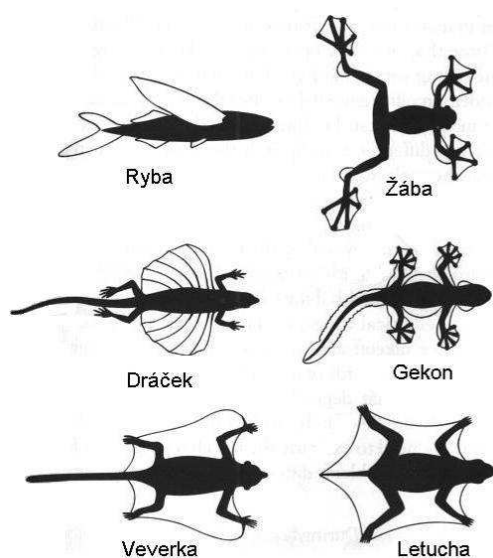
Gibboni a ostatní primáti jsou odkázáni na uchopovací schopnosti svých rukou a nohou s protistojně postaveným palcem. K tomu se u opic nového světa přidává i chápavý (perihensilní) ocas. Vřešťani se za něj dokonce mohou i pověsit a zvládnou sním uchopit i předmět velikosti lískového oříšku. Chápavým ocasem disponují i některé vačice (*Caluromis*), šelmy oviječi (*Paradoxurinae*) a mravenečníci (*Tamandua*, *Cyclopes*). Chameleoni mají také ovíjivý ocas a krom toho jsou vybaveni zygodaktilními končetinami, na kterých mají proti sobě postaveny na jedné straně dva a na druhé tři srostlé prsty.

Veverky, tany, ptáci a ještěři šplhají po stromech pomocí ostrých drápů, které zatínají do kůry stromů. Takový způsob označujeme jako scansoriální lokomoce. Ptáci si při šplhání si často pomáhají tzv. vratiprstem – 4. prstem nohy, který mohou otočit do zadu a zajistit stabilnější oporu těla.

Velmi důmyslné je přizpůsobení gekonů, kteří hravě zvládnou běhat i po okenní tabuli. Bříška prstů gekona obrovského (*Gekko gekko*) jsou pokryta překrývajícími se lístkovými šupinami. Každá šupina se skládá z vláskovitých brv, kterých je na jedné končetině asi půl milionu. Každá z brv nese 100 až 1000 mikroskopických vláken zakončených malou přísavkou, jejíž funkce je regulována prokrvením. Díky obrovskému množství miniaturních přísavek dokáže každá noha gekona vážícího 43g (0,43N) přilnout k podkladu silou až 20 N!

Podobně fungují i lepkavé končetiny šplhajících žab a věčně vlhká a měkká kopýtko damanů skotačících po skalách. Hmyz a ostatní členovci většinou podobné adaptace nepotřebují. Skulinka pro jejich drobné drápky se najde skoro vždy. Ovšem nohy některých brouků a much (např. *Chrysolina*,

Calliphora), kteří zvládají běhat i po skle, jsou vybavené drobnými chloupky (sety) jako nohy gekonů, ale jejich konce nenesou přísavky. Sety k povrchu přilnou díky adhezní nebo van der Walsově síle.



Obr. 5-18. Padákový let se v evoluci objevil několikrát nezávisle. Dle KARDONGA (1998).

5.3.9 Plachtění

Plachtění, ač nesplňuje definici aktivního pohybu, kterou jsme uvedli v úvodu, je velmi dobře definovaným a rozšířeným pohybem mnohobuněčných živočichů. Dlouhodobého plachtění a aktivního využití dynamiky vzdušných proudů jsou schopni pouze ptáci (v minulosti též Pterosauria), v ostatních případech se jedná o více či méně dokonalý padákový let.

Evoluční vývoj struktur umožňujících padákový let není pravděpodobně příliš složitý a skýtá velké výhody. Vždyť jen mezi savci se objevil v šesti nezávislých případech (letuchy, veverky, šupinatky, vakoveverky, vakoplši, possumové), znám je i u hadů – bojg (*Chrysopelea*), ještěřů dráčků (*Draco*), gekonů (*Ptychozoon*) a žab létavek (*Racophorus*). Pro úspěšný padákový let je potřeba nějaká větší plocha (viz Obr. 5-18), do které se může opřít vzduch, která živočicha nadlehčuje a brzdí jeho pád. Ocas a nohy kormidlují směr „letu“. Větší plocha padáku více brzdí (snižuje rychlost klesání) a prodlužuje dráhu letu. Není divu, že letuchy a „létající“ veverky, jsou svými výkony daleko před žábami a gekony s relativně malou létací plochou.

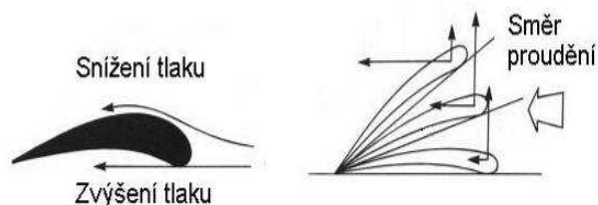
Tzv. „létající“ ryby (např. rod letoun – *Exocoetus*; viz Obr. 5-18) samozřejmě neskáčou ze stromu. Jejich pohyb, který lze přirovnat k letu hozené papírové vlašťovky, je

spíše jakési setrvačné plachtění. Ryba nabere velkou rychlost, vyskočí z vody a roztáhne velké prsní ploutve. Obvykle se tak nad vodou udrží 4 až 10 vteřin. Větší efektivitu odrazu umožňuje velká ocasní ploutev s výrazným spodním lalokem, který zůstává v kontaktu s vodou i u napůl vynořené ryby.

Nejlépe samozřejmě dovedou plachtit ptáci. Jejich křídlo (viz Obr. 5-19) má na průřezu tvar protáhlé, mírně prohnuté kapky. Tento tvar eliminuje turbulence a způsobuje rychlejší proudění vzduchu nad horní plochou křídla, kde tudíž dochází ke snížení tlaku (viz vztahy vycházející z Bernoulliho rovnice). Na křídlo tak působí aerodynamická vztlaková síla, která působí proti síle tíhové. S odporovou silou (viz Obr. 5-19) se pták při plachtění vyrovnává nakláněním a otáčením křídel, a to i za cenu občasné ztráty výšky. Kde se ale vezme to proudění, které generuje vztlakovou sílu, když pták nemá křídly?

Ptáci využívají dva rozdílné typy v přírodě vznikajících vzdušných proudů. Prvním je tzv. termické proudění vzduchu vznikající nad různě ohřátým zemským povrchem. Toto proudění využívají ptáci s dlouhými a širokými křídly na jejichž špičce jsou pera prstovitě roztažená. Podle popisu je jasné, že se jedná především o supy, kondory, orly, čápy a řadu dalších převážně velkých ptáků. Mimochodem tvrzení, že na Sv. Řehoře letí čáp přes moře ..., není pravda. Nad mořem chybí termické proudění a mávavým letem by čáp tak velkou vzdálenost nepřekonal (Čápi překonávají moře v místě úzkých průlivů – Bospor, Gibraltar). Druhou skupinu tvoří albatrosi, buňáci a další velcí mořští ptáci využívající tzv. dynamické plachtění. Jejich dlouhá, úzká a ostrou špičkou zakončená křídla jim umožňují vznášení v silných větrných proudech nad otevřeným oceánem. Ti nejlepší dokážou využít i vzdušných proudů, které vznikají nevysoko nad mořskou hladinou.

Samozřejmě nesmíme zapomenout na plachtění drobných pavoučků (většinou se jedná o nedospělá stádia – nymfy), kteří pro plachtění dokonce



Obr. 5-19. Důsledkem rychlejšího proudění vzduchu je menší tlak na horní stranu křídla (vlevo) a vznik aerodynamické vztlakové síly (vertikální složka). Společně s ní na křídlo působí i síla odporu vzduchu (horizontální). Velikost obou sil se s sklonem křídla mění. Dle KARDONGA

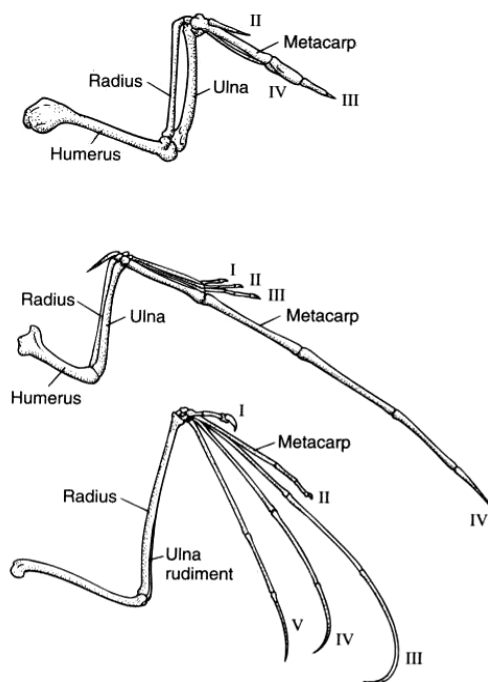
vyklučují i speciálně stavěné vlákno. To tkají na vyvýšených místech a stáčí do klubka a když je klubko dostatečně velké, stačí počkat na příhodný poryv větru a odletět do kraje. Některé drobné druhy členovců, vířníci a želvušky jsou pouze díky své malé velikosti větrem unášeni na velké vzdálenosti. Plachtění není pouze výsadou živočichů, kteří se dokážou dostat do vzduchu. Celkem úspěšně plachtí i trubýši – např. měchýřovka portugalská (*Physalia physalis*), která je pro tyto účely vybavena až 30 cm dlouhým plovákem opatřeným plachtou. K podobným účelům slouží vor z pěny a vajíček mořskému plži rodu *Janthina*.

5.3.10 Aktivní let

Aktivní let je ze všech druhů pohybu technicky a energeticky nejnáročnější (přibližné náklady co možná nejrychlejšího aerobního letu, stejné pro ptáky, netopýry a čmeláky, jsou $57 \times (\text{hmotnost těla})^{-0,17}$ [J/kg×m] na jednotku vzdálenosti). Ovšem při svém zvládnutí přináší let obrovské možnosti. Snad právě proto se těch několik málo skupin, které techniku aktivního letu úspěšně zvládly, posléze rozrůznilo a oplývalo či stále oplývá velkým druhovým bohatstvím.

Kdo tedy dovede aktivně létat? Na prvním místě je nutné jmenovat hmyz (Insecta). Ten zvládl techniku letu v historii jako první a jediný z tzv. bezobratlých a v současné době je druhově nejpočetnější skupinou organismů na Zemi. Ovšem technika letu hmyzu se od obratlovců liší a jiný je samozřejmě i původ křídel. Z obratlovců začali nejdříve létat ptakoještěři (Pterosauria). O něco později se ve vzduchu objevili ptáci (Aves) a jako poslední ovládli oblohu netopýři (Chiroptera). Pro zajímavost uveďme, že o aktivní let se za pomoci prsních ploutví pokoušejí i jihoamerické ryby sekernatky (Gasteropelecidae) a podle různých pramenů dokonce zvládnou některé druhy uletět i pár metrů.

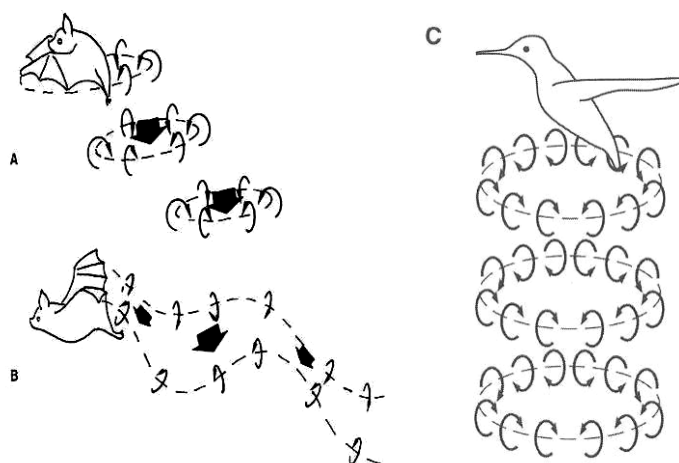
Základní princip letu je u všech čtyř skupin stejný a ne nepodobný plavání. Opět jde o mávavý pohyb částí těla – křídlem – v prostoru, který na základě zákona akce a reakce (křídlo se odráží od masy vzduchu, kterou tak uvádí do pohybu) pohání tělo požadovaným směrem. Protože je ale hustota vzduchu je přibližně osmsetkrát menší než hustota vody, je velká část energie je vynaložena na udržení těla ve vzduchu a jen menší část na samotný pohyb. Tomu je přizpůsobena i stavba těl aktivně létajících živočichů, která jsou maximálním možným způsobem odlehčena. S rostoucí rychlostí pohybu se jeho energetické nároky do určité míry snižují, ovšem při vyšších rychlostech opět rostou. Podobně jako u kráčivého pohybu existuje i u letu z energetického hlediska optimální



Obr. 5-20. Křídla různých skupin obratlovců jsou navzájem homologická. Shora dolů: pták, pterosaurus, netopýr. Dle KARDONGA (1998).

rychlost. Další paralelou s ostatními formami lokomoce je existence různých stylů letu uplatňovaných při rozdílných rychlostech.

Tím nejnáročnějším je vířivý let, známý především u kolibříků (zvládnou až 50 min nepřerušeno vířivého letu), lišajů, včel a much. Vířivého letu jsou schopny i další druhy menších ptáků, hmyzu, a po krátkou dobu jej zvládnou i někteří netopýři. Vampýr dlouhोजazyčný (*Glossophaga soricina*) vydrží za pomoci vířivého letu stát na místě jen 4,5 s. Ptáci velikosti holuba (0,4 kg) ještě méně a větší ptáci již vířivý let vůbec neovládají. Při vířivém letu (viz Obr. 5-21) křídlo ve vzduchu rychlými pohyby opisuje tvar ležaté osmičky (křídlo funguje podobně jako rotor helikoptéry). U ptáků vychází tento pohyb ze zápěstního kloubu a je realizován ruční částí křídla. Není divu, že u kolibříků je tato část rozvinuta na úkor části ramenní a loketní. Při vířivém pohybu údajně vykoná křídlo některých druhů hmyzu až 1000 mávnutí za sekundu (běžná frekvence je zhruba poloviční). U kolibříků je obvyklá frekvence pohybu křídel 70 až 80 Hz, jako maximální je občas uváděna hodnota až 200 Hz. Vířivý let není typickým „cestovním“ pohybem, využíván je zejména při shánění potravy a s tím spojeným jemným manévrováním.

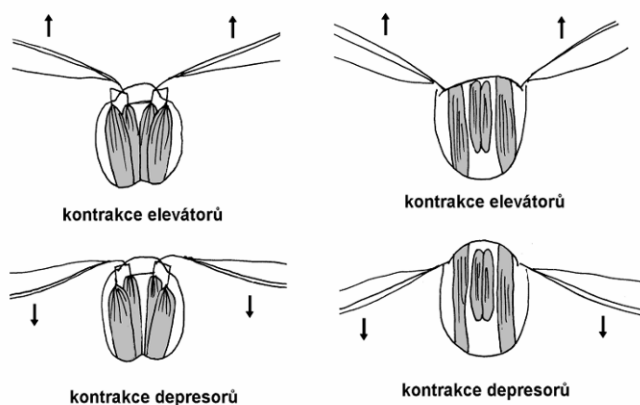


Obr. 5-21. Schéma proudění vzduchu při pomalém (A) a rychlém (B) letu netopýra a při vířivém letu kolibříka (C). Dle ALEXANDERA 2002.

Pomalejší mávání křídel ve vertikální rovině je běžný způsob cestovního letu u ptáků (těch neplachtících), netopýrů a hmyzu (viz Obr. 5-21). Frekvence úderů křídel je podstatně nižší než u vířivého letu. Při rychlosti cca 3,4 m/s je to 9 Hz u netopýra rezavého (*Nyctalus noctula*) a 6 Hz u holuba. Stejně tak je tomu i s energetickými náklady. Ty se obvykle pohybují v rozmezí 50 až 140 W na kg hmotnosti živočicha.

Doposud byla řeč pouze o různých stylech a způsobech mávavého letu. Nesmíme však zapomenout, že let můžeme rozdělit i na jednotlivé fáze od startu po přistání. Právě start a přistání jsou z energetického i technického hlediska nejnáročnějšími fázemi aktivního letu. Energetické náklady v těchto fázích letu stoupají s rostoucí hmotností. Těžké druhy ptáků nejsou schopné pouze za pomoci intenzivního mávání křídly získat dostatečnou rychlost k odpoutání se od povrchu, a proto startují s „rozběhem“. Velmi dobře to uvidíte srovnáte-li například dráhu potřebnou ke startu u kachny divoké a labutě velké. Kromě hmotnosti mohou start ztěžovat i přízpusobením k některému z jiných způsobů pohybu – především potápění a plavání. Vodní druhy ptáků (potápky, potápivé kachny, potáplice) často velice obtížně vzlétají, nebo dokonce úplně ztrácejí schopnost letu (alka velká, tučňáci, kormorán galapážský). Před přistáním se stejně jako při startu, uplatňuje intenzivní mávavý let, který v tomto případě slouží k zpomalení rychlosti letu a zastavení.

Jak bylo v úvodu řečeno, je let založen na mávavém pohybu křídel. Jak vlastně křídla vypadají, jak vznikla a jak to, že pohyb zpět nezruší původní účinek jejich mávnutí?



Obr. 5-22. Létací svaly hmyzu a jejich kontrakce - vlevo přímé svaly; vpravo nepřímé svaly.

vyvolat mutací vznik oka na křídle. Podle dosavadních zkušeností může oko vzniknout jen na strukturách končetinového původu. Vznik a vývoj křídla údajně souvisel s objevením se vynořené vegetace, mezi kterou mohl hmyz přelétat. Alternativních teorií vysvětlujících vznik hmyzího křídla je celá řada a nezbývá, než odkázat na odbornou literaturu.

Velice zjednodušeně lze hmyzí křídlo popsat jako tenkou blanitou chitinovou strukturu vyztuženou složitou sítí žilek. Křídlo u hmyzu zpravidla najdeme na druhém a třetím hrudním článku. Ovšem u prvohorních zástupců hmyzu z příbuzenstva jepic byla křídla i na prvním článku hrudi, naopak u některých recentních skupin hmyzu došlo k úplné nebo částečné redukci křídel. Možnosti tvarové a funkční modifikace křídel jsou nepřeborné, a proto opět nezbývá než odkázat na odbornou literaturu.

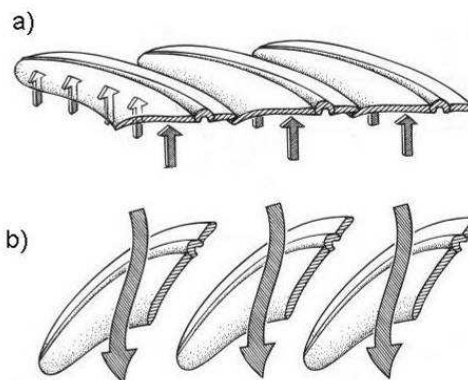
Hmyz, na rozdíl od létajících obratlovců, nedisponuje svaly na křídle, které by mu umožňovaly aktivně měnit jejich tvar během letu. Jedno z možných řešení je křídlo po úderu složit, jak to dělají pošvatky, škvoři nebo cvrčci, ale i někteří motýli a brouci. Další možností je část křídla při pohybu nahoru ohnout a složit (to umí např. vosy). Některé „čtyřkřídle“ druhy mávají dolů s křídly roztaženými a směrem nahoru je dávají přes sebe. Ti nejlepší letci (mouchy, blanokřídli) dokážou křídla aktivně natáčet, aby při pohybu nahoru kladla minimální odpor.

Při popisu vířivého letu byla zmíněna frekvence 1000 mávnutí křídlem za sekundu. Tato závratná rychlost mávání je umožněna zvláštním umístěním svalů v pružné schránce hrudní kutikuly. Primitivní okřídlené skupiny hmyzu (např. vážky) mají letové svaly připojené přímo na křídlo, s kterým aktivně pohybují (viz Obr. 5-22), a nemohou tedy mávat křídly tak rychle. Odvozené skupiny hmyzu (např. blanokřídli) mají tzv. nepřímé létací svaly, jež se nepřipojují přímo ke křídlu, ale ke kutikule hrudních segmentů (viz Obr. 5-22). Stah příčných svalů zvedá křídla nahoru, naopak stah podélných svalů způsobí pohyb dolů (viz Obr. 5-22). Svaly deformovaná pružná kutikula se snaží navrátit do původního tvaru a hrud' začne rezonovat a spolu s rychle měnícím se prohnutím kutikuly se

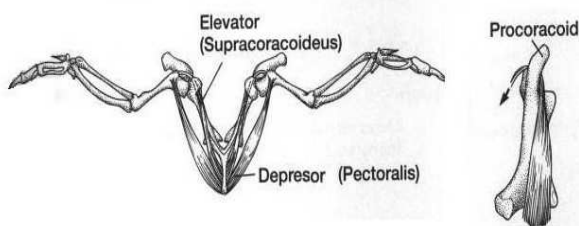
U hmyzu je v současné době nejvíce přijímaná teorie končetinového původu křídel (u obratlovců o tom není pochyb). Podle ní lze křídlo odvodit z přívěsku jednoho z článků nohy původních členovců (epipoditový exit epikoxy viz Box 5-2 str. 94). Odpovídající (homologní) přívěsek je možno nalézt na noze současných koryšů, kde si zachoval svou původní dýchací funkci. Důkazem svědčícím ve prospěch této teorie je možnost

pohybují i křídla. Velká frekvence jejich pohybu je (stejně jako některé jiné zvláštnosti rychlých pohybu hmyzu) umožněna pružností kutikuly. Rezonance hrudní kutikuly se mimo jiné projevuje i bzučením, jehož frekvence je nápadně vyšší u rychlejších letců.

Křídla ptáků, nejznámější skupiny létajících obratlovců, vznikla stejně jako u ptakoještěřů a letounů přeměnou přední končetiny (viz Obr. 5-20). Na rozdíl zbylých dvou skupin není nosná plocha jejich křídla tvořena kožní blánou, nýbrž překrývajícími se pery – označovaných na křídle jako letky (stavba ptačího pera je obecně známá a nemá cenu ji blíže popisovat). Asymetričnost letek, která je u fosilních nálezů považována za důkaz jejich schopnosti aktivního letu, umožňuje rotaci per a snížení odporu vzduchu při zvedání křídla (viz Obr. 5-23).



Obr. 5-23 .Průřez letkami křídla při pohybu dolů a) a při pohybu nahoru b). Díky asymetrii praporu se letky natáčí a snižují nebo zvyšují odpor křídla. Dle KARDONGA



Obr. 5-24. Létací svaly ptáků. Vlevo detail průběhu šlachy *m. supracoracoideus*. Dle KARDONGA (1998).

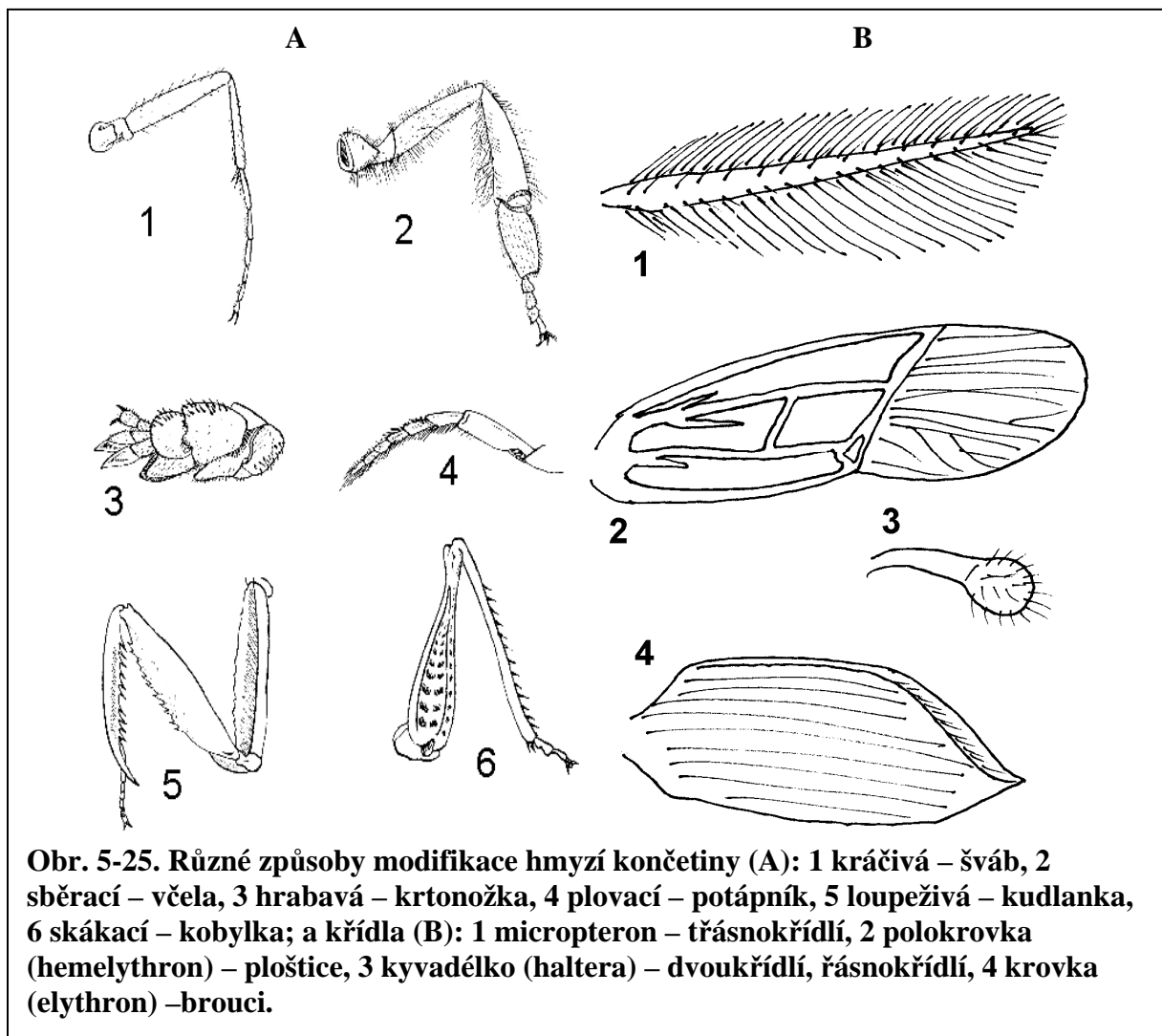
Ptačí křídlo je ovládáno svaly upínajícími se na hřeben hrudní kosti. Směrem dolů táhne křídlo *musculus pectoralis major* (velký sval prsní), jeho antagonistou je *m. supracoracoideus* (sval nadkrkavčí). Aby dokázal zvednout křídlo až nad úroveň těla, musí se jeho šlacha přetočit přes výběžek (*procoracoid*) kosti krkavčí, který funguje jako kladka (viz Obr. 5-24).

Jak začali ptáci létat? Dodnes se na tom vědci neshodli. Nejvíce zastánců mají tzv. arboreální a kursoriální teorie. Arboreální teorie odvozuje schopnost aktivního letu od stromových a klouzavým letem se pohybujících forem dinosaurů. Kursoriální teorie předpokládá, že aktivní let (tedy i ptáci) vznikl u drobných forem bipedních dinosaurů skupiny (*Theropoda*). Ti se při lovu hmyzu pohybovali rychlým během a dlouhými skoky. Vznik letu ptakoještěřů je vysvětlován obdobně. O vzniku letu u letounů, dosud většina učebnic taktně mlčí.

Křídlo vyhynulých ptakoještěřů (*Pterosauria*) tvořila kožní duplikatura, tzv. létací blána, natažená mezi čtvrtým prodlouženým prstem přední končetiny a zadní částí trupu (viz Obr. 5-20). Létací blána byla vyztužena kolagenními nebo chrupavčitými vlákny, což jí dodávalo na pevnosti. Kostí ptakoještěřů byly pneumatizované. Podobně jako u ptáků byl na sternu vyvinut hřeben k úponu létacích svalů tzv. *crista sterni* a šlacha svalu *m. supracoracoideus* se také přetáčela přes výběžek lopatky a kosti krkavčí (viz Obr. 5-24).

Křídlo jediných aktivně létajících savců – letounů (*Chiroptera*) – je tvořeno létací blánou napnutou mezi 2. až 5. prstem přední končetiny a zadní

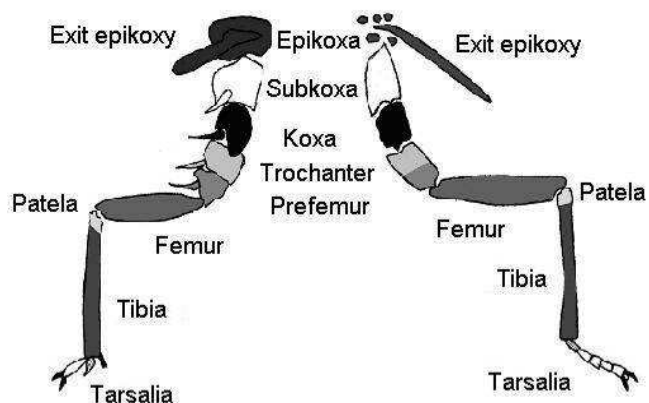
končetinou. Část blány napnutá mezi 2. až 5. prstem je označována jako chiropatagium a část mezi 5. prstem a zadní končetinou je plagiopatagium. Letovou plochu zvětšují ještě dvě další blány, a to propatagium napnutá vpředu mezi předloktím a ramenem a uropatagium napnuté mezi zadními končetinami a ocasem. Křídlo netopýrů je ovládáno více svaly (čtyři páry velkých a řada menších, hrudní i zádové) než u ptáků a právě díky tomu se mohou netopýři pochlubit lepšími manévrovacími schopnostmi. Není snad ani nutné připomínat echolokační schopnosti, které netopýřům umožňují pohyb za temných nocí.



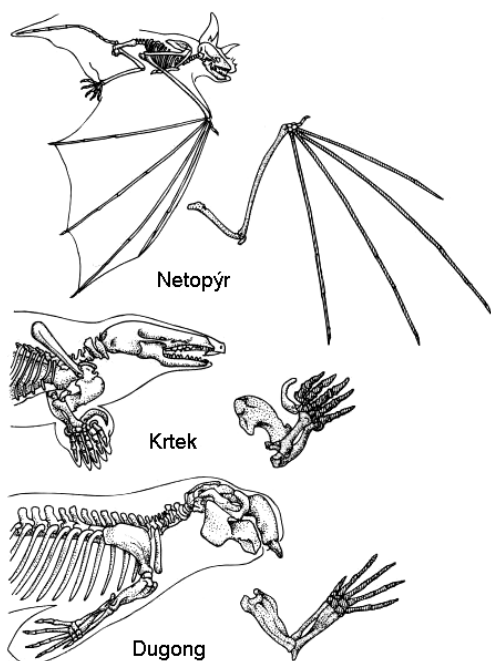
Obr. 5-25. Různé způsoby modifikace hmyzí končetiny (A): 1 kráčivá – šváb, 2 sběrací – včela, 3 hrabavá – krtonožka, 4 plovací – potápník, 5 loupeživá – kudlanka, 6 skákací – kobylka; a křídla (B): 1 micropteron – třásnokřídli, 2 polokrovka (hemelythron) – ploštice, 3 kyvadélko (halter) – dvoukřídli, řásnokřídli, 4 krovka (elythron) – brouci.

Box 5-2 Končetiny

Končetiny se zakládají jako párové struktury mezodermálního původu (na povrchu jsou kryty pokožkovým ektodermem) na bocích těl živočichů. Podle v současnosti uznávané teorie vznikly končetiny obratlovců rozpadem souvislého ploutevního lemu na bocích těl živočichů. Původ pravých končetin bezobratlých není příliš objasněn. Vzhledem k tomu, že diferenciaci jejich končetin řídí obdobné geny jako u obratlovců, neměl by být základní princip příliš rozdílný.



Obr. 5-26 Původní končetina členovců (vlevo) byla složena z 11 článků. Na odvozené noze hmyzu (vpravo) některé články splynuly a exit epikoxy se přeměnil v křídlo.



Obr. 5-27. Možné modifikace končetiny obratlovců: netopýr – létání, krtek – hrabání a dugong – plavání. Dle KARDONGA (1998).

Ke kráčivému pohybu se v průběhu evoluce nejlépe přizpůsobily končetiny členovců a obratlovců. Původní noha členovců byla tvořena 11 články (viz Obr. 5-26). U odvozených skupin členovců došlo k vzájemnému splynutí některých článků nebo jejich jiné modifikaci. Modifikací přívěsku epikoxy se také vysvětluje vznik hmyzího křídla (viz 5.3.10. Končetiny i křídla hmyzu jsou orgány velmi plastické a lze na nich pozorovat řadu ekologických přizpůsobení (viz Obr. 5-25).

Končetinu obratlovců je možné rozdělit na tři části. Nejbližše tělu je tzv. autopodium tvořené jedním elementem (humerus nebo femur), následuje zeugopodium ze dvou elementů (ulna a radius; tibia a fibula) a nejvzdálenější část je tzv. autopodium tvořené velkým

počtem elementů. K osovému skeletu jsou končetiny připevněny pomocí pletenců. Stejně jako u členovců jsou i končetiny obratlovců velmi plastické (viz Obr. 5-27). Ovšem na rozdíl od hmyzu je křídlo obratlovců tvořeno celou končetinou.

5.4 Migrace

Migrace je pohyb tam a zase zpátky, na rozdíl od některých hobitích dobrodruhů, vykonávaný ve více či méně pravidelných cyklech (jedinec vždy nemusí vykonat celý cyklus). (Upozorňujeme ale, že vedle toho má slovo migrace v biologii i další významy, např. tok genů mezi populacemi nebo osidlování nového území nějakým rostlinným druhem). Samozřejmě, že když se stádo muflonů chodí den co den pást na stejnou louku a vrací se na stejné místo odpočinku, není to migrace. Migrací rozumíme dlouhodobý přesun obvykle celé populace na větší vzdálenost. Příčiny migrace mohou být různé. Jestliže je příčinou zhoršení klimatických podmínek, obvykle spojené se snížením dostupnosti potravy, stěhují se všichni nebo téměř všichni jedinci populace, zatímco migrací vyvolaných rozmnožovacím pudem se účastní jen pohlavně dospělí jedinci populace. Migrace mohou být naprosto pravidelné – sezónní migrace (upozorňuje na ně řada lidových moudrostí včetně té o čápech) nebo nepravidelné (iruptivní), jako je třeba přelet brkoslavů (*Bombycilla garrulus*) do střední Evropy za výjimečně mrazivých severských zim. Migrační cyklus jedinec absolvuje jednou, jako např. úhoři, někteří lososi, monarcha stěhovavý (*Danaus plexipus*), nebo i vícekrát za život (velryby, sobi, pakoně, tažní ptáci atd.).

Největší záhadou je původ migrací, a zvláště těch náhodných a nepravidelných. Migrace a migrační pud se snad vyvíjel postupně podle pozvolných klimatických a geografických změn. Někteří autoři se dokonce domnívají, že podle současných migračních cest, lze soudit na geografické podmínky v dřívějších dobách. Takto, ale není možné vysvětlit migrace přes rovník (např. cesta z Arktidy do Antarktidy), kdy jsou obě sezónní oblasti sebe velmi vzdálené. Migrace také mohou vznikat náhodným vpádem části populace na jiné území, jak Evropa několikrát zažila v případě stepokura kirgizského (*Syrraptes paradoxus*). Každopádně jednoznačné vysvětlení vzniku migrací dosud neexistuje.

Co migraci vyvolává? Především je to změna klimatických podmínek, na kterou mohou organizmy reagovat přímo, jako například pakoně a zebry na nedostatek potravy. Druhou možností, je rozmnožovací pud, který nutí jedince vyhledat vhodné místo k rozmnožování. U pravidelných a regulérních migrantů (savců, ptáků i ryb) je tahový pud závislý na vývoji délky světelného dne v mírném pásu a je řízen vnitřními biologickými hodinami.

Během přesunu na zimoviště, hnízdiště nebo trdliště (místo tření ryb) se živočichové musí nějak navigovat. Podle současných poznatků se při tahové navigaci uplatňují snad všechny smysly. Ryby se řídí především čichem a chutí. Losos si zapamatuje chuť rodného potoka a i po několika letech pobytu v moři je schopen jej nalézt. Ptáci a savci používají především zrak a vnitřní kognitivní mapu, kterou si vytvářejí na základě předchozí zkušenosti (ptáci při svém prvním tahu letí společně se staršími jedinci). Navigují se nejen podle Slunce, ale využívají i Měsíce a hvězd. Při zatažené obloze jsou schopni použít k navigaci i tzv. magnetoreceptci. Magnetický smysl umožňuje vnímat rozdíly v magnetickém poli Země a na základě nich se orientovat.

Otázek spojených s migrací je samozřejmě celá řada, na všechny se nedostane (opět odkazujeme na použitou a doporučenou literaturu). Na závěr ještě zmiňme pozoruhodné energetické hledisko migrace. Migrace se totiž vyplatí jen za podmínek, kdy náklady spojené s migrací nepřesáhnou, potenciální zisk v podobě lepší potravy během zimy. Náklady na cestu určuje její časová náročnost a energetické náklady na pohyb. Pokus vyjdeme z energetických kalkulací uvedených u jednotlivých způsobů pohybu zjistíme, že dlouhé cesty (cca 10 000 km) si mohou dovolit pouze létající živočichové, ploutvonožci a velryby. Pro ostatní živočichy se nabízejí alternativní možnosti v podobě hibernace, tvorby zásob potravy, kratších přesunů (např. z hor do údolí) nebo přežívání v podobě dormantních stádií (vajíčka, kukly apod.).

6 Literatura:

- Alberts B. et al. (2002): *Molecular biology of the cell*. Garland Science, NY.
- Alexander McN. R. (1975): *Biomechanics*. Chapman & Hall, London.
- Alexander McN. R. (2002): *Principles of animal locomotion*. Princeton university press, Princeton and Oxford, 371 pp.
- Atwell B. J., Kriedemann P. E., Turnbull C. G. N. [eds.] (1999): *Plants in Action: adaptation in nature, performance in cultivation*. Macmillan, South Yarra, Austrálie.
- Bardy S. L., Jarrel K F (2003): Prokaryotic motility structures. *Microbiology* 149, 295–304.
- Cloudsey-Thompson J. (1988): *Migrace zvířat*. Orbis, Praha, 126 pp.
- Dostál R., Dykyjová D. (1962): *Zemědělská botanika II*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Dylevský I., Druga R., Mrázková O. (2000): *Funkční anatomie člověka*, Grada, Praha, 664 pp.
- Gilbert S. (2000). *Developmental biology*. Sinauer Associates, USA.
- Graumann P L (2004). Cytoskeletal elements in bacteria. *Current Opinion in Microbiology* 7, 565–571.
- Guttenberg H. (1952): *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*. Akademie Verlag, Berlin.
- Kardong K. V. (1998): *Vertebrates – comparative anatomy, function, evolution*. Second edition, WCB McGraw-Hill, 747 pp.
- Kincl M., Faustus L. (1977): *Základy fyziologie rostlin*. Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- Komárek V., Šterba O., Fejfar O. (2002): *Anatomie a embryologie volně žijících přežvýkavců*. Grada, Praha, 488 pp.
- Libbert E. (1974): *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*. Fischer Verlag, Jena.
- Meidner H., Mansfield D. (1968): *Stomatal Physiology*. McGraw-Hill, London.
- Mohr H., Schopfer P. (1995): *Plant Physiology*. Springer, Berlin.
- Nelson D. L., Cox, M. M. (2005): *Lehninger Principles of biochemistry*, 4th ed., Freeman and Co., New York.
- Obenberger J. (1952): *Entomologie I*. Přírodovědné nakladatelství, Praha, 869 pp.
- Opravil E. (1987): *Jak rostliny cestují*. Albatros, Praha.
- Pechenik J. A. (1996): *Biology of the Invertebrates*. Third edition, WCB McGraw-Hill, 554 pp.
- Prescott L., Harley J., Klein D. (1999). *Microbiology*. McGraw-Hill Company, USA.

Procházka S., Macháčková I., Krekule J., Šebánek J. et al. (1998): Fyziologie rostlin. Academia, Praha.

Roček Z. (2002): Historie obratlovců. Academia, Praha, 512 pp.

Řehoř F. (1993): Tajemství přírody. První české vydání, Nakladatelství a vydavatelství Blesk, Ostrava, 359 pp.

Salisbury F. B., Ross C. W. [eds.] (1992): Plant Physiology. 4th edition, Wadsworth Publishing Company, Belmont, Kalifornie.

Šebánek et al. (1983): Fyziologie rostlin. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.

Taiz L., Zeiger E. [eds.] (2002): Plant Physiology. 3rd edition, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Weyers J., Meidner H. [eds.] (1990): Methods in Stomatal Research. Longman Group UK, Essen.

Biologická olympiáda, 40. ročník – 2005/2006

Úvod do biogeografie

přípravný text kategorie A, B

Autoři: Mgr. Ivan Čepička, Mgr. Petr L. Jedelský, Magdalena Kubešová, Mgr. Jana Lišková, Mgr. Jan Matějů, Mgr. Vendula Strádalová

Editor: Mgr. Petr L. Jedelský

Ilustrace: Mgr. Petr Bogusch

Recenzenti: Doc. RNDr. Anton Markoš, CSc.,
Doc. RNDr. Josef Nedvídek, CSc.

Vydal: Národní institut dětí a mládeže MŠMT, Praha 2005

Tiskárna: PAMAT spol. s r. o. – tiskárna PressArt, Sámova 12, Praha 10

Náklad: 2000 ks

Neprošlo jazykovou úpravou

ISBN: 80-86784-26-6