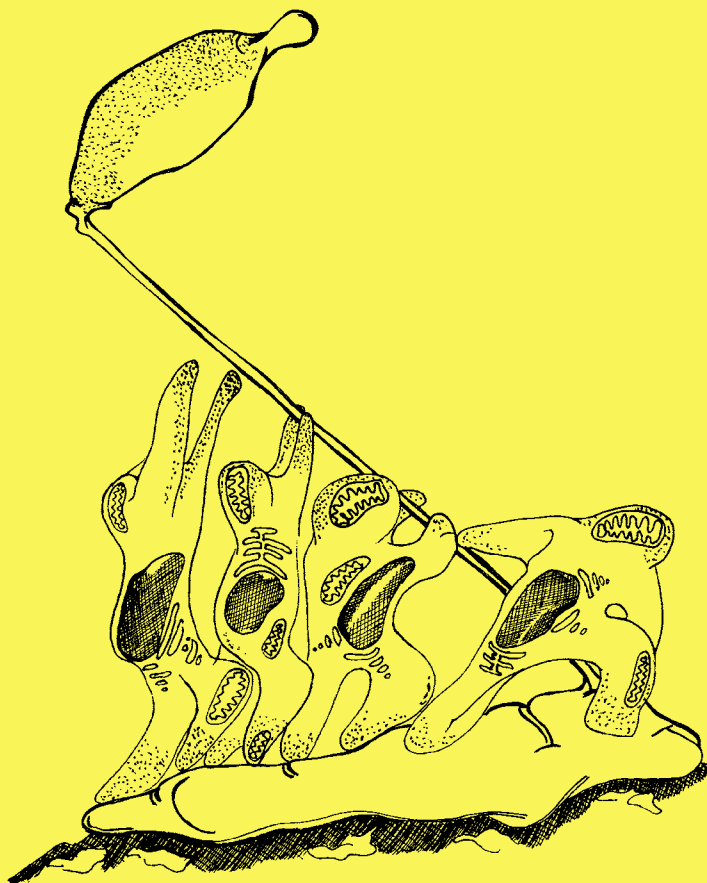


ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Ivan Čepička, Lukáš Falteisek, Filip Kolář, Jana Lišková, Tomáš Pánek

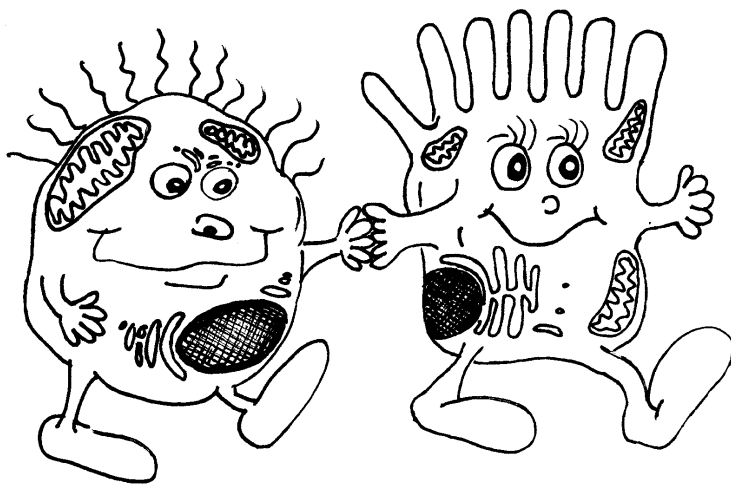
Mnohobuněčnost

Biologická olympiáda 2009–2010, 44. ročník
přípravný text pro kategorie A, B



Praha 2009

Česká zemědělská univerzita v Praze
Ústřední komise Biologické olympiády



Recenzovali:

Mgr. Vladimír Hampl, Ph.D.

Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Ivan Čepička, Lukáš Falteisek, Filip Kolář, Jana Lišková, Tomáš Pánek

Mnohobuněčnost

Biologická olympiáda 2009–2010, 44. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

© Ivan Čepička, Lukáš Falteisek, Filip Kolář, Jana Lišková, Tomáš Pánek, 2009

ISBN 978-80-213-1951-6

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2009

1. CO JE MNOHOBUNĚČNOST	7
2. FORMY MNOHOBUNĚČNOSTI	12
2.1. Kolonie málo diferencovaných buněk	12
2.2. Cenobia	14
2.3. Shlukovací mnohobuněčnost.....	15
2.4. Mnohobuněčné organismy se složitými těly	19
3. VÝHODY MNOHOBUNĚČNOSTI	22
4. PROČ SPOLU BUŇKY SPOLUPRACUJÍ	27
4.1. Mezialelický a příbuzenský výběr	27
4.2. Mechanismy tvorby mnohobuněčného těla	28
4.3. <i>Dictyostelium</i> jako modelový příklad spolupráce.....	29
4.4. Evoluční stabilita spolupráce	31
5. VZNIK MNOHOBUNĚČNOSTI	34
6. DIFERENCIACE BUNĚK V RÁMCI MNOHOBUNĚČNÉHO ORGANISMU.....	39
6.1. Mnohobuněčná prokaryota	42
6.2. <i>Dictyostelium discoideum</i>	46
6.3. <i>Volvox</i>	51
6.4. Houby (Fungi)	59
6.5. Živočichové (Metazoa)	67
Embryonální vývoj.....	68
Podstata fungování živočišného těla	69
Hlavní typy tkání u obratlovců	72
Mezibuněčná hmota živočichů	74
Spojení mezi buňkami a mezibuněčnou hmotou	76
Spojení mezi tkáňovými buňkami	78
6.6. Vyšší rostliny (Embryophyta).....	80
Evoluce mnohobuněčnosti u streptofyt	80
Embryogeneze a další vývoj rostlin	82
Podstata fungování rostlinného těla.....	84
Rostlinná pletiva	86
Mezibuněčná hmota rostlin	89

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

www.biologickaolympiada.cz

7. ZÁNIK MNOHOBUNĚČNOSTI A DEDIFERENCIACE BUNĚK	91
8. „NEBUNĚČNOST“ – IMITACE MNOHOBUNĚČNOSTI.....	101
9. LITERATURA.....	104
9.1. Doporučená literatura v českém jazyce.....	104
9.2. Doporučená literatura v anglickém jazyce.....	104
9.3. Doporučené internetové stránky	105

1. CO JE MNOHOBUNĚČNOST

V evoluci života docházelo během času ke vzniku novinek významně zvyšujících komplexitu živých organismů. Máme na mysli např. vznik buněčného života, eukaryotické buňky, superorganismů (viz **rámček 4.A**) nebo inteligence. Dalším takovým evolučním skokem, o jehož významu snad nikdo nepochybuje, byl i vznik mnohobuněčnosti. Mnohobuněčný organismus je vlastně nové individuum s vyšším stupněm organizace a s potřebou jemnějších regulací buněčných a molekulárních pochodů. Někteří dokonce považují vznik mnohobuněčnosti za nejdůležitější inovaci v evoluci buněčného života vůbec. To bylo reflektováno i v tradičních systémech eukaryot, kdy jednotlivé nejdůležitější mnohobuněčné linie, tj. živočichové, rostliny a houby, měly statut samostatných říší, stejně tak jako jednobuněčná eukaryota, prvoci. Nedávno ovšem došlo k radikální změně a většina autorů již takovéto říše neuznává, čemuž se tradicionalisté brání zuby nehty. My ponecháme tyto formální a ve svém důsledku nepodstatné diskuse jejich přívržencům.

Termín „mnohobuněčný organismus“ patří mezi ty intuitivní pojmy, kterým rozumí každý i bez znalosti jejich přesné definice. Každý si také bez přílišného přemýšlení rychle vzpomene na mnoho příkladů takovýchto organismů (a může začít sám sebou). Je také samozřejmé, že opakem mnohobuněčnosti je jednobuněčnost. Snadno vyjmenujeme i příklady jednobuněčných organismů (např. nálevník trepka). Pokusíme-li se však skutečně definovat mnohobuněčnost a vymezit ji proti jednobuněčnosti, zjistíme, že situace je mnohem komplikovanější. Hned na začátku jsme se totiž dopustili úmyslné chyby, jelikož jsme uvedli pouze extrémně jednoznačné případy, člověka (jeden z nejsložitějších mnohobuněčných organismů) a trepku (jasně jednobuněčnou). V přírodě se ovšem setkáme s řadou organismů, které jsou „méně mnohobuněčné“ než člověk, ale zase „více mnohobuněčné“ než trepka, a často je těžké rozhodnout, zda před sebou máme ještě jednobuněčný, anebo již mnohobuněčný organismus. Jak už to bývá, různí autoři se v pohledu na věc rozcházejí a na zdánlivě jednoduchou otázku „co je mnohobuněčnost?“ neexistuje krátká a jednoznačná odpověď. Navíc mnohobuněčnost vznikla během evoluce života mnohokrát nezávisle na sobě a různé mnohobuněčné linie prošly unikátními evolučními trajektoriemi. V některých liniích lze navíc pozorovat postupný nárůst složitosti těla, vztahů mezi buňkami a počtu buněčných typů. Pokusy najít přesnou čáru dělící jednobuněčnost a mnohobuněčnost tak musí nutně ztroskotat, podobně jako u většiny jiných dělících čar tohoto typu.

Nejbenevolentnější je názor, že mnohobuněčný organismus je již seskupení buněk stejného druhu žijících pohromadě, **kolonie**. Přečasně nebo trvalé kolonie vytváří celá řada jednobuněčných organismů. Jak je obvyklé, není možno vysvětlit, co přesně je termínem „buněčná kolonie“ míněno. Různé biologické obory totiž pod tímto termínem myslí něco jiného a v dalším textu ukážeme, jak výrazně se od sebe odlišují např. kolonie řas, nádorových buněk a bakterií. Jedno je však jisté. Je potřeba rozlišovat mezi náhodným a nenáhodným seskupením buněk. Důležité je,

aby život v kolonii přinášel jednotlivým buňkám výhody oproti samostatnému životu. Takové výhody mohou zahrnovat např. únik před predátorem (kolonie jsou větší než jednotlivé buňky), zvýšenou pohyblivost celku apod. V mnoha koloniích jsou spolu buňky více či méně pevně spojeny, obvykle pomocí mezibuněčné hmoty. V jiných koloniích (typicky v mnoha bakteriálních koloniích) jsou ovšem buňky volně pohyblivé a tvar kolonie se udržuje pomocí komunikace mezi nimi. Jinak řečeno, buňky „o sobě vědí“ a nerozutečou se. Více o buněčných koloniích viz **kap. 2.1**.

Pro potřeby bezproblémového soužití buněk se u mnoha (ne-li u všech) koloniálních organismů vyvinula různě komplikovaná **buněčná komunikace**. Signály, které si buňky vyměňují, bývají obvykle chemické nebo mechanické povahy. Zde je nutno poznamenat, že komunikace mezi buňkami není vynález mnohobuněčných organismů. I nesociální (samostatně žijící) buňky spolu často komunikují, např. při vyhledávání partnera pro pohlavní rozmnožování. V koloniích, kde volně pohyblivé buňky nejsou nijak spojeny, si potřebují sdělit, kde se nacházejí, kolik jich tam je, kolik je tam potravy apod. U kolonií se spojenými buňkami zase může být motorem vzniku a evoluce komunikace potřeba synchronního rozmnožování buněk, pohybu, polarizace kolonie apod. S tím, jak roste velikost a komplexita buněčné kolonie, zesložitují se i signály, které si buňky vyměňují. O řadě příkladů buněčné komunikace se podrobně zmíníme v dalších kapitolách.

Když spolu buňky žijí v kolonii a umí spolu komunikovat, otevírá se cesta k jedné z největších výhod sociality, totiž k dělbě práce mezi buňkami. Jednotlivé buňky postupně začínou vykonávat specializované úkony a postupně se začínou odlišovat. Takovému procesu říkáme **buněčná diferenciace**. Odlišnosti jednotlivých buněk v mnohobuněčném organismu se mohou týkat morfologie (vzhledu), buněčného cyklu, schopnosti rozmnožovat se apod. V některých případech vypadají sice všechny buňky stejně a také se stejně chovají, liší se však svou genovou expresí (spektrum vytvářených proteinů a RNA). Počet buněčných typů u jednotlivých organismů značně kolísá. Řada koloniálních organismů nemá žádnou diferenciaci buněk. Řasa *Volvox carteri* má v jedné kolonii pouze dva typy buněk. Opačným extrémem jsou někteří živočichové – u člověka je známo více než 400 morfologických buněčných typů dále rozdělovaných do subtypů. U některých buněčných typů, např. v případě imunitních buněk, se od sebe genovou expresí liší téměř všechny zdánlivě identické buňky, a skutečný počet odlišných buněčných populací tak dosahuje úctyhodného čísla. Čím více je v mnohobuněčném těle buněčných typů, tím složitější je regulace jejich vzájemných vztahů. A čím složitější je regulace nějakého systému, tím má větší šanci, že dříve nebo později selže. Ukázkou takového selhání je např. nádorové bujení. Mohlo by se zdát, že diferenciace buněk na různé typy je inovací mnohobuněčných organismů. Ve skutečnosti, podobně jako v případě jiných „inovací“, mnohobuněčné organismy pouze využily a rozvinuly potenciál, který byl přítomen již u jejich jednobuněčných předků. I u jednobuněčných organismů totiž existuje diferenciace buněk na různé typy. Například během životního cyklu prvoků se obvykle objevuje stádium trofozoitu (sloužící k výživě), cysty (tlustostěnné stádium

pro překonání nepříznivých podmínek) a gamety (sloužící k pohlavnímu rozmnožování).

V určitém momentu začne být pro buňky v kolonii důležitější přežívání celku než jejich vlastní osud. To je vlastně v evoluci mnohobuněčnosti tou nejdůležitější událostí, kdy vznikne z poměrně volného sdružení samostatně žijících buněk mnohobuněčné tělo. Problém je, že není možné tuto událost přímo pozorovat a popsat. Jsou však určité průvodní jevy, které mohou prozradit, zda je pro buňky celek důležitější než ony samotné. Zcela jistě se jedná o případy, kdy se v kolonii vyskytují **vegetativní, smrtelné buňky**, které se dobrovolně vzdaly rozmnožování, a tím i přenosu vlastních genů do dalších generací. Máme na mysli buňky, které se dále nedělí (často ani nemohou, jindy mohou za určitých okolností opět vstoupit do cyklu buněčného dělení) a zanikají nejpozději při smrti starého těla. Příklady by se dala vyjmenovat celá řada, např. naše erytrocyty (červené krvinky), buňky rostlinného endospermu, somatické buňky váleče (viz **kap. 6.3.**) apod. U řady mnohobuněčných organismů je v období dospělosti takovýchto nerozmnožujících se buněk naprostá většina a rozmnožuje se pouze několik privilegovaných buněk.

V některých případech (u mnoha živočichů, váleče atd.) dokonce dojde již brzy po vzniku nového organismu k oddělení linie buněk schopných (generativní, „germ“ buňky) a neschopných (somatické, „soma“ buňky) předávání genetické informace do další generace mnohobuněčného organismu. Zatímco somatické buňky se během ontogeneze značně namnoží a dají vzniknout tělu organismu, generativní buňky se dělí podstatně méně a vyčkávají na pohlavní rozmnožení celého organismu, kdy se z nich stanou gamety. V novém organismu vzniklém ze zygoty opět dojde po několika buněčných děleních k oddělení linie somatických a generativních buněk. Všechny somatické buňky zanikají společně se smrtí mateřského organismu (pokud ovšem nedojde k jeho nepohlavnímu rozmnožení). Takovéto oddělení somatické a generativní linie buněk se nazývá **germ-soma diferenciace**. Například u vyšších rostlin nebo pláštěnců k tomuto jevu nedochází a gamety mohou vznikat z různých buněk dospělého těla.

U mnohobuněčných organismů je téměř pravidlem, že se mnoho buněk vzdalo nejenom rozmnožování, ale i života, a podstupují předčasnou **dobrovolnou smrt** pro dobro celku. Nejznámějším příkladem tohoto jevu je apoptóza (viz *přípravný text BiO 2008–2009 „Smrt jako součást života“*, kap. 2.1), ale mechanismů dobrovolné buněčné smrti existuje více. Příčin dobrovolné buněčné smrti je celá řada. Někdy jsou mrtvé buňky pro danou funkci lepší než živé buňky. To je případ např. buněk rostlinných cév, buněk vlasů nebo buněk stopky diktyostelia (viz **kap. 6.2.**). V jiných případech umírají buňky během ontogeneze těla ve chvíli, kdy je potřeba vytvarovat určitý orgán, např. oddělit od sebe základy prstů, nebo uvolnit prostor pro jiné typy buněk. V případě nákazy některými vnitrobuněčnými parazity, především viry, může buňka dostat od imunitního systému rozkaz „zemři!“, který bez váhání splní. Může tak zabít i parazita a zabránit tak šíření infekce.

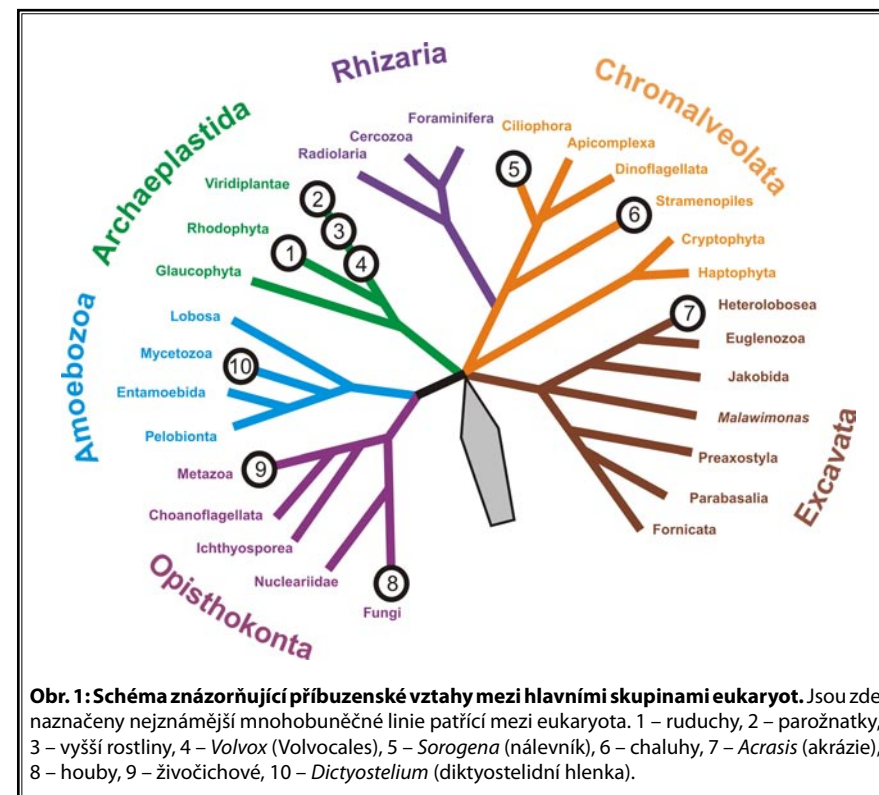
Z předchozích odstavců vyplývá, že životní cíle jednobuněčných organismů a takových buněčných kolonií, které již můžeme nazvat mnohobuněčnými těly, se diametrálně odlišují. Cílem mnohobuněčného organismu totiž není vyprodukovat co nejvíce životaschopných nových buněk, ale vznik nových mnohobuněčných těl. Může si tedy dovolit zabránit spoustě vlastních buněk v rozmnožování, popř. je zahubit. Samozřejmě se buňky nezřikají rozmnožování „jen tak“, pro nic za nic. Ve skutečnosti, pokud obětují své rozmnožování pro dobro celku, tj. mnohobuněčného těla, zvýší tak šanci jeho dlouhodobé prosperity a rozmnožení (viz **kap. 4.**). Do další generace se předají sice jen geny těch buněk, které slouží k rozmnožení celku, ty jsou ale zároveň velmi blízké příbuzné, nebo dokonce geneticky identické buňkám, které se rozmnožování vzdaly. Germinální buňky tak předají do další generace i jejich geny.

Poslední specialitou některých mnohobuněčných organismů, o němž se zmíníme, je **migrace buněk během ontogeneze těla**. Vznikající mnohobuněčné organismy obvykle nejsou zmenšenými kopiemi svých rodičů a různé buněčné populace se v embryu vyskytují na jiných místech než ve zralých organismech. Tyto buňky se během ontogeneze musí dostat na svá správná místa. Ontogenetické migrace buněk lze najít u řady mnohobuněčných organismů, především u živočichů. Naopak např. u rostlin ontogenetické migrace chybějí.

Zmínili jsme, že protikladem mnohobuněčnosti je **jednobuněčnost**. Jakkoli složitá a nejednoznačná je definice mnohobuněčnosti, známe řadu organismů, které jsou bez diskusí jednobuněčné. I takovéto organismy mohou ovšem mít velmi složité tělo, být tvořené jednou buňkou, např. výše zmíněný nálevník trepka (*Paramecium*). V tomto ohledu jsou nejznámějším příkladem právě nálevníci (Ciliophora). První eukaryotický organismus byl nejspíše jednobuněčný (resp. nemáme důvody domnívat se, že byl již mnohobuněčný, ale člověk nikdy neví...). Během evoluce eukaryot docházelo v některých liniích nezávisle na sobě ke vzniku mnohobuněčnosti, zatímco jiné linie zůstaly jednobuněčné (viz **obr. 1**). Sběrná skupina všech jednobuněčných a mnoha koloniálních eukaryotických organismů je běžně označována termínem **protista**.

Další možnou cestou zesložitování stavby těla je stav nazývaný zavádějícím pojmem „**nebuněčnost**“. Samozřejmě, že stále mluvíme o buněčných organismech, tj. organismech složených z buněk. V tomto případě se jedná o jednu obrovskou mnohohadernou buňku, **plasmodium**, s funkčně rozlišenými, ale membránami neoddělenými částmi. Výsledný organismus je často makroskopický (tj. viditelný pouhým okem) a na první pohled budí dojem mnohobuněčnosti. Více o plasmodiálních organismech viz **kap. 8**.

Nyní si položíme otázku: existují **mnohobuněčné prokaryotické organismy**? Donedávna se soudilo, že mnohobuněčnost „vynalezly“ pouze eukaryotické organismy a že prokaryotické buňky jsou příliš jednoduché a ve svých projevech chudé, aby spolu mohly účinně komunikovat a diferencovat se. Jak už to bývá, tento názor musel být v posledních letech poopraven. U různých bakterií již bylo objeveno mno-



ho znaků typických pro mnohobuněčné organismy, jako jsou permanentní kolonie s absencí jednobuněčného stádia, buněčná diferenciaci, sebeobětování se buněk celku a tvorba mnohobuněčných plodniček.

Celá tato brožura se zabývá právě fenoménem mnohobuněčnosti. Postupně se budeme zabývat vznikem mnohobuněčnosti a výhodami, které svým nositelům přináší. Na příkladu několika modelových skupin organismů si ukážeme spektrum komplexity mnohobuněčných těl. Nakonec se zaměříme na příklady zániku mnohobuněčnosti a na organismy, které dosahují komplexity a velikosti mnohobuněčných organismů, přestože jsou jednobuněčné.

Otázky k zamyšlení:

Kolik hlavních skupin eukaryot v současnosti rozeznáváme?

Jak se jmenují?

Které organismy do nich patří?

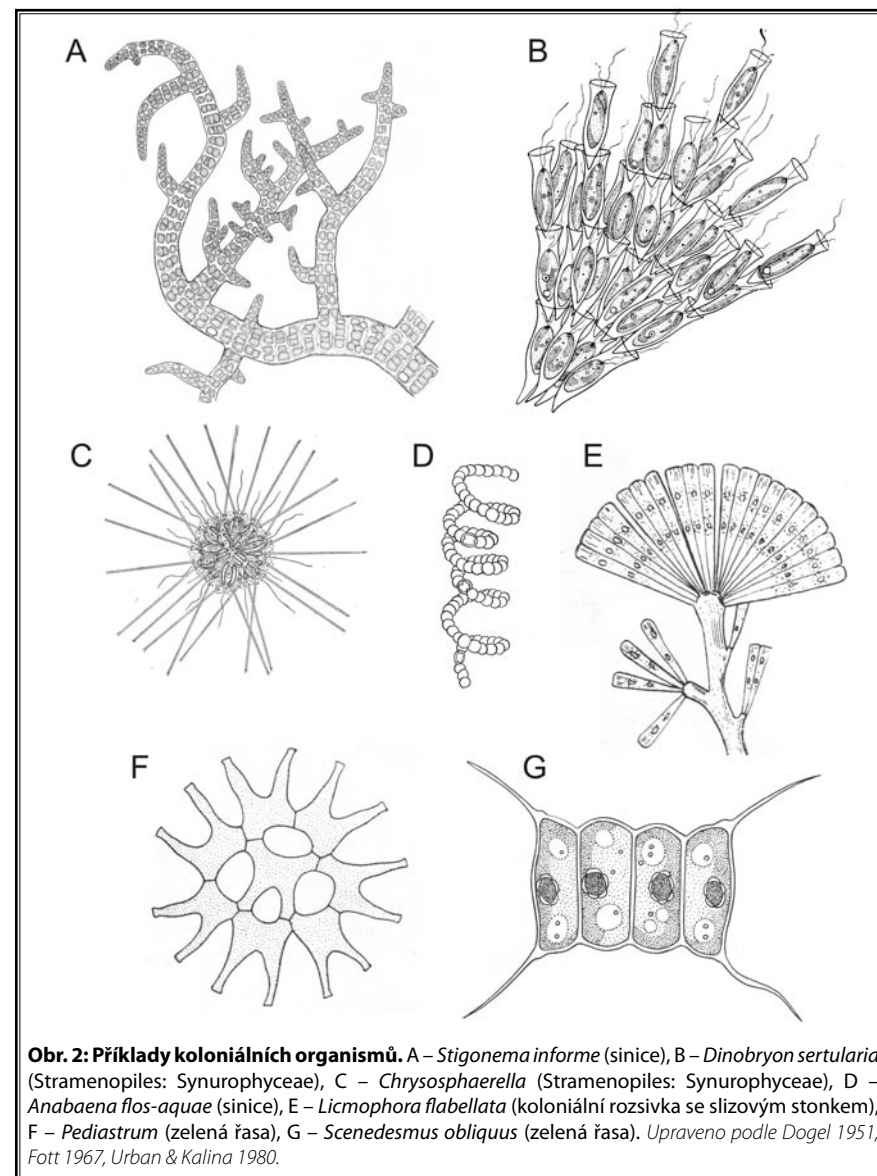
2. FORMY MNOHOBUNĚČNOSTI

V přírodě nenajdeme pouze živočichy, rostliny a houby (tedy ty nejznámější mnohobuněčné skupiny), ale i celou řadu dalších linií, jejichž zástupce můžeme s větší nebo menší jistotou označit za mnohobuněčné. Protože mnohobuněčnost vznikla během evoluce života mnohokrát nezávisle na sobě a navíc lze v některých případech nalézt kontinuum mezi typicky jednobuněčnými a typicky mnohobuněčnými organismy, je těžké dělit mnohobuněčnost do nějakých funkčních kategorií. My jsme se o to pro zjednodušení přesto pokusili a v této kapitole rozdělíme mnohobuněčné linie podle stupně buněčné diferenciace, komplexity a délky trvání mnohobuněčného stádia s vědomím, že existují přechody, které by se daly zařadit do více kategorií zároveň.

2.1. Kolonie nediferencovaných nebo málo diferencovaných buněk

Mnoho druhů prokaryotických i eukaryotických organismů vytváří nějaký druh kolonií (viz **obr. 2**). Typická buněčná kolonie nejčastěji vzniká z jedné buňky tak, že po jejím rozdělení spolu dceřiné buňky zůstanou určitým způsobem spojeny. V původním stavu se tyto buňky dále neomezeně dělí a dávají vznik jednoduché kolonii s nerozlišenými buňkami. Tvar kolonie závisí na rovině dělení a tvaru spojení buněk. Pokud jsou spolu buňky spojeny plochou rovnoběžnou s rovinou dělení, vznikají vláknité kolonie mnoha bakterií a řas. Pokud jsou buňky spojeny pouze na bázi a dělí se podélně, vzniknou kulovité kolonie (příklady viz **obr. 2**). Tvary kolonií však mohou být velmi komplikované, popř. mohou mít fraktální strukturu. Tvar pravidelných jednoduchých kolonií je zajištěn tím, že se buňky mitoticky dělí ve stále stejné rovině a všechny jsou stejně polarizované, tj. lze na nich rozlišit přední a zadní část. Složitější tvary organizovaných kolonií vznikají při pravidelném střídání roviny buněčného dělení, pravidelných změnách polarizace buněk nebo při pravidelných změnách přichycení buněk. Pokud buňky nejsou polarizované, vzniká beztvářá kolonie rozrůstající se náhodně do všech stran, např. kolonie nádorových buněk na Petriho misce. Pokud se buňky v kolonii neomezeně dělí, není vzniklá kolonie ohraničená a stále se rozrůstá. Řada organismů však vytváří prostorově ohraničené kolonie o předem dané velikosti a počtu buněk. V takovém případě si buňky musí sdílet, že je potřeba přestat se dělit, popř. musí být schopny pouze omezeného počtu dělení. Rozhodně neplatí, že koloniální organismy musí být nutně menší než „pokročilé“ mnohobuněčné organismy. Např. řasa *Ulva lactuca*, mořský salát, vytváří makroskopickou, až 30 cm širokou stélku připomínající rostlinu, ovšem složenou z nediferencovaných buněk (pouze kořenová buňka se liší od ostatních). Ve srovnání s ní se jeví vířník o velikosti 0,1 mm jako trpaslík.

Je důležité si uvědomit, že již samotné spojení buněk v kolonii je odvozený znak. V nejjednodušším případě je spojení zajištěno společným pouzdrmem mezibuněčné hmoty, ve kterém si ovšem každá buňka žije svým životem. U nepohyblivých organismů je soudržnost kolonie zajištěna i neschopností jednotlivých buněk odcestovat. U pokročilejších případů je mezibuněčná hmota strukturovaná (viz **kap. 6.5.**),



Obr. 2: Příklady koloniálních organismů. A – *Stigonema informe* (sinice), B – *Dinobryon sertularia* (Stramenopiles: Synurophyceae), C – *Chrysosphaerella* (Stramenopiles: Synurophyceae), D – *Anabaena flos-aquae* (sinice), E – *Licmophora flabellata* (koloniální rozsívka se slizovým stonkem), F – *Pediatrum* (zelená řasa), G – *Scenedesmus obliquus* (zelená řasa). Upraveno podle Dogel 1951, Fott 1967, Urban & Kalina 1980.

popř. jsou buňky propojeny cytoplasmatickými můstky. Samotná schopnost adheze nebyla „vynalezena“ až koloniálními organismy. I mnoho nesociálních jednobuněčných organismů je totiž schopno přisedat na různé povrchy a uplatňují se zde podobné mechanismy jako v případě spojení buněk v kolonii. Mnoho buněčných kolonií se skládá z identických buněk bez náznaků diferenciace a dělby práce. U ji-

ných kolonií je na první pohled vidět, že jsou buňky rozlišeny na několik typů. Např. některé vláknité sinice vytvářejí kromě normálních, fotosynteticky aktivních buněk, i tzv. heterocysty, což jsou buňky, které jsou schopny fixovat vzdušný dusík. Protože metabolická dráha fixace dusíku je inhibována kyslíkem, nemůže probíhat zároveň s fotosyntézou. Sinice proto tyto dvě dráhy oddělily do samostatných buněk. I v případech, kde jsou buňky morfologicky identické, může dojít k rozlišení jejich genové exprese, např. ve slimáku diktyostelia (viz **kap. 6.2.**).

Jak již bylo řečeno, kolonie nejčastěji vznikají rozdělením jedné buňky, kdy dceřiné buňky spolu zůstanou spojeny a dále se dělí. Zajímavým způsobem, shlukováním samostatně žijících pohyblivých buněk, vzniká buněčná kolonie např. u diktyostelia nebo akrázií (viz **kap. 2.3.**). Nová kolonie však může vzniknout i fragmentací (rozdělením) mateřské kolonie. U některých organismů je to jediný způsob rozmnožování a neexistují zde žádná jednobuněčná stádia. Takovéto obligátně koloniální organismy najdeme kupodivu i u bakterií. Jde o celou skupinu provizorně pojmenovanou MMP (zkratka z „Multicellular Magnetotactic Prokaryotes“) a patří do skupiny δ -proteobakterií. Zástupci MMP tvoří kulovité kolonie složené z 10–40 buněk. Vnitřek kolonií je vyplněn nebuněčnou hmotou. Na vnějších membránách buněk (MMP patří mezi Gram-negativní bakterie, jsou tedy obaleny dvěma membránami) jsou v místech styku se sousedními buňkami vytvořeny speciální kontaktní zóny. Každá buňka nese svazek bičíků namířených vně kolonie. Pohyb celé kolonie je orientovaný a může být podle potřeby měněn, což svědčí o pokročilé koordinaci bičíků jednotlivých buněk. Počet buněk v kolonii MMP je stabilní. Po určitém, dosud neznámém signálu se všechny buňky synchronně rozdělí. Zaškrcením mateřské kolonie s dvojnásobným počtem buněk vzniknou dvě dceřiné kolonie, každá s původním počtem buněk. Život v kolonii je pro MMP nezbytný. Buňky, které jsou experimentálně odděleny od kolonie, se postupně přestávají pohybovat a hynou. Kromě mnohobuněčnosti je na MMP ještě zajímavá jejich magnetotaxe, tj. schopnost orientace podle magnetického pole.

Zvláštním typem kolonií jsou bakteriální kolonie, kde spolu buňky nemusí být pevně spojeny (viz **kap. 6.1.**).

2.2. Cenobia

Cenobium je zvláštní kolonie složená z konstantního počtu buněk stejného stáří, původně vzniklých z jediné buňky. Protože se při dělení jedna buňka obvykle rozdělí na dvě, bývá konečný počet buněk v cenobiích 2^n (tj. 4, 8, 16, často i veliký počet). Některé cenobiální organismy nemají v žádné části životního cyklu kromě gamet volně žijící jednobuněčná stádia a rozmnožují se pomocí dceřiných cenobií uvolňovaných z mateřského cenobia. V takovém případě mladé cenobium prochází uvnitř mateřského cenobia ontogenetickým vývojem v mnohém připomínajícím ranou ontogenezi obratlovců (se kterými ovšem nejsou žádné cenobiální organismy blízké příbuzné). Nejznámějším příkladem cenobiálních organismů je zelená řasa váleč (*Volvox*) a příbuzné rody. Protože biologie váleče je dlouhodobě intenzivně stu-

dována a byla objevena řada znaků svědčících o jeho pokročilé mnohobuněčnosti (diferenciace buněk, migrace během ontogeneze embrya, sebeobětování se buněk, apod.), dočtete se o něm více v **kap. 6.3.**

Cenobia vytvářejí nezávisle na válečích i některé další zelené řasy, např. rody *Scenedesmus* a *Pediastrum* (viz **obr. 2.**).

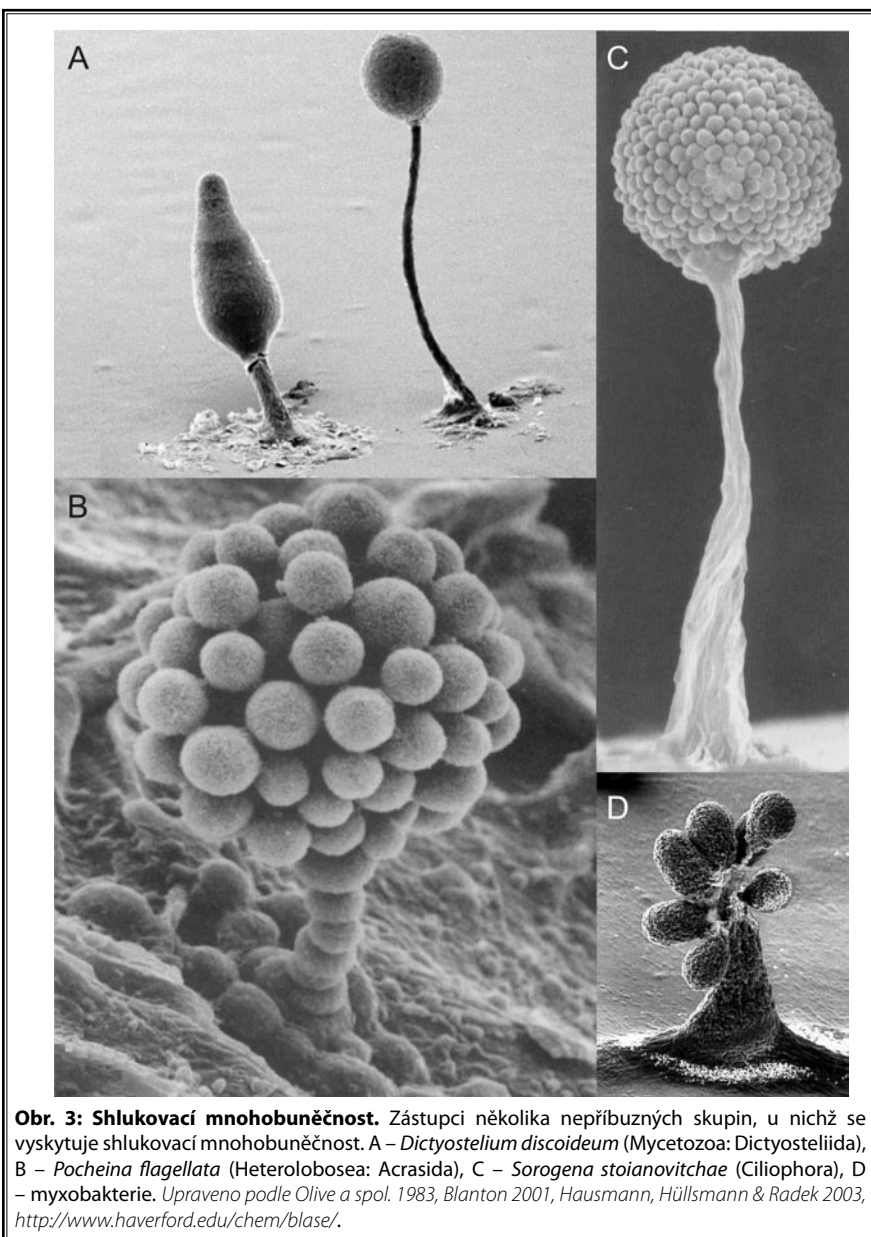
2.3. Shlukovací mnohobuněčnost

U několika skupin organismů vzniká mnohobuněčné tělo shluknutím původně samostatně žijících pohyblivých buněk. Signálem ke shluknutí buněk bývá hladovění. Vzniká mnohobuněčný útvar, obvykle mikroskopická plodnička (sorokarp) připomínající plodnici hub. Plodnička obsahuje odolné jednobuněčné spory a je nad povrch vynesena stopkou. Spory se tak mohou šířit větrem po okolí. U malých plodniček nedochází k diferenciaci buněk plodničky a stopky jsou tvořeny buď živými buňkami, nebo nebuněčnou hmotou. U zástupců s většími (max. 0,5 mm) plodničkami buňky stopky dobrovolně umírají. Stopka má v takovém případě lepší mechanické vlastnosti a unese větší množství spor.

Shlukovací mnohobuněčnost vznikla na souši a najdeme ji u několika navzájem nepříbuzných typů organismů. Ve všech případech jde o malou skupinu několika málo rodů, jejichž příbuzní jsou typicky jednobuněčné nebo plasmodiální (takže vlastně také jednobuněčné) organismy. Z toho lze usoudit, že se shlukovací mnohobuněčnost objevila alespoň v některých případech poměrně nedávno. Skutečně stáří ale neznáme, protože se žádné fosilie nedochovaly. Plodničky jsou malé a jejich buňky nemají vnější ani vnitřní pevnou kostru.

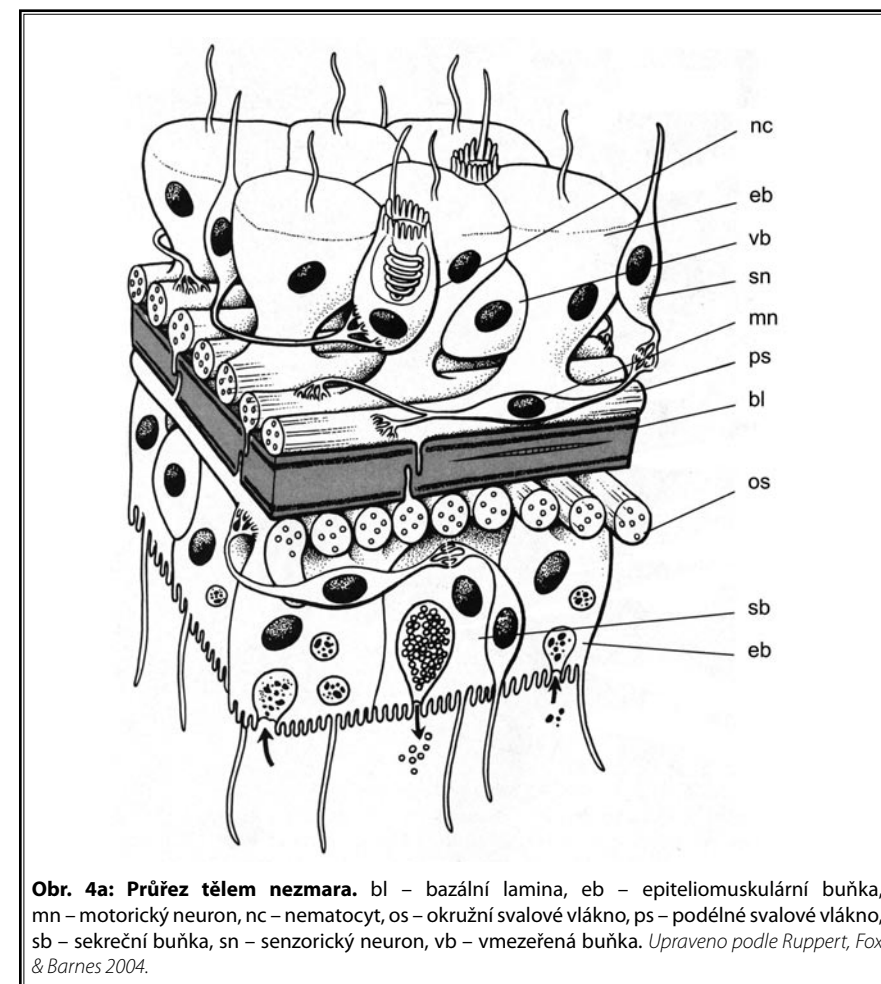
Nejznámější organismy patřící do této kategorie jsou hlenky ze skupiny **Dictyosteliida** (diktyostelidi, „cellular slime molds“). Patří sem tři rody. Rod *Dictyostelium* je jedním z nejstudovanějších organismů vůbec, o jeho biologii je tedy známo mnoho. Zároveň vytváří nejsložitější plodničky, jejichž stopky jsou tvořeny mrtvými buňkami. Bylo zjištěno, že během vytváření plodničky se u diktyostelia uplatňuje složitá mezibuněčná komunikace, diferenciace buněk, migrace celých buněčných populací a programovaná buněčná smrt. Proto o druhu *D. discoideum* pojednává celá **kapitola 6.2.** Příbuzný rod *Acytostelium* vytváří malé plodničky, jejichž stopka je tvořena nebuněčnou hmotou.

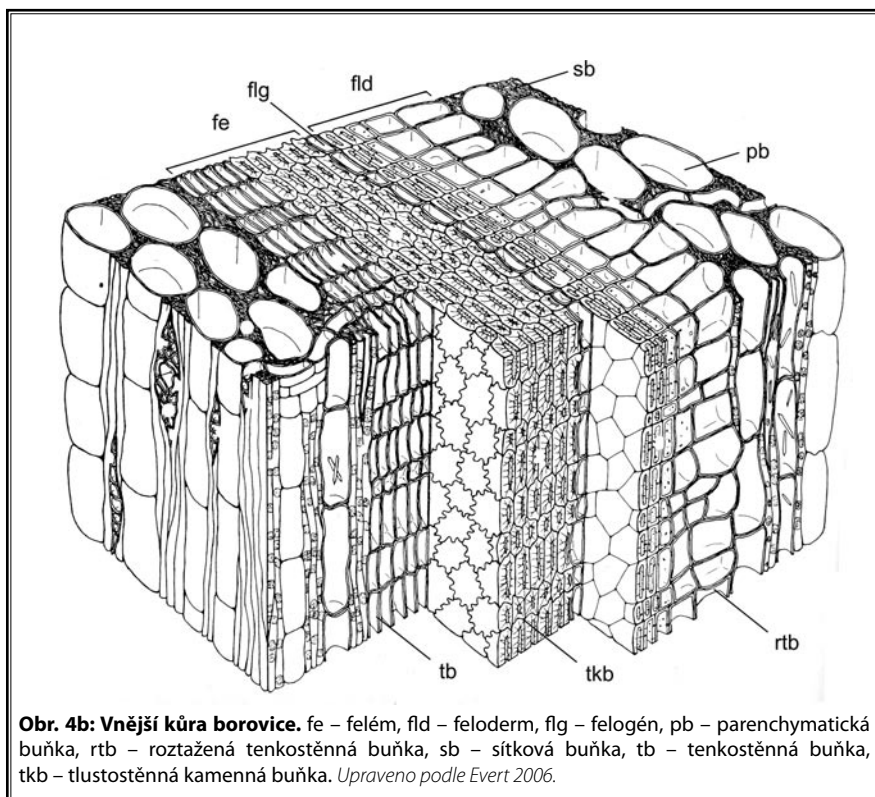
Podobně jako *Dictyostelium* se chovají i organismy ze skupiny **Acrasida** (akrázie). Patří sem čtyři rody (i když dosud není jisté, zda jde o přirozenou skupinu). Dříve byly akrázie řazeny mezi hlenky (Mycetozoa), které nápadně připomínají; dnes však víme, že patří do zcela nepříbuzné skupiny Heterolobosea, obsahující mimo ně už jen samé jednobuněčné organismy. Nejznámějším zástupcem skupiny Heterolobosea je jednobuněčný prvok *Naegleria fowleri*, který vzácně infikuje mozek člověka a způsobuje smrtelné onemocnění. O možné mezibuněčné komunikaci a diferenciaci buněk v plodničce akrázií není dosud téměř nic známo. U rodu *Guttulinopsis*, který vytváří největší plodničky, dochází, podobně jako u rodu



Dictyostelium, k odumírání buněk stopky. U ostatních zástupců akrází zůstávají buňky stopky živé a stopka nese pouze malé množství spor (viz **obr. 3**).

Shlukovací mnohobuněčnost se překvapivě objevila i u nálevníka druhu *Sorogena stoianovitchae*. Jeho blízcí příbuzní, běžní nálevníci rodu *Colpoda*, jsou typicky jednobuněčné organismy a nejeví žádné sklony ke shlukování, natož pak ke tvorbě nějakých plodniček. Protože plodnička sorogeny svým vzhledem připomíná plodničky hlenek, dříve byla nesprávně řazena mezi hlenky. To je dosti nečekané, uvažíme-li, že jednobuněčná stádia hlenek a nálevníků se nedají za žádných okolností zaměnit. Stopka plodničky sorogeny je tvořena nebuněčnou hmotou vyloučenou buňkami. Životní cyklus tohoto pozoruhodného nálevníka začal být podrobněji zkoumán teprve nedávno, proto je o procesech probíhajících v plodničce dosud známo jen velmi málo.



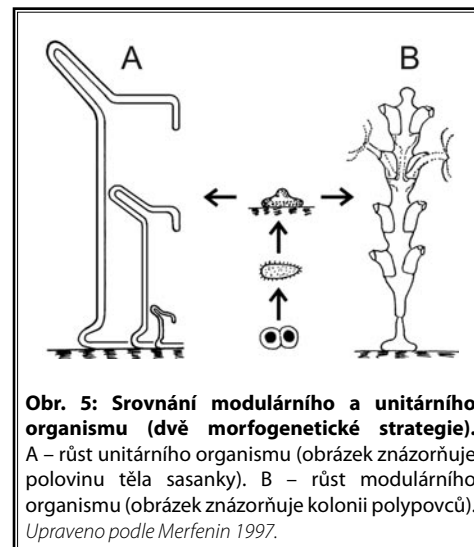


Se shlukovací mnohobuněčností se můžeme setkat i u prokaryotických organismů. **Myxobakterie** (Myxococcales, Deltaproteobacteria), saprotrfní tyčinkovité klouzavé bakterie, žijí v koloniích, které produkují do svého okolí velké množství trávicích enzymů. Koordinovaná produkce enzymů je právě to, co jim umožňuje zpracovat i poměrně velký kus substrátu, s nímž by si jedna bakterie sama neporadila. Jejich spolupráce však jde mnohem dál. Myxobakterie produkují do svého okolí směs aminokyselin, které vznikají řízeným štěpením povrchových proteinů buněk. Pokud koncentrace aminokyselin v okolí bakterií dosáhne určité hodnoty (asi 10 μ M), bakterie „usoudí“, že jich je dostatečné množství, a začnou se shlukovat. Během tohoto procesu produkují další signální látky (chemicky jde o větvené mastné kyseliny a proteiny) a začnou vytvářet plodničku podobnou plodničkám hlenek (viz **kap. 6.1.**). Tato plodnička je jasný mnohobuněčný útvar dosahující velikosti až několika desetin milimetru (to je řádově 100x víc, než měří bakteriální buňka; jelikož plodnička je 100x větší ve třech rozměrech, obsahuje řádově milion bakteriálních buněk: $100^3 = 10^6$). A jako u všech správných mnohobuněčných organismů i zde platí, že jen některé buňky z plodničky se rozmnoží, zatímco jiné, v tomto případě vytvářející stopku plodničky, zahynou.

2.4. Mnohobuněčné organismy se složitými těly

Předchozí kapitoly se zabývaly poměrně jednoduchými organismy, i když v dalších kapitolách vás přesvědčíme o tom, že jejich jednoduchost může být pouze zdánlivá. Do této poslední kategorie jsme zařadili takové skupiny organismů, u nichž existují alespoň nějakí zástupci s makroskopickými, složitými, dlouho žijícími těly a výraznou buněčnou diferenciací (viz **obrázky 4a, 4b**). Samozřejmě že ani tak není situace zcela jednoznačná, jak si ostatně musíme v biologii zvyknout. V případě mnoha hub, které spíše než velké množství buněčných typů vytvářejí specializované části mycelia, tudíž přimhouříme oči. Všechny sem patří skupiny vznikly ve vodě, a pokud se vynořily na souš, jednalo se již o pokročilé mnohobuněčné organismy. O tom, že vysoký stupeň diferenciacie buněk přináší těmto organismům řadu výhod, svědčí jejich druhová bohatost. Jen pro ilustraci – živočichové, vyšší rostliny a houby představují naprostou většinu známé biodiverzity ve vodě i na souši. Je ovšem nutno podotknout, že ve skutečnosti se může jednat o systematickou chybu. Na velikých složitých organismech je přirozeně možno nalézt více znaků vhodných pro odlišení jednotlivých druhů než na organismech malých a jednoduchých. Jejich diverzita se proto mnohem lépe popisuje. Může se stát, že největší biodiverzitu představují ve skutečnosti bakterie, které jsou z tohoto hlediska pravděpodobně prozkoumány méně než živočichové.

Do této kategorie mnohobuněčnosti patří řada nezávisle vzniklých linií (viz **obr. 6**). **Vyšší rostliny** (Embryophyta) se vyvinuly ze zelených řas. Jsou to obvykle modulační (viz **rámček 2.A**), nepohyblivé a fotosyntetické organismy, často obřích rozměrů. Konvergentní evoluci vyplývající z podobného způsobu života vznikly linie vzájemně nepříbuzných mnohobuněčných organismů podobných vyšším rostlinám – **parožnatky** (Charophyceae), **ruduchy** (Rhodophyta) a **chaluhy** (Phaeophyceae). Také **houby** (Fungi) bývají modulační (v tomto případě máme na mysli mycelium, nikoliv plodnici) a nepohyblivé. Na rozdíl od většiny rostlin jsou však heterotrofní. **Řasovky** (Oomycota) připomínají pravé houby, nejsou jim však příbuzné. Konečně **živočichové** (Metazoa) představují unikátní skupinu mnohobuněčných organismů, a to nejenom proto, že také člověk je živočich. Živočichové jsou unitární a dosáhli u jiných organismů zcela nevídané komplexity těla včetně stupně buněčné diferenciacie. Jak bylo řečeno výše, u složitějších

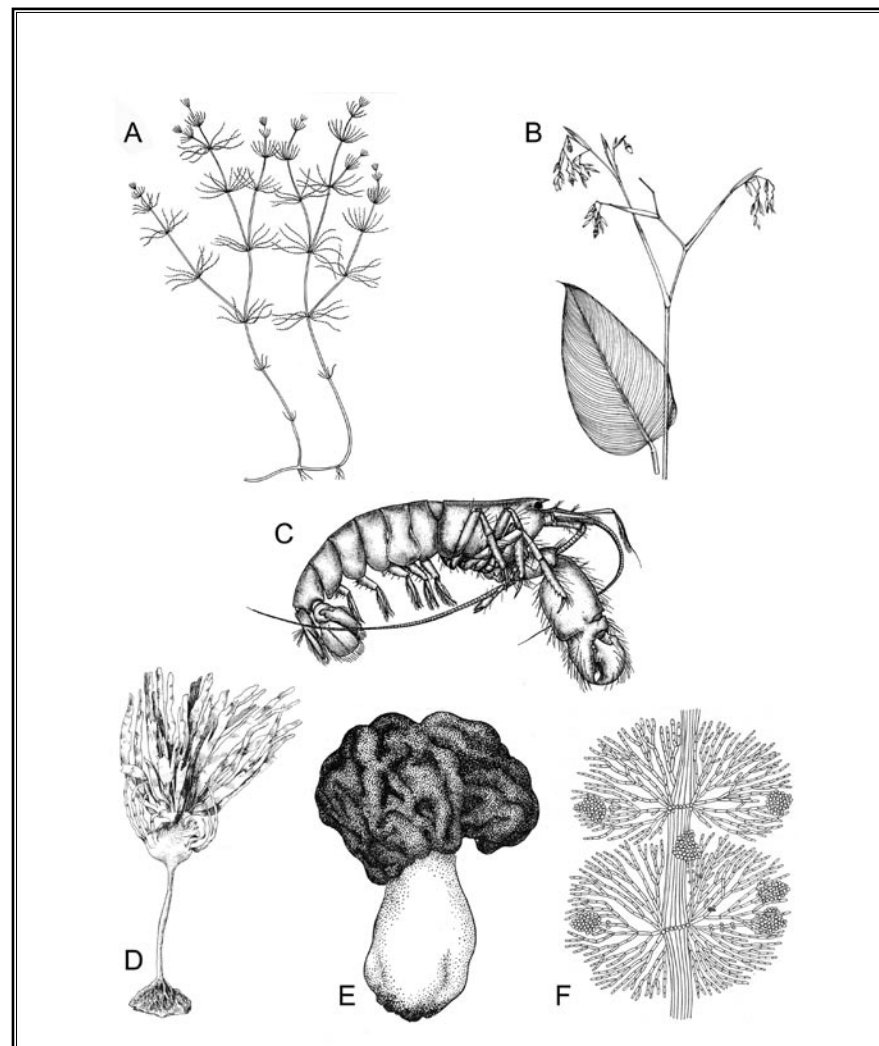


2.A Unitární a modulární organismy. Definice modulárních a unitárních organismů souvisí se strategií růstu, nemá nic společného s příbuzností (viz **obr. 5**). Na jedné straně existují mnohobuněčné organismy, jejichž vzhled a stavba jsou předem určeny a jednotlivé tělní části se vzájemně nedokážou nahradit (unitární organismy). Na druhé straně se ale v přírodě setkáváme i s mnohobuněčnými organismy, které mají růst neukončený, a v typickém případě je jejich utváření hodně závislé na vnějších podmínkách (modulární organismy). Modulární organismy se často vyznačují i problematickým určením hranic mezi jedinci, jak uvidíme dále. Je potřeba si uvědomit, že jako všechny umělé škatulky, nelze ani toto rozdělení vztáhnout na veškeré živé tvory. Existují i takové mnohobuněčné organismy, jejichž zařazení do těchto dvou škatulek je nejasné a sporné.

Unitární organismy (např. člověk, moucha, pes) mají už od zygoty přesně předurčen svůj vzhled a ontogenetický vývoj. Během života se může značně měnit jejich morfologie (např. přechod do stádia vajíčka, larvy, kukly, dospělé), ale jejich vývoj a střídání postupuje podle určitého předem daného plánu. Pokud přijdou o určitou část těla (hlava, ruka apod.), nedokážou ji v typickém případě vytvořit na jiném místě znovu. U **modulárních organismů** naproti tomu obvykle neexistuje žádné časování nebo přesná výsledná tělesná forma. Modulární organismy jsou mnohem ochotnější k tvarování na základě vnějších podmínek. Zygota dává vznik základnímu stavebnímu prvku (**modulu**), jehož opakováním vzniká výsledný jedinec. Jedinci jsou přitom za různých podmínek složení z různého počtu modulů. Jednotlivé moduly mohou být dokonce v závislosti na relativní poloze morfologicky variabilní (např. vyživovací či obranné moduly mechovek). Ztrátu jednotlivých tělních částí lze nahradit během růstu na jiných místech těla (například když ořežete dubu větev, vytvoří se jinde). Sečteno a podtrženo, modulární organismy jsou ve své morfologii značně plastické, což jim umožňuje velmi rychlou reakci na změny vnějších podmínek. Nejčastěji jsou přisedlé (např. rostliny či koráli), vzácněji jsou schopny pasivně se pohybovat (trubýši). Obvykle mají větevnaté uspořádání. Jednotlivé moduly, z nichž se modulární organismus skládá, jsou geneticky identické a vznikají z jediné zygoty. Když se podíváme na květinu, základní modul má podobu listu s axilárním pupenem a kouskem stonku (tzv. fytoмера). Během růstu se z axilárního pupenu stává další modul a květina roste do výšky, případně se i rozvětňuje. Za určitých okolností se začnou tvořit specializované moduly určené k reprodukci a vytvářející květ. Modulární stavbu mají i kořeny, byť poněkud pozměněnou. U rostlin je situace komplikovanější ještě tím, že u nich existuje **víceúrovňová modularita**. Jako právoplatné moduly totiž můžeme chápat nejen fytoмеры, ale i celé stonky či dokonce celé růžice jahodníku spojené stolony (jen ilustrační příklad).

Pro zjednodušení komunikace mezi vědci byly zavedeny pojmy genet a ramety. **Ramety** jsou jednotlivé moduly s potenciálem samostatné existence (jeden polyp, jeden trs jahodníku apod.), kdežto **genet** (genetický jedinec) je soubor geneticky identických ramet vzniklých z jedné zygoty. Zavedení pojmů genet a ramety se tak vyrovnává právě s tím, že u řady modulárních organismů je na první pohled nejasné, kde končí jeden jedinec a začíná druhý. Nejedná se jen o jahodník, ale i o trs trávy, kolonii mechovek či trubýšů. Z výše uvedeného také plyne, že typický modulární organismus je na rozdíl od unitárního mnohem méně závislý na čase. Doba jeho života bývá mnohem delší, a někdy se dokonce zdá, že je neomezená (neplatí to pro jednotlivé moduly, ty se v čase obměňují).

živočichů je možno rozlišit stovky buněčných typů. Všichni známí živočichové jsou mnohobuněční s diferencovanými buňkami (pokud si odmyslíme přenosné nádory z **kap. 7.**). Nejbližšími známými příbuznými živočichů jsou jednobuněčné trubénky (Choanoflagellata).



Obr. 6: Organismy s vysokým stupněm diferenciací buněk. Zobrazení jsou zástupci linií, které k tomuto stavu dospěly nezávisle na sobě. A – *Chara* (parožnatky), B – *Thalia geniculata* (vyšší rostliny), C – *Alpheus* (živočichové), D – *Laminaria cloustoni* (chaluhy), E – *Helvella elastica* (houby), F – *Batrachospermum moniliforme* (ruduchy). Upraveno podle Fott 1966, Urban & Kalina 1980, Brusca & Brusca 2002, http://www.orlandolakesandwetlands.com/images/plants/Thalia_geniculata.jpg.

3. VÝHODY MNOHOBUNĚČNOSTI

Jednou z největších záhad současné biologie je bohatost života na této planetě. Obecně lze říci, že diverzita a konkrétní podoby organismů jsou výsledkem nepřehledného množství „hodů ekologickou a genetickou kostkou“. Pod stejným vlivem je i vznik mnohobuněčnosti. Aby z jednobuněčného organismu vznikl mnohobuněčný tvor, je nutné, aby padla vhodná „čísla“ jak na ekologické, tak na genetické kostce. Evoluční potenciál každé nové mnohobuněčné linie je pak závislý na tom, jak vysoká čísla na obou kostkách padla při jejím vzniku. My, kteří čteme tento text, máme to štěstí, že našim předkům padla čísla zatím snad nejvyšší.

Když mluvíme o genetické kostce, máme na mysli přítomnost těch mechanismů, které (ačkoliv plní v jednobuněčném organismu jiné funkce) umožní existenci mnohobuněčného stádia a jeho další rozvoj. Mluvíme-li o kostce ekologické, máme na mysli vystavení takovým vnějším tlakům a stresovým vlivům, které budou oslabeny přechodem do mnohobuněčné fáze.

Dosud nejsme schopni jednoznačně stanovit obecnou baterii mechanismů a genů, jejichž přítomnost předurčuje danou linii života k mnohobuněčnosti. Zdá se, že řada takových **preadaptací** je poměrně specifická a nemá obecnou platnost. U živočichů (Metazoa) je příkladem takového specifického preadaptivního mechanismu například signální fosfotyrosinový systém (tyrosin kináza, protein tyrosin fosfatáza a doména vázající fosfotyrosin), který zprostředkovává odpověď živočišné buňky na působení hormonů či růstových látek a jako tříšložkový systém je kromě živočichů přítomen jen u jejich nejbližších jednobuněčných příbuzných (*Monosiga brevicollis*).

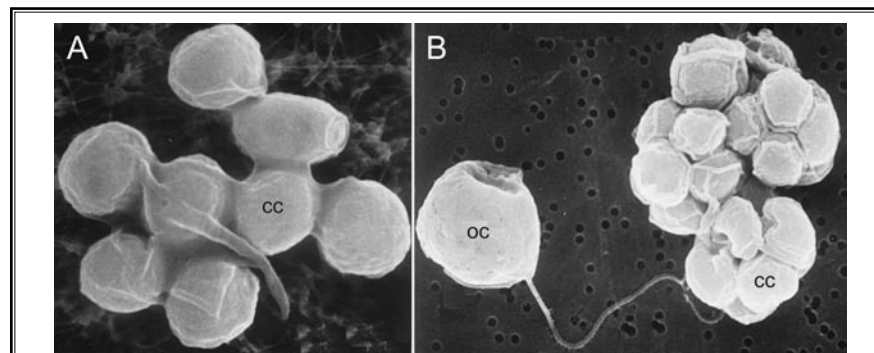
Daleko obecnější preadaptací je zřejmě přítomnost apoptotických mechanismů. Ty umožňují kontrolovat bujení jednotlivých linií buněk v mnohobuněčném organismu a hrají jednu z klíčových rolí při vzniku složitých, diferencovaných mnohobuněčných těl. Zjistilo se, že určité formy apoptózy jsou kromě rostlin, živočichů a třeba i diktyostelia schopni i někteří prvoci (např. nálevníci, obrněnky, trypanosomy) a snad i bakterie. Trypanosomy využívají apoptózu pro zmírnění nástupu choroby a pro únik před imunitním systémem hostitele. Již jsme si řekli, že schopnost apoptózy má při vytváření mnohobuněčného těla obrovský význam. Důležitou preadaptací ke vzniku bohatě diferencovaných mnohobuněčných těl některých eukaryot je i mnohem flexibilnější typ genové regulace, která zřejmě umožňuje mnohem bohatší diferenci buněk eukaryotických mnohobuněčných linií oproti těm prokaryotickým.

V následujícím textu se zaměříme na popis oné takzvané ekologické kostky. Pokusíme se popsat nejen bezprostřední selekční výhody, jež umožnily udržení a zdokonalování mnohobuněčného stádia u různých skupin organismů, ale i ty výhody, jež pravděpodobně nestály přímo při zrodu mnohobuněčnosti samé, ale ke kterým organismy díky přechodu do mnohobuněčné fáze získaly potenciální přístup. Již na počátku je ale potřeba zdůraznit rozdíl mezi **výhodami**, které jsou **bezprostřední** (přímé) a fungovaly jako prvotní spouštěč vzniku mnohobuněčnos-

ti, a oněmi výhodami **potenciálními** (nepřímými), ke kterým byla cesta vznikem mnohobuněčnosti teprve otevřena a jež se projeví a uplatní až v pozdějších fázích vývoje mnohobuněčných linií.

Prostředí, ve kterém mnohobuněčné linie vznikaly, můžeme v zásadě rozdělit do dvou skupin, totiž na **vodní** a **suchozemské**. Zatímco ve vodě vznikly například mnohobuněčné linie sinic, červených a hnědých řas, zelených rostlin a živočichů, na souši došlo ke vzniku mnohobuněčnosti u akrází, diktyostelidů, myxobakterií či nálevníka rodu *Sorogena*. V každém z těchto dvou odlišných prostředí se přitom uplatnil poněkud jiný počáteční mechanismus vzniku mnohobuněčnosti a hrály zde roli trochu odlišné bezprostřední výhody. Tyto výhody ale vždy nějakým způsobem vzešly ze zvětšení tělesné velikosti. Jediná buňka totiž nemůže růst do nekonečna. Její velikost je omezena rychlostí difúze látek přes membránu a v cytoplasmě. Ačkoliv si eukaryotická buňka vytvořila několik mechanismů, díky nimž může dosahovat průměrně větších rozměrů nežli buňka prokaryotická (např. cytoskeletární koleje, které usnadňují transport látek v buňce), je i její velikost omezená.

Nejprve si popíšeme **proces vzniku mnohobuněčného těla ve vodním prostředí**. Prvním krokem je zvětšení velikosti těla vlivem nehody, prostě se od sebe v důsledku nějaké chyby neoddelí buňky po mitóze. Pokud bude tento počáteční stav jakési „buněčné masy“ skýtat v dané chvíli nějaké výhody, přirozený výběr se jej „pokusí zachovat“. Pakliže existují genetické predispozice k udržení a dalšímu rozvoji mnohobuněčného stádia, přirozený výběr je odhalí a „podnítl“ jejich další rozvoj. V některých případech hledanou počáteční výhodou mohla být **ochrana před predátory**. Vznik mnohobuněčnosti by v tom případě úzce souvisel s přítomností fagotrofních predátorů (pohlcují celou kořist). Je zřejmé, že alespoň u některých linií zelených řas je tato hypotéza oprávněná. Přišlo se například na to, že řasa *Chlorella* (zelenivka) v přítomnosti fagotrofního predátora rodu *Ochromonas* začne vytvářet mnohobuněčné shluky, které během méně než 100 generací převládnu nad jednobuněčnými stádii a jejichž velikost se později ustálí na osmi buňkách (viz **obr. 7**).



Obr. 7: Vznik mnohobuněčnosti jako obrana před predátorem. A – koloniální chování řasy *Chlorella vulgaris* (cc) je indukováno přítomností predátora druhu *Ochromonas vallescia* (oc). B – detail kolonie druhu *Chlorella vulgaris*. Upraveno podle Boraas a spol. 1998.

U zelenivky se evoluční vývoj zastavil v tomto stádiu, a to snad kvůli absenci genetických predispozic k dalšímu rozvoji. Jiná situace ale nastala u skupiny kolem rodu *Volvox* (váleč). Když byl molekulárně-fylogenetickými metodami zrekonstruován rodokmen této skupiny, překvapivě se ukázalo, že velké mnohobuněčné formy s oddělenou zárodečnou a somatickou linií (druhy polyfyletického rodu *Volvox*) se zde vyvinuly několikrát nezávisle na sobě z jednodušších předků. V této skupině musel tedy existovat velmi silný vnější tlak na vznik mnohobuněčnosti a mocné genetické predispozice. Zástupci skupiny *Volvocales* totiž nezůstali jen u několikabuněčných shluků, ale postoupili výrazně dále (viz **kap. 6.3.**). Byli schopni využít dvou potenciálních výhod, které se před nimi otevřely. Zbytněním buněčné stěny totiž vytvořili vrstvu mezibuněčné hmoty, která jim posloužila jako prostředek pro **efektivnější získávání živin**. Tuto vrstvu mohli použít jako úložiště limitující živiny (konkrétně fosforu) a získali tak velkou selekční výhodu v boji o něj. Bylo skutečně dokázáno, že velcí mnohobuněční zástupci této skupiny ukládají fosfor asi 1000x účinněji nežli jednobuněčné řasy a 10x účinněji nežli menší zástupci. Velikost mezibuněčné hmoty přitom pozitivně koreluje s nárůstem počtu buněk v kolonii. V další fázi pak nejpokročilejší zástupci otevřeli ještě jednu bránu potenciální výhody. Tim, že si buňky v kolonii **rozdělily práci** (oddělení somatické a germinální linie), ještě více zvýšily rychlost svého množení. Byly totiž schopny zároveň se množit a pohybovat se směrem ke zdroji živin a světla. Do mezibuněčného prostoru v takovém případě fosfor pumpují pouze somatické buňky a ten je zde připraven i pro bezbičíkaté buňky zárodečné.

Dělba práce (vznik různých buněčných typů) je doložena nejen mezi eukaryoty, ale i mezi prokaryoty. Je sice pravda, že bohatost buněčných typů, které tvoří eukaryota, je zcela unikátní, ale i u prokaryot se lze setkat třeba i se třemi různými buněčnými typy v jednom mnohobuněčném těle. Jako příklad můžeme připomenout vlákna některých sinic obsahující vegetativní fotosyntetické buňky, heterocyty (syn. heterocysty) fixující dusík a akinety sloužící jako klidová stádia. Jak bylo uvedeno výše, předpokládá se, že za omezení buněčné diferenciace prokaryot je zodpovědný jiný (mnohem rigidnější) typ genové regulace.

Velmi zajímavou výhodu poskytuje jednoduchá mnohobuněčnost archaebakterii rodu *Methanosarcina*. Jde totiž o obligátního anaeroba (nesnáší kyslík), který obývá sladkovodní a mořské sedimenty, půdu, bacher přežvýkavců a výkaly býložravců. Uvažuje se o tom, že shluky buněk pravděpodobně **chrání vnitřní buňky před náhlým přílivem kyslíku z prostředí**.

Když se podíváme na rozložení mnohobuněčných a koloniálních organismů na stromu života, vidíme, že ve vodním prostředí je jejich existence častější než na suché zemi. Je zřejmé, že voda skýtá pro jednoduché mnohobuněčné shluky hned několik přímých výhod. Organismy tak uniknou riziku sežrání od některých predátorů. Pokud jsou fotoautotrofní, usnadní si přístup ke světlu (viz chomáče řasových vláken u hladiny, chaluhy apod.). Někteří koloniální prvoci zase shlukování využí-

vají k udržení sebe sama na dně rychle tekoucích vod, kde proud odnáší vše, co není pevně přichyceno.

Odlišný průběh má **vznik mnohobuněčnosti na suché zemi**, kde není tvorba mnohobuněčného těla zpravidla iniciována absencí cytokineze (oddělení buněk po mitóze), nýbrž často dochází k agregaci dříve samostatných buněk (např. akrázie, diktyostelidi a *Sorogena*) nebo k hromadění jader a cytoplasmy (např. Myxogastria, viz **kap. 8.**). Mnohobuněčné (popř. mnohojaderné) stádium obvykle vyrůstá na povrchu půdy, trusu či na zbytcích jiných organismů (odumřelé kmeny stromů apod.). Zde dochází k tvorbě plodniček, z nichž jsou větrem, ale i zoochorně šířeny spory do širokého okolí.

Schéma vzniku mnohobuněčnosti u akrázií a diktyostelidů (vzájemně nepřibuzných, byť morfologicky velmi podobných skupin) se pokusil popsat Dr. Bonner. Představuje si, že nezbytným evolučním krokem vzniku této agregativní (shlukovací) formy mnohobuněčnosti bylo shromáždění buněk z blízkého okolí před vlastní encystací do jediného centra. Upozorňuje totiž, že někteří půdní „bezobratlí“ (např. hlistice) aktivně vyhledávají půdní améby a konzumují je. Větší koncentrace améb je pak zárukou vyšší atraktivity pro tyto predátory, kteří ale zároveň nejsou schopni cysty strávit, a proto je pouze roznosou do okolí. Následuje další evoluční krok, rozdělení práce buněk (u druhů s většími plodničkami). Některé buňky zůstanou vespod tvořícího se shluku a budou tvořit stopku plodničky, jiné se na jejím vrcholu budou moci encystovat. Životní cyklus některých diktyostelidů byl pak doplněn také o pohyblivé a přitom odolné mezistádium „slimáka“, které umožňuje aktivně vystoupit na povrch půdy. Tuto Bonnerovu představu uvádíme jen pro zajímavost. Je ale potřeba zdůraznit, že na souši je jednou z hlavních výhod mnohobuněčnosti **šíření na nové lokality** bohaté na potravu. Hlenky skupiny Myxogastria (viz **kap. 8.**) využívají schopnost tvořit mnohojaderné obří stádium **k lovu větší kořisti**.

Za obecnou výhodu mnohobuněčnosti lze považovat **snížení závislosti na vnějším prostředí**, respektive vytvoření vnitřního prostředí. To umožňuje lepší izolaci buněk od rozmarů vnějšího světa (stálé podmínky k jejich životu).

Vše, co bylo napsáno výše, je ale pouhou předeherou k jedné skutečně fantastické výhodě, kterou mnohobuněčnost přináší. Všichni ji cítíme, ale máme často problém vyhmátnout její podstatu. Tato výhoda souvisí s růstem velikosti organismu skrze zvyšující se počet jeho buněk. To má totiž za následek otevření brány k růstu diverzity buněčných typů, a tím i ke zvyšování anatomické složitosti. Ve svém důsledku to otevírá nejen prostor k novým přizpůsobením a ekologickým specializacím, ale i k **růstu druhové a tvarové diverzity** života jako takové. Když si uvědomíme, že právě eukaryota jsou obdařena typem genové regulace, který poměrně snadno umožňuje rozrůžňování buněčných typů, objeví se před námi i možná odpověď na otázku, proč právě eukaryota dosáhla té nejvyšší dokonalosti mnohobuněčné organizace a obdařila svět takovou bohatostí tvarů a podob.

Na závěr této kapitoly je ale dobré zdůraznit, že **mnohobuněčnost nenese jen samé výhody**. Energetická náročnost regulace rozvoje a dělení jednotlivých buněk,

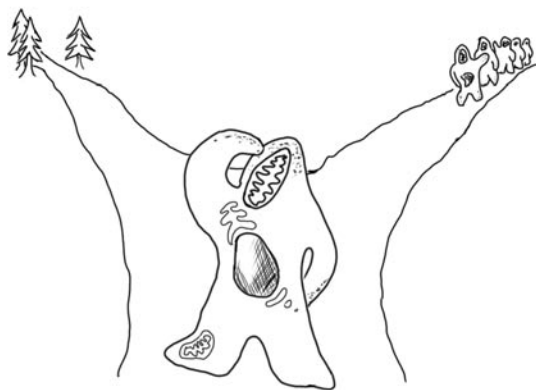
stejně jako potřeby jejich vzájemné komunikace a signalizace, je poměrně vysoká a zpomaluje rychlost množení a vývoje mnohobuněčných organismů. Pakliže nastane kompetice o živiny a mnohobuněční nemají žádnou kompetitivní výhodu, jsou oproti jednobuněčným znevýhodněni, protože se množí pomaleji. Z podobného důvodu mají ztíženou pozici i v případě, že se rozhodnou stát parazity (obvykle svůj životní cyklus doplní o nepohlavní rozmnožování, které množení urychluje).

Otázky k zamyšlení:

V jakém prostředí pravděpodobně vznikla mnohobuněčnost hub (Fungi)? (Odpověď naleznete v článku Jamese a kol. 2006)

Jak se liší vznik mnohobuněčnosti na souši a ve vodním prostředí?

V jakých prostředích jsou jednobuněčné organismy znevýhodněné?



4. PROČ SPOLU BUŇKY SPOLUPRACUJÍ

Jak bylo řečeno, dnes s jistotou víme, že mnohobuněčné linie organismů se z jednobuněčných předků vyvinuly několikrát nezávisle na sobě. S tímto vědomím se nelze ubránit otázce, jak je možné, že některé buňky mnohobuněčného těla potlačí svou individualitu a vzdají se možnosti vlastního rozmnožování ve prospěch celku? Co je žene slepě pracovat až do úmoru, když nezplodí žádného potomka, který by jejich geny v evoluci nesl dál? Co je nutí poslušně zemřít ve jménu celku?

Odpověď na tuto otázku není jednoduchá a vyžaduje, abychom si předložili a rozebrali řadu faktů z několika oblastí. Nejprve zabrousíme do evoluční biologie, abychom získali základní povědomí o mechanismech, které stojí v pozadí spolupráce buněk. Dále si popíšeme, jakým způsobem v přírodě dochází k tvorbě mnohobuněčného těla, a zdůvodníme si, proč je tvorba mnohobuněčných těl s vysoce diverzifikovanými buňkami založena jen na jednom z nich. Následně rozebereme *Dictyostelium*, které je modelovým organismem studia spolupráce mezi buňkami. Nakonec vše shrneme a ukážeme si koncept evolučně stabilních strategií.

4.1. Mezialelický a příbuzenský výběr

Abychom mohli své úvahy vést správným směrem, měli bychom se zbavit některých mylných představ, které si ještě dnes někteří studenti přinášejí z hodin biologie. Není pravda, že podle představy evolučních biologů je chod evoluce založen na soutěži jedinců o co největší biologickou zdatnost (co největší počet plodných potomků). Toto zjednodušení lze použít snad jen u nepohlavně se množících organismů, kde jsou veškeré geny spolu pevně spojeny, neboť se dědí jako jeden celek. U pohlavně se rozmnožujících organismů je ale tento koncept již zcela zavádějící. U nich se do genomu potomka dostane zpravidla pouze polovina genetické informace z genomu každého rodiče. Jinými slovy je v každé další generaci méně a méně genů původního jedince, neboť je jeho genom během generací neustále vyředován. To byl důvod, proč Richard Dawkins přišel s myšlenkou, že v evoluci zřejmě nejde o životaschopnost celého jedince, nýbrž jeho jednotlivých genů (resp. konkrétních variant těchto genů, tzv. **alel**). Zvýšení biologické zdatnosti jedince je tak jen důsledkem boje alel o co největší zastoupení v populaci. Nejlépe se přitom šíří ta alela, která je předávána do největšího počtu jedinců dalších generací. Alela, která se dlouhodobě předává do menšího počtu jedinců, za určitou dobu nutně vymizí. Tento boj alel o zvýšení počtu kopií sebe sama na úkor kopií jiných alel nazýváme **mezialelický výběr**, Richard Dawkins jej popsal ve své teorii sobeckého genu. V této souvislosti je ale nutné zdůraznit, že gen (popř. jiná jednotka vystavená selekci) nemusí svou fitness zvyšovat pouze na úkor jiných genů (jednotek), v určitých situacích se naopak vyplatí spolupracovat.

Představme si, že vznikne alela, která „naprogramuje“ svého nositele k tomu, aby pomáhal ostatním členům populace nebo jiné skupiny na svůj úkor. Tato alela samozřejmě nutně vymizí, pakliže to povede ke snížení jejího zastoupení v populaci (skupině). Z toho vyplývá, že se spolupráce (kooperace) dané jednotce přirozeného

výběru (genu, jedinci apod.) vyplatí pouze v případě, že cena, kterou za ni zaplatí, bude kompenzována určitými benefity. Evoluční biologové navrhli celkem pět různých mechanismů, které v evoluci mohou vést ke vzniku spolupráce. Jde o příbuzenský výběr („kin selection), přímou reciprocitu („direct reciprocity“), nepřímou reciprocitu („indirect reciprocity“), řetězovou reciprocitu („network reciprocity“) a skupinový výběr („group selection“). Více si o těchto mechanismech můžete nastudovat z doporučené literatury – Nowak 2006, podrobný výklad podstaty všech uvedených mechanismů je ale nad rámec této brožury.

Před chvílí jsme si popsali mezialelický výběr. Na základě jeho existence lze jednoduše vysvětlit mnoho případů spolupráce pozorovaných v přírodě. Jsou to ty případy, které spadají do výše uvedené škatulky příbuzenského výběru („kin selection“). Koncept příbuzenského výběru totiž tvrdí, že rozhodující pro vymizení/rozšíření dané alely není počet potomků jedince, v jehož genomu se aktuálně nachází, nýbrž to, zda je pokles počtu potomků jejího nositele kompenzován nárůstem potomků jeho příbuzných (z nichž někteří tuto alelu také nutně ponесou). Jak si ukážeme, právě příbuzenský výběr je velmi důležitou silou, která rozhoduje o míře spolupráce buněk v mnohobuněčném těle.

4.2. Mechanismus tvorby mnohobuněčného těla

V přírodě existují celkem tři způsoby tvorby mnohobuněčného těla. První způsob je založen na principu shlukování původně samostatných buněk s různým genotypem (např. akrázie nebo diktyostelidi). Mnohem častěji využívaný mechanismus je pak založen na mnohonásobném dělení jediné buňky (např. živočichové). Posledním, doplňkovým způsobem, odvozeným od toho předchozího, je rozdělení mnohobuněčného tvora ve dvě či více samostatných, životaschopných, mnohobuněčných částí (např. ploštěnka).

Oblíbenost a úspěšnost mechanismu založeného na opakovaném mitotickém dělení jediné počáteční buňky si velmi snadno domyslíte, pakliže jste pozorně četli text o mezialelické selekci. Současné evoluční vysvětlení spočívá v tom, že takto vznikající tělo je tvořeno geneticky identickými potomky jediné buňky. Všechny buňky tedy nesou stejné alely, ačkoliv exprese některých z nich může být v určitých tkáních zablokována. Je tím zajištěno, že biologická zdatnost alel v každé buňce takto vzniklého mnohobuněčného organismu je přímo spojena s počtem jeho potomků bez ohledu na to, který okresek buněk se rozmnožování přímo účastní. Organismus se tak vyhne boji jednotlivých buněk („otroků svých alel“) o vstup do germinální (zárodečné) linie. Existence jednobuněčného stádia na počátku ontogenetického vývoje totiž brání neustálému zvyšování genetické variability jednotlivých buněčných linií uvnitř těla, tedy i následnému souboji mezi těmito liniemi o prostor. V každé generaci totiž právě v tomto jednobuněčném stádiu dochází k „restartování“ celého systému. Veškerá genetická variabilita nahromaděná v tělních buňkách je zapomenuta a vymetena.

Dokonce se zdá, že mechanismus vzniku mnohobuněčného těla z jediné buňky, zygoty, je podmínkou vzniku velkých a složitých mnohobuněčných těl s vysoce specializovanými soubory buněk a složitou tělní architekturou. Linie založené na shlukování buněk s různým genotypem jsou totiž ve svém rozvoji omezeny bojem jednotlivých alel o vstup do germinální linie (resp. do další generace). Tento boj se odehrává prostřednictvím jednotlivých buněk, které tyto alely nesou. Biologická zdatnost každé alely v tomto případě není spojena s počtem všech potomků organismu, nýbrž s počtem potomků, kteří obsahují buňky nesoucí příslušnou alelu.

Nelze opomenout, že u drtivé většiny všech mnohobuněčných organismů je proces rozmnožování úzce spjat se sexem. Ačkoliv se toto propojení zdá samozřejmé, není tomu vždy tak. Například u nálevníků je sexuální proces (konjugace) a vlastní buněčné dělení zcela odděleno. U prokaryot jako takových dokonce nikdy neexistuje sexualita v pravém slova smyslu (meióza a splynutí dvou geneticky odlišných gamet vedoucí k obnovení původní ploidie), a tedy ani spojení mezi sexualitou a rozmnožováním. Naproti tomu mezi živočichy známe pouze jedinou dlouhodobě prosperující skupinu, která postrádá pohlavní rozmnožování, bdelloidní vířníky.

Přímé dělení mnohobuněčného organismu na více samostatných, dorůstajících částí se vyvinulo jako sekundární a doplňkový způsob rozmnožování, proto není nutné se jím při řešení naší otázky podrobněji zabývat. Ačkoliv je tento způsob přítomen i u řady živočichů, ke vzniku opravdu složité stavby těla sám o sobě nepřispívá. Jedním z možných důvodů je fakt, že dělení takového těla je nesmírně náročné, a lze jej proto provést pouze u jednodušších mnohobuněčných organismů nebo v rané fázi zárodečného vývoje (ze savců to dobře umí pasovci).

4.3. Dictyostelium jako modelový příklad spolupráce

Ideálním modelem pro studium nákladů a výnosů pospolitého života buněk je rod *Dictyostelium*. Většinu svého života tráví jako typická půdní měňavka v jednobuněčném stavu a živí se bakteriemi. Tváří v tvář hladovění se u ní ale vyvinulo zvláštní sociální chování, které nám bude zdrojem poučení.

Vznik mnohobuněčného útvaru u ní probíhá mechanismem shlukování buněk s různou mírou příbuznosti. Shlukování je indukováno nedostatkem potravy. Když měňavky druhu *Dictyostelium discoideum* hladoví, začnou k sobě lákat okolní buňky produkcí pro ně přitažlivých látek, tzv. chemoatraktantů (např. cAMP, viz **kap. 6.2**). Zároveň na svých buňkách vystaví receptory pro tyto látky, aby mohly zachytit volání jiných hladovějících buněk v okolí. Tímto způsobem dochází ke shlukování jednobuněčných stádií do kompaktního tělípka, tzv. slimáka. Následně v jejich buňkách dojde k umlčení řady genů a naopak zapnutí baterie genů jiných, které úplně změní jejich chování. Vzniklý mnohobuněčný útvar se obalí polysacharidovým štítem, který slouží jako obrana před predátory, a vyleze na povrch půdy, kde vytvoří plodničky se sporami. Tyto nestravitelné spory jsou pak větrem a živočichy rozšířeny do širokého okolí. Zásadní je přitom fakt, že při tvorbě plodničky

musí zhruba 20 % buněk bez potomků zemřít, aby vytvořily sterilní stopku. Pouze 80 % měňavek tedy může vytvořit spory a dále se rozmnožit.

Do dnešního dne se podařilo popsat kolem 100 druhů rodu *Dictyostelium* a v rámci jednotlivých druhů i celou škálu odlišných genetických linií (klanů). Bylo zjištěno, že mezi těmito liniemi existuje výše popsáný **příbuzenský výběr**. Důkaz poskytuje například pokus, při kterém byly smíchány různé dvojice genetických linií druhu *D. purpureum* v poměru 1:1. Pokud by při tvorbě plodničky neexistoval příbuzenský výběr a diskriminace méně příbuzných jedinců, améby by se shlukovaly v poměru 1:1 a vzniklé plodničky by produkovaly spory každého klanu v tomtéž poměru. Skutečnost je ale úplně jiná. Každá linie v pokusu preferovala společnost svých bližších příbuzných. Průměrná plodnička produkovala cca 81 % spor od jednoho klanu a 19 % od druhého. Je to jasný důkaz, že při tvorbě mnohobuněčného útvaru existuje preference geneticky podobnějších jedinců. Samozřejmě se na mysl vkrádá otázka, jak měňavky rozpoznávají své příbuzné. Mnoho se o tomto problému neví, ale ukazuje se, že jsou za to snad zodpovědné některé polymorfní proteiny na povrchu jejich buněk.

Z těchto pokusů je ale také evidentní, že k určité míře promíchávání při tvorbě plodniček mezi různými klany dochází. Oddělení klanů tak není z nějakého důvodu dokonalé (tj. každá linie nedělá jen svou „vlastní“ plodničku, ale v omezené míře do ní pouští i příslušníky jiných klanů). Může za to zřejmě malá početnost jednotlivých klanů v půdě. V takovém případě je totiž výhodné spolupracovat i s méně příbuznými buňkami. Je totiž známo, že velikost výsledného mnohobuněčného útvaru pozitivně koreluje se vzdáleností, kterou je schopen tento útvar urazit („jak daleko doleže“), a s výškou plodniček. Platí přitom, že z vyšší plodničky se spory rozšíří do větší vzdálenosti. Musí ale existovat také mechanismy, které omezí vznik a uplatnění sobeckých mutantů. Takové sobecké mutanty byly připraveny v laboratoři, ale též izolovány z přírody. Tyto mutanty mohou například požírat sousední buňky či šetřit vlastní energii při stavbě plodničky (např. sníženou produkcí cAMP). Lépe živěné buňky mají v konečném účtování větší šanci stát se sporami. Na druhou stranu je životnost takové sobecké mutanty omezena řadou faktorů. Ví se, že mnohé sobecké mutanty uspějí pouze tehdy, jestliže jsou v menšině, jinak se jejich počínání stává nevýhodným (kdyby se na „plodničkovém staveništi“ potkali sami sobečtí mutanti, asi by žádnou plodničku nepostavili). Pokud by naopak nějaký klan často při vzniku chimér ztrácel, vznikl by selekční tlak pro omezení jeho tendence kooperovat s jinými klany.

Nedávno byly dokonce připraveny i mezidruhové chiméry u druhů *D. discoideum* a *D. purpureum*. Opět se použila metoda založená na smísení buněk obou druhů v poměru 1:1. Téměř 70 % vzniklých plodniček obsahovalo spory jen jediného druhu. Průměrnou plodničku tvořilo 90 % spor jednoho druhu a 10 % spor druhého druhu. Jinými slovy bariéra proti tvoření chimér je mezi těmito druhy silnější nežli uvnitř nich, ale není dokonalá. Je otázkou, jestli je tato nedokonalost pouze chybou, která má příliš malý selekční význam na to, aby ji evoluce opravila, nebo jestli má i

ona hlubší význam. Výhoda takového spojení se teoreticky může projevit například při nízkých populačních hustotách jednotlivých druhů na dané lokalitě.

Dictyostelium a podobné organismy (např. akrázie) mohou ale dosáhnout jen velmi omezené velikosti a složitosti, neboť je zásadně omezena míra jejich spolupráce. Zřejmě to souvisí se způsobem vzniku mnohobuněčného stádia, neboť existují i měňavky, které tvoří metrové mnohobuněčné útvary. Tyto útvary ale vznikají z jediné buňky, jsou tedy složeny z geneticky identických jednotek (viz **kap. 8.**).

4.4. Evoluční stabilita spolupráce

Ukázali jsme si, že spolupráci mezi buňkami lze jednoduše vysvětlit pomocí několika poměrně jednoduchých a velmi logických evolučních mechanismů. Dokázali jsme, že tato spolupráce ve skutečnosti není samoúčelným obětováním se, ale jde o dlouhodobě „vykalkulovaný“ akt, který se musí dlouhodobě vyplatit. Dále je zřejmé, že míra spolupráce je v případě mnohobuněčného těla do značné míry předurčena mechanismem jeho vzniku. Při vzniku mnohobuněčného těla z jediné buňky je míra spolupráce jednotlivých buněčných linií největší, protože jsou geneticky identické. V takovém případě spolu buňky nemají tendenci soupeřit, protože nesou stejné alely. Je ale dobré mít na paměti, že toto je pouze zobecňující tvrzení, které (jak už to tak v biologii bývá) nemá absolutní platnost. Například buňky lidského plodu mohou během těhotenství pronikat do těla matky a nahradit některé její tkáně (**chimerismus**). V případě, že buňky matky nesou nějaké genetické poškození, může se počet buněk embrya v těle matky zvyšovat a dokonce mohou odeznít i některé její choroby (geneticky určené). Je potřeba ale připomenout, že v těchto případech lze též sledovat určitou kompetici mezi oběma genotypy. Buňky lidského embrya ale nemohou proniknout do germinální linie. Stejný princip stojí i za tím, že chovatelé strážejí své čistokrevné fenky před pouličními kříženci. Pronikat totiž mohou nejen buňky embrya do matky, ale i buňky matky (resp. buňky z předchozích embryí) do těla právě se vyvíjejícího zárodku.

Pro úplnost je potřeba ještě dodat, že ani výběr alel (resp. chromosomů), které vstoupí do gamety, nemusí být vždy čistě náhodný. Existují totiž určité omezené mechanismy, které umožňují alelám do určité míry meiotické „znáhodnění“ obejít. Příkladem může být **gonotaxe** (preferenční zalézání určitých genů do vajíčka, nikoliv do pólocytů), tedy vlastně sobecké vyhledávání germinální linie během samičí gametogeneze. Dále je třeba připomenout, že úplné oddělení germinální a somatické linie je typické jen pro některé mnohobuněčné (válečné a některé skupiny živočichů), ale zdaleka není obecně platným pravidlem. Rostliny jsou úspěšným příkladem linie, která germinální a somatickou linii nemá vůbec oddělenou.

Aby naše odpověď na otázku podstaty spolupráce buněk byla kompletní, je potřeba si ale dobře uvědomit ještě jednu skutečnost. Každá spolupráce by nutně časem zanikla, kdyby nebyla **evolučně stabilní**. Buňka se v rámci dlouhodobé spolupráce obětuje pouze v případě, že výnos takového počínání (tj. počet kopií jejích alel, které se dostanou do dalších generací) překryje veškeré náklady. Jinými slovy, spolupráce

4.A Superorganismy. Zajímavou paralelu mnohobuněčného organismu představují společenství vysoce eusociálních druhů hmyzu, jako jsou včely medonosné (*Apis mellifera*), někteří mravenci (Formicidae) či termiti (Isoptera). Tato společenství jsou charakterizována rozvinutou dělbou práce, která byla klíčem k jejich obrovské evoluční úspěšnosti, jednotlivci však nejsou díky vysoké specializaci zpravidla schopni přežít samostatně po delší časový úsek. Na osudu jednotlivých členů takového společenství nezáleží, jednotlivci představují spíše základní stavební kameny, tedy vlastně „buňky“. Specializované skupiny jedinců (kasty) pak simulují funkci orgánů v mnohobuněčném organismu (například včelí krmičky pečující o vyvíjející se plod představují jakousi dělohu). Podobně jako somatické buňky mnohobuněčného organismu se jednotlivci v eusociálním společenství nerozmnožují, tuto funkci přebírají jedinci pohlavní. Ti pak představují v podstatě rozmnožovací soustavu. Díky těmto paralelám s mnohobuněčnými organismy proto bývá eusociální společenství někdy označováno za superorganismus. Tento termín, vzniklý složením latinského *super* (nad) a řeckého *organon* (nástroj), znamená vlastně organismus organismů (nadorganismus). Jednotlivci náležící do superorganismu jsou podobně jako jednotlivé buňky organismu nahraditelní, pro správné fungování společenstva je však důležité velké množství jedinců a jejich vzájemná kooperace. Důsledkem pak může být zdánlivě nelogické chování, kdy se jednotlivci obětují za záchranu celého společenství.

Lidé byli vždy fascinováni dokonalým uspořádáním společenství různých vyspělých eusociálních druhů hmyzu, pravděpodobně jim tato bezchybně fungující a zdánlivě nesobecká společenství připomínala utopickou verzi světa lidského. Ačkoli je složitost chování eusociálních druhů hmyzu obdivuhodná, je důležité si uvědomit, že jednotlivci nepřemýšlí, i když by se to tak na první pohled mohlo jevit. Spíše v sobě mají naprogramováno široké spektrum různých prvků chování, které mohou být spuštěny rozličnými faktory vnějšího (např. teplota, množství CO_2 v hnízdě) či vnitřního prostředí (např. hladiny hormonů v těle, věk, atd.). Chování celého společenství tedy není řízeno shora, jak jsme zvyklí v lidské společnosti, ale spíše jakýmsi kolektivním mozkem.

Bude jistě správné poznamenat, že eusociální druhy existují nejen mezi hmyzem, ale jsou známy též mezi savci. V afrických savanách se můžete například setkat s podivnými lysými hlodavci rypoši (Bathyergidae), kteří žijí v podzemních koloniích fungujících na eusociálním základě. I zde se rozmnožuje jen několik málo jedinců (často jen jeden pár), ostatní mají funkci pracantů (dělníků či vojáků). Navíc podobně jako u termitů, kde jako pracovní kasty fungují larvy obou pohlaví (dospělosti dosahují pouze pohlavní jedinci), jsou u rypošů pracanty též juvenilní jedinci, neboť je u nich zpomalený ontogenetický vývoj, což má za následek opoždění puberty.

(Kateřina Rezková)

se tak eliminuje riziko zániku kooperace v důsledku převládnutí sobeckých klanů na úkor klanů kooperativních.

Když výše zmíněné domyslíme, mnohobuněčnost může být evolučně stabilní pouze tehdy, existují-li mechanismy, které patřičně omezí riziko vzniku a uplatnění sobecké mutanty. S klesající mírou takového rizika jasně stoupá míra možné spolupráce. I míra chimérismu u diktyostelidů (kooperace s méně příbuznými klany či dokonce s jinými druhy) je ovlivňována právě evoluční stabilitou. Vytváření plodniček pouze z buněk jediného klanu znamená strádání při nízkých populačních hustotách, vysoká míra otevřené kooperace s méně příbuznými klany naopak znamená např. zvýšené riziko ze strany sobeckých mutantů. Je potřeba dlouhodobé optimalizace nákladů a výnosů. Parametrů optimalizace strategie je samozřejmě více, nezáleží jen na populačních hustotách. Svou roli hraje výskyt konkurentů, predátorů apod. Podoba evolučně stabilní strategie tedy záleží i na vnějších podmínkách.

Na závěr této kapitoly nám dovoluťe parafrázovat slova Martina A. Nowaka: Přestože základními principy evoluce jsou mutace a přirozený výběr („natural selection“), je evoluce konstruktivní díky existenci spolupráce. Spolupráce je potřebnou silou, která v evoluci konstruuje nové stupně organizace. Genomy, buňky, mnohobuněčné organismy, sociální hmyz a lidská společnost jsou všechny založeny na kooperaci jednotlivých členů (viz rámeček Superorganismy). Spolupráce je doprovázena specializací, a tudíž vede i k nárůstu biologické diverzity. Významným aspektem evoluce je proto schopnost spolupracovat, a to navzdory faktu, že žijeme ve světě založeném na neustálé soutěži.

Otázky k zamyšlení:

Mohl se v případě diktyostelia uplatnit i jiný mechanismus spolupráce než příbuzenský výběr? (Při hledání odpovědi vám může trochu pomoci článek Nowak 2006.)

se musí zúčastněným hráčům vyplatit, jinak se nemůže dlouhodobě udržet a nutně zanikne.

Vraťme se nyní k případu *Dictyostelium discoideum*. Stabilní cestou, kterou se musí jednotlivé buňky vydat, není ani sobectví, ani poslušná spolupráce. Společenství poslušných altruistů zničí jediný sobec, převládnou-li ale sobci, kooperace vymizí. Dlouhodobě udržitelná spolupráce proto musí být založena na určité míře oportunismu (někdy kooperují, za jiných okolností se chovám sobecky), neboť

5. VZNIK MNOHOBUNĚČNOSTI

Při úvahách o vzniku mnohobuněčnosti vyvstávají dvě zásadní otázky: kdy se objevila mnohobuněčnost a jakým mechanismem došlo ke vzniku mnohobuněčných organismů z těch jednobuněčných?

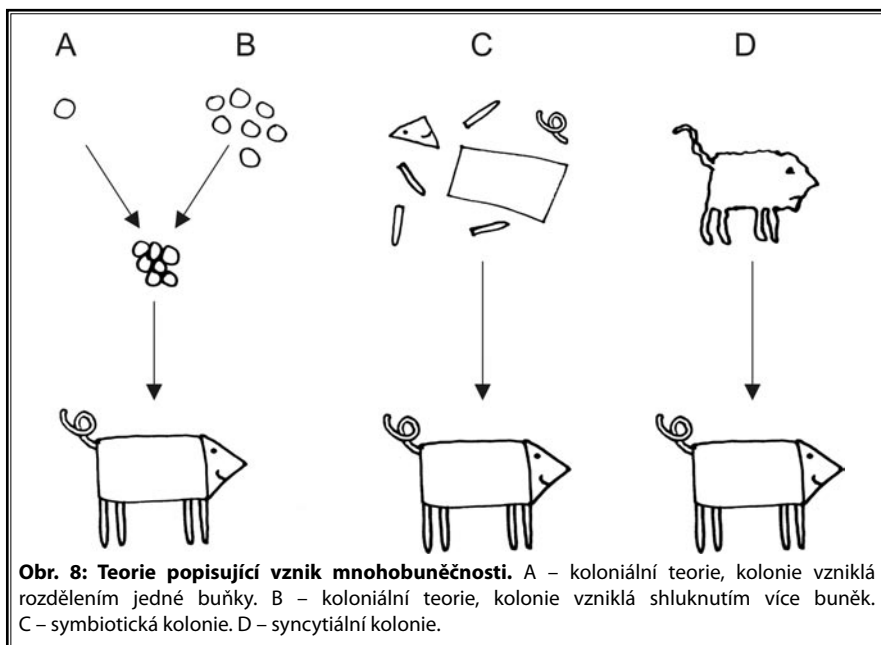
Pro zodpovězení první otázky, tj. zjištění doby, kdy se objevila mnohobuněčnost, jsou k dispozici v zásadě dva metodické přístupy. První z nich je založen na datování dochovaných **fosilií** organismů (termín „zkamenělina“ je lepší nepoužívat) nebo jejich životních projevů, jako jsou stopy, metabolické produkty apod. U většiny fosilií jsme schopni určit pouze relativní stáří, tedy pozici ve sledu vrstev usazené horniny. Pouze u části vrstev s příhodným složením lze určit absolutní stáří stanovením úplnosti rozpadu radioaktivních izotopů (uran, draslík; viz **rámec 5.A**). Tyto vrstvy pak slouží jako opěrné body pro odhad stáří ostatních. Určování stáří linií organismů pomocí fosilního dokladu s sebou ovšem přináší řadu komplikací. Již intuitivně je jasné, že nikdy nemůžeme najít zbytky všech v minulosti žijících organismů, dokonce ani jejich většinu. Řada organismů se totiž po smrti zcela rozložila (např. v trávicí soustavě predátora nebo ve formě zeleného hnojení). Pokud už organismus úspěšně fosilizoval, často byla jeho fosilie zničena při dalších geologických procesech. A je jisté, že nikdy nemůžeme při honbě za fosiliemi prozkoumat celý povrch Země. Fosilní záznam je tedy nekompletní a nesouvislý a často se v něm vyskytují dlouhé hyáty (období, z něhož nejsou fosilní záznamy, kdy o evoluci dané skupiny nevíme nic). Další problémy nastávají s interpretací již nalezených fosilií. Zejména u nejstarších fosilií mnohobuněčných organismů je těžko soudit, ke které skupině vlastně patří. Bylo ukázáno, že v některých případech se jednalo o záměnu s jednobuněčnými organismy, nebo dokonce s nebiologicky vzniklými objekty.

5.A Geochronologie. Stáří fosilie se obvykle stanovuje pomocí stáří geologické vrstvy, ve které byla daná fosilie objevena. Většina vrstev je přitom datována pouze relativně, tedy pouze na základě pořadí, jak vrstvy sedimentovaly. Absolutní datování, tedy určení, před kolika lety hornina vznikla, je dobře možné pouze u vyvřelých hornin. Využívá se toho, že vyvřeliny obsahují některé radioaktivní izotopy s dlouhým poločasem rozpadu (^{235}U , ^{147}Sm , ^{40}K), takže pokud zjistíme množství ještě nerozpadlého izotopu a stabilního rozpadového produktu, můžeme vypočítat, kolik poločasů rozpadu za dobu existence horniny uběhlo. Metoda je založena na tom, že ve vyvřelině je v okamžiku jejího vzniku zanedbatelné množství izotopu, který vzniká rozpadem. Jelikož tento předpoklad samozřejmě není splněn u sedimentárních hornin, je absolutní datace fosilií omezena na případy, kdy můžeme korelovat určitý horizont s fosiliemi s určitou vulkanickou událostí (optimální případ je fosilie zasypaná sopečným popelem). Slavná metoda datace organické hmoty pomocí obsahu uhlíku ^{14}C je použitelná pouze pro materiály mladší než asi 70 000 let, což je z hlediska paleontologie velmi málo. Starší již neobsahují dostatek nerozpadlého radioaktivního uhlíku, aby bylo měření přesné. Vývojem citlivějších metod detekce tohoto izotopu (hmotová spektroskopie) se sice interval použitelnosti daří poněkud prodloužit, pro dataci výrazně starších materiálů ale tato metoda nebude vhodná nikdy.

Přestože tento text by mohl vyznívat skepticky, přikláníme se jednoznačně k většímu názoru, že fosilní záznam nám poskytuje nenahraditelný vhled do historie organismů (v případech, že je vůbec nějaký fosilní záznam k dispozici) a že bez něj bychom nemohli účinně rekonstruovat jejich evoluci.

Druhý přístup zjišťování stáří organismů je založen na tzv. **molekulárních hodinách**. Zjednodušeně se jedná o metodu odhadu stáří společného předka dvou organismů podle míry odlišnosti jejich genových sekvencí. U všech organismů dochází nezávisle ke vzniku mutací a k jejich fixaci v populaci druhu, fixované mutace se během doby kumulují. Pokud známe rychlost fixace nových mutací u dvou organismů, můžeme podle teorie molekulárních hodin zhruba odhadnout, jaká doba uplynula od jejich oddělení od společného předka. I molekulární hodiny, přestože jsou běžně využívány, jsou zatíženy zásadními problémy. Často bývá zjištěno, že skutečná rychlost nově fixovaných mutací je jiná než ta odhadnutá a že se v čase u stejného organismu výrazně mění. Tato rychlost je závislá i na studovaném genu. Kromě toho přestávají být molekulární hodiny při dlouhých časových intervalech spolehlivé. O tom, jak nepřesné mohou být, svědčí odhady doby objevení se mnohobuněčnosti u předků válče (*Volvox*). Donedávna odhady hovořily o 50 milionech let. Zcela nedávno bylo toto datum na základě podrobnějších analýz posunuto o dalších 150 milionů let do minulosti, tedy na čtyřnásobek původně odhadovaného stáří. I při nedokonalosti metody molekulárních hodin platí, stejně jako u hodnocení fosilií, že je v současné době nenahraditelná při odhadech stáří organismů. Snad největším problémem je, že obě metody obvykle dávají diametrálně odlišné výsledky. Molekulární hodiny zpravidla určí stáří zkoumané linie jako výrazně vyšší než fosilní záznam.

U mnohobuněčných linií, jejichž stáří bylo vůbec možno účinně zkoumat, bylo zjištěno, že jsou poměrně staré a že historie jejich mnohobuněčnosti sahá stovky milionů let do minulosti. Vzhledem k tomu, že první nepochybné fosilie živočichů, rostlin a ostatních linií jsou již vyspělé mnohobuněčné organismy, o vzniku mnohobuněčnosti nám vlastně moc neprozradí. Nejstarší organismy, u kterých bychom mohli uvažovat o klonech k mnohobuněčnosti, se na Zemi objevily velmi krátce po samotném vzniku života. Nejstarší z nich jsou koloniální bakterie. Odhady doby vzniku eukaryotické buňky kolísají obvykle mezi jednou a dvěma miliardami let do minulosti (většina autorů se kloní ke dvěma miliardám). Nejstarší nálezy mnohobuněčných eukaryot jsou nejasné a sporné. Jedná se např. o rod *Tappania* o stáří asi 1,4 miliardy let, objevitelem zařazený mezi vláknité houby (Fungi), nebo o rod *Bangiomorpha* z doby přibližně před 1,2 miliardou let, považovaný některými autory za ruduchu (Rhodophyta). Tyto organismy však pravděpodobně do uvedených skupin nepatří a ruduchy i houby jsou nejspíše mladší. Také u možných fosilií nejstarších živočichů (Metazoa) není jisté, jakým organismům vlastně patřily. Máme na mysli slavnou ediakarskou faunu, bohatá společenstva fosilií (bylo jich popsáno více než 270 druhů) z doby před asi 575–541 miliony let, která byla nalezena na více nalezištích po celém světě. Alespoň některé organismy ediakarské fauny připomíná



nají živočichy (a jiné připomínají některé prvky nebo také vůbec nic dnes žijícího), ale jejich přesné zařazení zůstává nejisté. Ať už je ediakarská fauna cokoli, nejstarší fosilie jednoznačně přiřaditelné k „pravým“ živočichům jsou jenom o pouhých asi 10 milionů let mladší. Jsou to nálezy z doby tzv. kambrijské exploze, kdy se náhle objevila řada současných živočišných kmenů. To buď znamená, že hlavní živočišné linie vznikly náhle jakousi mohutnou adaptivní radiací, anebo že již delší dobu existovaly vedle sebe a my jsme je ve fosilním záznamu nezaznamenali. Molekulární hodiny posouvají první radiaci živočichů až na 800 milionů let do minulosti. Fosilní parožnatky (Charophyceae), blízké příbuzné vyšších rostlin, známe již z doby asi před 420 miliony let. Nejstarší fosilie vyšších rostlin (Embryophyta) jsou asi 460 milionů let staré, molekulární hodiny ve vzácné shodě předpovídají jejich vznik na dobu přibližně před 500 miliony let. Již velice brzy po svém vzniku vytvořily rostliny první mykorrhizu s vláknitými (také mnohobuněčnými) houbami (Fungi). Nejstarší fosilie, které jsou jednoznačně přiřaditelné k houbám, pocházejí z doby před asi 750 miliony let. Nejmladší z „klasických“ mnohobuněčných linií jsou zřejmě chaluhy (Phaeophyceae), u nichž odhady hovoří o stáří „pouze“ asi 150–200 milionů let.

Další důležitou otázkou týkající se původu mnohobuněčnosti je, jakým způsobem jednotlivé mnohobuněčné linie vlastně vznikly. Na její zodpovězení byly formulovány různé teorie, které byly nejčastěji aplikovány na nejznámějších mnohobuněčných organismech, tj. na živočichích (Metazoa). Protože mnohobuněčnost se objevila vícekrát nezávisle na sobě, mohly by teoreticky různé mnohobuněčné linie

vzniknout různými způsoby. Ukážeme si zde tři teorie pokoušející se vysvětlit vznik mnohobuněčnosti: koloniální, symbiotickou a syncytiální teorii. Jak dále uvedeme, téměř všichni se dnes přiklání ke koloniální teorii. Zbylé dvě teorie zde uvádíme jednak pro zajímavost, a jednak proto, že se s nimi lze dosud v několika málo textech setkat (viz **obr. 8**).

V současné době je jednoznačně preferovaná **koloniální teorie**. Jak již vyplývá z jejího názvu, vznikly podle ní mnohobuněčné organismy z kolonií nediferencovaných buněk. Tyto kolonie mohly být vytvořeny rozdělením jediné buňky, anebo shluknutím více buněk. V průběhu doby došlo k diferenciaci buněk na různé typy a kolonie se stala komplexním mnohobuněčným tělem. Pro platnost této teorie máme k dispozici řadu dokladů ve formě různých mezistupňů mezi jednoduchými koloniálními a složitými mnohobuněčnými organismy a soudí se, že vysvětluje vznik všech známých linií mnohobuněčných organismů. Koloniální teorie také nejvíce vyhovuje soudobým znalostem buněčné biologie.

Symbiotická teorie také předpokládá, že mnohobuněčné organismy se vyvinuly z buněčných kolonií. Oproti koloniální teorii však v tomto případě předpokládá symbiotický vztah (ať už mutualismus, nebo parazitismus) více druhů organismů. Tyto organismy postupně žily ve stále intimnějším vztahu a staly se na sobě závislé. Buňky jednotlivých druhů se potom staly metabolicky provázanými. Proto se začaly koordinovaně rozmnožovat a rozšiřovat. Symbiotický vztah vyvrcholil sloučením jejich genomů mechanismem horizontálního genového transferu (HGT) (viz přípravný text BiO 2007–2008 „Mutualismus – vzájemně prospěšná symbióza“, rámeček II.B). Původní druhy buněk si ovšem zachovaly svou individualitu (nesplynuly) a v rámci vzniklého mnohobuněčného organismu vykonávají rozdílné funkce. Symbiotická teorie tedy mimo vysvětlení vzniku mnohobuněčnosti nabízí i alternativu ke vzniku buněčné diferenciaci.

Z přírody skutečně známe celou řadu symbióz s různým stádiem metabolické provázanosti, např. lišejníky nebo bakteriální konsorcia. Jednotliví partneři těchto symbióz si však zachovali svůj vlastní genom a individualitu v rozmnožování. V případech, kdy došlo k částečnému či úplnému sloučení genomů, např. při vzniku semiautonómních organel (viz přípravný text BiO 2007–2008 „Mutualismus – vzájemně prospěšná symbióza“, str. 10–15), byl zase jeden partner symbiózy „rozpuštěn“ v druhém a výsledkem byl opět jednobuněčný organismus, byť s komplexnější stavbou buňky. Proto se dnes většina vědců domnívá, že symbiotická teorie nevysvětluje vznik ani jedné ze známých mnohobuněčných linií a že v zásadě ani platit nemůže.

Syncytiální (celularizační) teorie byla formulována speciálně pro vznik živočichů. Podle syncytiální teorie vzniklo mnohobuněčné tělo ze složité buňky s více jádry (syncytium je vlastně totéž co plasmodium, tedy jedna mnohojaderná buňka). Úseky cytoplasmy kolem jader se oddělily membránami a vzniklo více jednojaderných buněk. Protože jednotlivé části původního plasmodia byly funkčně odlišeny (přijímání potravy, pohyb, vnímání signálů atd.), byly již na počátku odlišeny i nově

vzniklé buňky. Velice zjednodušeně řečeno, z organel se staly orgány. První živočich byl tedy podle syncytiální teorie složitý mnohobuněčný organismus.

Také pro tuto teorii se nedostává příkladů z přírody. Ideálními kandidáty na předky živočichů se kdysi zdáli být nálevníci. Mají velice složitou buňku a dva typy jader, mikronukleus a makronukleus. Jejich jádra však nejsou stejnocenná a jsou odlišena na generativní mikronukleus (slouží především k předávání genetické informace do dalších generací) a vegetativní makronukleus (zajišťuje dostatek mRNA pro vznik proteinových molekul nezbytných pro chod celé buňky). Navíc dnes víme, že nálevníci nejsou blíže příbuzní žádné mnohobuněčné linii. Známe sice mnohobuněčného nálevníka (již vzpomínaný druh *Sorogena stoianovitchae*), u něj však mnohobuněčná plodnička vzniká shlukováním buněk podle koloniální teorie, viz výše. Ani ostatní mnohojaderné jednobuněčné komplikované organismy, jako jsou opaliny, mřížovci, dírkonošci apod., nejsou příbuzné živočichům. Naopak, živočichové jsou blíže příbuzní jednodárným, často koloniálním trubénkám (Choanoflagellata). Navíc jsou syncytiální tkáně a orgány sice známy u celé řady živočichů (např. povrchová vrstva vířníků, tegument), ale vždy vznikají buď nedokonalou cytokinezí (tj. rozdělením jádra bez oddělení dceřiných buněk), anebo druhotně splynutím jednodárných buněk. Syncytium je tedy u živočichů odvozený stav. Proto dnes syncytiální teorie není přijímána.

Jejím nepříjemným důsledkem však je, že nálevníci byli dlouho považováni za jakési privilegované prvky a dosud se s nimi v některých učebnicích můžeme setkat na konci systému prvků, před živočichy. Dnes, kdy víme, že nálevníci nejsou blíže příbuzní žádné mnohobuněčné linii (jsou příbuzní obrněnkám a výtrusovcům), je ovšem toto jejich řazení neudržitelné a v moderních systémech se s nimi zde již nesetkáme.

6. DIFERENCIACE BUNĚK V RÁMCI MNOHOBUNĚČNÉHO ORGANISMU

Pokud zrovna neuvažujeme jednoduché kolonie, vidíme, že se mnohobuněčná těla skládají z různých typů buněk. Velmi zjednodušeně řečeno, populace identických buněk vytvářejí **buněčný typ**, buňky stejného původu plní určitou funkci (nemusí být zcela identické) pak vytváří **tkáň** a soubory tkání pak dávají vznik velmi složitým **orgánům**.

Buňky mnohobuněčného těla se obvykle neliší svým genomem, nýbrž úrovní genové exprese (tedy spektrem vznikajících molekul RNA). Je ale pravda, že existuje řada případů, kdy se různé buněčné typy liší nejen na úrovni genové **exprese**, ale i svým genomem. Jedním z nepřehlédnutelných příkladů takové odlišnosti jsou některé buňky našeho imunitního systému. Buňky v jednom těle se mohou lišit i v počtu kopií některých genů, například genů pro ribosomální RNA (rRNA). Důvod je jednoduchý, rRNA se významně podílí na výstavbě ribosomů, které jsou důležitou součástí translace (procesu překladu mRNA na proteiny). V jiných případech může dojít i ke zmnožení chromosomů, chromosomálních sad, či dokonce celých jader. U některých organismů, například u škravky a octomilky, dochází naopak k diminuci chromatinu (v somatické linii je zničena část genomové DNA).

Buněčné typy můžeme vymezit buďto na základě morfologické odlišnosti, nebo podle funkce, kterou v těle zastávají. Bohužel, tyto dva přístupy se ne vždy překrývají. Občas se dostaneme do situace, kdy dvě buňky plní rozličné funkce, ale vypadají velice podobně (např. různé typy neuronů u člověka). Naproti tomu buňky některých živočišných epitelů a mechanických pletiv rostlin mohou být morfologicky odlišné, vykonávají však stejnou funkci. Zajímavé také je, že vznik morfologické variability samotné nemusí být nutně určen rozdílem v genové expresi, důležitou roli totiž hraje struktura cytoskeletu v buňce a forma adhezivních struktur, kterými se buňka chytá svého okolí.

Proces vzniku různých buněčných typů z původní buňky nazýváme **buněčná diferenciace** (viz tab. 1). Diferenciaci buněk může provázet zablokování buněčného cyklu a ztráta schopnosti dělení. Někdy je tato blokáda **trvalá** (např. neurony člověka), jindy jen **přechodná** (např. většina rostlinných buněk, které se za určitých okolností mohou stát meristémem). Při vzniku některých buněčných typů dokonce dochází k úplné ztrátě jádra a některých dalších buněčných organel (např. savčí erytrocyty).

Proces diferenciace je řízen za pomoci nejrůznějších **signalizačních molekul**, které v buňkách spouštějí reakce vedoucí k jejich diferenciaci. Jako **morfogen** označujeme látky, které vznikají v určitém místě embrya a difundují do značných vzdáleností, přičemž se vytváří gradient jejich koncentrace. Hodnota koncentrace morfogenů pak dává buňce informaci o tom, v jaké části embrya se nachází (**poziční informace**). Mnohdy o vznikajícím buněčném typu rozhodují nejen aktuální signály, ale též signály přítomné v minulosti. Významnou roli má v procesu diferenciace i mezibuněčná hmota, která může průchod některých signalizačních molekul usnad-

ňovat, jiné naopak k buňkám nepropustí. Zatímco mnoho signálů má jen omezený dosah, jiné proudí do celého těla. Existují ale též signály kontaktní (juxtakrinní), které jsou založeny na molekulách, jež zůstávají vázány na membránu a neuvolňují se do okolí. Juxtakrinní signalizace se tedy projeví až při těsném kontaktu dvou buněk. Jedna buňka má přitom na svém povrchu vystaveny signální molekuly, druhá buňka tyto molekuly přijímá svými receptory, což vede k její diferenciaci.

Příkladem takové juxtakrinní signalizace je **Notch protein** u živočichů. Tento protein je upevněn v membráně, a má jak vnitrobuněčnou část, tak část vyčnívající ven z buňky a připravenou k zachycení signálu. Když se buňka nesoucí Notch dostane do kontaktu s jinou buňkou, která nese signální protein **delta**, dojde k interakci mezi extracelulárními částmi (vyčnívajícími ven) těchto dvou molekul. Výsledkem je změna konformace vnitrobuněčné části proteinu Notch, což způsobí aktivaci zcela určité proteázy (enzym štěpící proteiny). Tato proteáza odštěpí vnitrobuněčnou část molekuly Notch a ta putuje do jádra, kde přímo ovlivňuje expresi cílového genu a může vést k diferenciaci této buňky.

V některých případech je signalizace naopak prostředkem k **oddálení diferenciacce**. Příkladem takového jevu jsou tkáňové kmenové buňky, které si nediferencovaný stav zachovávají díky kontaktu s SCN („Stem Cell Niche“). Když se mitoticky rozdělí, jedna dceřiná buňka zůstává přiložena k SCN a nediferencuje se, druhá však tento kontakt ztrácí a diferencuje se.

Z jedné buňky může najednou vznikat dokonce několik specializovaných typů buněk dceřiných. Děje se to například prostřednictvím její **polarizace** na základě vnějšího signálu. Tento mechanismus se uplatňuje např. při vzniku neuronů a přilehlých pomocných (gliových) buněk. Způsobů, které vedou ke vzniku více buněčných typů z jedné buňky, bylo popsáno více, ale jejich výčet přesahuje účel tohoto textu.

Buňky, které představují konec vývojové dráhy dané buněčné linie a už obvykle nejsou schopny samy se dělit, nazýváme **terminálně diferencované buňky**. Takové buňky vznikají z prekursorových buněk, jež označujeme přídomkem **kmenové** („stem cells“). Kmenové buňky se uplatňují nejen při embryogenezi, kdy dávají vznik specializovaným tkáním, ale i v dospělosti, neboť nahrazují poškozené či opotřebované buňky. Kmenové buňky se mohou dělit **asymetricky** za vzniku jedné buňky kmenové a jedné buňky diferencované, nebo též **symetricky** (za vzniku dvou identických buněk). Asymetrické dělení je založeno na gradientu koncentrace signalizačních molekul, popřípadě na výše zmíněné SCN. Zvláštním případem asymetrického dělení je pak situace, kdy z kmenové buňky vznikají dvě nestejné diferencované buňky.

Jako **totipotentní** (omnipotentní) označujeme ty kmenové buňky, které jsou schopny dát vznik jakémukoliv typu buněk v těle. Jejich název vyjadřuje fakt, že mají totální diferenciační potenciál (například zygota). O něco užší možnosti rozrůznění mají kmenové buňky **pluripotentní**, které mohou produkovat téměř všechny typy buněk v těle. **Multipotentní** kmenové buňky již mají možnosti značně omezené,

dávají vznik jen určité linii buněčných typů. Konečně kmenové buňky **unipotentní** dávají vznik jen samy sobě a jednomu dalšímu buněčnému typu.

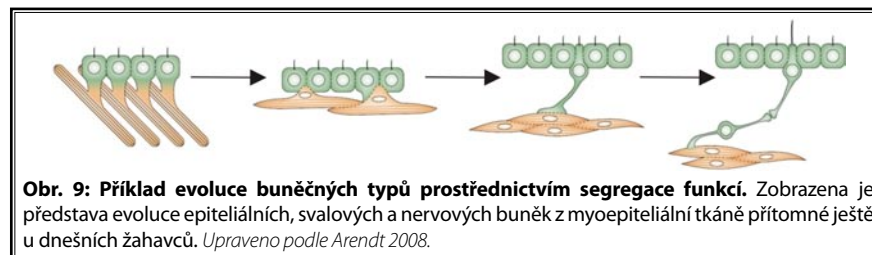
Zdá se, že alespoň u živočichů s postupující evolucí docházelo k nárůstu buněčných typů, které se stávaly více specializované na určitou činnost. Evoluce buněčných typů u eukaryot je obecně spojena se třemi následujícími principy:

Segregace funkcí – jeden buněčný typ se rozpadne na dva, jež si rozdělí jeho původní funkce. Segregace funkcí byla nesmírně významnou silou evoluce buněčných typů (alespoň pokud jde o živočichy). První živočichové zřejmě měli několik multifunkčních buněčných typů, které se u jejich potomků rozpadly do řady dalších, mnohem více specializovaných. Jako příklad nám může posloužit představa, že myoepiteliální buňky, které jsou přítomny ještě u dnešních žahavců, daly vznik separátním buňkám epiteliálním, svalovým a nervovým (viz **obr. 9**).

Divergence funkcí – jeden buněčný typ se rozpadne na dva, které si zachovají původní funkce, ale plní je v různé míře. Zde na rozdíl od předchozí situace zůstávají u sesterských buněčných typů všechny původní funkce zachovány, jsou ale určitým způsobem modifikovány. Například tyčinky i čípky v oku jsou citlivé na světlo, ale jsou různě citlivé na různé vlnové délky.

Získání schopnosti plnit novou funkci – Může k ní dojít například zahájením exprese genu, který dosud nebyl v daném buněčném typu aktivní. Příkladem buněčného typu, který snad vznikl tímto způsobem, je nematocyt (žahavá buňka) žahavců. Je pravděpodobné, že se nematocyt nevyvinul jen tak *de novo*, ale vznikl extrémní modifikací již existujícího buněčného typu. Podoby knidocilu a senzorických cilií si všimá hypotéza, která tvrdí, že nematocyt byl původně senzorickým neuronem s exokrinní funkcí, jenž získal schopnost tvorby některých dalších molekul (např. určitých strukturálních proteinů podílejících se na tvorbě kapsule).

V následujících podkapitolách se detailněji seznámíme s těmi mnohobuněčnými skupinami, které jsou biologií podrobněji studovány. Popíšeme si fungování těl jejich zástupců a rozebereme míru diferenciacce jejich buněk. Začneme skupinami, jejichž zástupci mají stavbu těla na první pohled zdánlivě dosti jednoduchou, a ukážeme si, jak mylný je tento dojem. Nakonec si přiblížíme typické a vysoce diverzifikované mnohobuněčné skupiny, jejichž složitost znáte dobře sami jak z hodin bio-



Obr. 9: Příklad evoluce buněčných typů prostřednictvím segregace funkcí. Zobrazena je představa evoluce epiteliálních, svalových a nervových buněk z myoepiteliální tkáně přítomné ještě u dnešních žahavců. Upraveno podle Arendt 2008.

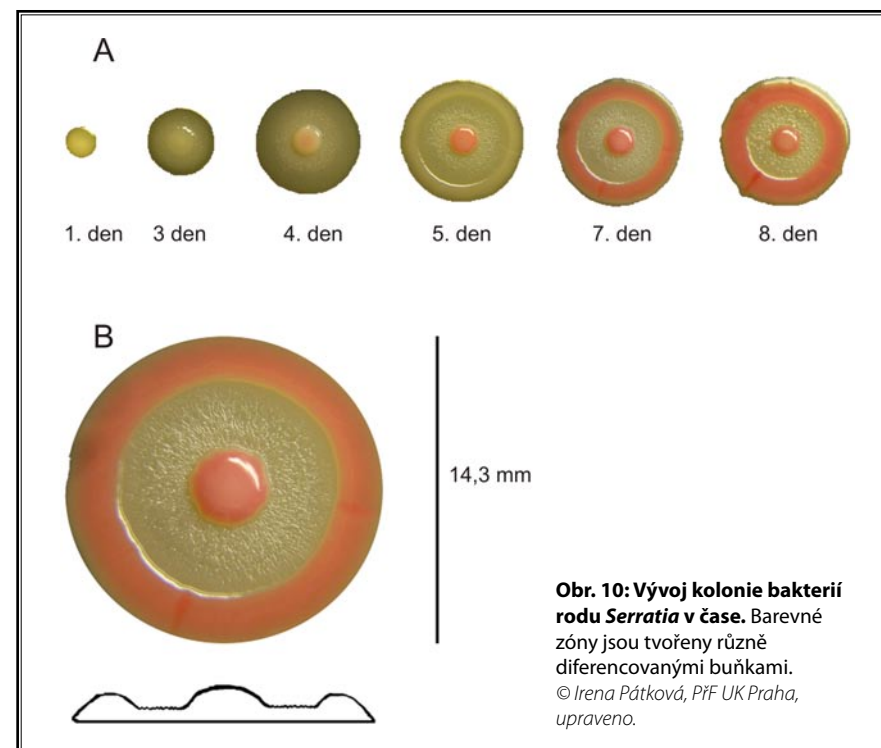
logie, tak z vlastního pozorování přírody (houby, rostliny a živočichy). U živočichů a rostlin se zmíníme také o nebuněčné složce mnohobuněčných těl, která vyplňuje prostor mezi buňkami a nazývá se proto **mezibuněčná hmota** (syn. mimobuněčná hmota, extracelulární matrix, **ECM**), neboť považujeme za důležité zdůraznit, že se u mnohobuněčných linií života diverzifikují nejen buňky, ale i mezibuněčná hmota, která s nimi v mnoha směrech významně interaguje.

6.1. Mnohobuněčná prokaryota

Přestože by někoho mohlo překvapit, že existují mnohobuněčné prokaryotické organismy, ukazuje se, že mezi prokaryoty lze nalézt hned několik skupin, které bychom za mnohobuněčné považovat měli. Přesto si ukážeme, že se prokaryotická mnohobuněčnost od té eukaryotické v mnoha aspektech výrazně odlišuje.

Když mluvíme o mnohobuněčných prokaryotech, máme v první řadě na mysli **myxobakterie, aktinobakterie, sinice a magnetotaktické bakterie** (viz **kap. 2.1.**). S jednobuněčností ostatních bakterií to však také není tak jednoduché. Přibývají důkazy, že **bakteriální kolonie** (kupička bakterií na živné půdě, vzniklá obvykle z několika málo buněk) je mnohem víc než jen hromada buněk vzniklá tak, že se na nějakém místě bakteriální individua rychleji množí, než mizí. Bakterie v kolonii o sobě vědí, intenzivně komunikují a spolupracují. Z evolučního hlediska je to logické, spíš by byl div, kdyby to bylo jinak. Kolonie byla, jak dále uvidíme, velmi pravděpodobně založena skupinou bakteriálních jedinců, kteří pocházejí z jednoho předka, takže jsou geneticky shodní. Pokud tedy nějakým způsobem zvýší rozmnožovací úspěch některého ze svých kolegů, je to pro jejich geny stejné, jako by se množili sami.

Známé modelové bakterie *Escherichia coli* rostou v kolonii, kde jsou buňky těsně nahloučené na sebe, stejně rychle jako v promíchávaném tekutém médiu. To by nebylo možné, kdyby v kolonii nefungovala účinná distribuce živin a kyslíku. V rámci kolonie lze pozorovat, že bakterie v různé vzdálenosti od středu kolonie i různé hloubce se dost výrazně liší svým tvarem, metabolismem i genovou expresí. Diferenciace jde tak daleko, že na některých místech kolonie velká část bakterií zřejmě ztrácí životaschopnost. Pokud nanese na agarovou půdu malou kapku bakteriální suspenze, bakterie se během dvou hodin zorientují rovnoběžně vedle sebe a začnou vyplňovat plochu vznikající kolonie a posléze vytvářet vrstvy nad sebou a produkovat mezibuněčnou hmotu. Některé druhy volně žijících bakterií (*Bacillus*) dokonce začnou na povrchu kolonie vytvářet různé hrboly, vlny a květákovité útvary. Teprve poté se kolonie začne zvětšovat do plochy. Pokud k okraji kolonie přiložíme jemné vlákno (např. ze skelné vaty), vytvoří se díky kapilaritě mezi vláknem a agarem vrstvička vody. Z kolonie vyplavou bakterie, které se opodál usadí, a začnou tvořit dceřinou kolonii. Ta prochází stejným vývojem a diferenciací jako mateřská kolonie a opět nějaký čas trvá, než se začne zvětšovat do plochy (tato prodleva rozhodně není totožná s lag fází růstu). To je typické chování mnohobuněčného organismu.

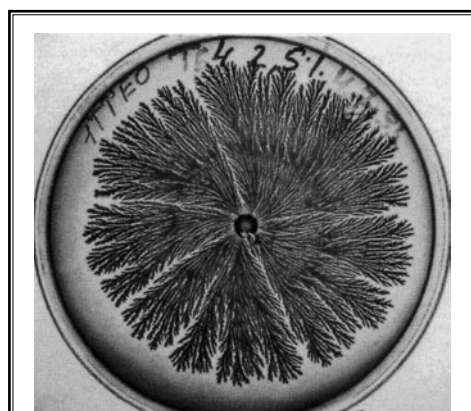


Obr. 10: Vývoj kolonie bakterií rodu *Serratia* v čase. Barevné zóny jsou tvořeny různě diferencovanými buňkami.
© Irena Pátková, PíF UK Praha, upraveno.

Druhý všeobecně používaný bakteriální model, *Bacillus subtilis*, se na agaru chová podobně jako *E. coli*, ba jeho kolonie jsou dokonce ještě zajímavější. Jejich tvar se totiž mění v závislosti na koncentraci a rychlosti difúze živin. Při nedostatku živin se bakterie pouze shluknou za vzniku fraktálovitých tvarů (vypadají jako list kapradiny, viz **obr. 11**). Pokud dostanou živin poněkud více (ale stále málo), vznikne kolonie, která vysílá shluky silně protažených buněk zabalených v extracelulární hmotě do okolí. Při ještě vyšších koncentracích živin bude kolonie vytvářet na svém obvodu keříčkovité útvary s diferencovanou vnitřní stavbou. Obecně lze říci, že organizace a složitost kolonie stoupá se zlepšující se dostupností výživy. Morfogeneze je pro *Bacillus* zřejmě nadstavbová činnost vyžadující dostatek energie. Kolonie některých bakterií (*Proteus*, *Serratia*) šly ve svém mnohobuněčném chování přinejmenším na živném agarovém médiu tak daleko, že uvolňují mnohobuněčné rozmnožovací útvary. Ty jsou tvořené skupinou specializovaných větších mnohobíčíkatých bakterií (tzv. „swarmer cells“) obalených extracelulární hmotou z kyselých polysacharidů, které se plazí po povrchu agaru. Bakterie dokonce reagují na povrchové vlastnosti agaru. Čím hůře se po něm leze (např. když je hustší), tím více plazivých buněk v každém rozmnožovacím tělísku bude.

Velmi zajímavou skupinou mnohobuněčných bakterií jsou **aktinobakterie** (Actinobacteria). Do této skupiny patří (kromě řady jednobuněčných zástupců) bakterie vytvářející mycelia podobná houbám. V minulosti byly dokonce mezi houby chybně řazeny (odtud jejich starší název aktinomycety). Jejich mycelia vytvářejí bohatě větvená vlákna a mají diferencovanou část kolonie sloužící k přichycení na substrát a vzdušné mycelium. U některých aktinomycet byly již objeveny celé sady genů, které se aktivují při diferenciaci bakterie v kolonii. To je jev, který má paralelu v buněčné diferenciaci u eukaryot.

Při všech popisovaných dějích bakterie samozřejmě navzájem komunikují, přičemž používají bohaté spektrum různých signálních molekul a pravděpodobně i signálů založených na buněčném kontaktu, resp. kontaktu pomocí pilusů (trubicovitě útvary podobné bičíku, ale nepohyblivé). Kromě už zmíněných aminokyselin a mastných kyselin bakterie produkují signální oligopeptidy a proteiny a také nízkomolekulární látky, např. *N*-acyl-homoserinlaktony. Další skupina signálních látek je chemicky příbuzná antibiotikům (např. makrolidům), které bakterie produkují k omezení konkurenčních druhů. To je zajímavé, když si uvědomíme, že předávání signální molekulou je poměrně dobrý způsob, jak někoho otrávit. Pokud bakterie takto živě komunikují, je logické, že musí mít také dosti komplexní vnitrobuněčnou signalizaci. Jejich signální dráhy jsou sice jednodušší než eukaryotické, mají často jen dva prvky (např. receptor a kinázu, která fosforyluje cílový enzym), ale jednotlivé dráhy spolu interagují podobně jako u eukaryot. Tak vzniká síť schopná integrovat i komplexní signály a dovoluje bakterii poznat svou pozici v kolonii a přizpůsobit tomu své chování. Autoři velice zajímavé studie z roku 2008 hledali serin/threoninové a tyrosinové proteinkinázy podobné eukaryotickým v 626 tehdy známých bakteriálních genomech. Ve dvou třetinách genomů tyto kinázy skutečně



Obr. 11: Fraktálovitá kolonie vytvářená bakteriemi při stresu. Upraveno podle <http://classes.yale.edu/fractals/Panorama/Biology/Bacteria/Bacteria.html>.

našli, přičemž největší počet jich byl u mnohobuněčných myxobakterií, sinic a aktinomycet. Některé druhy měly podobnou proporcii proteinkináz v genomu jako eukaryota a kinázy měly i podobnou stavbu s jednou katalytickou doménou a několika vazebnými doménami.

Na druhou stranu je třeba připustit, že řadu z uvedených signálních molekul bakterie používají při výrazně individualistických interakcích mezi buňkami. Příkladem může být konjugace (proces předávání plasmidu mezi dvěma bakteriemi), v této souvislosti lze ale také zmínit případy, kdy některé patogenní druhy

(*Pseudomonas aeruginosa*) podle koncentrace určité signální látky zjišťují počet jedinců svého druhu v okolí. Podle toho se pak rozhodují, zda si troufnou napadnout určitého hostitele nebo nikoliv. To je chování blízké chování třeba vlní smečky nebo hejna ryb. Svou paralelu má ale i v našem těle, kde buňky různých orgánů produkují určité signální látky (souhrnně označované jako statiny), a podle jejich celkové koncentrace organismus reguluje velikost příslušného orgánu.

Další problém mnohobuněčnosti bakteriálních kolonií spočívá v tom, že byly většinou zkoumány velké jednodruhové kolonie. Ty jsou však v přirozených podmínkách velice vzácné. Navíc platí, že volně žijící bakterie nemívají dostatek všech živin homogenně rozprostřených po agarové plotně. Nejčastější forma výskytu bakterií v přírodě je v **biofilmech** nebo jiných formách vícedruhových konsorcií, která navíc skoro permanentně hladoví. Tyto struktury vykazují snad ještě výraznější komplexní vlastnosti než kolonie na agaru. Bakterie v biofilmu odolávají antibiotikům i jiným toxinům, které by je v suspenzní kultuře zabily, produkují antibiotika, která by jinak neprodukovaly, dokážou trávit či biotransformovat látky, které žádný zúčastněný druh sám o sobě nemetabolizuje. Biofilmy mají samozřejmě vytvořenou mohutnou extracelulární hmotu. V biofilmu si bakterie dokonce dokážou udržovat specifické vnitřní prostředí odlišné od vnějšího, například nízký obsah kyslíku či zvýšenou koncentraci některého metabolického meziproduktu. V případě zhoršených podmínek pro život se některé bakterie v podstatě obětují a začnou vysokou rychlostí mutovat svůj genom. To většina z nich nepřežije. Při velkém počtu buněk v biofilmu je však reálná naděje, že některé takto vytvoří gen kódující protein, který kolonii zachrání. Například to může být pozměněný enzym, který umožní využít nový zdroj energie. Tento nový gen se v biofilmu velmi rychle rozšíří, neboť bakterie si různými způsoby dosti intenzivně vyměňují svou DNA (plazmidy, fágy, konjugace, přímý příjem DNA z prostředí), běžně i mezi různými druhy.

Bakteriální konsorcia však není možné považovat za mnohobuněčné organismy, neboť jsou složena z více biologických druhů. Mnohobuněčný organismus by přitom měl být podle definice tvořen jedním druhem. Nabízí se tu však otázka, do jaké míry má tato definice oporu v realitě a zda není zbytečně omezující. Naše tělo také obsahuje víc buněk bakteriálních a archeálních (v jiné skupině než Archea metanogeni zkrátka nejsou) než lidských, a tyto cizí buňky jsou nezbytné nejen pro naše trávení, ale i pro činnost imunitního systému a udržování vnitřního prostředí obecně (proto není dobrý nápad zabíjet bakterie na našem těle různými módními desinfekčními přípravky). A u bakterií je problém už se samotnými druhy, které tu jsou tvořené skupinou navzájem izolovaných linií, a navíc si vyměňují genetickou informaci skoro stejně čile v rámci druhu i mezi druhy navzájem. Pod vlivem těchto poznatků byla formulována teorie všeobecného bakteriálního genomu. Tato teorie říká, že existuje jeden bakteriální genom, který je rozložen do mnoha bakteriálních těl tak, že každá buňka může se svou genetickou výbavou žít, ale žádná nemá ani zdaleka všechny geny. Má k nim ovšem v případě potřeby, alespoň teoreticky, přístup. **Je to poněkud podobné situaci na internetu**, kde je také obsah milionů webových stránek

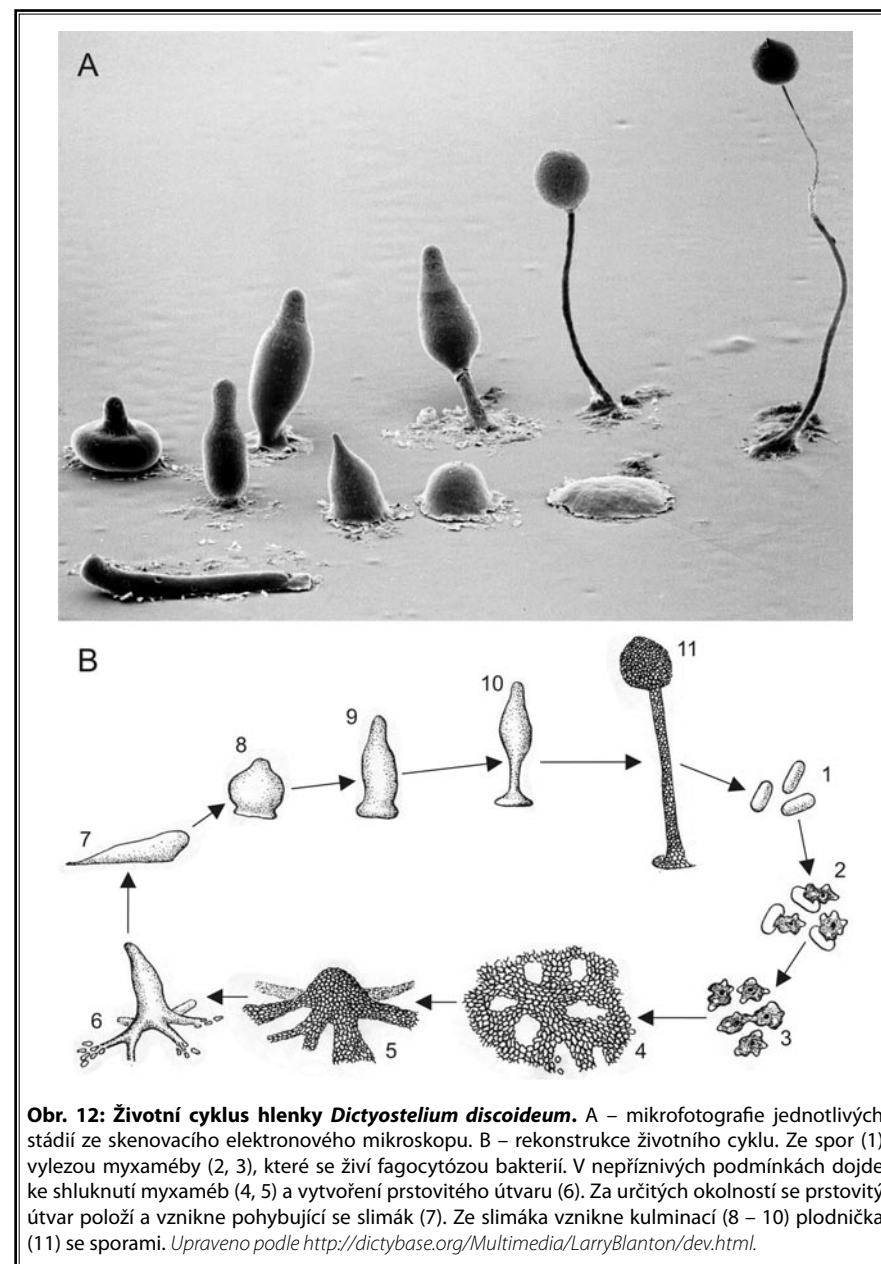
rozložen do mnoha počítačů na celém světě, ale, také teoreticky, je možné v případě potřeby zobrazit kteroukoliv stránku na kterémkoliv terminálu. Pokud se rozhodneme považovat jednodruhovou bakteriální kolonii za mnohobuněčný organismus, a přibývá mikrobiologů, kteří tak činí, měli bychom i vícedruhové biofilmy uznat za kompozitní organismy podobného typu, jako jsou třeba lišejníky. Nejistota, zda je tak máme brát či ne, je spíš otázkou našich pojmů a vnímání než toho, že by nám chyběla nějaká znalost. Bakteriální biofilmy každopádně dobře ilustrují, proč není účelné vytvářet nějaké všezahrnující definice mnohobuněčnosti, ale je lepší uvažovat více intuitivně. Jakou definici byste použili, aby byl biofilm jeden organismus, ale stromy v lese propojené mykorhizami pořád zůstaly samostatnými jedinci? Nás taková nenapadá.

Mnohobuněčné vlastnosti bakterií v biofilmu jsou nejspíš dobrou preadaptací pro vzpomínanou tvorbu mnohobuněčných diferencovaných kolonií v čisté laboratorní kultuře. Jak jinak by bylo možné vysvětlit, že bakterie, které v čisté kultuře nikdy nerostly, si na agaru hned vědí rady s tvorbou tak složitých útvarů?

6.2. *Dictyostelium discoideum*

Prvním eukaryotickým mnohobuněčným organismem, jehož fungování si detailně popíšeme, bude *Dictyostelium discoideum*. O tomto druhu jsme se již několikrát zmínili v předchozích kapitolách. Jak jsme uvedli, tento organismus patří mezi hlenky (Mycetozoa), konkrétně do skupiny Dictyosteliida. Díky svým vlastnostem je *D. discoideum* jedním z nejstudovanějších organismů vůbec. Dá se snadno pěstovat v laboratoři, a to i bez přítomnosti jiných organismů, které by mohly vadit při některých typech experimentů. Jeho poměrně malý genom (34 milionů párů bází) byl kompletně přečten již v roce 2005. Mnohobuněčná plodnička diktyostelia je méně organizovaná než živočišné nebo rostlinné tělo a také regulace buněčné diferenciace a mezibuněčná komunikace jsou zde jednodušší. Na druhou stranu u diktyostelia najdeme řadu znaků pokročilé mnohobuněčnosti, jako je buněčná diferenciace, migrace buněk během ontogeneze mnohobuněčného těla, programovaná buněčná smrt apod. Diktyostelium konstantně a předvídatelně reaguje na jednoduché chemické podněty a byla u něj úspěšně zavedena i řada molekulárně biologických technik ovlivňování genové exprese (vypínání a zapínání genů). Díky tomu je možno účinně zkoumat roli jednotlivých genů na životní cyklus, buněčnou komunikaci a diferenciaci. Během svého životního cyklu vytváří diktyostelium dvě různá mnohobuněčná těla (slimáka a plodničku). Z diktyostelia se proto stal nezapustitelný modelový organismus v molekulární, buněčné a vývojové biologii.

Všechna vývojová stádia diktyostelia kromě zygoty jsou haploidní. Životní cyklus (viz **obr. 12**) začíná tlustostěnnými odolnými sporami, které jsou např. větrem zaneseny do nového prostředí. Ze spory vyklíčí haploidní měňavky, **myxaméby**. Myxaméby se živí fagocytózou bakterií, popř. pinocytoticky, a mitoticky se dělí. Postupně tak vznikne populace samostatně žijících myxaméb.



Když myxaméby vyčerpají potravu v okolí a začnou hladovět, aktivuje se shlukovací fáze životního cyklu. Zhruba 10^4 – 10^5 buněk z určitého území se sleze

po společné spirální dráze do jednoho místa. Buňky spolu nespływají a vytvářejí **agregát**. Toto chování dříve zcela nesociálních myxaméb je zajištěno a regulováno složitou chemickou komunikací mezi buňkami zahrnující mnoho různých chemických sloučenin a proteinů. My se vám tento komplexní systém pokusíme přiblížit. Hladovějící myxaméba se přestane dělit a začne do prostředí sekretovat glykoprotein **CMF** („**C**onditioned **M**edium **F**actor“). CMF se nahromadil v dělicích se buňkách. V hladovějících buňkách se již nevytváří, a ty tedy do prostředí uvolňují jeho zásoby. Když koncentrace CMF v prostředí dosáhne určité hodnoty, tj. když hladový dostatek myxaméb, tyto „usoudí“ (CMF spouští určité signální dráhy uvnitř buňky), že je v okolí potravy opravdu nedostatek, a aktivují shlukovací program. Několik myxaméb vyše náhodně do prostředí vlnu agregačního feromonu, **akrasinu**. Chemicky se jedná o **cAMP** (cyklický adenosin-3', 5'-monofosfát), který vzniká z ATP (adenosin-5'-trifosfát) při účasti enzymu adenylátcyklázy. cAMP funguje i v našich buňkách jako vnitrobuněčný druhý posel, tzn. zprostředkovává přenos signálu uvnitř buněk. U diktyostelia však cAMP funguje i jako shlukovací feromon, tzn. je používán k mezibuněčné komunikaci. cAMP se od buněk šíří v kruhové vlně a váže se na povrchový receptor dalších myxaméb, **CAR1** (**c**AMP receptor 1). CAR1 je asociován s G-proteiny a vysílá signál do nitra buňky (*pro informaci o G-proteinech viz přípravný text BiO 1998–1999, „Informace v živých systémech“, str. 27*). Myxaméba začne syntetizovat některé nové proteiny a dojde k její polarizaci na specializovanou přední a zadní část. Přední konec myxaméby směřuje ke zdroji cAMP. Že se nejedná pouze o otočení myxaméby s již vytvořenou předozadní osou, ale o vznik nové osy, svědčí to, že pokud přichází signál současně ze dvou směrů, vytvoří myxaméba dvě nezávislé osy. První změny v genové expresi myxaméby lze pozorovat již 5 sekund od okamžiku navázání se molekuly cAMP na receptor CAR1. Polarizovaná myxaméba se aktivně pohybuje ke zdroji cAMP. Na signál je velmi citlivá a je schopna se jím směrově orientovat již při 5% rozdílu koncentrace cAMP na předním a zadním konci buňky.

Atrahovaná myxaméba zároveň spustí syntézu cAMP a uvolňuje ho do prostředí. Tam se cAMP váže na její CAR1 receptory a aktivuje je. Pozitivní zpětnou vazbou se tak zesiluje signál, který difunduje i k dalším myxamébám. Po určité době se však systém adaptuje, ustane syntéza cAMP i přes veliké množství aktivovaných CAR1 receptorů a jeho molekuly v prostředí jsou rozkládány sekretovaným enzymem fosfodiesterázou (**PDE**) za vzniku AMP (adenosin-5'-monofosfát). Většina buněk proto vytvoří pouze jednu vlnu cAMP. Takový jednoduchý systém excitace–adaptace by způsobil shluknutí pouze několika buněk (bylo ověřeno pokusem). Několik buněk však začne do prostředí produkovat další látku, **PDI**, inhibitor fosfodiesterázy. cAMP se proto v jejich okolí přestane rozkládat a tyto buňky vysílají do prostředí konstantní pulsní vlny cAMP způsobené cykly excitace–adaptace. K těmto tvůrcům pulsů (pacemakerům) potom směřují ostatní buňky. Myxaméby nejsou v substrátu rozloženy náhodně a zároveň nejsou atrahovány pouze do centra (k pacemakeru),

ale i k sobě navzájem. Jejich výsledná dráha do centra není přímá, ale spirální, jako když teče voda do výlevky.

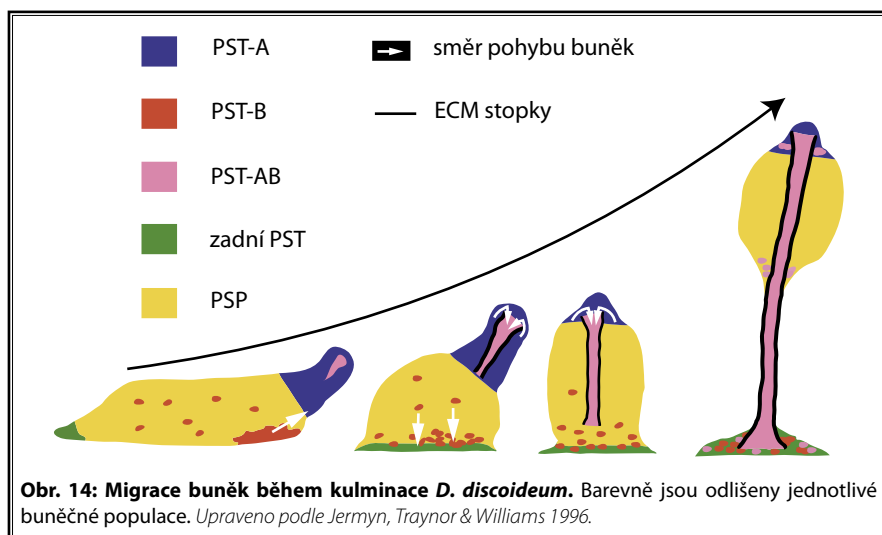
Protože stopka plodničky má omezenou nosnost, vyvinulo diktyostelium systém na rozpoznávání počtu atrahovaných buněk, opět založený na chemické komunikaci. Všechny shlukující se buňky sekretují do prostředí komplex proteinů nazvaný **CF** („**C**ounting **F**actor“). Pokud koncentrace CF vzroste nad určitou úroveň, proud buněk se rozdělí do několika skupin, ze kterých posléze vzniknou samostatné plodničky.

Ještě během agregace myxaméb dochází k jejich **diferenciaci na PST** („**p**restalk“, stopkotvorné) a **PSP** („**p**respore“, sporotvorné) buňky. PST buňky jsou dále rozlišeny na několik typů, jako PST-A, PST-AB, PST-0 a ALC (viz dále). Poslední dobou se navíc ukazuje, že existuje celá řada populací PST buněk s odlišnou genovou expresí. Myxamébami vytvořená plodnička je tedy poměrně složitý útvar. Osud PSP a PST buněk je diametrálně odlišný. Zatímco z PSP buněk vzniknou posléze odolné spory uvnitř plodničky, PST buňky vytvoří stopku a projdou programovanou buněčnou smrtí. Morfologicky jsou všechny buněčné typy identické, lze je od sebe odlišit aktivitou určitých genů. Mechanismus, který rozhoduje, jakou cestou se vydají první diferencující se buňky, nebyl dosud u diktyostelia uspokojivě vysvětlen. Nakonec je však poměr počtu buněk jednotlivých typů zhruba stejný a nezávislý na celkovém počtu buněk. Bylo identifikováno několik sloučenin, které se u diktyostelia podílejí na buněčné diferenciaci. Svou roli zde hraje opět cAMP, který obecně diferenciaci spouští. Jakmile se buňka „rozhodne“ pro PST nebo PSP dráhu, cAMP ji udrží na této cestě a inhibuje spuštění opačného programu. cAMP se v tomto případě váže na jiné CAR receptory (CAR3 a 4) než u chemoatrakce při shlukování. Jinou aktivní látkou je zde **DIF-1**, faktor indukující diferenciaci, chemicky 1-(3,5-dichloro-2,6-dihydroxy-4-methoxyfenyl)hexan-1-on. Ten spouští diferenciaci některých subtypů PST buněk a zároveň brání diferenciaci na PSP buňky. Osud buněk není u diktyostelia do určitého stupně diferenciaci nezvratný. Pokud je uměle odstraněna určitá populace buněk, jiné buňky se nejprve dediferencují a poté se změní na typ, který byl odebrán. Poměr PST a PSP buněk je tak ve výsledku stabilní. To je důležité pro to, aby se nevytvářela stopka příliš tenká (neunesla by plodničku) anebo příliš tlustá (zbytečně moc buněk by zahynulo).

V mladém agregátu jsou PST a PSP buňky vzájemně promíchány. Postupně však buňky uvnitř agregátu migrují, organizují se a vytváří prstovitý vztyčený



Obr. 13: Spirály vzniklé při agregaci myxaméb *Dictyostelium discoideum*. Upraveno podle Ball 1994.



útvár (viz **obr. 14**). Ten se potom položí a vzniká útvar nazývaný grex, pseudoplasmodium nebo „slimák“. Mezitím buňky uvnitř slimáka zaujaly své místo a stal se z něj poměrně složitý mnohobuněčný organismus (viz **obr. 14**). Přední pětina slimáka je tvořena stopkotvornými buňkami PST-A, PST-B, PST-AB a PST-0. To je oblast, ze které posléze vznikne stopka plodničky. Většina zbytku slimáka je tvořena sporotvornými buňkami, k nimž jsou přimíchány stopkotvorné ALC buňky. Na konci slimáka je potom tenká vrstva dalších stopkotvorných buněk. Buňky na povrchu slimáka jsou spolu pevně spojené pomocí mezibuněčných spojů a tvoří epitel, který udržuje tvar slimáka a chrání ho před vnějším prostředím. Slimák má kolem sebe tenký plášť z mezibuněčné hmoty (ECM). Ten je syntetizován přední částí slimáka. Jednou z nejpozoruhodnějších vlastností slimáka je jeho schopnost pohybu. Ten je zajišťován komplikovaným pohybem buněk uvnitř slimáka. Celý proces je opět řízen cyklickými vlnami cAMP vylučovaného PST buňkami v přední části slimáka. Pokud je přední část odstraněna, zbytek slimáka přestává lézt. Amputované přední části schopnost pohybu zůstává, a pokud je transplantována na bok „bezhlavého“ slimáka, vyvolá v něm tvorbu nové předozadní osy a slimák se opět začne pohybovat. Slimák je schopen lézt až jeden den, je pozitivně foto- a termotaktický (pohybuje se ke zdroji světla a tepla) a vyleze na povrch půdy, kde jsou vhodné podmínky pro tvorbu plodničky.

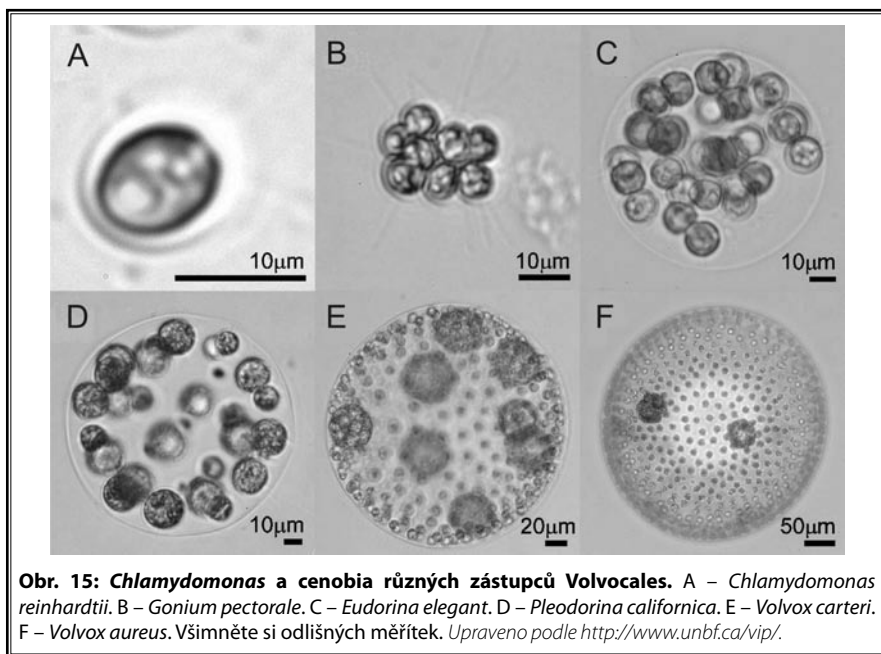
Další fází životního cyklu diktyostelia je **kulminace**, tvorba plodničky. Pokud se agregát vytvoří v místě příznivém pro vznik plodničky, je vynecháno stádium slimáka. Vstup do kulminačního stádia je ovládán koncentrací **amoniaku** (NH_3) ve slimákově. Amoniak vzniká v myxamébách rozkladem proteinů a RNA, hlavních zdrojů energie v mnohobuněčné fázi cyklu. Postupně tak v buňkách značně vzroste jeho koncentrace. Myxaméby postupně spotřebují zdroje energie a přestanou amo-

niak vytvářet. Když jeho koncentrace klesne pod určitou úroveň, je to pro slimáka signál pro vstup do kulminační fáze. Mutanti diktyostelia bez přenašečů amoniaku zůstanou extrémně dlouho ve fázi slimáka. Amoniak má i jiné důležité funkce v ontogenezi diktyostelia, způsobuje například, že se migrující slimáci navzájem vyhýbají (negativní chemotaxe). Svou roli v regulaci kulminace hraje (ostatně, jak jinak) i cAMP.

Když slimák vstoupí do kulminační fáze, přestane se jeho přední část tvořená PST buňkami pohybovat a zvedne se nad substrát. Zadní část (většina těla slimáka) s PSP buňkami pokračuje v pohybu a PSP buňky se seskupí okolo místa budoucí stopky. PST buňky začnou migrovat na nová místa. Odlišné linie PST buněk dají vznik jednotlivým částem stopky. PST-B buňky migrují na bázi slimáka a společně se zadními PST buňkami vytvoří místo uchycení plodničky k substrátu, bazální disk. PST-AB buňky kolem sebe začnou vylučovat plášť stopky, tvořený extracelulární matrix a chemicky podobný plášti slimáka. PST-AB buňky postupně vstupují do tohoto pláště, klesají v něm a přidávají další mezibuněčnou hmotu. Stopka se spojí s budoucím bazálním diskem. PST-A buňky zůstávají v horní části slimáka a dají vznik čepičce chránící svrchní část plodničky. ALC buňky se rozdělí do několika skupin a migrují do odlišných částí vznikající plodničky. Nakonec podstoupí všechny PST buňky programovanou buněčnou smrt, nejedná se však o typickou apoptózu, jak ji známe u živočišných buněk. Toto sebeobětování je zřejmě iniciováno již zmíněným DIF-1. Zralá stopka je tak tvořena mezibuněčnou hmotou obsahující celulózu a mrtvými buňkami. Mezitím se PSP buňky seskupí kolem vznikající stopky a stoupají po ní nahoru, kde vytvoří hlavičku plodničky. Hlavička se oblaní a uvnitř dochází k dalšímu vývoji. Vytváří se shluky PSP buněk. Uvnitř každého shluku dojde ke spojení dvou myxaméb a vzniká jedna velká zygota, nazývaná makrocysta, která pohltí ostatní myxaméby. Makrocysta se obalí vícevrstevnou celulóзовou stěnou. Ještě v makrocystě dojde k meióze a následným dělením vznikne až několik set haploidních myxaméb, které, obaleny společnou stěnou, vyčkávají, až bude makrocysta zanesena do podmínek příznivých pro klíčení. Tím se životní cyklus diktyostelia uzavírá.

6.3. Volvox

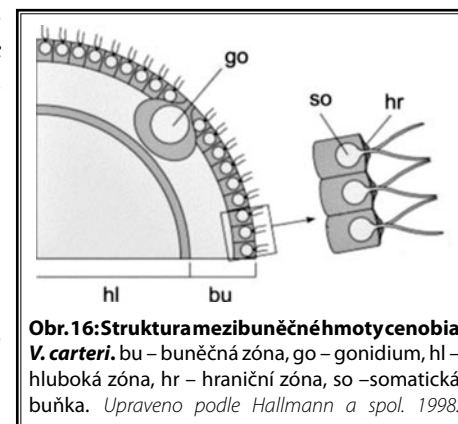
Dalším notoricky známým mnohobuněčným organismem je váleč koulivý (*Volvox globator*). Patří do skupiny zelených řas, která obsahuje jak typicky jednobuněčné zástupce (např. rod *Chlamydomonas*), tak mnohobuněčné cenobiální čeledi Volvocaceae a Goniaceae. Protože o přesný název této linie se již léta vedou spory, nebudeme ji zde pojmenovávat. Pro naše účely stačí, když si zapamatujeme, že se jedná o skupinu zahrnující jak váleče (*Volvox*), tak jednobuněčný rod *Chlamydomonas*. Mnohobuněčných zástupců je zde asi 60 druhů v několika rodech. Tato skupina je neobvyklá tím, že se blízce příbuzné organismy výrazně liší komplexitou těla, mírou buněčné diferenciace a průběhem ontogeneze. Soudí se, že poslední společný předek rodu *Chlamydomonas* a nejsložitějších zástupců Volvocaceae žil zhruba před



200 miliony lety. Tělo mnohobuněčných zástupců této skupiny je svým charakterem **cenobium** složené z 2ⁿ buněk. Buňky jsou v cenobiu spojeny mezibuněčnou hmotou, u mladých stádií také cytoplasmatickými můstky. U nejsložitějších druhů přetrvávají tyto můstky během celého života. Buňky jsou dvoubíčíkaté, bičíky jsou namířeny vně cenobia a pohyb bičíků jednotlivých buněk je koordinovaný. Nejjednodušší cenobia skupiny Volvocales se skládají ze čtyř buněk, které vypadají jako *Chlamydomonas* (např. rod *Tetrabaena*). Jiné rody mají 8–32 identických nediferencovaných buněk tvořících čtverec s děravým centrem (*Gonium*) nebo dutou kouli (rody *Pandorina* a *Eudorina*). U složitějších cenobií neprošly některé buňky diferenciací, podobají se buňkám rodu *Chlamydomonas* a mnohou se dále dělit. Oproti tomu z jiných buněk (morfoloicky identických s předchozími) se staly somatické buňky, které se dále nedělí a umírají spolu s cenobiem. Nejsložitější cenobia skládající se až z 50 000 buněk vytvářejí druhy rodu *Volvox*. Zde jsou všechny buňky diferencovány buď na pohyblivé nedělící se somatické buňky, nebo na nepohyblivá gonidia (viz dále). Celé cenobium měří od několika desítek µm (*Gonium*) až po 3 mm (*Volvox gigas*).

Jak bylo řečeno, domníváme se, že mnohobuněčnost vznikla v linii vedoucí k nejsložitějšímu rodu *Volvox* pravděpodobně pouze jednou. Morfologie rodu *Volvox* (tj. veliká cenobia a úplná diferenciace buněk) zde však vznikla nejméně třikrát nezávisle na sobě. Z toho plyne, že k „vynálezu“ některých mechanismů pokročilé mnohobuněčnosti došlo v této linii řas vícekrát.

Nejstudovanějším druhem této linie řas je druh *Volvox carteri*. Jako modelový organismus pro zkoumání mnohobuněčnosti má podobné výhody jako *Dictyostelium discoideum* – jeho cenobium má jednoduchou stavbu a snadno se pěstuje. Životní cyklus se dá v laboratoři snadno ovládat a synchronizovat střídajícími se cykly světlo/tma. Ačkoli genom *V. carteri* nebyl dosud osekvenován, je již nyní k dispozici mnoho dat umožňujících zkoumat molekulární podstatu života tohoto váleče. Byly také již zavedeny molekulární biologické techniky umožňující cíleně upravovat aktivitu jeho jednotlivých genů.

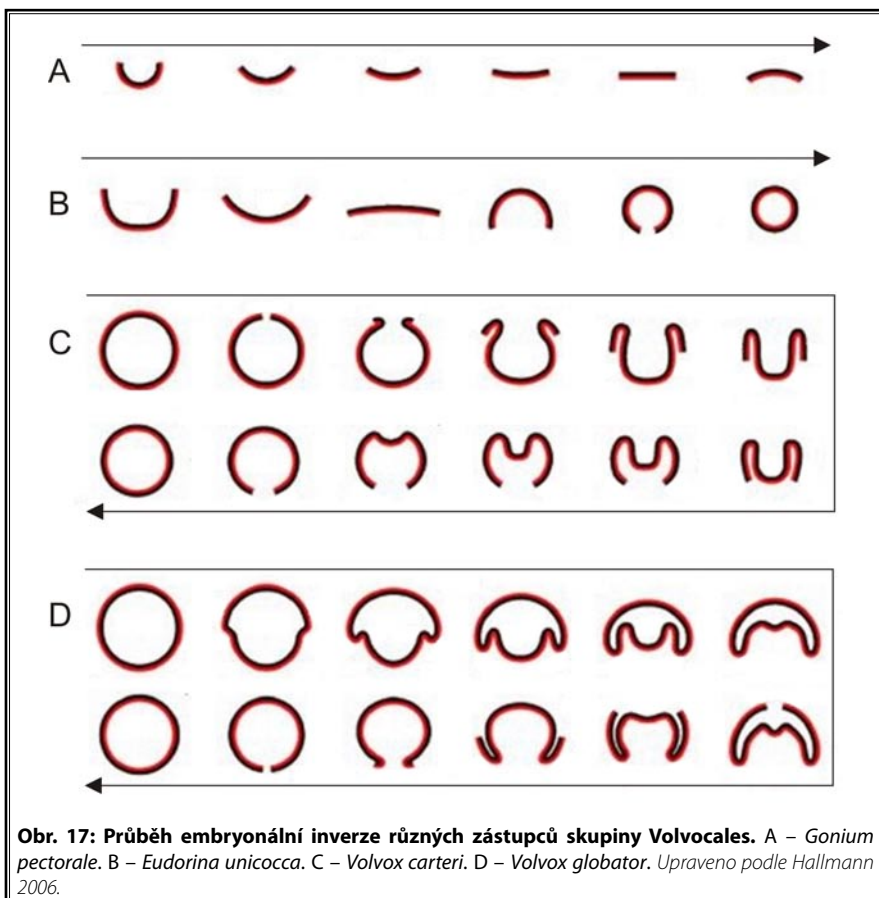


Cenobium *V. carteri* tvoří dutou kouli o průměru asi 0,5 mm. Buňky jsou pravidelně rozmístěny na povrchu cenobia (viz **obr. 15**) a jsou zřetelně odlišeny na dva typy – **somatické buňky** a **gonidia**. Malých somatických buněk je 1000–4000, připomínají buňky jednobuněčného rodu *Chlamydomonas* a slouží k pohybu cenobia. Gonidia jsou veliké bezbičíkaté buňky (objemově řádově 1000 x větší než somatické buňky) sloužící k pohlavnímu i nepohlavnímu rozmnožování. V jednom cenobiu je asi 16 gonidií. Tyto dva typy buněk se liší svým osudem. Somatické buňky jsou terminálně diferencované a jsou předurčeny k zániku společně s cenobiem, kdežto gonidia jsou nesmrtelná a předávají svou genetickou informaci do dceřiných cenobií. Vnitřek koule i prostory mezi buňkami jsou vyplněny **mezibuněčnou hmotou**. Mezibuněčná hmota má u *V. carteri* složitou organizaci a je rozdělena na několik zón s odlišným proteinovým složením a konzistencí (viz **obr. 16**): buněčná zóna kolem buněk (dále rozlišena na čtyři různé vrstvy), hraniční zóna a hluboká zóna (dále rozlišena na dvě vrstvy). Je třeba si uvědomit, že během chemické komunikace mezi buňkami musí signální molekula překonat tyto odlišné vrstvy. Mezibuněčná hmota proto slouží nejenom jako jakási vnitřní kostra cenobia váleče, ale významně se podílí i na regulaci ontogeneze a přenosu signálu mezi buňkami (viz dále). Cenobium druhu *V. carteri* (i ostatních druhů válečů) je polarizováno na přední a zadní část. Somatické buňky v přední části (ve směru pohybu) mají větší stigmata (oční skvrny) než somatické buňky v zadní části. Gonidia jsou zase v zadní části cenobia.

Volvox carteri, stejně jako ostatní zástupci této linie řas, se rozmnožuje pohlavně i nepohlavně. Během obou procesů vznikne z jediné buňky (gonidia) uvnitř mateřského cenobia dceřiné cenobium. Při nepohlavním rozmnožování je zralé dceřiné cenobium identické s mateřským cenobiem, při pohlavním rozmnožování vznikají odlišná dceřiná cenobia (viz dále). Během roku se u váleče vystřídá mnoho generací a dominuje zde nepohlavní rozmnožování. Konečný počet buněk v dceřiném cenobiu

biu je ustaven velmi brzy díky jejich rychlému synchronizovanému dělení (všechny buňky se vždy dělí naráz až do dosažení plného počtu). Buňky mladého dceřiného cenobia jsou spojeny **cytoplasmatickými můstky** (technicky se tedy jedná o plasmodium). Tyto můstky u jednodušších zástupců zanikají a zachovávají se pouze u některých druhů rodu *Volvox*, např. u *V. aureus*. To ovšem není případ *V. carteri*, kdy cytoplasmatické můstky také během ontogeneze zanikají.

Protože dceřiné cenobium vzniká vchlipováním dovnitř mateřského cenobia, směřují bičíky jeho buněk dovnitř a gonidia, pokud jsou u daného druhu vyvinuta, ven. Aby mohlo dceřiné cenobium fungovat, potřebuje se proto obrátit naruby. Tento proces se nazývá **embryonální inverze** (viz **obr. 17**). Během ní dochází k ontogenetické migraci buněk. U různých mnohobuněčných zástupců vypadá inverze různě, ale v nějaké podobě se dá najít u všech. Je to poměrně rychlý proces, pro představu u *V. carteri* dojde k úplné inverzi zhruba za 40 minut. Významnou roli při ní hrají již zmiňované cytoplasmatické můstky mezi buňkami. K tomuto závěru ve-



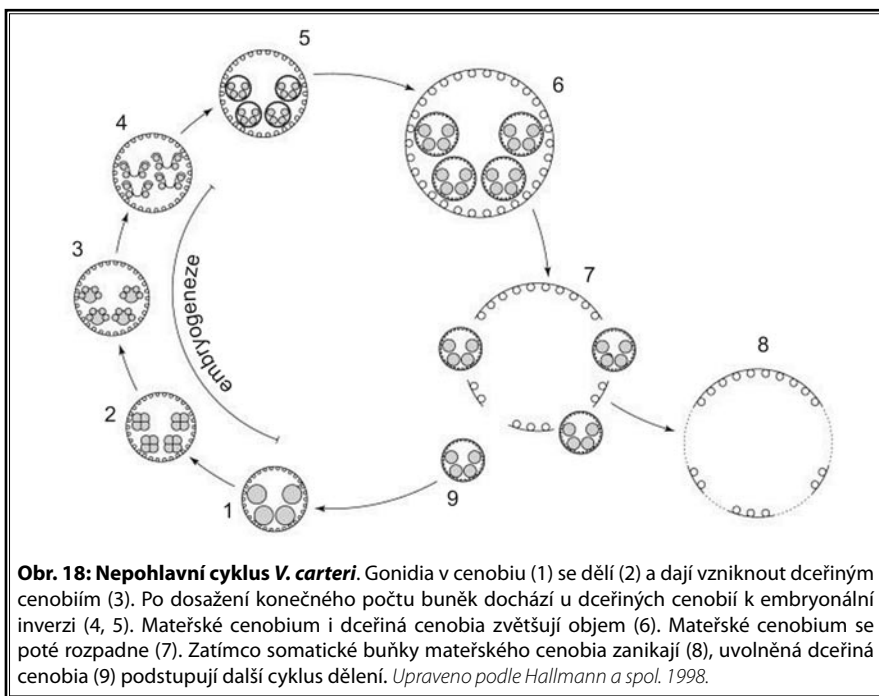
Obr. 17: Průběh embryonální inverze různých zástupců skupiny Volvocales. A – *Gonium pectorale*. B – *Eudorina uniccocca*. C – *Volvox carteri*. D – *Volvox globator*. Upraveno podle Hallmann 2006.

dou pokusy s mutanty *V. carteri*, které mají poškozené některé geny kódující proteiny v cytoplasmatických můstcích. Jejich mladá cenobia provedou jenom částečnou inverzi, úplně se neuzavrou a přežijí jen v laboratorních podmínkách. Embryonální inverze váleče se pozoruhodně podobá gastrulaci obratlovčího embrya a jednoznačně se jedná o adaptaci na mnohobuněčnost.

Zralé dceřiné cenobium má již kompletní počet buněk, je menší než mateřské cenobium a dozrává asi dva dny po prvním dělení původního gonidia. Během procesu zvaného líhnutí vyloučí látky, které rozruší mezibuněčnou hmotu mateřského cenobia, a je uvolněno do prostředí. Mateřské cenobium, složené již jen ze somatických buněk (z gonidií se stala dceřiná cenobia), umírá. U *V. carteri* tedy také existuje i programovaná buněčná smrt. Volně plovoucí dceřiné cenobium zvětšuje objem své mezibuněčné hmoty, až dosáhne velikosti mateřského cenobia. Cyklus nepohlavního rozmnožování se potom opakuje.

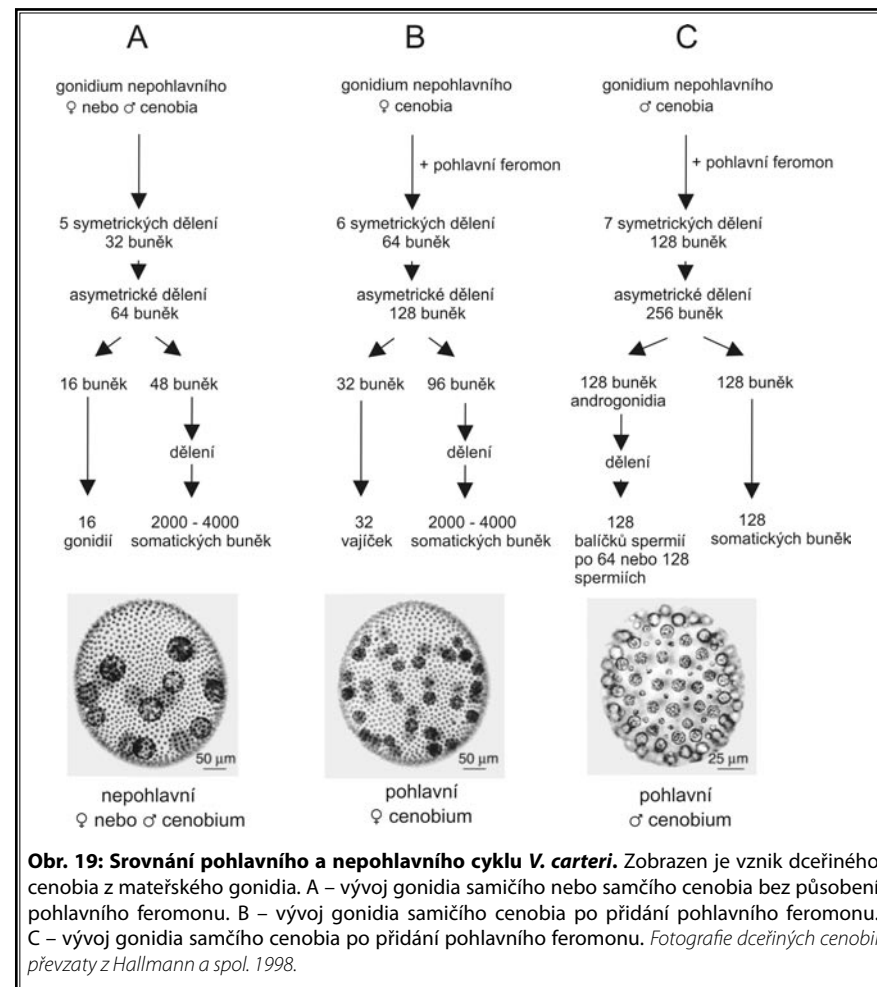
K diferenciaci buněk na somatické buňky a gonidia dochází již velmi brzy v nezralém cenobiu. Po prvních pěti symetrických děleních gonidia vznikne 32 (2^5) identických buněk. Šesté dělení je symetrické pouze u 16 předních buněk. U 16 zadních buněk je dělení asymetrické a vznikne 16 větších a 16 menších buněk. Větší buňky jsou předky gonidií a dále se nedělí, kdežto menší buňky dají po dalších 5–6 symetrických děleních vzniknout somatickým buňkám. Již po 6 hodinách má dceřiné cenobium kompletní počet buněk.

Bylo identifikováno několik genů rozhodujících o osudu buněk v embryogenezi *V. carteri* (i když funkce proteinů, které kódují, nebyly dosud plně objasněny). Pro asymetrické šesté dělení buněk je nezbytný produkt genu **glsA** (odvozeno od „gonidialess“). Tento gen však není důležitý pro symetrické dělení. Produkt genu **glsA** je zřejmě schopen vychýlit rovinu buněčného dělení, a způsobit tak asymetrické dělení. U mutantů s nefunkčním genem **glsA** jsou všechna buněčná dělení symetrická. Nevznikají tedy velké buňky, které by se diferencovaly na gonidia. Výsledné cenobium je tvořeno pouze somatickými buňkami. Produkt genu **regA** (exprimuje se pouze v somatických buňkách, ne v gonidiích) zase zabraňuje dediferenciaci somatických buněk a jejich dalšímu dělení. U mutantů s poškozeným genem **regA** si somatické buňky zachovávají nesmrtelnost a potenciál tvorby gonidií. Až anekdotická je skutečnost, že poškození genu **regA** zachrání linii mutantů s poškozeným genem **glsA**. Pravá gonidia se sice netvoří, ale ze všech somatických buněk vzniknou po určité době dceřiná cenobia. Posledními ze známých regulátorů buněčné diferenciaci *V. carteri* jsou čtyři geny označované jako **lag** (odvozeno od „late gonidia“). Tyto geny jsou aktivovány ve větších buňkách vzniklých po asymetrickém dělení a zabraňují v nich diferenciaci na somatické buňky. Zdá se, že projevy **lag** genů jsou podmíněny velikostí buňky a že se jejich produkty vytvářejí ve všech buňkách, které jsou po šestém dělení větší než 8 μm . Takto velké buňky jsou v přirozeném stavu produkovány pouze po asymetrickém dělení. Když je však asymetrické dělení navozeno uměle (chirurgicky), vyvíjejí se gonidia i z „umělých“ větších buněk.



Volvox carteri se po většinu roku rozmnožuje nepohlavně pomocí dceřiných cenobií vzniklých dělením gonidia. Tento druh žije přirozeně v malých nádržích, které v létě příležitostně vysychají, a potřebuje ve svém životním cyklu vytvářet formu odolnou vyschnutí. Touto formou je zygota, jediné diploidní stádium. Protože nádrže vysychají v létě rychle, pohlavní rozmnožování a tvorba odolných zygot jsou dobře načasovány a synchronizovány. Podobně jako u diktyostelia, zygota je jediné diploidní stádium v životním cyklu váleče. I zde se projevuje řada zvláštností plynoucích z mnohobuněčnosti.

Pohlavní rozmnožování opět zajišťují gonidia. Po přepnutí vývoje gonidií na pohlavní program a po následném dělení vznikají odlišná dceřiná cenobia než v případě nepohlavního rozmnožování. *Volvox carteri* má oddělená pohlaví. Samičí pohlavní cenobium se od samčího liší vzhledem i počtem buněk (viz **obr. 19**). I nepohlavní cenobia *V. carteri* mají oddělená pohlaví, i když jsou morfologicky identická. Pohlavní stádia jiných druhů, např. *V. globator*, mohou být oboupohlavní. U samičích gonidií *V. carteri*, která nastartovala pohlavní cyklus, dojde k šesti symetrickým dělením a vznikne 64 (2^6) identických buněk. Sedmé dělení je asymetrické u 32 buněk a vznikne 32 dvojic větší buňka – menší buňka. U zbylých buněk je dělení symetrické. Větší buňky se dále vyvíjejí a dávají vznik velikým nepohyblivým vajíčkům. Ostatní buňky procházejí dalším dělením a dávají vznik somatickým buňkám. Výsledné samičí pohlavní cenobium je přibližně stejně veliké jako nepohlavní



cenobium a skládá se z 2000–4000 somatických buněk a 32 vajíček. U budoucích samčích cenobií dojde k sedmi symetrickým dělením a vzniká 128 (2^7) identických buněk. Osmé dělení je asymetrické u všech buněk. Ze 128 buněk vzniknou posléze somatické buňky. 128 předchůdců gamet, nazývaných androgonia, se dále dělí a z každé buňky nakonec vznikne svazek 64 nebo 128 malých pohyblivých spermií. Samčí pohlavní cenobium je asi o polovinu menší než samičí cenobium a skládá se ze 128 somatických buněk a 8192 nebo 16384 spermií ve svazečkách.

Zralá pohlavní cenobia se uvolňují z materských cenobií. Po dotyku pohlavních cenobií opačného pohlaví jsou spermie uvolněny ze svazečků a volně plavou v prostředí. Pohyb spermií vypadá jako náhodný a spermie zřejmě nevyhledávají vajíčka pomocí chemoatraktantů. Protože je však spermií mnoho, dříve nebo později ně-

kteřé z nich vajíčka najdou a oplodní je. Vzniklá diploidní zygota se obalí tlustou stěnou a v klidovém stavu přečká nepříznivé podmínky (v přírodě od léta do jara). Poté v ní dojde k meióze a vznikne jedna haploidní buňka a tři pólová tělíska (podobně jako u živočichů). Buňka je uvolněna do prostředí a mitotickým dělením dá vznik nepohlavnímu cenobiu. Celý cyklus mnoha nepohlavních a jednoho pohlavního množení se tak každoročně opakuje.

Z pozorování průběhu pohlavního rozmnožování *V. carteri* plyne, že celý proces je vysoce organizován a jeho nastartování je synchronizováno jak u gonidií v rámci jednoho cenobia, tak u celé populace cenobií v jedné nádrži. Musí tedy existovat nějaký signál, který tuto synchronizaci zajišťuje. Ačkoli proces spuštění a regulace tvorby pohlavních cenobií dosud nebyl na molekulární úrovni zcela vysvětlen, je zjevné, že centrální roli hraje **pohlavní feromon**, který zde byl objeven. Chemickou povahou se jedná o glykoprotein, tj. o protein (bílkovinu) s navázanými postranními cukernými zbytky. Pohlavní feromon *V. carteri* je jedna z neúčinnějších známých biologicky aktivních látek, dokáže totiž spolehlivě indukovat vývoj gonidií směřující k pohlavním cenobiím již při koncentraci 10^{-16} M (pouhých 60 molekul v mikrolitru!).

Tvorba pohlavního feromonu může být spuštěna několika různými mechanismy:

V některých samcích nepohlavních cenobiích dojde k náhodné mutaci spouštějící tvorbu feromonu. Bylo zjištěno, že tato mutace proběhne asi u 1 nepohlavního samčího cenobia z 10 000. To je výrazně častější výskyt, než je obvyklé u jiných genů.

V nepohlavních cenobiích obou pohlaví po teplotním šoku způsobeném nejčastěji ohřátím vysychající nádrže.

Ve zralých spermiích indukuje pohlavní feromon syntézu dalších molekul pohlavního feromonu a signál se tak zesiluje. Jedno zralé samčí cenobium dokáže takto nastartovat diferenciaci gonidií u všech samčích i samičích cenobií stejného druhu až v 1000 litrech vody. Tím je zajištěno synchronizované pohlavní dozrávání celé populace.

Je zvláštní, že sexuální hormon musí na gonidia působit dlouhou dobu (alespoň 6 hodin), než nastartuje program jejich diferenciaci. Když se během této doby byl jen na chvíli feromon odstraní, obnoví se asexuální cyklus gonidií. Zdá se, že příjemci pohlavního hormonu z prostředí jsou somatické buňky. Přenos signálu uvnitř cenobia je velmi zajímavý proces. Brzy po vystavení cenobia feromonu (zhruba za 15 minut) začínají rozsáhlé úpravy mezibuněčné hmoty. V mezibuněčné hmotě se objevuje celá řada nových proteinů syntetizovaných somatickými buňkami. Mezi těmito novými proteiny jsou i některé **feroforiny**, jako je feroforin II v buněčné zóně okolo somatických buněk a feroforin S v hluboké zóně. Příbuzný protein, feroforin I, je jednou z hlavních stavebních složek mezibuněčné hmoty u asexuálních cenobií a jeho tvorba není ovlivněna pohlavním hormonem. Část molekuly feroforinu je sekvencí aminokyselin identická se sexuálním hormonem. Tato část je působením

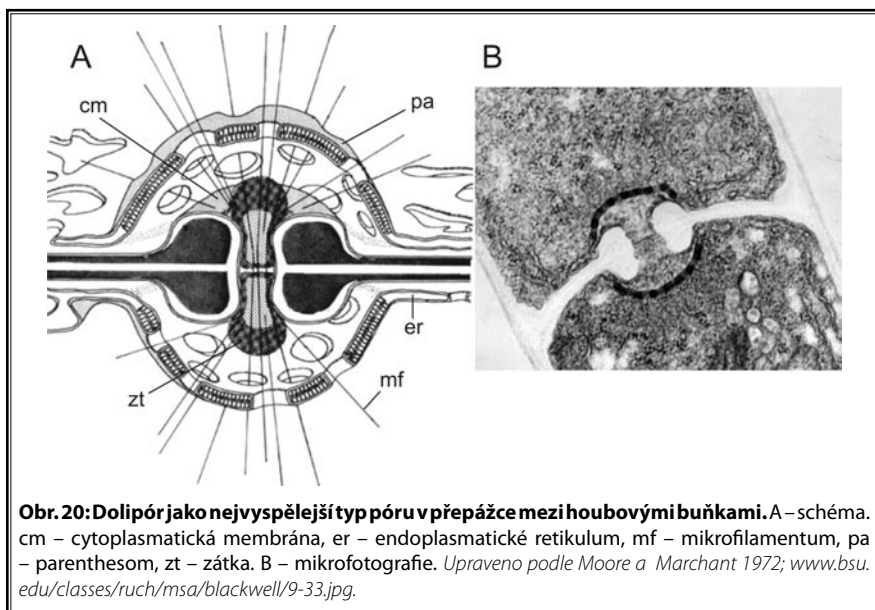
sexuálního hormonu z feroforinu oddělena, difunduje skrz mezibuněčnou hmotu a způsobuje oddělení této části u dalších molekul feroforinu. Signál se tedy výrazně zesiluje. Tento unikátní mechanismus přenosu signálu vysvětluje, proč na nastartování pohlavního cyklu stačí překvapivě nízká koncentrace sexuálního feromonu. Všechna gonidia v cenobiu tak přejdou do programu pohlavní diferenciaci. Tato synchronizace je nutná, protože případná nová nepohlavní cenobia, která by z gonidií vznikla v případě, že by se nenastartoval pohlavní cyklus, by ve vysychající nádrži zahynula.

6.4. Houby (Fungi)

Dostáváme se konečně k první mnohobuněčné linii, jejíž zástupce určitě znáte i z vlastní zkušenosti. Houby totiž představují jednu ze skupin organismů vytvářejících opravdu velká mnohobuněčná těla. Jelikož jsou tato těla většinou nepohyblivá a na první pohled i necitlivá, byly houby v tradičním dichotomickém dělení živého světa přiřazeny k rostlinám. Ačkoliv toto zařazení zpochybnil už Elias Magnus Fries ve 20. letech 19. století, jako samostatná říše začaly být pozvolna pojímány až o 110 let později v USA (s čímž se tradiční myšlení vyrovnalo tak, že si z hub udělalo skupinu ležící jaksi na půl cesty mezi těmi zbývajícími a začalo srovnávat, které z nich se houby víc podobají). V současném fylogenetickém stromě eukaryotických organismů patří houby spolu s živočichy a některými jednobuněčnými organismy do skupiny Opisthokonta. Mezi houby v moderním pojetí patří polyfyletická skupina Chytridiomycetes, větší počet linií dříve souhrnně zařazených do taktéž nepřirozené skupiny Zygomycetes, velmi pravděpodobně obsahující jako vnitřní skupinu i mikrosporidie (Microspora; dřívější termín hmyzomorky se již nepoužívá), a samozřejmě stopko- a vřeckovýtrusé houby (Ascomycota a Basidiomycota).

Předkem hub byl bezesporu jednobuněčný organismus, patrně bičíkovec. První houby nevytvářely mnohobuněčná těla, ale víceméně vláknitá mnohoaderná syncytia a šířily se pomocí bičíkatých zoospor. Přehrádkou byla od zbytku těla oddělena pouze gametangia (pohlavní orgány) a sporangia (výtrusnice). S tímto stavem se můžeme setkat u přibližně čtyř nejbazálnějších skupin hub tradičně řazených mezi chytridiomycety. Pouze některé druhy z této skupiny se blíží mnobuněčnosti, když vytvářejí uvnitř vláken sekundární přepážky.

Za nejjednodušší skutečně mnohobuněčné houby lze považovat některé zástupce dřívějších Zygomycetes. Podle molekulárně fylogenetických analýz jsou zygomycety ve skutečnosti souborem několika různých vývojových linií. Někteří jednodušší zástupci této skupiny mají nepřehrádkované mycelium, mnoho druhů však vytváří mezibuněčná septa (přepážky). Tato septa obvykle nejsou úplná, mají otvor, jímž procházejí rozpustné složky cytoplasmy i některé organely, nikoliv však jádra. Je však u nich možné pozorovat diferenciaci buněk na vegetativní vlákna, přichytné rhizoidy, u parazitických druhů změněné na terčíkové buňky sloužící k pronikání do buněk rostliny, zástupci skupiny Endogonales vytvářejí specifické hyfy obalující zygosporu a mají tak vlastně určitý rudiment plodnice. Skupina Glomeromycota,



v současném pojetí tvořící sesterskou skupinu vřecko- a stopkovýtrusých hub, vytváří pomocí specializovaných buněk pravou vesikulo-arbuskulární mykorhizu. Zdá se, že sekundárním zjednodušením vznikly v jedné linii zygomycet jednobuněčné parazitické mikrosporidie.

Vrchol co do anatomické složitosti a počtu buněk i buněčných typů představují skupiny stopko- a vřeckovýtrusých hub. Jejich buňky jsou oddělené přehrádkami s otvorem typu dolipór s čepičkou (viz **obr. 20**). Technicky jde stále o syncytium, neboť těmito póry jsou propojeny cytoplasmy všech buněk, čepička pouze částečně reguluje pohyb látek. U řady druhů, i morfologicky dosti odvozených, se navíc setkáme s tím, že se v některých prostorech mezi přehrádkami (buňkách) nachází větší počet jader než obvyklá dvě, často i několik desítek. Navíc je tento počet nestálý a zdá se, že jde jen o jakousi chybu či nepřesnost, která ale houbě nijak nevadí. Na druhou stranu jsou cytoplasmatickými můstky spojené i buňky řady rostlin, které za syncytia nepovažujeme. A jak se dočteme dále, míra buněčné diferenciace, diferenciace vegetativních a rozmnožovacích orgánů a složitost stavby těla jednoznačně houby řadí mezi mnohobuněčné organismy.

I když samotné vegetativní tělo houby, mycelium, má poměrně jednotvárnou strukturu, většinou vypadá jako síť hyf prostupujících půdu, dřevo nebo jiný substrát, můžeme v něm identifikovat několik buněčných typů. Nejběžnější vegetativní hyfy bývají válcovité, mohou být bezbarvé nebo různě zbarvené, například podhoubí některých ryzců (*Lactarius*) je jasně oranžové. Některé buněčné typy však vytvářejí specializované struktury, o nichž se zmíníme nyní.

Mycelia některých hub vytvářejí provazce (**thallorhizy**), které kromě základních hyf obsahují zpevňovací hyfy se ztloustlou stěnou a vodivé hyfy, sloužící k vedení vody a případných živin. Tyto útvary vznikají větvením hyf pod ostrým úhlem a následným rovnoběžným růstem hyf, které mohou být spojené mezibuněčnou hmotou i anastomózami (krátká vlákna propojující dvě hyfy navzájem). Celý útvar bývá dlouhý i několik metrů a slouží saprotrófním a některým parazitickým houbám k pronikání půdou (některé druhy projdou i zdí) a k osidlování nového substrátu či hostitele (hostitel by mohl zabránit vyklíčení spory, ale neodolá masivnímu náporu thallorhiz). Dřevokazné houby, např. dřevomorka domácí (*Serpula lacrymans*) jsou schopné těmito útvary dopravovat vodu na suché dřevo na vzdálenost řady metrů, jiné houby se tak alespoň šíří, např. pórnatka Vaillantova (*Antrodia vaillantii*).

Složitější útvar sloužící k podobným účelům je **rhizomorfa**. Ta má poměrně silnou kůru, obvykle zbarvenou černě melaninem, pod níž je dužina a centrální vzduchový kanálek. Na konci rhizomorfy bývá růstová zóna podobná kořenové špičce u rostlin a zóna s jemnými vlákny vstřebávající živiny. Místem tvorby rhizomorf je václavka, která díky nim mimo jiné může kolonizovat dřevo pod hladinou vody, kam si takto přivádí vzduch. Její rhizomorfy byly v minulosti mylně popsány jako samostatný druh *Rhizomorpha subcorticalis*. Kromě václavek se s rhizomorfami setkáme např. u štitovek (*Megacollybia*) i některých lysohlávek (*Psilocybe*). Různé mykorhizní houby pak vytvářejí krátké rhizomorfy překlenující vzdálenost mezi kořeny.

Rhizomorfám podobné útvary tvořené jednotlivými silnostěnnými hyfami (**ozonia**) vytvářejí některé hnojníky (*Coprinus*). Chorošovitě houby (*Fomes fomentarius*) vytvářejí pro změnu blanité útvary zvané **syrocium**, které mohou dosahovat rozlohy několika dm². Dalším diferencovaným myceliárním tvarem jsou **sklerocia**, tedy kulovité nebo protáhlé útvary s tvrdou kůrou, které slouží k přečkání nepříznivých ročních období. Mohou obsahovat zanořené mikroskopické plodnice. Příkladem jsou tzv. námely, které vytváří na obilí paličkovice nachová (*Claviceps purpurea*) a které byly v minulosti příčinou mnoha hromadných otrav (tzv. tanec sv. Víta).

Významné modifikace mycelia slouží k parazitaci na rostlinách nebo vytváření mykorhizy. Nejjednodušší jsou přilnavé terčíky (**adpresoria**), vysílající do buněk rostliny penetrační vlákna. Dokonalejší jsou hyfy vytvářející v buňkách **vezikuly** a **arbuskuly** (další informace o mykorhize viz viz přípravný text BiO 2007–2008 „Mutualismus – vzájemně prospěšná symbióza“, str. 23–35).

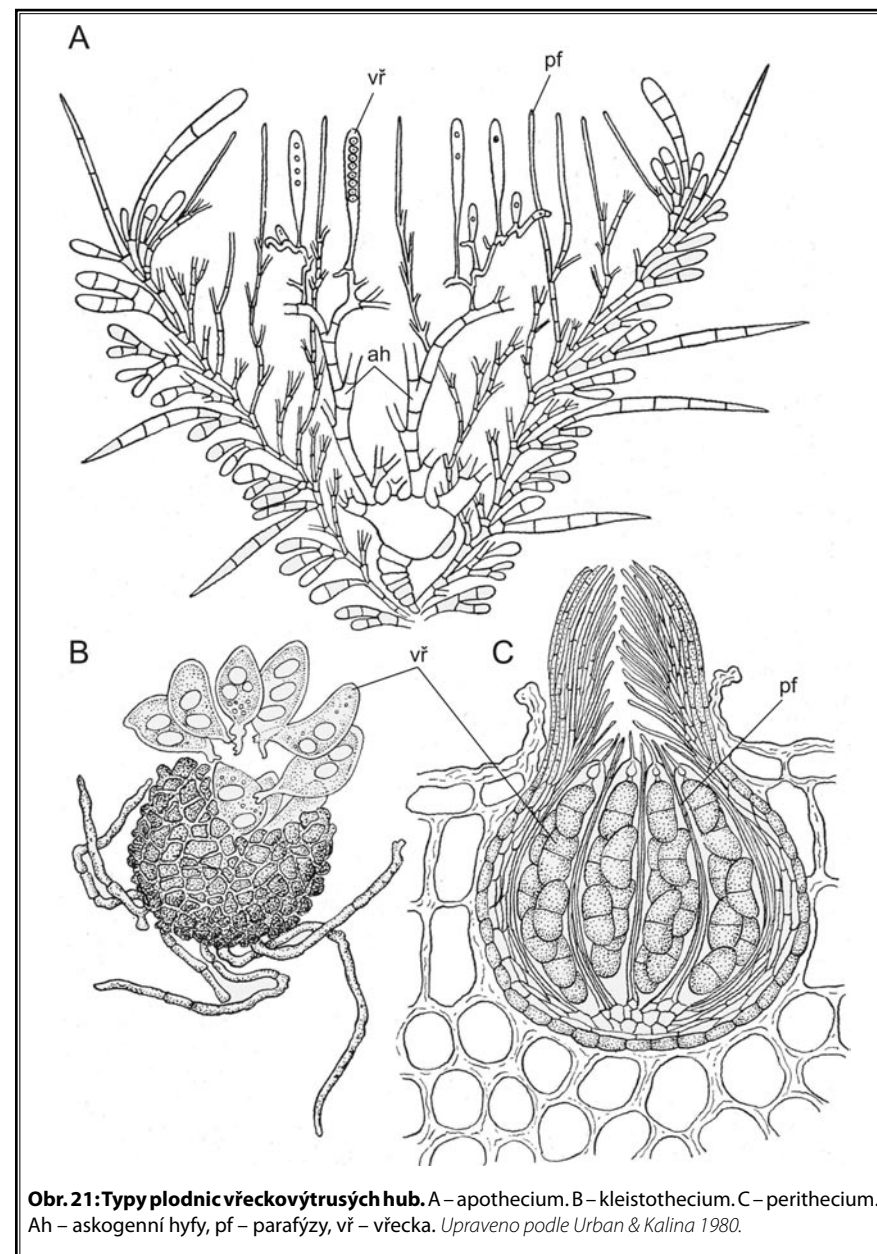
Kuriózní modifikací je **masožravé mycelium**, jehož pomocí si řada jinak spořádaných dřevokazných hub zpestřuje svůj jídelníček drobnými živočichy. Na myceliu hlívy ústříčné (*Pleurotus ostreatus*) se tvoří kulovité nebo lžičkovité útvary, které paralyzují drobné půdní hlísty vylučováním jedem a pak je během několika hodin prostoupí trávicími hyfami a rozloží. Řeší si tak nedostatek dusíku v tlejícím dřevě. Podobně se chová i čirůvkovitá houba rodu *Nematoctonus*, jejíž toxin je ještě účinnější než jed hlívy. Tato houba navíc produkuje antibakteriální látky, které zajišťují, aby otráveného hlístu houba nerozložily bakterie dřív, než se hyfy rozrostou.

Masožravé hyfy mívají svá zakončení pokrytá lektiny (skupina proteinů vázajících sacharidy), jež vážou povrchové glykoproteiny hádátek, a ta se na ně v podstatě přilepí. Lapací hyfa je tedy v podstatě pokrytá lepidlem, které lepí pouze jeden typ objektu (háďátka) a žádné jiné.

Mycelium žije často velmi dlouho a může dosáhnout obrovských rozměrů. Když byly metodami molekulární genetiky porovnány plodnice vyrostlé na určitém území, ukázalo se, že plodnice rostoucí na ploše i mnoha hektarů jsou geneticky naprosto shodné a patří nejspíš jednomu jedinci houby. V souladu s tím je i pozorování obřích „čarodějních kruhů“, způsobených přítomností mycelia, na afrických savanách. V těchto případech je navíc jasné, že jde opravdu o jednoho jedince rostoucího z jednoho středu a ne o různá mycelia vzniklá nepohlavním rozmnožováním. Stovky let stará mycelia jsou tedy patrně největší organismy v biosféře. Největší známé podhoubí patří václavce *Ostoyové* (*Armillaria ostoyae* – je to naše běžná smrková václavka, které houbaři mylně říkají obecná) a má rozlohu asi 890 ha.

Morfologicky rozmanitější než podhoubí jsou **plodnice (thecia) hub**, ačkoliv to jsou v původní podobě pouze krátkodobé rozmnožovací útvary určené takřikajíc na jedno použití. Obecně jsou tvořeny těsně propletenými hyfami (plektenchymem), které mohou být spojeny extracelulární hmotou a mohou i srůstat. Někdy ztratí vláknitý charakter a vytvoří hmotu podobnou rostlinnému parenchymu (viz **obr. 22**).

Nejjednodušší plodnice mohou být tvořeny pouze shlukem hyf obalujících vřečka s výtrusy (viz **obr. 21**). Takovou uzavřenou kulovitou plodnici (**kleistothecium**, viz **obr. 21**) můžeme najít například u padlí. Odvozenější askomycety mají plodničku (**perithecium**, viz **obr. 21**) podobnou kleistotheciu, ale už s vlastním otvorem, jímž se výtrusy dostanou ven. Ty jsou samy o sobě velmi malé, ale bývají ve velmi hojném počtu zanořeny až po ústí do tvrdé hmoty stromatu, které může dosahovat centimetrových rozměrů a někdy je i jedlé (třeba „indiánský chléb“, choroš *Wolfiporia cocos*). Houbařsky nejvýznamnějšími vřeckovýtrusými houbami jsou ale houby terčoplodé, které tvoří plodnici zvanou **apothecium** (smrže, chrpáče, ucháče apod). Apothecia (viz **obr. 21**) se zakládají v zemi jako dvouvrstevné miskovité útvary s výtrusorodým pletivem uvnitř, které pak rostou, a to buď do délky, nebo do šířky. Plodnice rostoucí do délky se postupně vyklenou a tak dostanou tvar s rozlišeným dutým třeněm a kloboukem, na jehož zvrásněném povrchu se nachází výtrusorodé rouško, čili hymenium, obsahující vřečka a sterilní vlákna, parafýzy, které mají ochrannou funkci a mohou vylučovat různé produkty metabolismu. Plodnice mohou mít i kyjovitý tvar s rouškem na povrchu horní části. Plodnice rostoucí do šířky mají posléze tvar mističky na stopce nebo bez ní s hymeniem uvnitř. Příkladem je baňka velkokališná (*Sarcosphaera coronaria*), jejíž silně jedovaté plodnice s jasně fialovým hymeniem se v minulosti používaly jako nejedlá ozdoba ovocných mís (od čehož se pro občasné nehody a vzácnost houby již upustilo). Extrémní modifikace apothecia jsou podzemní plodnice lanýžů (*Tuber*), které jsou kulovité s hymeniem uvnitř komůrek. Zajímavé je, že plodnice vřeckovýtrusých hub jsou zakládány bez-

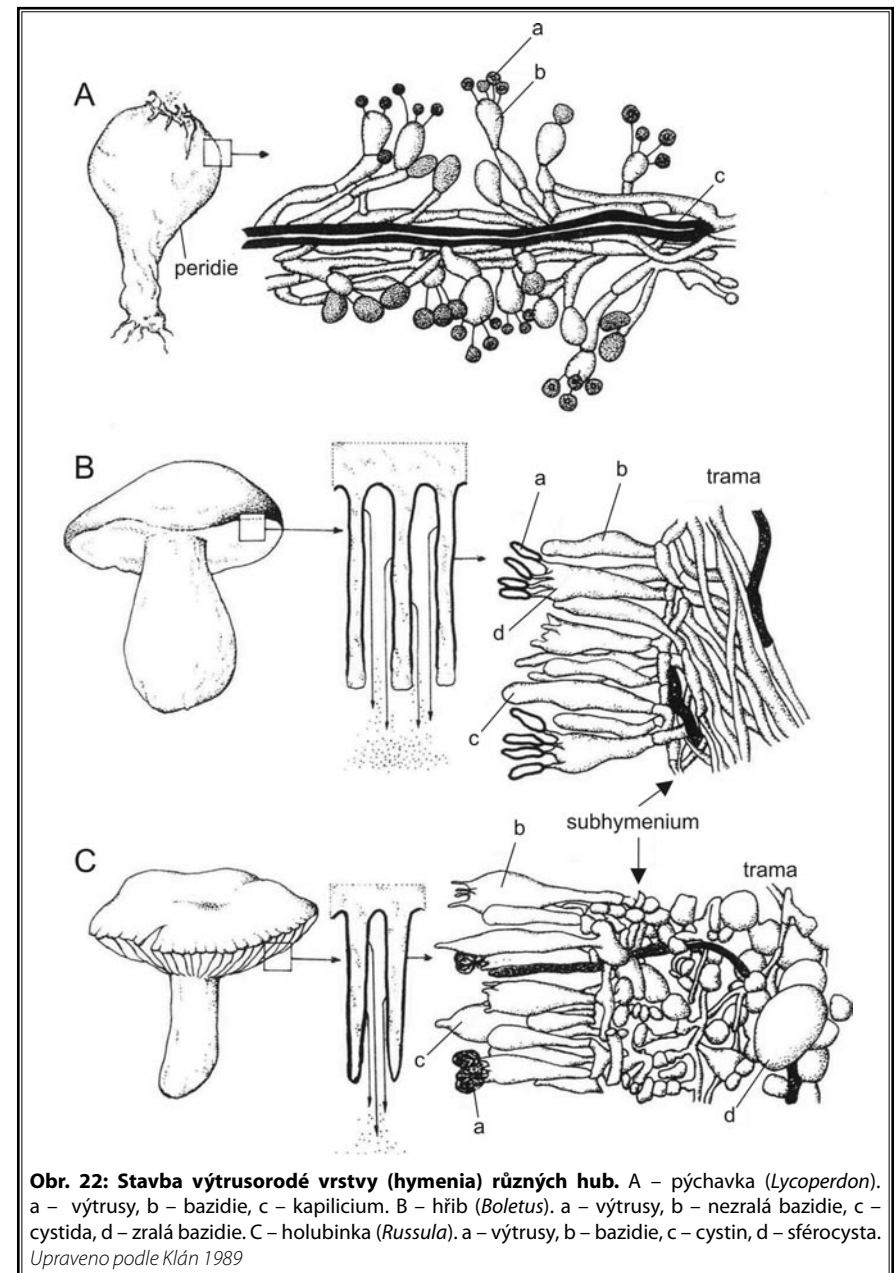


Obr. 21: Typy plodnic vřeckovýtrusých hub. A – apothecium. B – kleistothecium. C – perithecium. Ah – askogenní hyfy, pf – parafýzy, vř – vřečka. Upraveno podle Urban & Kalina 1980.

prostředně poté, co dojde ke splynutí buněk dvou mycelií opačného pohlavního ládění. Po splynutí buněk vznikne mnohojaderné syncytium, z něhož vyrůstají dvoujaderné askogenní hyfy. Ty ve vznikající plodnici dají vzniknout vřečkům. Kromě nich ale plodnice obsahuje, dokonce v převládajícím množství, i obě jednojaderná haploidní mycelia, takže je vlastně tvořena třemi jedinci.

Hymenium stopkovýtusých hub (*Basidiomycetes*) je pokryto bazidiemi, což jsou buňky opatřené čtyřmi (vzácně více či méně) stopečkami (sterigmaty), na nichž vznikají výtrusy (bazidiospory). Jejich plodnice lze rozdělit do dvou skupin podle uložení výtrusorodého pletiva. **Angiokarpní plodnice** mají hymenium uloženo uvnitř v podobě souvislé vrstvy (pýchavkovité houby) porůstající lešení ze specializovaných neplodných hyf (kapilicium, **obr. 22**) nebo je složeno z rozptýlených bazidií (pestřec, *Scleroderma*). Plodnice je kryta jedno či vícevrstevným obalovým pletivem (peridií), které po dozrání výtrusů obvykle puká. Druhým typem je **plodnice gymnokarpní**. U té je rouško rozloženo na části jejího povrchu, která bývá z tohoto důvodu různými způsoby zvrásněna nebo jinak zvětšena. Gymnokarpní plodnice má většina stopkovýtusých hub a také některé terčoplodé. Můžeme rozlišit dvě formy těchto plodnic. Tou jednodušší jsou resupinatní neboli rozlité plodnice, které pokrývají jako různě silné povlaky substrát a na povrchu, který bývá obrácen směrem k zemi, mají rouško. Obvykle rostou na spodní straně větví a padlých kmenů. Resupinatní plodnice má řada nelupenatých hub, třeba kornatky (*Peniophora*) a pevníky (*Stereum*).

Konečně nejsložitějším a patrně i nejodvozenějším typem plodnice je **plodnice vzpřímená**, čili „typická houba“. Ve své nejdokonalejší podobě je vzpřímená plodnice rozdělena na klobouk (pileus) a třen (stipes). Obě části tvoří několik typů pletiv, tvořených různými typy buněk. Jejich dužnina (trama) je tvořena těsně propletenými hyfami (plektenchymem), někdy připomíná rostlinné pletivo. Pak ji označujeme jako pseudoparenchym. Trama může obsahovat buď pouze vláknité, tzv. skeletové (rovné dlouhé) a vazbové (větvené a vlnité) hyfy, nebo i buňky jiného typu. K nim patří kulovité buňky u holubinek (*Russula*) a ryzců (*Lactarius*), které jsou doplněné ještě o vláknité mléčnice, produkující u ryzců latex (známé „mléko“). Kromě toho jsou v tramě vždy přítomné ještě morfologicky odlišné (přezkaté, často silnostěnné) generativní hyfy, které vedou do hymenia, kde produkují bazidie. Hymenium obsahuje vedle bazidií obvykle ještě neplodné pomocné buňky (cystidy), které tu plní různé funkce od udržování minimální šířky mezer mezi lupeny až po ohřívání hymenia svým intenzivním metabolismem (**obr. 22**). Na povrchu klobouku a někdy i třeně je jako další typ pletiva pokožka (cutis), vrstva specializovaných hyf, které často produkují barviva, slizy (glukuronidy, pentozany – např. u klouzku, *Suillus*) či pryskyřice (lesklókorka, *Ganoderma*). Popis regulace ontogeneze plodnic by přesahoval rozsah této brožurky, nicméně obecně lze říci, že je řízena růstem hymenia. Pokud jej odstraníme, houba přestane růst. U některých druhů hub je jako signál indukující tvorbu klobouku nutné světlo, u jiných vůbec není třeba. Jisté je, že v plodnici na rozdíl od mycelia neroste jen konec hyfy, ale všechny buňky. Vývoj



plodnice trvá obvykle několik dní, velké plodnice hřibů (*Boletus*) rostou 2–3 týdny (že houba může vyrůst přes noc je pověra, tento dojem vzniká, když se předtím přehlédnutá plodnice zvětší a začne být nápadná).

Mezi liniemi hub je tedy více mnohobuněčných skupin či skupin s náběhy k mnohobuněčnosti. Jejich vzájemné příbuzenské vztahy jsou sice díky molekulární taxonomii již poměrně jasné (klasická srovnávací morfologie tu je téměř bezzubá), nevíme však, jak vypadal jejich společný předek. Díky tomu není možné ani zodpovědět otázku, zda mnohobuněčnost vznikla u hub jednou a vícekrát zanikla, nebo zda vznikala opakovaně. Ve druhém případě by se však vznik mnohobuněčnosti houbového typu ubíral pokaždé poměrně dosti podobnými cestami. To je však dobře vysvětlitelný jev, když si uvědomíme, že všechny linie jednobuněčných hub mají značně podobnou morfologii a zdědily po svých předcích podobné sady regulačních genů nutných pro buněčnou diferenciaci. S mírným zjednodušením můžeme říci, že všechny houby tvoří trubicovitá těla, která se zvětšují prodloužováním a větvením. Pokud se v této trubicovité stélce vytvoří přehrádky, houba začíná být mnohobuněčná. Různé buňky se pak mohou diferencovat. Při buněčné diferenciaci u hub se mění poměrně malý počet parametrů, konkrétně délka a průměr buněk, úhel a četnost větvení, síla stěny hyf a jejich spojení s jinými hyfami, sekrece trávicích enzymů, produkce barviv, latexu a dalších látek, popřípadě tvorba spor. Tyto proměny jsou jednodušší než buněčná diferenciaci u živočichů a také jsou regulovány podstatně menším počtem genů. V zásadě lze říci, že živočichové a houby zdědili od svého společného předka stejné sady genů kódujících signální a regulační proteiny (např. kinázy a fosfatázy, G-proteiny nebo transkripční faktory). Tyto geny u předků obou skupin fungovaly jako preadaptace pro vznik mnohobuněčnosti. Ale zatímco u živočichů se většina těchto genů během evoluce opakovaně duplikovala (z jedné kopie v genomu se staly dvě), a vytvořily se tak celé rodiny regulačních genů, u hub k ničemu takovému nedošlo. Jak ukazují studie provedené např. na GTPázách ze skupiny Rab/Ypt, mnohobuněčné houby mají velmi podobný počet regulačních genů jako jejich jednobuněčný předek. Tento počet se v současnosti odhaduje na asi 100 takových genů u hub. U živočichů přitom jde řádově o tisíce. To je kromě morfologie asi hlavní rozdíl mezi charakterem mnohobuněčnosti hub a živočichů. Další rozdíl samozřejmě spočívá v odlišné logice výstavby těla, kdy u hub je základní stavební jednotkou hyfa, která obvykle diferencuje jako celek, a komplexnější orgány vznikají spletením více hyf různého diferenciačního typu. To je mezi živými organismy dosti neobvyklý způsob. Ještě zbývá objasnit, na co potřeboval jednobuněčný předek hub a živočichů geny pro mezibuněčnou komunikaci a vzájemné rozpoznání buněk. Není to taková záhada, jak by se mohlo zdát, když si uvědomíme, že i jednobuněčné organismy občas musí vytvářet kontakty s jinými buňkami. Takovým případem je zejména akt pohlavní reprodukce a také predace (přínejmenším predátor by druhou buňku rozpoznat měl).

6.5. Živočichové (Metazoa)

Živočichové mají nejbližší příbuzenské vztahy s trubénkami (Choanoflagellata), s nimiž se řadí do společné skupiny nazvané Holozoa. Bylo zjištěno, že už u trubének je přítomna řada genů a molekulárních mechanismů, které byly mnohobuněčnými živočichy v evoluci použity pro vznik propracovaného systému komunikace a signalizace mezi buňkami těla. Protože Holozoa jsou poměrně blízce příbuzní houbám (Fungi), sdílejí i s nimi řadu genů pro signální a regulační procesy (viz **kap. 6.4.**).

Obecně lze říci, že u živočichů pozorujeme jasný trend k nárůstu počtu různých typů tkání. Předpokládá se, že v původním stavu měli dva základní typy tkání (epitel a pojivovou tkáň). Není ale jasné, jak moc byly buňky v těchto tkáních identické (vzpomeňte, jak jsme si v úvodu této kapitoly řekli, že buňky v dané tkáni nemusí být nutně po všech stránkách úplně stejné). **Epitel** tvořil vnější vrstvu těla složenou z těsně přiléhajících buněk opatřených bičíky. Tvořil tedy povrch živočicha, který odděloval jeho vnitřní prostředí od vnějšího světa. **Pojivo** mělo charakter bezbičíkatých buněk roztroušených uvnitř těla a uložených v mezibuněčné hmotě. Na povrchu epitelu pak zřejmě existovala ještě další mezibuněčná hmota (v tomto případě spíše mimobuněčná), glykokalyx nebo pevnější kutikula.

U živočichů vznikl kromě mnoha jiných novinek například i proces **rýhování**. Jde vlastně o rychlé dělení zygoty, které ale není provázeno růstem embrya a obvykle nezávisí na aktivní genové expresi (je řízeno maternálními faktory, které pocházejí ještě z buněk rodičovských gamet). Během rýhování tak dochází k rychlému určení oblastí budoucího těla. Významnou inovací živočichů je i **schopnost migrace buněk a pohybů celých tkání** uvnitř tvořícího se mnohobuněčného těla, což usnadnilo další rozvoj této skupiny. Dnes se živočichové v podstatě dělí na pět velkých linií, jejichž vzájemné příbuzenské vztahy jsou nejasné. Jedná se o vložkovce (Placozoa), houbovce (Porifera), žebernatky (Ctenophora), žahavce (Cnidaria) a Bilateria. Bilateria se pak dále rozpadají na dvě základní sesterské skupiny, Protostomia (prvoústí) a Deuterostomia (druhoústí). Pravděpodobně ještě před vznikem prvoústých a druhoústých došlo k oddělení dvou **nepočetných** skupin z ancestrální linie bilaterií, sice skupin Acoela a Nemertodermatida (jsou to bazální linie bilaterií).

Zdá se, že v rámci živočichů mají bazální postavení nejspíše houbovci (Porifera). Obvykle se uvádí, že u nich nacházíme kolem deseti typů buněk. Toto číslo ale vůbec nemusí odpovídat skutečnosti. Například u skupiny vložkovců (Placozoa), což je vedle houbovců další linie živočichů obsahující zástupce s velmi jednoduchou tělní stavbou, se totiž po aplikaci metod sledujících rozdíly v genové expresi ukázalo, že počet jejich buněčných typů je mnohem vyšší, než se zdálo na základě sledování morfologických rozdílů mezi buňkami. Je možné, že obdobných výsledků se dočkáme i u houbovců.

Houbovci nemají žádné skutečné orgánové soustavy a není jasné, jestli je možné jejich tkáň přímo srovnávat s klasickými zárodečnými listy. Jednotlivé buněčné typy houbovců mohou měnit svou specializaci, což je další důvod, proč je počet jejich buněčných typů diskutabilní. Ještě jednodušší jsou z histologického hlediska

zmiňovaní vložkovci, jejichž tělo se skládá ze dvou nedokonalých epitelů a vláknitých buněk mezi nimi (nejasná homologie). Jak jsme uvedli výše, ukazuje se, že i tělo vložkovců je složitější a obsahuje víc specializovaných typů buněk, než se zdálo na základě čistě morfologických studií.

U ostatních živočichů (Eumetazoa) obvykle rozeznáváme dva, nebo dokonce tři **zárodečné listy**. Ty vznikají během procesu **gastrulace** vcestováním skupin buněk z povrchové vrstvy (**ektoderm**) dovnitř embrya. V evoluci nejprve došlo ke vzniku vnitřního zárodečného listu (**endoderm**). Ke vzniku třetího zárodečného listu (**mesoderm**) došlo zřejmě až u předka bilaterií. Dnes ale víme, že i někteří žahavci (Cnidaria) a snad i žebnatky (Ctenophora) mají populaci buněk, která odpovídá definici mesodermu. Problém mesodermu u žahavců a žebnatek ale stále zůstává diskutabilní. Je však nepochybné, že existence mesodermu u bilaterií vedla k rozvoji jejich pohybových schopností a nárůstu velikosti těla, neboť dala vznik např. svalové soustavě.

Pokud jde o oddělení somatické a germinální linie, je překvapivé, že u celé řady živočichů není nikterak striktní. Plně oddělenou somatickou a germinální linii nemají kupříkladu ploštěnci (Platyhelminthes) či sumky (Ascidacea), což už jsou dosti odvození živočichové. Jednoduchým důkazem je fakt, že když rozříznete ploštěnku na dvě půlky, pak z obou dorostou noví jedinci.

K další velké změně došlo například v evoluci strunatců (Chordata), kteří značně zvýraznili roli epigenetických procesů v ontogenezi a embryogenezi. U pláštěnců a obratlovců došlo ještě k jedné významné inovaci, totiž ke vzniku **neurální lišty**. Buňky neurální lišty, samy ektodermálního původu, migrují po celém těle. U pláštěnců dávají vzniknout pigmentovým buňkám, u obratlovců pak i celé řadě oporných struktur (např. žaberní oblouky a zuby), nervovým a gliovým buňkám. U člověka se z neurální lišty zakládá asi 10 % všech buněčných typů! Zajímavé je, že buňky neurální lišty jsou schopny se přeměnit na již dříve existující buněčné typy, které se u předků zakládaly z jiných buněčných populací. Tyto „vytlačené“ buněčné populace často měly mesodermální původ. Jinými slovy, buňky neurální lišty na sebe dokáží převzít podobu buněčných typů existujících už v minulosti. Mnozí autoři dokonce začali o neurální lišti hovořit jako o čtvrtém zárodečném listu.

Živočišné tkáně se skládají z buněk a mezibuněčné hmoty. Čím je organismus komplikovanější, tím více typů tkání u něj lze rozeznat. Každý typ tkáně přitom obsahuje specializované buňky a příslušnou mezibuněčnou hmotu. Schopnost interakce mezi buňkami je zajištěna pomocí rozsáhlé baterie buněčných receptorů a mezibuněčných spojů. Celková regulace tkáně a potažmo orgánu bývá zajištěna jak hormonálně, tak prostřednictvím neuronů a nervových vláken.

Embryonální vývoj

Vývoj mnohobuněčného těla živočichů začíná obvykle z jedné buňky – oplozeného vajíčka, tedy zygoty. Pouze některé skupiny živočichů mají schopnost rozmnožovat se nepohlavně. Informace vedoucí k vývoji a uspořádání mnohobuněčného těla po-

cházejí zevnitř ovlivňovaných buněk samotných (genetická a epigenetická informace), ale jsou ovlivněny i signalizací z okolních buněk a vnějším prostředím. Exprese genů (přepis genů do mRNA a následně proteinů) v buňkách je aktivována zcela přesně v prostoru a čase. Aktivita jednotlivých genových produktů jsou kombinovány, přičemž těchto kombinací existuje v principu obrovské množství.

Na embryonálním vývoji živočichů se podílí několik základních procesů. V první řadě je to **dělení a diferenciace buněk**; vznikají tak různé buněčné typy. Dalším procesem je **migrace buněk**, která závisí na specifické adhezi buněk k jiným buňkám, na jejich adhezi k mezibuněčné hmotě a na signalizaci mezi buňkami. V neposlední řadě je nutné zmínit **velké morfogenetické pohyby**, kterými se vytvářejí některé základní struktury těla. Tyto pohyby vznikají souhrou výše uvedených procesů a také díky specifickému vnitřnímu pnutí buněk (zajištěnému cytoskeletem), které dovolí změnu tvaru celé tkáně. V embryogenezi má svou nepostradatelnou úlohu také odstranění nehodících se buněk. To probíhá mechanismem programované buněčné smrti – apoptózy.

Ve vyvíjejícím se embryu musí existovat **poziční informace**, tedy informace o tom, co kde má vzniknout, jinak by nebylo možné vývoj regulovat. Takové informace si embrya nesou částečně již z prostorového uspořádání vajíčka (maternální poziční informace), částečně ji mohou získat díky vnějším podmínkám. Velmi důležitou roli hraje produkce **morfogenů**. Jde o látky šířící se z místa vzniku difúzí, čímž vytváří postupný gradient koncentrace, a tedy právě onu poziční informaci. Takových morfogenů je produkováno mnoho naráz (z různých center) a poziční informace je proto velmi komplexní. Předpokládá se, že některé morfogeny spolu mohou interagovat a vytvářet samsopřádáním složité tvary (například skvrny či pruhy). Embryonální vývoj živočichů může dosahovat dvou extrémů, na jedné straně může být striktně předurčen osud vznikajících buněk, na straně druhé může být jejich osud značně plastický (viz **rámeček 6.A**).

Kritickou fází embryonálního vývoje živočichů je **gastrulace**, která probíhá jako mohutné přesuny skupin buněk migrací, vchlípváním a dalšími procesy. Jak bylo řečeno, vytváří se během ní zárodečné listy (ektoderm, entoderm, mesoderm) a často se také oddělují zárodečné buňky (linie buněk, která dá vznik pohlavním buňkám). Když se podíváme na člověka, vidíme, že žádné jiné buňky do potomstva svou genetickou informaci nepřispívají.

Podstata fungování živočišného těla

Každý organismus má ve vztahu k prostředí dvě protichůdné potřeby. Na jednu stranu se musí vůči okolí ohraničit, aby se oddělil od neuspořádaného vnějšího světa. Na druhou stranu je vůči okolí otevřeným systémem, protože si s ním potřebuje vyměňovat potravu, odpadní látky, teplo a v neposlední řadě informace. Buňky mnohobuněčného organismu jsou natolik zhýčkané a specializované na určité úkony, že potřebují stále životní prostředí (**homeostázu**). Vzhledem k omezenému objemu mezibuněčné (intersticiální) tekutiny by buňky brzy neměly z čeho přijímat

6.A Nezmar a hádátka. Přestože detailní popis embryogeneze živočichů přesahuje rozsah a účel této brožury, ukážeme si na dvou příkladech (nezmar a hádátka) dva rozdílné přístupy ke tvorbě mnohobuněčného živočišného těla z oplozeného vajíčka.

Polyp nezmar. Během embryonálního vývoje se vytváří organizátor (skupina buněk ovlivňujících průběh embryogeneze), který produkuje morfogeny, jejichž lokální koncentrace určí konkrétní podobu buněk na určitém místě embrya. Buňky se dělí (uprostřed těla) a migrují k jeho koncům. Svůj stav cestou mění podle lokální poziční informace. Důležité je, že když tuto informaci experimentálně pozměníme, dojde k diferenciaci buněk v jiné typy. Vzniklý buněčný typ navíc odpovídá buňkám v tělních částech se stejnou koncentrací daných morfogenů. Diferenciace buněk polypu je tedy určena velmi nejednoznačně. Stačí, aby se buňka posunula, a změně se v jiný buněčný typ.

Transplantováním organizátoru lze dokonce indukovat vznik nové tělní osy, a to víceméně přeměnou okolních buněk na základě nové poziční informace. Podobné systémy často existují i ve vývoji složitějších živočichů s tím, že schopnost odpovídat na změnu koncentrace morfogenu se v určité chvíli zablokuje. Když jsou tyto „zamrzlé“ buňky experimentálně přesazeny, už se změnám poziční informace nepřípustí. Důvod je jednoduchý, proběhly u nich trvalejší změny v chromatinu, které tomu brání.

Vývoj těla, při němž je buňka schopna se do určité míry přizpůsobit svému okolí, nazýváme **regulační (plastický) vývoj**. Když si uvědomíme, jak probíhá proměna dospělých epitelů u člověka, mohli bychom si nesprávně myslet, že i v tomto případě jde o regulační vývoj. Ve spodní části epitelu přiložené k bazální lamině se totiž nachází dělivá vrstva, ze které vyputovávají buňky, a cestou se postupně mění na několik různých buněčných typů, aby se nakonec na povrchu epitelu odlouply. Zde ale nehraje hlavní roli poziční informace, někdy prostě buňky zrají spontánně a nemusí přijímat žádný signál.

Hádátka *Caenorhabditis elegans*. Opačným extrémem je vývoj některých hlístic, např. hádátka *Caenorhabditis elegans*. Jeho buňky komunikují na krátkou vzdálenost a zejména na začátku embryogeneze hraje velkou roli asymetrické dělení maternálních faktorů mezi dceřinými buňkami. Jde o molekuly přítomné v původní cytoplasmě zygoty, které ovládají proces rýhování, neboť vlastní genom zygoty v této době zůstává neaktivní. Díky tomu si již první oddělené buňky s sebou nesou unikátní historii a na signály pak mohou odpovídat rozdílně, protože si jsou své historie „vědomy“ (mají paměť). Vývoj hlístic je **determinovaný (mozaikový)**, to znamená, že každá buňka má předem přesně určeno, které buněčné typy z ní v budoucnu vzniknou, a její vývoj nejde zvrátit. Tento vývoj je natolik rigidní, že můžeme dokonce přesně stanovit počet buněk v těle *Caenorhabditis elegans* (u dospělé 959 buněk).

Tento druh paměti je malým, ale složitým živočichům velmi prospěšný, protože se k sobě díky migraci a velkým morfogenetickým pohybům často dostávají buňky s odlišným prostorovým původem a je potřeba, aby zůstaly samy sebou. Součástí této paměti může být i kombinace aktivních transkripčních faktorů původně odkazujících právě na adresu v prostoru. U hlístic je vývoj mnohem méně plastický, na druhou stranu je ale velice rychlý.

energii a otrávil by se zplodinami svého metabolismu. Živočišné tělo tak pro své buňky přijímá potravu, vylučuje odpadní látky, přijímá kyslík a provádí mnoho dalších důležitých dějů. U vyšších živočichů to ovšem provádí nesmírně propracovanými cestami, které sami dobře znáte z hodin o fyziologii člověka a z vlastní zku-

šenosti. U obratlovců zajišťuje příjem a zpracování potravy trávicí soustava s játry. Plíce, žábry či vzdušnice naopak přebírají zodpovědnost za výměnu plynů s okolím. O vylučování odpadních látek se starají zejména ledviny (případně jiné vylučovací orgány) a svůj podíl mají i zde játra. Oběhová soustava transportuje různé látky po těle (včetně signálních molekul – hormonů), rozvádí teplo, živiny a zajišťuje stále vnitřní prostředí a imunitu. Podněty z vnějšího prostředí jsou získávány skrze různé smyslové orgány, jiné smyslové orgány jsou obráceny do těla a informují o situaci uvnitř organismu. Signály ze smyslových orgánů jsou předávány do nervového systému, který je zpracovává, vyhodnocuje a rozhoduje o protireakci. Řízení tak složitého systému, jako je tělo živočichů, totiž není možné bez neustálého monitorování jeho stavu. Za účelem rozmnožování byly u živočichů vytvořeny specializované pohlavní orgány a dobře chráněné zárodečné buňky. Často se vyskytuje i řada sekundárních pohlavních znaků.

Řízení živočišného organismu můžeme rozdělit na rychlé (nervové) a pomalé (látkové). Nervové řízení je koordinováno centrální nervovou soustavou (u obratlovců mozek a mícha) a prováděno periferními nervy. Somatický nervový systém ovládá kosterní svaly, podléhá vůli a zprostředkuje hlavně reakce na změny vnějšího prostředí. Vegetativní nervový systém řídí vnitřní orgány a krevní oběh a odpovídá většinou na změny vnitřního prostředí, není podřízen vůli. Nervový systém „bezobratlých“ je uspořádáním zdánlivě jednodušší a jeho embryonální původ je jiný než u obratlovců, ale musí plnit stejné funkce. U strunatců totiž nervový systém vzniká unikátním způsobem, **neurulací**.

Látkové řízení se odehrává pomocí hormonů, cytokinů a chemokinů. Definice těchto látek se částečně překrývají. **Hormony** jsou látky vylučované žlázami s vnitřní sekrecí, fungují jako signální molekuly. Účinek hormonů je cílený, protože ovlivňují jen ty buňky, které jsou vybaveny specifickými receptory schopnými hormon vázat a iniciovat buněčnou odpověď na jeho přítomnost. Pro většinu hormonů jsou jejich receptory transmembránové proteiny, které po navázání hormonu přenášejí signál dovnitř buňky. Pouze některé hormony s lipofilní strukturou (steroidní hormony, hormony štítné žlázy) pronikají membránou a jejich receptory leží v buněčné cytoplasmě. Z cytoplasmy pak tyto komplexy hormon-receptor pronikají do jádra, kde stimulují syntézu mRNA pro určitou bílkovinu (nejčastěji spojenou s růstem). Podle vzdálenosti, na kterou působí, rozdělujeme hormony do několika skupin. Endokrinní hormony jsou přenášeny krví do celého organismu a mají větší účinek na několik orgánů nebo na





celé tělo. Parakrinní hormony účinkují jen na okolí místa produkce. Autokrinní hormony působí jen na buňky, které je tvoří.

Cytokiny a chemokiny jsou signální molekuly, které fungují v imunitním systému, svou funkci vykonávají často jen v bezprostředním okolí vzniku. Chemokiny jsou přitom v podstatě speciálním typem cytokinů zprostředkujících chemotaxi – lákají buňky imunitního systému do místa zánětu. Cytokiny mohou mít ale i celkový účinek, například zvýšení teploty organismu.

Hlavní typy tkání u obratlovců

Původně měli živočichové dva typy tkání – epitel a pojivo. Všechny ostatní typy tkání (např. svalová a nervová tkáň) vznikly jejich

modifikací. Na příkladu obratlovců, jakožto pokročilé živočišné skupiny, si ukážeme, jak tyto tkáně vypadají a jaké funkce plní.

Epitelová tkáň se skládá z buněk těsně nahloučených na sebe s malým podílem mezibuněčné hmoty. Buňky jsou navzájem propojeny různými typy spojů a obvykle jsou ukotveny na bazální laminu, která je jedinou významnou mezibuněčnou hmotou epitelů. Epitelová tkáň má řadu funkcí, například plní roli krycí (pokožka), resorpční (střevní epitel), sekreční (žlázy), smyslovou (např. čichový epitel), ale může být schopna i kontrakcí. Příkladem takového kontraktilního epitelu je myoepitel ve žlázách, např. v mléčné žláze, kde napomáhá odchodu mléka.

Pojivová tkáň zahrnuje u obratlovců vazivo, chrupavku, kost a krev. Skládá se z buněk a velkého podílu mezibuněčné hmoty se složkou amorfni a vláknitou. Pojivové tkáně zastávají mnoho důležitých funkcí, namátkou jmenujme funkci mechanickou (např. kost, šlacha), regulace vodní a iontové hladiny (vazivo), látkové rezervy (např. kost jako úložiště vápníku), obrany proti vlivům vnějšího prostředí (podkožní vazivo – působí zde imunitní systém). Buněčnou složku **vaziva** obratlovců tvoří řada typů buněk. Jsou zde například **fibroblasty**, které produkují mezibuněčnou hmotu vaziva a mají velký význam při hojení ran. Další významné buňky vazivové tkáně jsou **melanocyty** – pigmentové buňky, nebo **adipocyty** – tukové buňky. Dále se ve vazivu vyskytuje řada buněk imunitního systému. Mezi vazivové tkáně tudíž patří například podkožní vazivo, šlachy a vazy, ale i tuková tkáň. Buněčnou složku **chrupavky** tvoří **chondrocyty** – chrupavkové buňky. Ty jsou jakoby zalité v mezibuněčné hmotě, která je tvořena hlavně amorfni složkou. Existují tři typy chrupavkové tkáně. Elastická chrupavka se vyskytuje například v ušním boltci, hyalinní chrupavka v kloubech (v embryonálním vývoji tvoří celou kostru plodu), vazivová chrupavka pak tvoří meziobratlové ploténky. Posledním typem pojivové tkáně

obratlovců, o které se podrobněji zmíníme, je **kost**. Jde o velmi komplexní útvar, v němž se vyskytuje několik typů buněk. **Osteoblasty** syntetizují organickou složku mezibuněčné hmoty kosti, ukládají anorganickou složku do organické složky a jsou uspořádány v jedné vrstvě na povrchu kosti. Jakmile se obklopí mezibuněčnou hmotou, mění se v **osteocyty**, klidové formy osteoblastů. Třetí typ, **osteoklasty**, se podílí na vstřebávání a přestavbě kostní tkáně.

Další specializované tkáně, evolučně odvozené od epitelů nebo pojiv, tvoří funkční celek spojený schopností elektrické dráždivosti a vodivosti. Jsou to buňky (tkáně) smyslových orgánů, které přijímají informace, svalové buňky, které vykonávají reakci na přijaté signály, a nervová vlákna, která vedou informaci od smyslů ke svalům.

Svalová tkáň se vyznačuje schopností kontraktility (stahu). Zajišťuje pohyb těla (příčně pruhované svaly), peristaltické pohyby trubicových orgánů (hladké svaly), stahy srdce (srdeční svalovina). Buňky příčně pruhované svalové tkáně tvoří mnohojaderná soubuní – svalová vlákna.

Nervová tkáň přenáší signály pomocí synaptických spojení. Skládá se ze dvou druhů buněk. **Neurony** jsou buňky s dlouhými výběžky, které jsou dráždivé a vedou elektrický signál, který je buď přímo předáván na nervový výběžek další buňky skrze póry v tzv. elektrické synapsi, nebo je na konci axonu převeden na chemický signál (různé druhy neuropřenašečů) a skrze synaptickou štěrbinu předán další buňce. Takto se předává signál například i z neuronu na příčně pruhovaný sval (chemické



synapse). Druhým typem buněk nervové tkáně jsou **gliové buňky**, které mají podpůrnou, výživovou a izolační funkci (vyživují neurony, zlepšují vedení elektrického signálu axonem, tvoří oporu neuronům apod.). Gliových buněk existuje celá řada typů.

Na závěr je potřeba zdůraznit, že zatímco epitel a pojiva mají zřejmě svůj předobraz již u prazivočicha (jak bylo řečeno na začátku této podkapitoly), svalová a nervová tkáň vzniká evolučně i ontogeneticky modifikací epitelů („svalové epitel“, nervové buňky) či pojiva (svalové buňky).

Mezibuněčná hmota živočichů

Jak jsme slíbili v úvodu kapitoly, popíšeme si u živočichů detailněji i stavbu mezibuněčné hmoty. Tato hmota je zde totiž stejně diverzifikovaná jako buněčné populace a významně se spolupodílí na stavbě těla. Dá se říci, že mezibuněčná hmota tvoří z populací buněk tkáň. Slouží jako specifické prostředí pro buňky a také mnohdy určuje fyzikální vlastnosti dané tkáně (dobře je to patrné např. u šlach či chrupavek). Má tedy jednak úlohu mechanickou, jednak informační. Uděluje tkáni mechanické vlastnosti a drží buňky pohromadě. Specifita mezibuněčné hmoty umožňuje definovanou migraci buněk a diferenciaci buněčných prekurzorů. Pro srovnání najdete v **kapitole 6.6.** text o mezibuněčné hmotě rostlin, která je oproti té živočišné značně jednodušší, byť plní v těle rostlin podobné úlohy jako mezibuněčná hmota u živočichů.

Výklad o živočišné mezibuněčné hmotě začneme **vláknitou složkou**. V mezibuněčné hmotě najdeme celkem tři typy vláken – kolagenní, elastická a retikulární. Kolagenní a retikulární vlákna jsou tvořena různými typy kolagenu, elastická vlákna pak elastinem.

Kolageny jsou hlavní vláknité proteiny mezibuněčné hmoty. Jsou vylučovány (secrenovány) fibroblasty, ale také řadou epitelálních buněk. Základní typy kolagenu (kolagen I, II a III) tvoří vlákna zvané **fibrily**. Kolagen IV tvoří síť, další kolageny připojují vláknité kolageny k ostatním složkám mezibuněčné hmoty. Základní jednotkou kolagenu je trojšroubovice složená ze tří α -helixů. Tyto základní jednotky se pak skládají do zmíněných fibril, ve kterých jsou spojeny kovalentní vazbou (al-

dolovými můstky mezi modifikovanými hydroxylysin). Tyto fibrily se pak skládají do struktury vyššího stupně, **kolagenních vláken**. Kolagenní vlákna jsou velmi odolná v tahu, například ve šlachách odolávají obrovským silám. Kolagen typu II se vyskytuje v chrupavce, kde je připojen k proteoglykanům kolagenem typu IV. V bazální lamině tvoří kolagen typu IV dvourozměrnou síť, na kterou se vážou další proteiny. Retikulární vlákna jsou tvořena kolagenem typu III. Jsou to velmi jemná vlákna, která obalují například svalová vlákna, nervová vlákna, malé krevní cévy a vyskytují se také v bazální lamině.

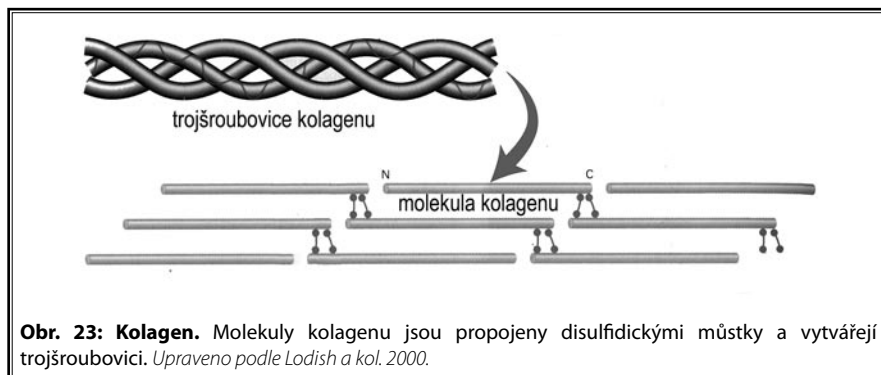
Prekurzor kolagenu – **prokolagen** – je překládán na ribosomu drsného endoplasmatického retikula, poté transportován do ER a tady modifikován glykosylací (připojením molekul cukrů). Základní jednotka kolagenu má na obou koncích části, které budou později odštěpeny, ty jsou ale nyní spojeny disulfidovými můstky tak, že se spojí dohromady vždy tři molekuly. Ty posléze vytvoří trojšroubovici. Prekurzory kolagenu jsou exocytovány (přeneseny ven z buňky pomocí transportu váček) a teprve potom jsou extracelulárními enzymy (prokolagenní peptidázami) odštěpeny přebytné koncové části molekul. Trojšroubovice se pak spojují ve fibrily a ty pak v kolagenní vlákna.

Elastin je oproti kolagenu vláknitý protein, který je strukturně tvořen základními jednotkami zvanými **tropoelastiny**. Ty jsou pospojovány kovalentními vazbami mezi aminokyselinami lysiny do vláken elastinu. Elastická vlákna se snadno natahují do délky a po uvolnění se zkracují na původní velikost, jsou tedy pružná. Jsou tenčí než vlákna kolagenní a vytvářejí síť nebo ploché membrány s otvory, například ve stěně cév elastického typu. Elastická vlákna se vyskytují také ve šlachách, kůži, plicích a dalších pružných orgánech.

Kromě vláknité složky je v mezibuněčné hmotě živočichů přítomna ještě **amorfní složka**. Molekuly amorfní složky mezibuněčné hmoty můžeme rozdělit do tří skupin, na glykosaminoglykany, proteoglykany a glykoproteiny. Mají podobná jména, která naznačují, že součástí všech těchto látek budou cukry („glyko-“). Cukry zajišťují hydrataci mezibuněčné hmoty, drží v ní vodu a tím vytvářejí její rosolovitou konzistenci.

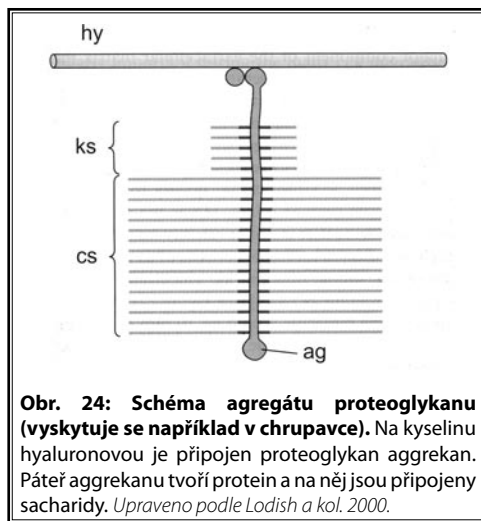
Glykosaminoglykany jsou polymery, které se skládají ze dvou různých derivátů cukrů. Jedním z nich jsou **hexosaminy** (tj. aminy hexózy – glukosamin nebo galaktosamin). Druhým derivátem jsou **uronové kyseliny** (glukuronová, iduronová). Mezi glykosaminoglykany patří například hyaluronová kyselina, která se vyskytuje ve všech pojivových tkáních, zejména v chrupavce a synoviální tekutině, kde slouží jako mazadlo kloubu. Další glykosaminoglykan chondroitinsulfát se nachází například v chrupavce a kosti, dermatansulfát v kůži, šlachách a srdečních chlopních, keratansulfát typu I v rohovce, heparansulfát v bazální lamině.

Proteoglykany mají ve své struktuře i protein, který tvoří jejich tyčinkovité jádro. K němu jsou připojeny sulfatované glykosaminoglykany. Většinu takového obrovské molekuly tvoří cukerná složka. Proteoglykan aggrekan je obsažen v chrupavce a syndecan je součástí pojiv. Proteoglykany tvoří také obrovské agregáty, jejichž



Obr. 23: Kolagen. Molekuly kolagenu jsou propojeny disulfidickými můstky a vytvářejí trojšroubovici. Upraveno podle Lodish a kol. 2000.

jádrem je kyselina hyaluronová. Na ni je nekovalentní vazbou připojen aggregan. Celý agregát má velkou soudržnost, má díky obrovskému množství vody velký objem a poskytuje chrupavce mechanickou pevnost, pružnost a odolnost proti deformaci. Schéma takového agregátu aggreganu najdete na **obr. 24**. Proteoglykany jsou také připojeny k povrchu mnoha buněk (např. epitelálních). Nejobvyklejší membránový proteoglykan syndekan má transmembránovou doménu a velkou extracelulární doménu, ke které jsou připojeny molekuly heparan sulfátu nebo chondroitin sulfátu. Ty se vážou na kolageny a fibronektin, čímž ukotvují buňky k mezibuněčné hmotě.



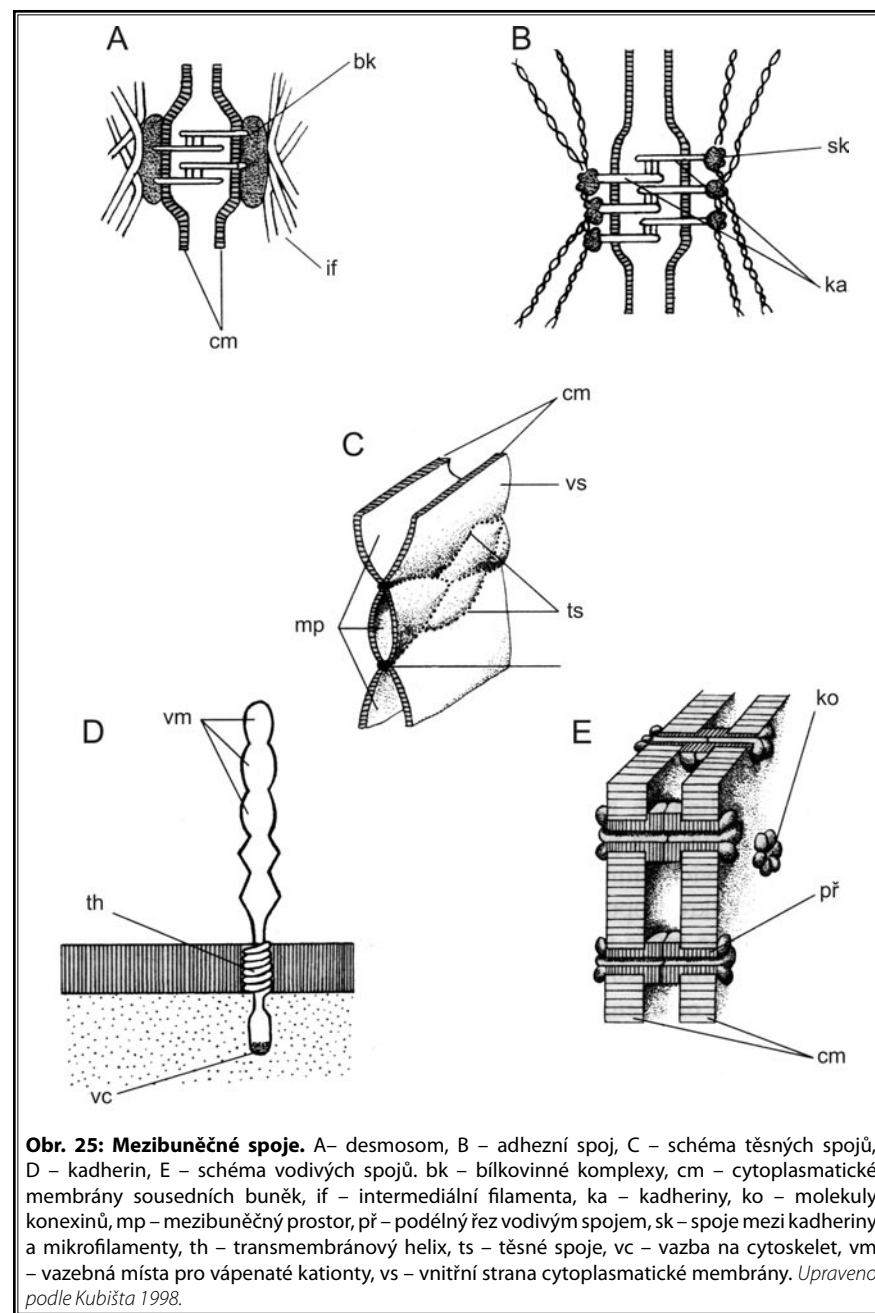
Obr. 24: Schéma agregátu proteoglykanu (vyskytuje se například v chrupavce). Na kyselinu hyaluronovou je připojen proteoglykan aggregan. Páteř aggreganu tvoří protein a na něj jsou připojeny sacharidy. Upraveno podle Lodish a kol. 2000.

Glykoproteiny mají také proteinové jádro, na ně jsou ale připojeny pouze oligosacharidy, a protein tedy tvoří podstatnou část molekuly. Fibronektin se vyskytuje ve vazivu, chondronektin v chrupavce, laminin je součástí bazálních lamin. Těmto glykoproteinům se také říká multiadhezivní proteiny, protože ve své struktuře mají motivy pro vazbu různých složek mezibuněčné hmoty a povrchových buněčných struktur a zajišťují tak jejich vzájemné interakce (a také to, že mezibuněčná hmota „drží pohromadě“). Laminin je heterotrimerní protein, který má místa pro vazbu heparansulfátu, kolagenů, integrinů i lipidů. Je součástí bazální laminy. Fibronektin má za úkol připojovat buňky ke kolagenu. Má na sobě místa pro vazbu kolagenů, integrinů, heparan sulfátu i dalších složek mezibuněčné hmoty.

Důležitým úkolem mezibuněčné hmoty a konkrétně zejména proteoglykanů je zásobování růstovými faktory. FGF („Fibroblast Growth Factor“) je navázán na heparansulfát, takže je chráněn před působením proteáz, které by ho jinak rozštěpily. Z vazby je uvolněn při degradaci proteoglykanu, která nastává při růstu, poranění nebo infekci a pak teprve funguje jako růstový faktor. FGF vázaný na syndekan může být prezentován také receptorům „svých vlastních“ buněk, tedy buněk, na kterých je přes onen syndekan připojen.

Spojení mezi buňkami a mezibuněčnou hmotou

Buňky se vážou k mezibuněčné hmotě hlavně pomocí integrinů, ale také pomocí selektinů nebo proteoglykanu syndekanu. **Integriny** jsou transmembránové proteiny, které mají α a β podjednotku. Existuje mnoho typů α a β podjednotek a společně vytvářejí různé integriny, které mají specifickou schopnost vazby k různým molekulám, například k fibronektinu, lamininu, kolagenu. Mají také schopnost přenášet signály do buňky. Obvykle jsou uvnitř buňky připojeny na cytoskelet (aktin nebo



Obr. 25: Mezibuněčné spoje. A – desmosom, B – adhezní spoj, C – schéma těsných spojů, D – kadherin, E – schéma vodivých spojů. bk – bílkovinné komplexy, cm – cytoplasmatické membrány sousedních buněk, if – intermediální filamenta, ka – kadheriny, ko – molekuly konexinů, mp – mezibuněčný prostor, př – podélný řez vodivým spojením, sk – spoje mezi kadheriny a mikrofilamenty, th – transmembránový helix, ts – těsné spoje, vc – vazba na cytoskelet, vm – vazebná místa pro vápenaté kationty, vs – vnitřní strana cytoplasmatické membrány. Upraveno podle Kubišta 1998.

intermediární filamenta). Integriny tvoří také strukturně specifické spoje – fokální adheze a hemidesmosomy.

Fokální adheze se vážou vně buňky na fibronektin a uvnitř buňky jsou integriny fokálních adhezí napojeny na aktin. Známa stresová vlákna fibroblastů jsou v kontaktu s fokálními adhezemi přes adaptorový protein vinkulin.

Hemidesmosomy jsou na bazálním povrchu epitelálních buněk a vážou se na bazální laminu, k proteinu lamininu. Poutají tedy epitely k základům – mechanicky je drží na površích těla a tělních dutin. Integriny hemidesmosomů jsou uvnitř buňky navázané na intermediární filamenta, například keratin.

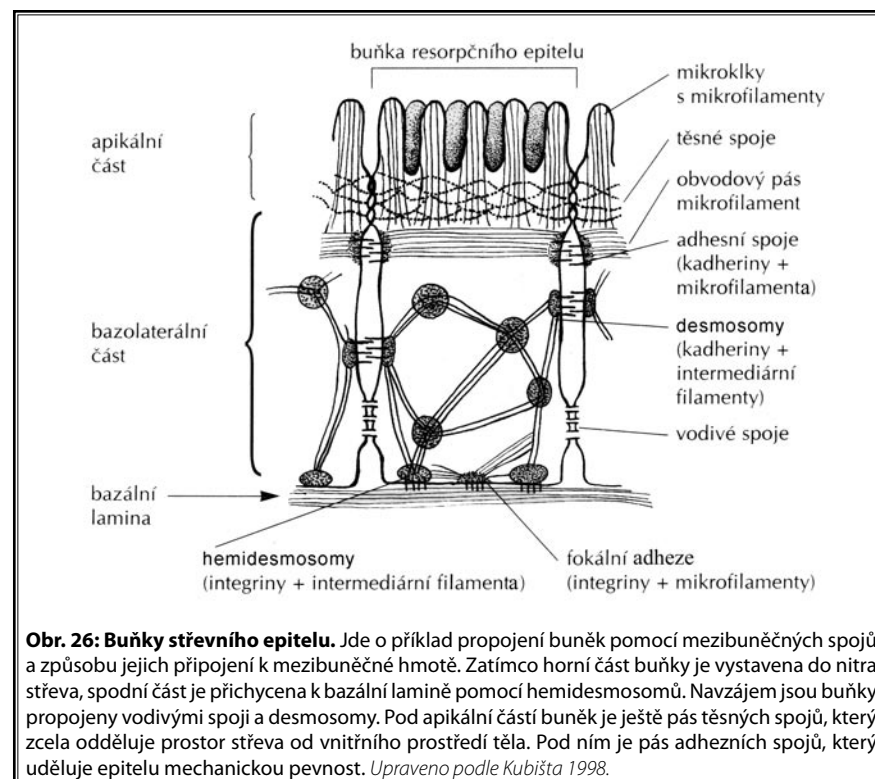
Deadhezivní faktory jsou molekuly, které jsou schopny narušit adhezi buněk k mezibuněčné hmotě. Umožňují tím migraci buněk, které byly původně k mezibuněčné hmotě přichyceny, například migraci keratinocytů k ráně v kůži. Uvádíme několik příkladů deadhezivních faktorů. **Dizintegriny** jsou peptidy schopné se vázat k integrinům, takže je kompetitivně vytěsní z vazby na komponenty mezibuněčné hmoty. **Metaloproteázy** jsou zvláštní skupinou proteáz (enzymů schopných štěpit proteiny), mají schopnost degradovat složky mezibuněčné hmoty. Ve svém aktivním centru obsahují atom přechodného kovu, proto ten metal v názvu. Dizintegriny i metaloproteázy mohou být složkami hadích jedů. **ADAM** (zkratka z anglického názvu „*A Disintegrin and Metalloprotease Domain*“). Jedná se o transmembránové glykoproteiny s aktivitou dizintegrinů a metaloproteáz, které se vyskytují na tělních buňkách, když je potřeba rozkládat mezibuněčnou hmotu. Tyto molekuly využívá například spermie při průniku do vajíčka, řada buněk migrujících během embryogeneze nebo bohužel i metastázy nádorů migrující po těle.

Spojení mezi tkáňovými buňkami

Spojení mezi buňkami mají různé funkce. Těsné spoje brání difúzi a prostupování tekutin skrz vrstvu epitelových buněk (střevní epitel). Adhezivní spoje a desmosomy drží sousední buňky mechanicky pohromadě. Vodivé spoje dovolují přímý přestup menších molekul mezi buňkami (typy mezibuněčných spojů viz **obr. 25**).

Na vzniku těchto spojení se podílí několik typů molekul. Jednak jsou to kadheriny, jednak selektiny, ale také imunoglobulinová superrodina. **Kadheriny** jsou transmembránové proteiny, které vážou stejného partnera, a to pouze v přítomnosti Ca^{2+} iontů, které stabilizují jejich konformaci. Umějí také přenášet signály dovnitř buňky. **Selektiny** jsou proteiny z rodiny lektinů, což jsou obecně proteiny schopné vázat se na sacharidy. Selektiny se také vážou na sacharidové složky buněk nebo mezibuněčné hmoty (glykosylované proteiny). **Imunoglobulinová superrodina** je skupina proteinů, která sdílí podobnost s imunoglobuliny (protilátkami). Imunoglobulinové domény dvou partnerů se vážou navzájem.

Těsné spoje („tight junctions“) tvoří zcela neprostupné spojení mezi dvěma buňkami, které se pásovitě táhne po celém obvodu buňky. Ve střevním epitelu slouží tyto spoje k úplnému oddělení prostoru střeva od mezibuněčného prostoru střevního epitelu. Látky vstřebávané z potravy tak nepronikají do krve a mízy přímo, ale



pouze aktivním transportem přes buňky střevního epitelu. Živiny jsou tedy z potravy přijímány selektivně.

Těsné spoje se vyskytují také mezi buňkami vnitřního epitelu žaludku nebo v pankreatu. V obou případech brání průniku agresivních látek do krve, v případě žaludku průniku HCl , v případě pankreatu průniku trávicích enzymů produkovaných žláзовým epitelem.

Těsné spoje se skládají ze dvou transmembránových proteinů, occludinu a claudinu. Tyto proteiny spolu tvoří řady, které se mezi sousedními buňkami pevně vážou navzájem. V cytosolu se těsné spoje také napojují na cytoskelet.

Vodivé spoje („gap junctions“) propojují cytoplasmy dvou sousedních buněk kanálem. Kanál (konexon) je tvořen z každé strany prstencem šesti molekul proteinu konexinu v membráně každé buňky a propustí částice velké 1, 2 nm. Znamená to, že ATP, signální molekuly nebo aminokyseliny mohou volně procházet. Vodivé spoje ale nejsou otevřené pořád, při zvýšené hladině Ca^{2+} v cytoplasmě se zavřou. Zvýšení hladiny Ca^{2+} totiž vždy znamená poplach nebo signalizuje poškození cytoplasmatické membrány. Buňky se tedy logicky uzavírají vůči poškozeným sousedům.

Vodivé spoje se uplatňují v elektrických synapsích, kdy dojde k přenosu akčního potenciálu mezi dvěma buňkami přímo. Přenos signálu v elektrických synapsích je rychlejší, protože nedochází ke zpomalení při vylití mediátoru do synapse a jeho vazbě na receptory.

Adhezní spoje („adhaerent junctions“) tvoří pásy na epiteliálních buňkách pod pásem těsných spojů. Jejich význam je ve fyzicky pevném spojení buněk navzájem. Jsou tvořeny kadheriny, k nimž se uvnitř buňky vážou aktinová vlákna. Právě toto propojení s cytoskeletem zajišťuje pevnost adhezních spojů a pevnost celého epitelu.

Desmosomy („desmosomes“) jsou knoflíkovité shluky kadherinů provázané navzájem. V buňce jsou tyto kadheriny napojeny přes další bílkovinné komplexy na keratiny (intermediární filamenta), což tomuto spojení také uděluje fyzickou pevnost. Desmosomy se také vyskytují na buňkách střevního epitelu, ale i dalších epitelů (kůže).

Otázky k zamyšlení:

Jaký je rozdíl mezi rýhováním, gastrulací a neurulací? U kterých skupin živočichů se s těmito procesy setkáváme a u kterých chybí?

Které buněčné typy vznikají z buněk neurální lišty?

Co znamená pojem „zárodečný list“? Co vede některé vědce k tvrzení, že neurální lišta je čtvrtým zárodečným listem?

Z jakého funkčního důvodu jsou příčně pruhované svaly tvořeny soubuními a ne jednotlivými buňkami?

Jakým způsobem se musí buňky změnit, aby mohly vykonávat specializované funkce?

Jak se liší zastoupení/relativní objem organel u buněk sekretorických, zásobních a krycích?

6.6. Vyšší rostliny (Embryophyta)

Vyšší rostliny jsou vlastně jen jednou z vnitřních větví velmi diverzifikované skupiny zelených řas – Streptophyta. V rámci streptofytní linie došlo nejméně dvakrát nezávisle na sobě ke vzniku mnohobuněčných skupin se složitou stavbou těla (parožnatky a vyšší rostliny). Kromě nich sem patří i jednodušší typy, např. spájkivky (Conjugatophyceae). Řada zástupců spájkivek, ale i jiných linií streptofyt, je dokonce jednobuněčných. Je zajímavé, že i u jednobuněčné řasy *Mesostigma* (nacházející se na samé bázi celé streptofytní skupiny) byly objeveny skupiny genů, které u vyšších rostlin zajišťují vznik trojrozměrné struktury jejich pletiv. K čemu tyto geny (které byly později užitečné při vzniku mnohobuněčnosti) slouží jejich jednobuněčným nositelům, je však stále ještě záhadou.

Evoluce mnohobuněčnosti u streptofyt

Jak bychom intuitivně očekávali, nejbližšími příbuznými vyšších rostlin jsou ty stavbou nejsložitější streptofytní řasy – právě **parožnatky** (Charales). Parožnatky

můžete nalézt i v našich čistých vodách, neznalý člověk by je mohl velmi snadno považovat za zástupce krytosemenných rostlin. Přesto jejich mnohobuněčnost vznikla nezávisle na vyšších rostlinách a zdánlivá podoba parožnatků a vyšších rostlin je pouze povrchní. Parožnatky mají **složitou mnohobuněčnou stélku** diferencovanou na různé orgány (rhizoidy, článkovaný stonek s větvemi). Růst jejich stélky je vrcholový a je zajišťován jedinou buňkou (podobně je tomu i u mechorostů). Tato tzv. **terminála** odděluje vždycky jednu článkovou a jednu uzlinovou buňku. Buňka uzlinová se dál dělí na základy bočních větví, článková jen roste do délky a dosahuje až několika centimetrů. Nejsložitějším orgánem na těle parožnatků jsou komplexně stavěné mnohobuněčné pohlavní orgány. Stěny samičích pohlavních orgánů dokonce zajišťují dočasnou ochranu zygoty.

Základní pobídkou pro vznik řádově složitějšího tělního plánu **vyšších rostlin** však patrně byl až jejich **přechod z vody do suchozemského prostředí**. Na souš vystoupivši rostliny se rázem musely začít vypořádávat s celou řadou dosud „neznámých“ problémů: hospodaření s vodou, nutnost tělní opory, potřeba ochrany před přímým slunečním zářením apod. Neefektivnější řešení jim umožnila jejich mnohobuněčná podstata a s ní přímo související možnost široké diferenciace buněk, pletiv a celých orgánů. Vznikla krycí pletiva, která zabraňují zbytečným ztrátám vody, regulují výměnu plynů a chrání rostlinu před nepříznivými vlivy vnějšího prostředí. Došlo ke vzniku podpůrných a vodivých pletiv držících celou rostlinu vzpřímeně a rozvádějících vodu, organické i anorganické látky po celém jejím těle. Vytvořily se také kořeny (nebo rhizoidy mechorostů), jež ukotvují stále složitější nadzemní části v podkladu a čerpají z půdy potřebnou vodu a v ní rozpuštěné živiny. V neposlední řadě se postupně vyvíjely stále složitější reprodukční orgány, jejichž úkolem je efektivnější výživa, ochrana a šíření potomstva. Postupně začalo být na souši stále více „přeplněno“ a možná i v důsledku silící konkurence o světlo došlo k opakovanému vzniku struktur specializovaných na efektivnější fotosyntézu – listů. Souhrnně tedy můžeme říci, že mnohobuněční předci vyšších rostlin skutečně nejspíš vznikli ve vodě, k zásadnímu nárůstu složitosti jejich těla však došlo až na souši.

Pokud chceme porovnávat tělní stavbu jednotlivých skupin vyšších rostlin, je třeba pamatovat, že můžeme mít co do činění s vývojově neporovnatelnými strukturami. Organismus každé vyšší rostliny se totiž, obrazně řečeno, „rozpadá“ do dvou víceméně nezávisle fungujících mnohobuněčných těl, totiž **gametofytu** a **sporofytu** (u ostatních streptofyt toto střídání neprobíhá, mají jen gametofyt). Tento fenomén pravidelně se střídající pohlavní haploidní (gametofyt) a nepohlavní diploidní (sporofyt) generace se obecně nazývá rodozměna (metageneze) a nejtýpističtější je vyvinut právě u vyšších rostlin. Jednotlivé linie vyšších rostlin šly různými cestami rozvoje či redukce stavby obou generací a jejich vzájemných vztahů – u třech bazálních skupin (jatrovky, mechy, hlevíky) převažuje gametofyt, zatímco ostatní vyšší rostliny šly cestou postupné redukce gametofytu a zesložňování sporofytu (o tom více v **ráměčku 7.A**).

Mechorosty, parafyletická skupina reprezentovaná třemi nezávislými liniemi na bázi celé skupiny vyšších rostlin (jatrovky, mechy, hlevíky), se vyznačují bezesporu nejjednodušší tělní stavbou. Z důvodů jejich obecně podobné tělní stavby si všechny tři skupiny probereme pohromadě. Jak již bylo řečeno, převažujícím stádiem je gametofyt (vlastní zelená rostlinka, kterou znáte třeba z lesa). Ten je typicky diferencován na rhizoidy (analogie kořenů), kauloid (analogie stonku) a fyloidy (analogie listů), přičemž všechny tři orgány jsou složeny z omezeného počtu nepříliš diferencovaných buněčných typů. Mechorosty také většinou postrádají jakákoliv specializovaná vodivá pletiva a transport vody je zajišťován převážně vedením po jejich komplikovaně zbrzděném povrchu (výjimkou jsou například ploníky). Tělní organizace některých mechorostů však může být i značně odlišná od výše popsaného schématu. Dokazují to například lupenité jatrovky (ze skupiny kolem známé porostnice – *Marchantia*), jejichž stélky sice vůbec nejsou diferencované na kauloid a fyloidy, avšak vnitřní stavba jejich „lupenu“ je jednou z nejsložitějších mezi mechorosty vůbec (diferenciace na dýchací, fotosyntetická a zásobní pletiva). Po splynutí gamet vyrůstá přímo na samičím gametofytu většinou nezelený (výjimkou jsou hlevíky) sporofyt, který je uzpůsoben v zásadě jedinému úkolu – vytvořit haploidní spory a jejich pomocí se rozšířit na co největší vzdálenost. Přestože bývá sporofyt mechorostů právě kvůli své výživové závislosti na gametofytu pokládán za jakousi „podřadnou“ strukturu, jeho tělní stavba (především stavba samotné výtrusnice) může být překvapivě komplikovaná (například sporofyty mechtů mají na svém povrchu průduchy).

U všech **cévnatých rostlin** (Tracheophyta, tj. celý zbytek vyšších rostlin bez mechorostů) již drtivě převažuje stádium sporofytu, který dosáhl mnohem komplikovanější stavby a pokročilejší diferenciace (včetně dobře rozvinutých vodivých pletiv). V následujících kapitolách pomineme některé drobnější odchylky v tělní stavbě a fungování dvou bazálních skupin cévnatých rostlin, plavuní a kapradin (včetně přesliček), a zaměříme se na popis stavby a fungování mnohobuněčného těla u klíčové skupiny vyšších rostlin – **rostlin semenných** (Spermatophyta).

Embryogeneze a další vývoj rostlin

Na začátku uvažování o vývoji rostlin je důležité si uvědomit, že na rozdíl od živočichů je embryogeneze rostlin pouze jakýmsi „prvním stupněm“ vzniku jejich mnohobuněčného těla. Vyvinuté rostlinné embryo (tj. embryo ve zralém semeni) ještě neobsahuje základy všech budoucích orgánů a konečná podoba daného jedince je určena až dalším růstem po vyklíčení. A protože růst rostlin je většinou neukončený, podoba jejich těla se může výrazně měnit během celého života rostliny. Konkrétní průběh růstu je do značné míry ovlivňován okolním prostředím (např. světlem, teplotou), což stojí za obrovskou morfologickou **plasticitou** rostlin. Rostlina během růstu může do značné míry měnit nejen podobu svých orgánů, ale i jejich počet (vzpomeňte si například na zcela odlišně vypadající suchozemskou a vodní formu rdesna obojživelného, *Persicaria amphibia*). S rozsáhlým postembryonálním vývo-

jem také souvisí fakt, že zárodečná buněčná linie se u rostlin nevytváří a rozmnožovací buňky (v případě sporofytu jsou to spory) vznikají až v průběhu diferenciace pohlavních orgánů (např. květy krytosemenných).

Vraťme se ale nejprve k oné počáteční fázi vzniku mnohobuněčného rostlinného těla, kdy se vytváří embryo. Také u rostlin začíná vývoj embrya splynutím gamet – gamety však nevznikají přímo z vlastního rodičovského těla (tj. sporofytu), ale produkuje je již dříve zmiňovaný gametofyt (pylová láčka a zárodečný vak). Gametofyt semenných rostlin je však zcela uzavřen v těle sporofytu a vše navenek vypadá, jako by sporofyt přímo produkoval další sporofyty (viz také **rámeček 7.A**). U **krytosemenných rostlin** (Magnoliophyta) je důležitým jevem **dvojit oplození**. Jedno spermatické jádro pylové láčky oplodní vaječnou buňku a vzniká diploidní zygota, druhé spermatické jádro splývá s jádrem zárodečného vaku za vzniku triploidního endospermu. Vznik endospermu však není oplozením v pravém slova smyslu. Nepodílí se na vzniku zygoty, ale slouží pouze k vyživování vyvíjejícího se embrya.

Zygota vzniklá splynutím samčí a samičí gamety se mitoticky dělí a ve stádiu asi 100 buněk jsou již založeny první důležité orgány – zárodek kořene, nadzemní části (prýtu), vodivých pletiv i děloh. Základní polarizace rostlinného těla na nadzemní a podzemní část tedy vzniká velmi brzy (určuje to již první asymetrické dělení zygoty na dvě nestejně buňky). Embryo má nyní díky základům děloh tvar srdce. Buňky se dále dělí a diferencují, zralé embryo (připravené na vznik semene) má pak vytvořenou osu (hypokotyl, kořínek) a děložní listy a je obklopeno mimozárodečnými pletivy (endosperm, obaly).

Embryogeneze rostlin probíhá uvnitř mateřského organismu, proto mohou být samičí gamety malé a nemusí obsahovat téměř žádné živiny (analogie např. se savci). Při embryogenezi rostlin nedochází k žádným větším morfogenetickým pohybům a rostlinné buňky díky přítomnosti buněčné stěny nejsou schopny migrovat. Díky stabilní vzájemné pozici jednotlivých buněk vůči sobě hraje při vytváření podoby jejich pletiv výraznou roli také **směr dělení** buněk.

Jednotlivé buňky v rámci rostlinného těla nemají tak širokou paletu možností mezibuněčné komunikace, kterou nalézáme u živočichů. Klíčovou roli zde hraje chemická komunikace v čele se skupinou látek zvaných **fytohormony**. Fytohormony, na rozdíl od hormonů živočišných, ovlivňují širší paletu různých procesů (nejsou tolik specializované) a v závislosti na jejich konkrétním obsahu a vzájemném poměru v daném pletivu mohou tentýž proces ovlivňovat i zcela odlišnými směry (jednou pozitivně, jindy negativně). U rostlin ve vývoji převládá poziční informace, asi je to dáno faktem, že buňky necestují. Hodně také záleží na interakci se sousedními buňkami (například ztráta kontaktu se sousedy často vede k dediferenciaci na meristém).

Embryogeneze semenných rostlin je ukončena vznikem **semene**, které obsahuje velmi málo vody a je připraveno k přečkání nepříznivých podmínek a k šíření druhu na nová místa. Další vývoj pokračuje, když semeno začne klíčit. Nejprve probíhá příjem vody (bobtnání). Prodlužuje se osa zárodku, což se navenek projevuje ob-

jevením radikuly (klíčku). Metabolická aktivita klíčícího semene prudce vzrůstá. Klíčovou roli v určování další podoby rostlinného těla pak přebírají specializovaná dělivá pletiva – **meristémy**. Rostlinných meristémů existuje několik typů. V první fázi růstu „pracují“ především vrcholové (apikální) meristémy, které se nacházejí na špičkách kořenů a ve vzrostných vrcholech prýtlů. Apikální meristémy se skládají ze skupiny iniciál, dělivých buněk. Tyto buňky se vždy asymetricky rozdělí tak, že vznikne jedna iniciála a jedna buňka, která se po omezeném počtu dělení již diferencuje. Tím dává vznik diferencovaným rostlinným pletivům a orgánům. Vznik prýtlů probíhá tak, že se v pravidelných intervalech tvoří články (internodia) a mezi nimi uzliny (nody), které se vyvinou v listy, větve či květy. Vrcholové meristémy musí být chráněny – stonkové meristémy jsou zakryty základy listů, ty kořenové chrání kořenová čepička (kalyptra). Činnost vrcholových meristémů doplňují i vmezežené (interkalární) meristémy zajišťující například dlouhivý růst stébel trav (nacházejí se v jejich kolénkách). Další vývoj nahosemenných a části krytosemenných (dvouděložných) rostlin výrazně ovlivňují **sekundární meristémy**, které zodpovídají především za druhotné tloustnutí jejich stonků. Nejznámější jsou kambium v cévních svazcích, které tvoří sekundární dřevo a lýko, a felogén, který tvoří pod povrchem stonku feloderm a korek. Je zajímavé, že sekundární meristémy vznikají z diferencovaných buněk, jež znovu získaly schopnost dělit se.

Vzájemná poloha rostlinných orgánů je dokonce tak volná, že různé orgány mohou vznikat i na místech, kde bychom jejich výskyt „normálně“ neočekávali – takto vzniklé orgány pak označujeme jako adventivní (například adventivní kořeny vznikající na stonku nebo dokonce celé adventivní pupeny na listech tlusticovitě rostliny *Kalanchoe*). Pro rostliny je také typická výrazná schopnost **regenerace** po poranění – poraněná část může být nahrazena dělením dediferencovaných buněk přímo v ráně, případně může vzniknout celý orgán z blízkého latentního (spícího) pupenu nebo i z nově vytvořeného pupenu adventivního.

Podstata fungování rostlinného těla

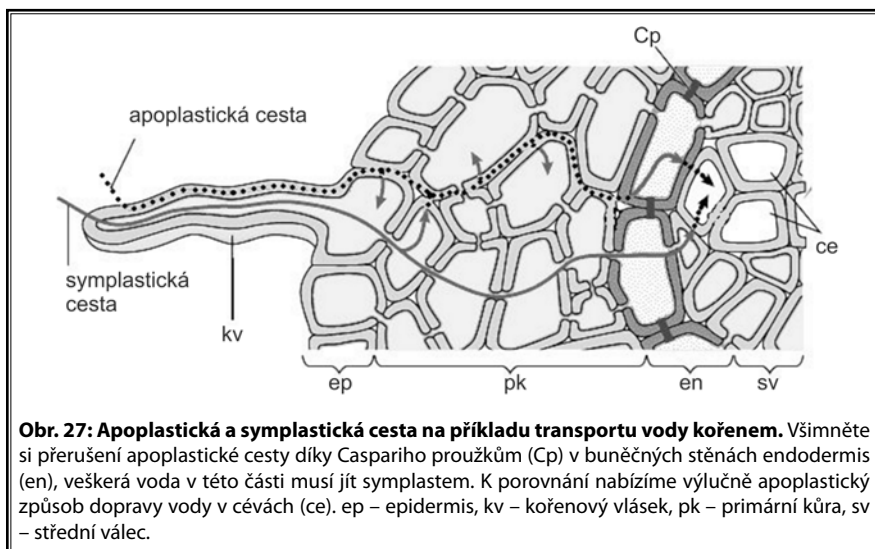
V principu musí rostlinné tělo zajišťovat svým buňkám stejné potřeby jako jiná mnohobuněčná těla – stálé prostředí, přísun živin a odstraňování odpadních látek. Jistě ale víte, že stavba a fyziologie rostlinného těla je jiná než u těl živočišných. Vyplývá to z několika základních rozdílů mezi rostlinami a živočichy. Především, rostliny jsou organismy **autotrofní**, takže nepotřebují trávicí soustavu jako heterotrofní živočichové. Rostliny jsou organismy sesilní (přisedlé), nemají tedy orgány pohybu. Chybějící možnost pohybu rostliny zřejmě částečně kompenzují možností **neukončeného růstu** – predátorovi sice neutěchou, ale po jeho zásahu mohou zase dorůst. Rostliny také nemají oběhovou soustavu v pravém slova smyslu. Jejich xylém vede vodu a minerální látky z místa příjmu – kořenů, floém naopak produkty fotosyntézy z místa jejich vzniku, tedy z listů. Neexistuje tedy žádný cyklus oběhových tekutin. Rostliny také nemají nic podobného nervové soustavě. Řízení celého organismu je **hormonální**. Pozor, rostliny nemají žádné specializované žlázy s vnitřní sekrecí,

6.B Jak jsou rostlinné buňky propojeny. Přestože rostliny nemají vyvinutou oběhovou soustavu, jak ji známe u živočichů, jejich jednotlivé buňky spolu musí komunikovat, vyměňovat si informace a různé látky. Tuto důležitou úlohu zajišťují v rostlinných pletivech dva spojitě systémy vzájemně oddělené plasmatickou membránou – apoplast a symplast. Začneme **symplastem**, neboť tímto termínem označujeme propojení cytoplasmy takřka všech buněk rostlinného těla. Ten je zajištěn pomocí zvláštních struktur – **plasmodesmat**. Jsou to mezibuněčné kanály vystlané cytoplasmatickou membránou, které umožňují transport mnoha různých molekul (proteinů, ale třeba i mRNA). Středem plasmodesmy prochází výběžek endoplasmatického retikula – desmotubulus. Jím zřejmě probíhá transport látek vázaných na membrány. Důležité je, že plasmodesma je v případě potřeby možné uzavřít, a ohroženou část pletiva tak rychle izolovat (například pomocí rychlého zvýšení hladiny Ca^{2+} signalizující poškození buněk). Modifikací plasmodesmů vznikají otvory, jimiž jsou propojeny sítkovice, základní součást lýka. Transport asimilátů v lýku tak vlastně také probíhá symplastickou cestou.

Oproti tomu **apoplast** zahrnuje oblasti vně vlastních buněk, tedy systém buněčných stěn a mezibuněčných prostor. Na tomto místě je dobré zmínit, že termín buněčná stěna může být do jisté míry zavádějící, protože se nejedná o žádnou nepropustnou „zed“ ale právě naopak o porézní síťovitou strukturu, která mezi svými fibrilami vytváří prostupný labyrint úzkých kanálků (blíže viz **kap. Rostlinná pletiva**). Díky této zvláštní stavbě jsou její vlastnosti analogické tkanině podobné knotu – voda se zde silně drží přilnavostí (adhezí) a s ní související kapilární vzlinavostí. Pak již stačí, aby na jednom místě souvislého systému „nasáklých“ buněčných stěn došlo k úbytku vody (například vypařováním na povrchu listu), a voda se dává do pohybu. V této souvislosti je dobré zmínit, že s apoplastem přímo souvisí i vnitřní prostory cév a cévic (jak jsme si říkali, jsou tvořeny mrtvými buňkami, z nichž zbyly právě jen buněčné stěny a vnitřní „duté“ prostory). Transport vody a dalších látek xylémem je tak vlastně pouze speciálním případem apoplastického transportu.

Až dosud jsme však mluvili pouze o vlastnostech primární buněčné stěny. Důležité však je, že v případě impregnace buněčné stěny některými látkami (především ligninem či suberinem) se z původně porézní stěny stává skutečná neprůchodná „zed“. Toho se využívá například v kořeni, kde buňky endodermis, vybavené tzv. Caspariho proužky (suberinem silně impregnované části buněčných stěn), znemožňují apoplastický průchod přijímaných látek dovnitř kořene, k cévním svazkům. Do středního válce se dostanou pouze ty látky, které projdou přes membránu dovnitř buněk endodermis – rostlina si tak důkladně hlídá, které přijímané látky si pustí do těla. Viz též **obr. 27**.

hormony vznikají na různých k této činnosti nijak nesespecializovaných místech rostlinného těla. Funkční propojení celého organismu je zajištěno dvěma vzájemně se doplňujícími systémy – apoplastem a symplastem (viz **rámček 6.B**). Signalizace u rostlin se odehrává právě skrze tato propojení. Odpadní produkty metabolismu rostliny většinou nevylučují mimo tělo, ale dále je využívají nebo ukládají do **vakuol**. Nemají tedy specializované vylučovací orgány. Jaké orgány rostliny vlastně mají? Když se podíváme na typickou krytosemennou rostlinu, vidíme kořeny, které ji upevňují v substrátu a slouží k příjmu vody a minerálních látek. Stonek nese a pro-



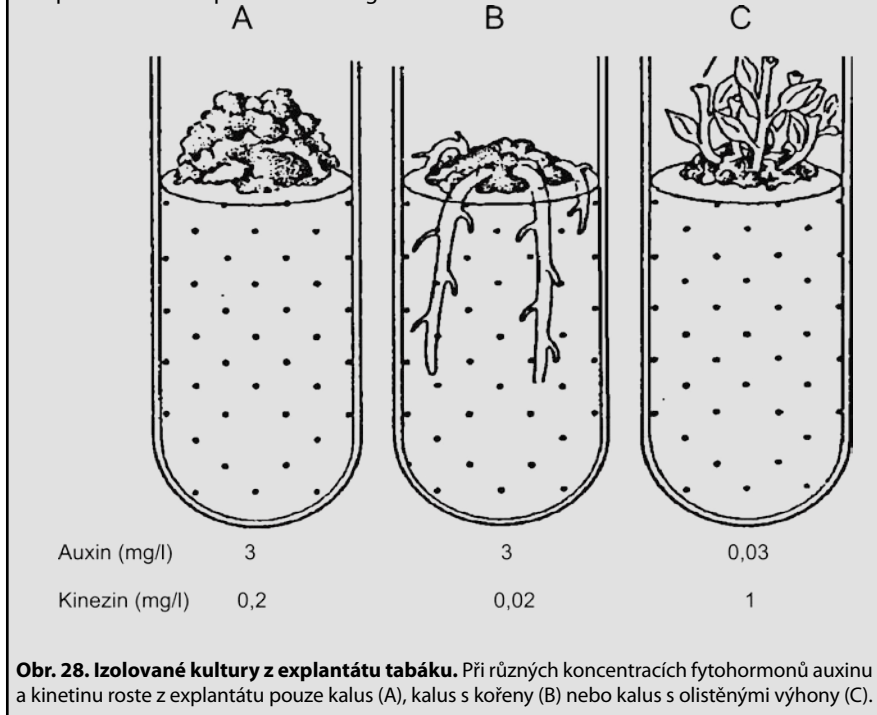
pojuje všechny rostlinné části. Listy jsou orgány fotosyntézy a průduchy v listech regulují pohyb vody a umožňují příjem a výdej plynů. Květy a plody jsou orgány rozmnožovací.

Rostlinná pletiva

Počet typů buněk je u rostlin řádově nižší než u živočichů, a tak i stavba jejich pletiv a celého těla je mnohem jednodušší. Mezi viditelné znaky diferenciace rostlinných buněk patří především změna tvaru, míra a charakter ztloustnutí jejich buněčných stěn (viz dále), rozrůznění jejich plastidů (zelené chloroplasty, barevné chromoplasty, zásobní amyloplasty), velikost vakuoly či vzácně i zánik jádra (u sítkovic). Díky nižší míře diferenciace také mnoho buněk v rostlinném těle zůstává totipotentních (viz výše zmíněné případy regenerace a také **rámeček 6.C**). Proto je mezi rostlinami tak oblíbené nepohlavní rozmnožování, je totiž pro ně velmi snadné.

Rostlinná pletiva jsou tvořena buňkami společného původu, které mohou, ale nemusí být jednoho typu. Mezi **jednoduchá pletiva**, tvořená jedním typem buněk patří parenchym, kolenchym a sklerenchym. **Parenchym** se skládá z tenkostěnných buněk (mají pouze primární buněčnou stěnu), mezi nimiž bývají často vyvinuty mezibuněčné prostory. Známé příklady parenchymu jsou palisádový a houbovitý parenchym v listech nebo aerenchym vodních rostlin s velkými mezibuněčnými prostory vyplněnými vzduchem. Parenchymatická pletiva mají funkci metabolických center (fotosyntetizující buňky), dále funkci zásobní, provětrávací (např. již zmíněný aerenchym), absorpční i vylučovací. **Kolenchym** se skládá z buněk s nerovnoměrně ztlustlými primárními buněčnými stěnami – v rozích či po celých stranách. Protože jsou ztlustlé jen plastické primární stěny, mohou se kolenchymatické buňky protahovat ve směru růstu orgánu. Jeho funkce je zpevňovací, mechanická.

6.C Co všechno dokáže rostlinná buňka. Možnosti totipotence rostlinné buňky nám nelze ilustrovat různými „kejkly“, které můžeme provádět s izolovanými pletivy i jednotlivými buňkami rostlin v experimentálních podmínkách. Již dávno se zjistilo, že pokud vyjmeme z těla dospělé rostliny část diferencovaného pletiva (tzv. explantát), můžeme ho dále pěstovat a rozmnožovat, pokud máme k dispozici vhodné živné médium (kromě základních živných látek musí obsahovat především některé fytohormony). Důležité je, že diferencované pletivo nepokračuje v dalším přirůstání ve své původní podobě, ale na jeho povrchu se začne tvořit nediferencovaná masa neorganizovaně se dělících buněk – **kalus**. Kalus je možné přenášet na nová média, dále pěstovat a množit. Nejzajímavější však je, že pomocí jednoduchých manipulací s obsahy a poměry základních fytohormonů můžeme „donutit“ chaoticky fungující kalusovou hroudu, aby začala vytvářet jednotlivé rostlinné orgány (kořeny, listy, květy atd.). A co více, za určitých podmínek může na kalusu vzniknout somatické embryo a z něj celá nová rostlina. Známe i případy, kdy například z jediné pokožkové buňky byla v experimentálních podmínkách regenerována celá nová rostlina.



Sklerenchym je tvořen buňkami s rovnoměrně ztlustlými buněčnými stěnami, jejichž součástí je i sekundární buněčná stěna (často s výrazným obsahem ligninu). Sklerenchymatické buňky jsou většinou mrtvé. Funkce sklerenchymu je rovněž oporná, jako příklad mohou sloužit sklerenchymatická vlákna v cévních svazcích.

Jednodušší typy pletiv se organizují do složitějších soustav pletiv zaměřených na plnění konkrétních funkcí. Mezi **krycí pletiva** patří pokožka nadzemní (**epidermis**) a podzemní (**rhizodermis**) části rostliny. Pokožku tvoří buňky ploché, většinou bez chloroplastů, chráněné kutikulou. Součástí pokožky jsou také průduchy a různé povrchové struktury – trichomy a emergence. Typické krycí trichomy bývají většinou tvořeny mrtvými buňkami (mrtvé buňky vyplněné vzduchem plní lépe svou ochrannou funkci), naopak specializovanější typy trichomů mohou zůstat živé (například žlaznaté trichomy nebo žahavé trichomy kopřivy). Emergence jsou na rozdíl od trichomů tvořeny i podpokožkovými pletivy (například tentakule rosnatek nebo trny růží).

Pletiva vodivá, tedy cévní svazky, představují anatomicky nejsložitější typ rostlinných pletiv. Skládají se ze dvou základních částí – xylému (dřevní části) a floému (lýkové části). **Xylém** (dřevo) transportuje vodu a minerální látky od kořenů do prýtu. Tento proud je poháněn především transpirací (odpařováním) vody průduchy. Xylém tvoří u krytosemenných rostlin širší cévy (tracheje) a užší cévice (tracheidy), u nahosemenných rostlin se vyvíjejí pouze cévice. Cévy i cévice se skládají z mrtvých buněk, přičemž cévy jsou tvořeny buňkami s rozpuštěnými přepážkami, ze kterých zbyla jen speciálně ztlustlá buněčná stěna, jakési potrubí. U cévic zůstávají zachovány proděravělé mezibuněčné přepážky. **Floém** (lýko) slouží k transportu fotosyntetických produktů (především cukrů) z listů do místa spotřeby nebo uložení. Je tvořen sítkovicemi, živými buňkami s proděravělými příčnými stěnami, a průvodními buňkami, které mají za úkol vyživovat bezjaderné sítkovice. U plavuní, kapradin a nahosemenných rostlin nalezneme místo sítkovic poněkud odlišné sítkové buňky. Jak xylém, tak floém obsahují kromě výše popsaných vodivých elementů i další buňky – parenchymatické průvodní pletivo a také pevné sklerenchymatické provazce.

Další funkční typy pletiv již nebývají tak snadno vymezené (jako každé „škátlukování“ v biologii je i zde popisované dělení pletiv umělé) a bývají proto často shrnovány do nesourodé skupiny **základních pletiv**. Stavba základních pletiv bývá většinou jednoduchá, často jsou tvořeny pouze určitým způsobem specializovanými buňkami parenchymu (například se zvýšeným obsahem chloroplastů, amyloplastů apod.). Mezi nejvýraznější typy základních pletiv patří asimilační pletiva (vnitřní vrstvy listu – listový mezofyl), zásobní (v rozličných zásobních orgánech rostlin) a provětrávací (aerenchym především v různých orgánech mokřadních rostlin). Mezi základní pletiva se řadí i jednotlivé buňky (nebo jejich menší shluky) konkrétně uzpůsobené k plnění nějaké zvláštní funkce (například mléčnice produkující latex, zpevňovací sklereidy, apod.) Někdy se zvláště vypadajícím jednotlivým buňkám říká idioblasty.

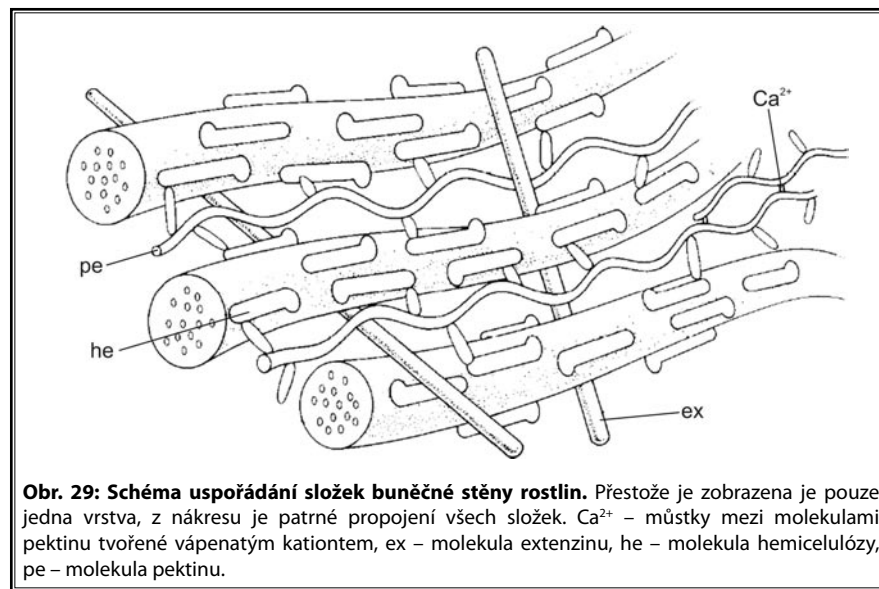
Až dosud jsme hovořili o pletivech sestávajících z diferencovaných buněk. Aby byl náš výčet kompletní, měli bychom na tomto místě znovu připomenout také pletiva nerozlišených dělivých buněk zajišťující vznik nových struktur a orgánů – **meristémy**.

Mezibuněčná hmota rostlin

Mezibuněčná hmota u rostlin – jinak též řečeno buněčná stěna – slouží stejným účelům jako mezibuněčná hmota živočichů (viz **kap. 6.5.**), i když je složena z jiných makromolekul. Buněčná stěna rostlin spojuje buňky do tkání (zde zvaných pletiva), slouží jako signál k růstu a dělení a zajišťuje tvar rostlinných orgánů. Je dynamickou strukturou, nikoli pouze mrtvou hmotou.

Buněčná stěna musí odolávat turgoru (tlaku buňky), čemuž napomáhá její uspořádání. Vrstvy celulóзовých vláken jsou zapuštěné ve hmotě tvořené pektinem a hemicelulózou. Buněčná stěna je natolik porézní, že propustí molekuly rozpustné ve vodě, takže se mohou dostat k receptorům na povrchu buněk. Větší proteiny jí ale nemohou volně procházet, proto patří rostlinné hormony mezi malé ve vodě rozpustné molekuly. Buněčná stěna je nejtvrdější v místech růstu – meristémích. Nové buňky jsou pokryty tenkou primární buněčnou stěnou, která je ještě značně plastická, takže mladá buňka může růst do délky. Po ukončení jejího růstu se pouze u některých buněk může tvořit silnější sekundární buněčná stěna, která je tvořena více vrstvami s větším zastoupením celulózy. V následujících odstavcích jsou vyjmenovány základní složky buněčné stěny rostlin.

Celulóza je polysacharid složený z molekul glukózy. Tyto molekuly jsou k sobě navázány vazbou β (1-4) a jsou seřazeny za sebou do dlouhého jednoduchého vlákna. Molekuly celulózy spolu tvoří fibrily, v nichž jsou pevně svázány množstvím vodíkových můstků. Celulózové fibrily jsou uspořádány v jedné vrstvě paralelně, ale v jednotlivých vrstvách různými směry. Primární buněčná stěna obsahuje několik



vrstev celulóзовých fibril, každá další vrstva sekundární buněčné stěny obsahuje jednu vrstvu celulóзовých fibril.

Hemicelulóza je také tvořena molekulami glukózy spojenými vazbou β (1-4), ale její řetězce jsou rozvětvené. Propojuje navzájem celulózové fibrily, k nimž je asociována vodíkovými můstky.

Pektin je gelovitý polysacharid složený z negativně nabitých monosacharidů. Má schopnost vázat ionty a velké množství vody. Je obsažen v buněčné stěně i ve střední lamelle, která spojuje buňky k sobě. Pektin dává gelovitou konzistenci buněčné stěně rostlin, ale i našim ovocným marmeládám. Izolovaný pektin se v želírovacím cukru také do marmelád přidává.

Extenzin je glykoprotein s velkým zastoupením aminokyseliny hydroxyprolinu. Protein je na hydroxyprolinu i serinu hojně glykosylovaný a přispívá k hydrataci buněčné stěny.

Kromě výše zmíněných stálých složek mohou být vlastnosti stěn některých specializovanějších buněk výrazně pozměněny ukládáním dalších látek, z nichž nejvýznamnější jsou lignin, kutin a suberin. **Lignin** je polymer tvořený deriváty fenolu. Dává buněčné stěně tvrdost a odolnost proti tlaku. Zpevňuje hlavně cévní svazky (xylém) a je tudíž hojně obsažen hojně ve dřevě. Jeho další důležitou vlastností je špatná stravitelnost (strávit fenol není jednoduché), chrání proto rostliny proti patogenům a býložravcům. **Kutin** a **suberin** jsou složité polymery skládající se z mastných kyselin, hydroxykyselin a fenolů. Jejich zásadní vlastností je hydrofobní charakter proto se ukládají do buněčných stěn tam, kde je potřeba zabránit průchodu či úniku vody, tedy zejména v krycích pletivech – ať už v pokožce (kutin), nebo sekundárně vznikající korkové vrstvě (suberin).

Otázky k zamyšlení:

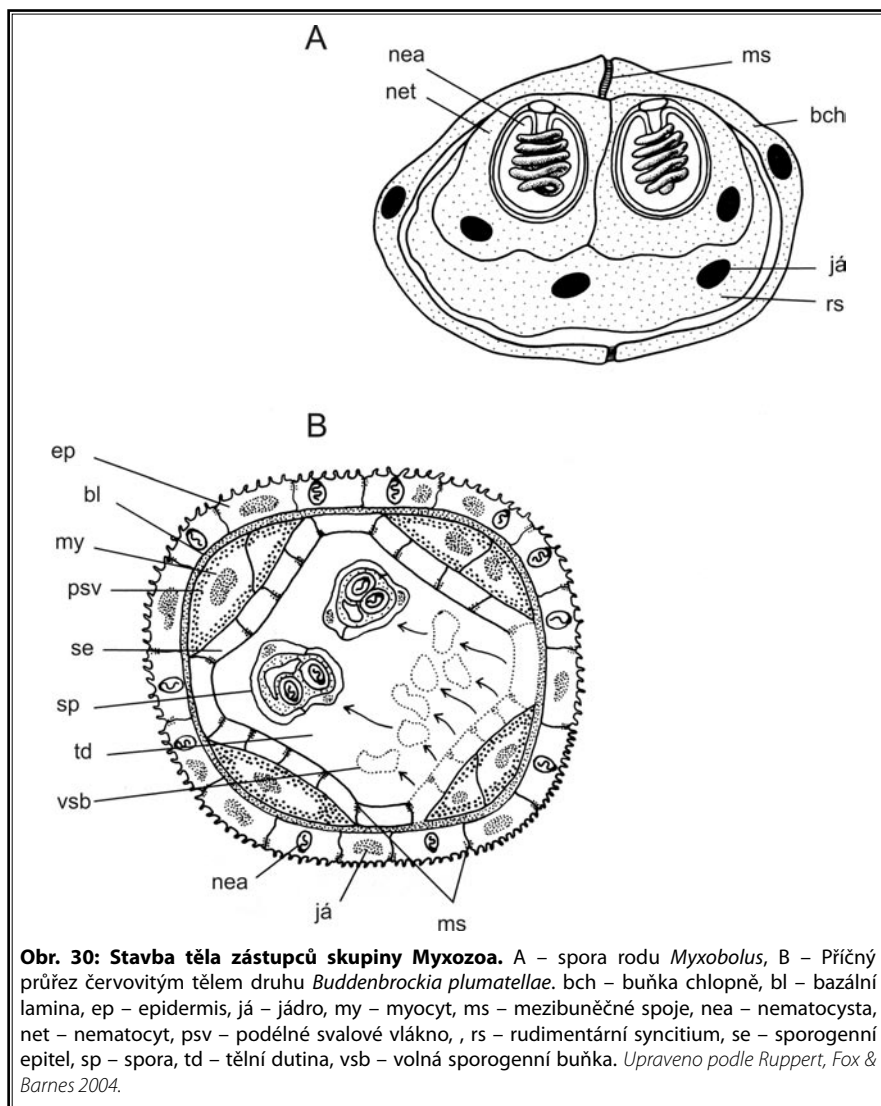
U jaké ekologické skupiny rostlin jsou redukována mechanická pletiva?

Kde byste v rostlinném těle hledali buňky jiných organismů?

7. ZÁNİK MNOHOBUNĚČNOSTI A DEDIFERENCIACE BUNĚK

Mnohobuněčnost přináší svým nositelům kromě řady výhod i určité **nevýhody**. Zřejmě hlavní nevýhodou je nutnost přerozdělování energie v rámci mnohobuněčného těla. Část energie, kterou by jednobuněčný organismus mohl využít pro rozmnožování, musí totiž mnohobuněčný organismus vždy investovat do ontogeneze, diferenciac buněk apod. Zvláště v případech dobrovolné smrti velkých částí těla (např. dřevní hmoty u rostlin) nebo výrazných ontogenetických přestaveb (např. vývoj v kukle hmyzu) bývá ztráta energie výrazná. Mnohobuněčné organismy se proto obecně rozmnožují na jednotku váhy pomaleji než jednobuněčné organismy. Z toho vyplývá, že za určitých okolností je pro organismus výhodnější být jednobuněčný. Podle toho, že mnohobuněčné organismy nad těmi jednobuněčnými na Zemi ani zdaleka neztřížily (i když zde pravděpodobně dominují), lze usuzovat, že takových okolností je celá řada. Lze si též představit, že existují podmínky, kdy se mnohobuněčným organismům vyplatí snižování komplexity těl, popř. úplná ztráta mnohobuněčnosti a **sekundární vznik jednobuněčných organismů**. Takové podmínky panují např. v prostředí bohatém na živiny s vysokou konkurencí o zdroje snadno dostupné potravy. Tento popis odpovídá vnitřku těl jiných organismů (musíme ovšem brát v potaz imunitu, kterou disponuje každý organismus). A skutečně, se sekundárním snižováním komplexity těla se nejčastěji setkáváme u parazitických organismů. V tomto ohledu je známý koryš rodu *Sacculina* patřící mezi svjonožce (Cirripedia). Na rozdíl od svých příbuzných, kteří jsou volně žijící filtrátoři, je *Sacculina* parazit krabů. Jeho trofické (vyživovací) stádium vypadá téměř jako houbové hyfy, není příliš rozlišené na jednotlivé části a vůbec nepřipomíná svjonožce.

Pokud nebudeme brát v potaz nádorové bujení (viz dále), u živočichů se sekundární jednobuněčnosti nejvíce přiblížila skupina **Myxozoa** (starší český název rybmorky se již nepoužívá). Tělo myxozoí je redukováno natolik, že tato skupina byla dlouho považována za prvoky. Teprve poměrně nedávno bylo přesvědčivě ukázáno, že se skutečně jedná o velmi redukované živočichy. Co ovšem Myxozoa ztrácí na komplexitě těla, dohání svým velmi složitým životním cyklem, který byl (a to ještě pouze u několika zástupců) plně pochopen teprve před několika lety. Myxozoa jsou převážně paraziti ryb a kroužkovců. V trofické (vyživovací) fázi probíhající v rybě je jejich tělo tvořeno plasmodiem, tj. jednou mnohoadernou buňkou. V následné fázi životního cyklu se uvnitř plasmodia vytvoří přepážky a vzniká velmi složitá několikabuněčná spora (viz **obr. 30**). Jednotlivé buňky spory mají různou morfologii a funkci a jsou spojeny buněčnými spoji typickými pro živočichy. Skupina Myxozoa tedy neztratila buněčnou diferenciaci. Se smrtí hostitele se tyto spory dostávají do okolního prostředí a jsou pohlceny kroužkovcem. Zde probíhá další část životního cyklu, který vede ke tvorbě jiného typu vícebuněčných spor. Tyto druhé spory jsou infekční pro ryby a celý cyklus se uzavírá. Velikým překvapením bylo, když se ukázalo, že již delší dobu známý parazit mechovek *Buddenbrockia* také patří mezi Myxozoa. U tohoto organismu totiž nikdo nepochyboval, že se jedná o živočicha. Jedno jeho



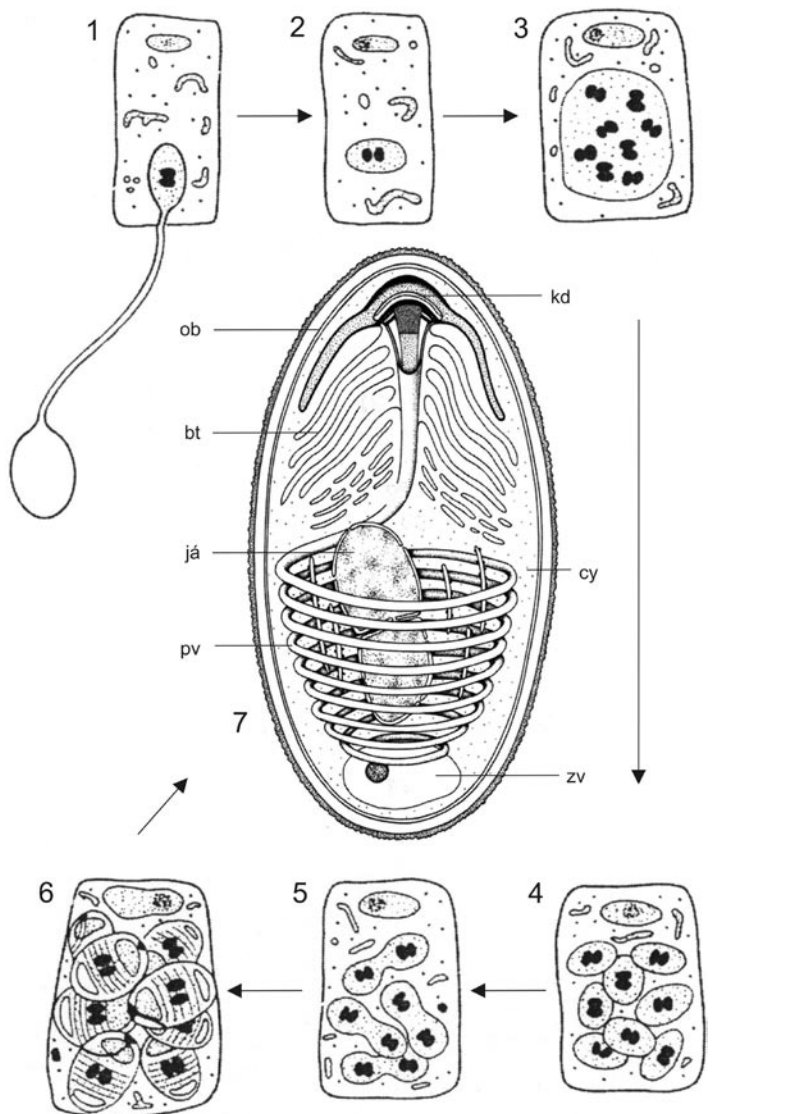
Obr. 30: Stavba těla zástupců skupiny Myxozoa. A – spora rodu *Myxobolus*, B – Příčný průřez červovitým tělem druhu *Buddenbrockia plumatellae*. bch – buňka chlopně, bl – bazální lamina, ep – epidermis, já – jádro, my – myocyt, ms – mezibuněčné spoje, nea – nematocysta, net – nematocyt, psv – podélné svalové vlákno, rs – rudimentární syncytium, se – sporogenní epitel, sp – spora, td – tělní dutina, vsb – volná sporogenní buňka. Upraveno podle Ruppert, Fox & Barnes 2004.

životní stádium totiž vypadá jako červík pohybující se pomocí svalů (viz **obr. 30**). V průběhu životního cyklu se vytvářejí i spory podobné sporám ostatních myxozoi. Zcela nedávno bylo zjištěno, že *Buddenbrockia*, a tím celá skupina Myxozoa, patří mezi žahavce (Cnidaria).

Žádného živočicha, který by byl sekundárně redukován až na jednobuněčný organismus, neznáme. U další veliké skupiny mnohobuněčných, u hub (Fungi), však takových případů známe celou řadu. První takové houby, které každého napadnou,

jsou **kvasinky** (Saccharomycetales). Ty tvoří bazální skupinu v rámci vřeckovýtrusých hub, takže není jisté, zda byl jejich předek mnohobuněčný, neboť ani nevíme, zda byl mnohobuněčný předek všech vřeckovýtrusých. I kdyby mnohobuněčný nebyl, jedno však říci můžeme. Kvasinky v podstatě ztratily předpoklady pro vznik mnohobuněčnosti, a to jak morfologické, tak genetické. Jejich genom patří mezi nejmenší eukaryotické genomy, u nejznámější pekařsko-pivovarské kvasinky (*Saccharomyces cerevisiae*) obsahuje pouze 7300 genů. Ty, které kvasinky ztratila, jsou mimo jiné právě geny pro různé proteiny účastníci se diferenciace buněk a mezibuněčné komunikace v mnohobuněčném těle. Zatímco jiné houby tedy patrně nemají velký problém mezi jedno- a mnohobuněčným tělem v průběhu evoluce přecházet, kvasinky jsou už navždy jednobuněčné. Zajímavé je, že v laboratorních podmínkách mohou různé houby, a to nejen vřeckovýtrusé, ale i stopkovýtrusé, vytvářet kvasinkovité formy. Je tedy docela dobře možné, že předek kvasinek začal žít v prostředí, kde přednostně vytvářel kvasinkovitou formu. Tím přestal působit selekční tlak na udržování genů pro mnohobuněčnost, a ty se z jeho genomu postupně vytratil. Jako redukci složitosti těla interpretujeme i vznik některých parazitických skupin hub. Donedávna kontroverzním příkladem jsou již zmiňované **mikrosporidie** (Microsporida), dříve řazené mezi prvoky. Která skupina hub byla jejich předkem, není známo, i když podle fylogenetické analýzy genů pro alfa a beta tubulin možná patřil do příbuzenstva řádů Entomophthorales a Zoopagales (parazité hmyzu tradičně řazení mezi zygomycety). Podobně jako u kvasinek nevíme u mikrosporidií, zda zde došlo ke ztrátě mnohobuněčnosti nebo zda pocházejí z linie hub, která mnohobuněčnosti nikdy nedosáhla. Morfologicky ani geneticky již mikrosporidie nenesou ani stopu po někdejší mnohobuněčnosti. Jako skutečně redukované bychom však měli interpretovat některé parazity ze skupiny Taphrinomycotina (Ascomycetes). Tato skupina zahrnuje jak některé kvasinky (Schizosaccharomycetes), tak i jednobuněčné parazity živočichů (*Pneumocystis*) a rostlinné parazity střídající kvasinkovitou a vláknitou (hyfální) formu mycelia s vřečky. Rod *Neoelecta* (Neoelectomycetes) dokonce vytváří jednoduché plodničky.

Proces, kdy buňky ztrácejí své specializované funkce, se nazývá **buněčná dediferenciace**. Při dediferenciaci se buňky více či méně přiblíží původní totipotentní buňce. Buněčná dediferenciace může být součástí fyziologických procesů. Uplatňuje se např. při regeneraci poškozených částí u některých organismů (ostnokožci, obojživelníci, diktyostelium). U člověka však při hojení k dediferenciaci buněk nedochází a poškozené tkáně se mohou obnovovat z málo diferencovaných buněk, které zde bývají také přítomny. U některých typů buněk, např. u neuronů, se však kmenové buňky téměř nezachovávají. Tkáně tvořené takovými buňkami mají tedy silně omezenou schopnost regenerace. Proto je pro medicínu zajímavá možnost dlouhodobého uchovávání takovýchto kmenových buněk pro jejich pozdější použití. Velice vhodné k tomuto účelu jsou totipotentní embryonální buňky. Ty se získávají z „přebytečných“ embryí vytvořených pro účely umělého oplodnění. Protože použití embryonálních kmenových buněk vyžaduje zničení velkého množství embryí, je tento



Obr. 31: Životní cyklus a stavba spory mikrosporidií. Spora vystřelí pólóvé vlákno a její buněčný obsah pronikne do cytoplasmu hostitelské buňky (1), kde roste v mnohobuněčné plasmodium (2, 3). Toto plasmodium se pak dělí na jednotlivé buňky (4). Tyto buňky jsou schopny se během dozrávání ještě dále dělit (5) a nakonec z nich vznikají spory (6, 7). bt – membránová bobtnací těleso, cy – cytoplazma, já – jádro, kd – kotvící disk, ob – několikvrstevný obal spory, pv – pólóvé vlákno, zv – zadní (bobtnací) vakuola. Upraveno podle Sleight 1989 a Hausmann a kol. 2003.

směr výzkumu velmi kontroverzní a ve většině států zakázaný. Bezproblémovým zdrojem kmenových buněk je pupečnická krev, odebíraná bezprostředně po porodu. Získané kmenové buňky se používají např. při léčbě leukémie nebo cukrovky.

Protože mnohobuněčné tělo je složitý systém, může mít již malá porucha regulace v něm probíhajících dějů dalekosáhlé důsledky pro jeho schopnost přežít. Jednou takovou závažnou poruchou, při níž mimo jiné dochází ke snížení komplexity a k buněčné dediferenciaci, je **nádorové bujení**. Jedná se o poruchu buněčného cyklu, kdy se zpravidla jedna konkrétní buňka vymkne kontrole a začne se neomezeně množit. Protože nádorové buňky nejsou podřízeny celku (jejich buněčný cyklus a diferenciaci nejsou kontrolovány a regulovány), vznikne selekční tlak na jejich co nejrychlejší množení. Hostitelský organismus má ovšem určité, i když omezené mechanismy, jak nádorové buňky rozeznat a zahubit. V případě, že se mu to nepodaří, může nádorové bujení vést ke vzniku smrtelného **nádoru (rakoviny)**. Až na výjimky (viz dále) ovšem nádorové buňky nemají mechanismus přenosu na další organismus a přetrvání v něm. Pokud tedy zabijí svého hostitele, zaniknou zároveň s ním. I když nádorové bujení se teoreticky může vyskytnout u jakéhokoli mnohobuněčného organismu, mechanismy jeho vzniku jsou nejvíce prozkoumány u savců. Následující text se bude proto vztahovat na ně.

Geny, jejichž mutace může vést k nádorovému bujení, se nazývají **protoonkogeny** a **antionkogeny**. Za normálních okolností se jejich produkty (zpravidla proteiny) nějakým způsobem, často nepřímo, podílejí na regulaci buněčného cyklu. Problém nastane, když tyto geny nebo regulátory jejich exprese zmutují. V případě, že mutace v protoonkogenu nastane tak nešťastně, že poruší regulaci aktivity jím kódovaného proteinu, vznikne **onkogen**, jehož produkt dává buňce nepřetržitý signál k dělení (na rozdíl od produktu protoonkogenu, který ho dává pouze v pravou chvíli). Produkt antionkogenu naopak normálně dává buňce signál, že se nemá dělit, popř. je součástí systému, který buňce dělá jakousi vnitřní diagnostiku. Tento systém mimo jiné dokáže rozpoznat vznik onkogenu nebo virovou nákazu a zabrání dělení buňky, popřípadě rovnou spustí programovanou buněčnou smrt. Pokud tedy nastane mutace v antionkogenu a produkt nevzniká nebo ho vzniká méně, buňka se může volně dělit nebo se není schopna zabít v případě, že něco není v pořádku.

Jak již bylo řečeno, je vznik nádorového bujení vážným ohrožením mnohobuněčného organismu. Naštěstí k jeho vzniku nedochází nijak snadno. Buněčný cyklus je totiž jedním z nejlépe kontrolovaných dějů a k překonání jeho regulace je potřeba **několika nezávislých mutací** protoonkogenů a antionkogenů. Buňka musí nejprve ztratit vnitřní kontrolu buněčného cyklu. Za normálních okolností totiž buňka svůj cyklus účinně kontroluje a v případě, že dojde k chybě, spustí apoptózu. Po zlikvidování kontroly buněčného cyklu může buňka aktivovat onkogeny, a ovlivnit tak samotný cyklus. Takovýchto mutací je potřeba více, aby se buňka mohla začít neomezeně dělit. Když je nádorových buněk hodně, jsou rozpoznány imunitním systémem, který se je pokouší zlikvidovat. U množících se nádorových buněk dochází k dalším mutacím. Působí zde selekční tlak vybírající linie, které jsou schopny

odolat imunitnímu systému. Boj mezi imunitou a nádorovými buňkami často trvá řadu let a jeho výsledek je nejistý (většina starších lidí, od určitého věku až 100 %, má v těle miniaturní nádory, jejichž růst je dlouhodobě v rovnováze s imunitní reakcí, a většina z nich nikdy nepropukne v onemocnění). Během množení dochází i k různému stupni **dediferenciace nádorových buněk** – dediferencované buňky se množí rychleji než ty diferencované (nejenže uspoří náklady na tvorbu struktur zbytečných pro množení, dediferenciace je také vedlejší produkt deregulace dělení už z logiky věci) a jsou selekcí zvýhodněny. V průběhu vzniku nádoru může dojít ke **ztrátě adhezivní** buněk. Za normálních okolností jsou spolu buňky více či méně spojeny pomocí různých mezibuněčných spojů nebo mezibuněčné hmoty. Tento kontakt s okolní tkání pro normální buňky slouží jako základní signál, že se nemají dělit. Ztráta této kontaktní inhibice je jedním ze základních důsledků přeměny buňky na nádorovou čili buněčné transformace.

Podle toho, zda nádor pouze víceméně opouzdřeně roste na místě, kde vznikl, nebo infiltruje do okolní tkáně a popřípadě vytváří dceřiná ložiska (metastázy), dělíme nádory na nezhoubné (benigní) a zhoubné (maligní). Benigní nádory se poznají podle toho, že nejsou spojeny s okolím a mohou se vůči němu pohybovat. Maligní nádory jsou naproti tomu vůči alespoň některým strukturám nepohyblivé (což je, mimochodem, dobrá diagnostická pomůcka, když si objevíte v těle neznámou bulku). Benigní nádory obvykle neohrožují život, s výjimkou případů, kdy výrazně utlačují orgán, který jim nemá kam uhnout (typicky mozek). Ve zhoubných nádorech buňky kromě dělení začínou aktivně migrovat do okolní tkáně nebo do dutých orgánů, krve a lymfy. K tomu, aby to dokázaly, musí výrazně změnit expresi adhezivních molekul a obvykle též produkují proteázy, které štěpí mezibuněčnou hmotu a tím v ní vytvářejí průchody. Zajímavé je, že pokud bychom produkci těchto proteáz zastavili, transformovaným buňkám to příliš vadit nebude. Zvolí zkrátka jinou metodu migrace, například se začnou aktivně protahovat úzkými průlezy v neporušené extracelulární hmotě. Mají receptory, které tuto hmotu vážou, a dokážou na ní vyvinout měřitelný tah (asi jako když před sebou rozhrnujete roští). Zdá se, jako by zde byla primární vůle buněk migrovat a zvolený způsob migrace závisí na okolnostech. Nádory také vytvářejí vlastní extracelulární hmotu, ta je však řidší a podstatně méně organizovaná než hmota zdravé tkáně. Touto hmotou prorůstají cévy, jejichž tvorbu nádor indukoval zneužívaje faktory, které indukují tvorbu cév v normální rostoucí tkáni. Tento růst nových cév se nazývá **angiogeneze**. Pokud nádor angiogenezi nezvládne, nepřekročí jeho velikost 1 mm. I nádorové cévy se od normálních liší, rostou také méně organizovaně a mají pozměněný a propustnější endotel. V nádorech vznikají hůře prokrvené okrsy, kde buňky trpí nedostatkem kyslíku a mohou krýt podstatnou část své energetické spotřeby anaerobní glykolýzou. S trochou nadsázky by se dalo říci, že na histologickém řezu nádor vypadá jako karikatura tkáně, ze které vznikl.

Další neblahý projev nádorového růstu jsou takzvané paraneoplastické syndromy. Ty nastávají, když nádor vznikne z buněk produkujících hormon nebo cytokin

a pokračuje v jeho produkci. V nejtěžších případech tak může i malý nádor doslova otrávit svého hostitele (např. tyreotoxická krize). Běžný je mírnější způsob manipulace, když nádor produkuje látky, jimiž hostitele nutí, aby mu poskytoval stále větší množství živin. Přirozeným výběrem uvnitř nádoru se transformované buňky stále zdokonalují ve schopnosti takto manipulovat hostitele, v indukci angiogeneze, využívání anaerobního metabolismu a rychlosti růstu. Postupně tak hostitele zcela vyčerpají, zbaví ho všech zásobních látek (chorobná vyhublost – kachexie) a zaplaví kyselými metabolity, což jej dohromady nakonec usmrtí. Příčinou smrti u nádorového onemocnění může být také proděravění nebo naopak ucpání dutého orgánu (střeva, cévy, plic) nebo rozrušení a mechanický útlak důležitého orgánu.

Z popsaných vlastností maligních nádorů vyplývají i základní obtíže jejich léčby. Nádor, který infiltruje do okolní tkáně, může být obtížné či nemožné kompletně odoperovat, o metastázách ani nemluvě. Farmakologická léčba se zase potýká s tím, že metabolismus nádorů je příliš podobný metabolismu zdravých buněk, takže každý lék je z principu toxický (má to logiku: nejlépe jsou léčitelné infekce způsobené prokaryotickými organismy, hůře eukaryony a nejhůře sebou samým). Protinádorová léčiva mohou v principu působit na všechny rychle se dělící buňky (podobně působí i radioterapie), mohou využívat specifika nádorového metabolismu nebo se mohou specificky hromadit v nádoru (polymerní léčiva). Některé nádory lze léčit i specifickými inhibitory aktivovaných onkogenů (např. u dětských leukemií se používá inhibitor kinázy BCR-ABL). Proti některým nádorům již existují specifické protilátky. Nádorové buňky si však bohužel i s těmito prostředky díky mutacím a selekci obvykle časem poradí a začnou růst dál. Dosažitelným cílem, a v lepším případě i výsledkem léčby, tak není dokonalé odstranění tumoru, ale opětovné navození rovnováhy mezi nádorovým růstem a imunitní odpovědí, která ho drží na uzdě. Naděje na uzdravení v současnosti u některých nádorů (maligní seminom, Hodgkinův lymfom, některé leukemie) již dosahuje 80 až 90 %, i více. Důkazem, že i u vyléčeného pacienta nemnoho nádorových buněk přežívá, je případ, kdy pacientka zemřela na melanom evidentně pocházející z transplantované ledviny. Ukázalo se, že dárci byl úspěšně vyléčen melanom mnoho let před odběrem ledviny a nikoho nenapadlo, že tam několik buněk přežije a v příjemci (který dostával léky na potlačení imunity) se rozrostou.

Na rozdíl od většiny „normálních“ buněk lze nádorové buňky podstatně snáze kultivovat mimo organismus v laboratoři. Mnoho linií nádorových buněk lze pěstovat a množit ve vhodném médiu neomezeně dlouho a jsou méně závislé na růstových faktorech nebo kontaktu s jinými buňkami. Normální buňky, pokud je přesvědčíme, aby rostly, vydrží jen omezený počet dělení a pak zahynou. Počet jejich dělení je totiž omezen krátkými se telomerami na koncích chromosomů. Kromě toho různé buněčné typy si v těle velice často předávají signální molekuly, které jim potom v kultuře chybí.

Nejslavnější a první vypěstovanou nesmrtelnou buněčnou linií jsou **HeLa** buňky. Byly izolovány v roce 1951 z nádoru děložního čípku vzniklého po infekci papilo-

7.A Trpaslík v těle obra. S dalším extrémním případem redukce mnohobuněčného těla se můžeme setkat takřka na každém kroku – v květech krytosemenných rostlin. V typickém květu totiž můžeme objevit několikabuněčný „organismus“, jenž představuje poslední pozůstatek kdysi samostatného mnohobuněčného těla. Jedná se o gametofyt, tj. haploidní generaci z pravidelně se střídající dvojice gametofyt-sporofyt, která představuje základ cyklu rozmnožování typický pro všechny vyšší rostliny. Z fosilních nálezů je přitom zřejmé, že gametofyty rhyniových rostlin (předpokládáných předků cévnatých rostlin) byly velikostí i funkčností přinejmenším rovnocenné jejich sporofytní generaci. U nejbazálnějších skupin dnešních cévnatých rostlin, tedy plavuní a kapradin (včetně přesliček), už však nacházíme gametofyt redukováný do podoby obskurní několikamilimetrové struktury, kterou naprostá většina z nás ani nikdy neviděla. Věřte však, že většinou má podobu drobného placatého nebo vláknitého útvaru, který může být buď zelený (a autotrofní) nebo nezelený (a výživou závislý na mykorrhize). Co je však důležité, i tento drobný gametofyt je stále samostatně rostoucí a na sporofytu nezávislou strukturou. Semenné rostliny postoupily ještě dále a jejich gametofyt už je zcela skryt ve vnitřním prostoru sporofytu a je dále redukován nejvýše na několikasetbuněčnou strukturu. U všech semenných rostlin se navíc setkáváme s gametofyty pohlavně diferencovanými – samčím a samičím (zatímco gametofyty většiny kapradin jsou oboupohlavné, tj. produkují spermatozoidy i vaječné buňky). Nejpočetnější skupina semenných rostlin (tedy krytosemenné) postoupila v redukci gametofytu nejdále. Typický samičí gametofyt (zde nazývaný zárodečný vak) je složen z pouhých osmi buněk a samčí gametofyt (tj. pylovou láčku) tvoří pouze tři buňky!

V této chvíli jistě přichází na mysl otázka, co mohlo vést k tak silné redukci z mnohobuněčného samostatně fungujícího těla až na několikabuněčnou strukturu. Předně je nutné říci, že gametofyt není samostatným organismem v pravém slova smyslu ale pouze jedním „stadiem“ v životním cyklu rostliny. Z fosilních nálezů rhyniových rostlin je zřejmé, že obě stadia, gametofyty i sporofyty, obývaly dost podobné biotopy a velmi pravděpodobně si konkurovaly, což mohlo být v konečném součtu pro rostlinu jako takovou značně nevýhodné. Bylo proto záhodno jednu z generací omezit. U cévnatých rostlin padla „volba“ na gametofyt, možná už z důvodu, že v haploidní gametofytní fázi mohlo snáze docházet ke škodlivému projevu řady mutací, jejichž dopad byl v diploidním sporofytu kompenzován druhou funkční kopií téhož genu. Jenže ani redukce gametofytu na menší, ale stále samostatně fungující rostlinku, jak to známe od plavuní a kapradin, zřejmě neřeší celý problém. Ba naopak – k čemu je tvorba dokonalého a úspěšného sporofytu když je jeho další rozmnožení stále závislé na přežití „nedomrlého“ gametofytu? V této chvíli však přišla jedna z klíčových inovací semenných rostlin, totiž „skrytí“ kritické fáze gametofytu do těla vzrostlého sporofytu, který ho může mnohem efektivněji chránit i vyživovat. Právě tento krok pak umožnil další redukci těla gametofytu až na dnešní několikabuněčné gametofyty krytosemenných rostlin. Je zajímavé, že podobný trend, tedy pokus „schovat“ gametofyt ve svém těle (nebo alespoň spoje) potkáváme i u jiných skupin vyšších rostlin – u části plavuní (vranečků a šidlatek) a u podivných vodních kapradin z příbuzenstva marsilky (*Marsilea*) a nepukalky (*Salvinia*).

Na závěr ještě zdůrazněme, že ani takto drastická redukce v počtu buněk nemusí být nutně spojena s dediferenciací a ztrátou funkce celé struktury. Například i pouze osmijaderný zárodečný vak se skládá z diferencovaných buněk s jasně vymezenou strukturou a funkcí (synergidy, antipody, centrální buňka zárodečného vaku a samičí gameta – vaječná buňka).

mavirem. Jejich nositelka, Henrietta Lacksová (odtud HeLa), téhož roku rakovině podlehl. Po vypěstování HeLa buněk vyvstalo několik etických problémů. Ačkoli jméno jejich nositelky bylo tajeno, tisk ho přesto vypátral a zveřejnil. V den smrti Henrietty Lacksové, když její tělo ještě leželo v márnici, vystoupil zakladatel kultury HeLa buněk, George Gey, v televizi s lahvičkou HeLa buněk v ruce a pompézním projevem. Rodina Henrietty Lacksové nebyla vůbec informována o pokračování jakéhosi života Henrietty ve formě HeLa buněk. Další spornou otázkou bylo, zda je možno HeLa buňky použít ke komerčním účelům, když k tomu příbuzní nedali souhlas. Následný soud rozhodl, že jelikož HeLa buňky byly získány biopsií, tj. odběrem tkáně z živého organismu, nebyly majetkem (tehdy již dávno mrtvé) Henrietty Lacksové ani jejích dědiců. Soudní výrok se vztahoval i na materiál typu odloupaná kůže nebo ostříhané nehty.

I když HeLa buňky a jiné podobné buněčné linie jsou schopny přežít pouze v laboratorních podmínkách, popř. jako transplantát na pacientovi s vážnými poruchami imunity (člověk s normální imunitou se naštěstí nenakazí), můžeme na ně nahlížet jako na samostatně existující organismy. V tom případě samozřejmě okamžitě vyvstává otázka, zda jsou tyto buňky ještě člověkem. Tato otázka nemá pouze etický podtext (v případě, že se jedná o lidskou buněčnou linii), je zajímavá i z biologického hlediska. HeLa buňky a „normální“ člověk se mezi sebou nekříží (ani nemohou, HeLa buňky nejsou totipotentní a nejsou schopny vytvořit gamety). Kromě toho HeLa buňky změnily dramatickým způsobem svůj tělní plán. Tyto a další úvahy vedly ke klasifikaci HeLa buněk do samostatného druhu a rodu, nazvaného *Helacyton gartleri*. Většina odborné veřejnosti tuto klasifikaci neuznává a řada badatelů o ní dokonce ani neví. Na druhou stranu nebyly udány skutečně přesvědčivé důvody, proč by měly HeLa buňky a člověk patřit do jednoho druhu. My se v tomto případě nechceme stavět ani na jednu stranu sporu. Pokud by si však nádorové buňky zajistily přenos na další organismus a byly schopny se v něm uchytit, těžko bychom odmítali, že představují samostatný parazitický organismus. V průběhu doby by se tyto nádorové buňky evolučně vzdalovaly od původního hostitele a v případě dlouhodobého přežití jejich linie by vznikl nový druh. Parazitický druh, vzniklý z vnitrodruhového parazitismu, a dost často se morfologicky výrazně lišící od rodičovského druhu, se nazývá adelfoparazit. V současnosti jsou známy dva případy nádorů, které se v přírodě přenášejí z hostitele na hostitele. Oba dva jsou dokonce ze savců.

Pohlavně přenosný nádor psů (CTVT, „Canine Transmissible Veneral Tumor“) byl objeven před více než sto lety. Je odvozen z histiocytů (druh tkáňových makrofágů). Mezi psy se přenáší přímým kontaktem, např. při pohlavním styku, kousnutím nebo olizováním postižených částí těla. CTVT má různé fáze vývoje, ale na hostiteli dlouhodobě nepřežije a postupně je samovolně vyléčen. Mezitím se ovšem stačí přenést na další hostitele. Molekulárně fylogenetickou analýzou bylo zjištěno, že všechny izoláty CTVT jsou si velmi příbuzné a představují vlastně samostatnou linii psů, podle odhadů molekulárních hodin starou 200–2500 let. Zároveň se jedná o nejstarší známou buněčnou linii odvozenou od živočichů. Velmi významný je fakt,



Obr. 32: Ďábel medvědovitý napadený DFTD.

Upraveno podle www.wildlifehealth.org.au.

že CTVT se může přenést i na jiné druhy psovitých šelem. Jenom těžko lze odolat přesvědčení, že CTVT je samostatný parazitický druh psovitě šelmy nebo alespoň parazitický pes domácí.

Druhým podobným případem je nádor tváře ďábla medvědovitěho (*Sarcophilus harrisii*), **DFTD** („Devil Facial Tumor Disease“). Je odvozen z buněk neuroektodermu. Mezi hostiteli se přenáší pokousáním. Nádor je obvykle smrtelný, zhruba za rok, a nejčastější mechanismus, kterým zabíjí, je znemožně-

ní příjmu potravy v důsledku znetvoření tváří a ústní dutiny a následná smrt hladu (viz **obr. 32**). Nemoc byla objevena v roce 1995 a dodnes se rozšířila tak, že ohrožuje druh jako takový. Může se tedy stát, že DFTD brzy zanikne i se svým hostitelem (na rozdíl od hostitele se však možná dá nádor zachránit v laboratorní kultuře).

Otázky k zamyšlení:

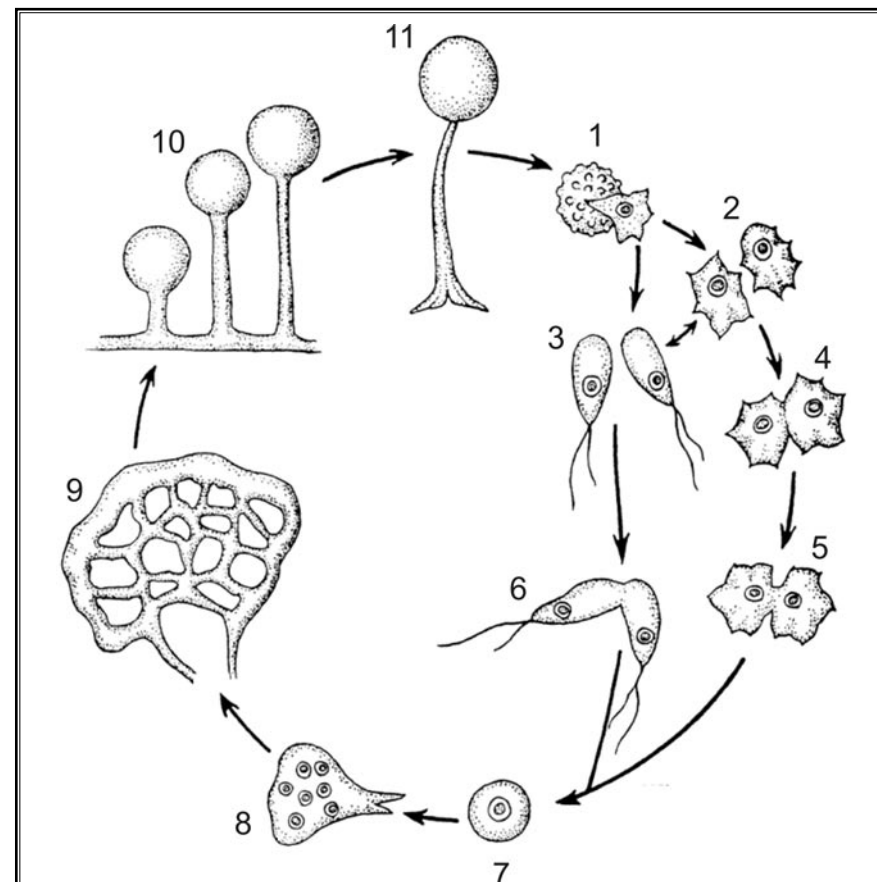
Co je to druh?

Existují v přírodě skutečné druhy, nebo jde jen o člověkem vymyšlené škatulky, které mu umožňují lépe se vyznat v okolním světě?

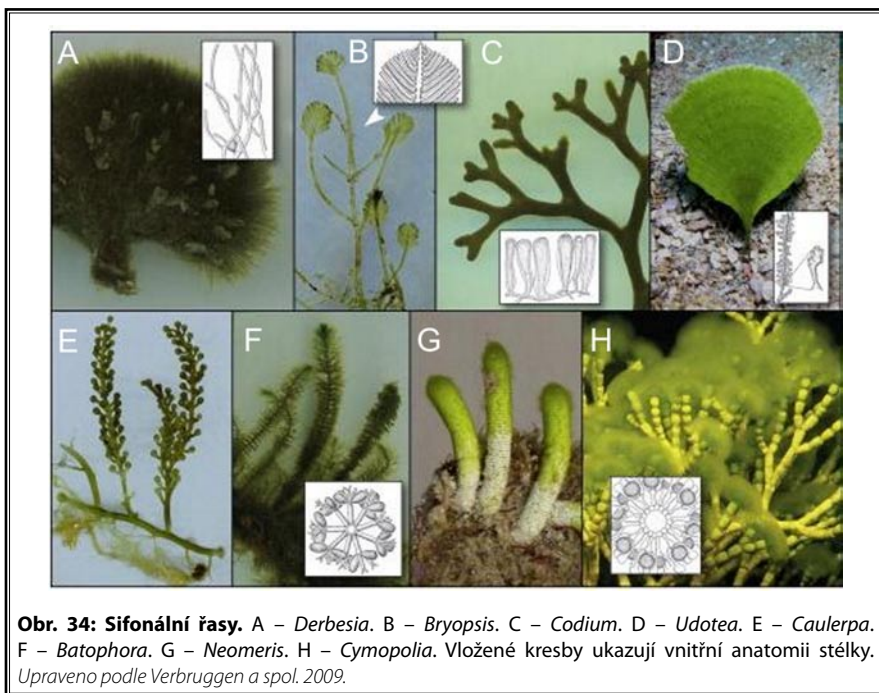
8. „NEBUNĚČNOST“ – IMITACE MNOHOBUNĚČNOSTI

Jak bylo napsáno na začátku brožury, zmnožení buněk v rámci jednoho těla a rozrůznění jejich funkcí není jedinou cestou ke vzniku vysoce organizovaného makroskopického organismu. Některé jednobuněčné organismy vzhledem připomínají diferencované mnohobuněčné organismy a mohou být makroskopické (až veliké). Základem je však mnohojaderné plasmodium (cenocyt).

Myxogastridi (Myxogastria, „acellular slime molds“) jsou skupinou hlenek blízké příbuzných diktyostelidům. Patří sem známé vlčí mléko (*Lycogala epidendrum*) a řada dalších zástupců s často makroskopickými a výrazně zbarvenými plodničkami.



Obr. 33: Životní cyklus myxogastridů. Ze spory (1) vylezou buď haploidní měňavky (myxaméby, 2), nebo bičíkovci (myxomonády, 3). Toto stádium se živí bakteriemi a dělí se (3, 4). Po určité době dojde k syngamii (5, 6) a vznikne diploidní buňka (7). V té se dělí jádra (8) a vznikne plasmodium (9). Nakonec na plasmodiu vyrostou plodničky (10, 11), ve kterých vznikají meiózou a rozpadem cytoplasm spory (1). Spory jsou větrem rozneseny do okolí. *Upraveno podle Olive 1970.*



mi. Není tedy divu, že hlenky byly dlouho neprávem řazeny mezi houby. Plodničky myxogastridů vznikají zcela jinak než plodničky diktyostelidů (viz **obr. 33**). Na počátku je, stejně jako u diktyostelidů, jednojaderná buňka, měňavka (myxaméba) nebo bičíkovec (myxomonáda). Tyto buňky spolu kopulují, vzniká zygota a životní cyklus vstupuje do dlouhodobé diploidní fáze. Namísto agregace buněk zde ovšem dochází ke zmnožení jader v rámci jediné buňky a vznikají plasmodia, někdy až obřích rozměrů. Za určitých okolností na plasmodiu vyroste plodnička (sorokarp). Také tato plodnička je plasmodiální. Uvnitř vznikají redukčním dělením a rozpadem cytoplasmy haploidní jednojaderné buňky. Ty se opouzdří a dají vznik sporám, které jsou rozneseny větrem.

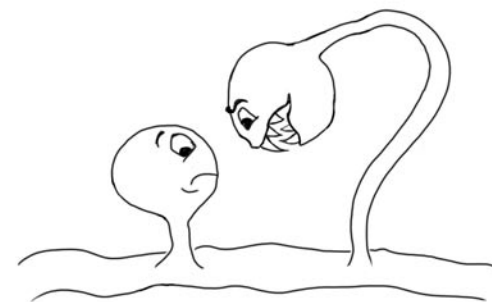
Dalším případem vysoce organizovaných plasmodiálních organismů jsou zelené řasy řádu Bryopsidales a Dasycladales (třída Ulvophyceae). V algologické literatuře je jejich stélka také označována jako sifonální nebo cenocytická. Tyto řasy často velikostí a vzhledem silně připomínají mnohobuněčné řasy nebo rostliny (viz **obr. 34**). Sifonální stélka se vyvinula i ve dvou liniích různobrvků (Xanthophyceae) patřících k heterokontním řasám, např. u rodů *Vaucheria* nebo *Botrydium*.

Do této kapitoly bychom vlastně mohli provokativně zařadit i takové mnohobuněčné organismy, jejichž buňky mezi sebou komunikují pomocí cytoplasmatických provazců. Především máme na mysli vyšší rostliny (Embryophyta), mezi jejichž buňkami jsou plasmodesmata, a houby (Fungi), u nichž jsou obvykle příhrádky

mezi buňkami „děravé“. V tomto textu jsme ovšem ponechali rostliny i většinu hub mezi typicky mnohobuněčnými organismy. Rostlinné plasmodesmy jsou ovšem dalším dokladem nemožnosti stanovení striktní hranice mezi jednobuněčnými a mnohobuněčnými organismy.

Otázky k zamyšlení:

Proč myxogastridi ve skutečnosti nejsou mnohobuněční? Odpověď naleznete, když se zamyslíte nad tím, z kolika buněk se skládají jednotlivá životní stádia a jak jsou v nich tyto buňky uspořádány (dohledejte si na internetu, jakou má strukturu plodnička myxogastridů).



9. LITERATURA

9.1. Doporučená literatura v českém jazyce

Starší přípravné texty naleznete také na internetu. Jsou na stránkách Biologické olympiády – <http://www.biologickaolympiada.cz>.

ALBERTS B. A KOL. (2000): *Základy buněčné biologie*. Espero publishing, Ústí nad Labem.

Dnes již v detailech trochu zastaralý, ale pořád velmi poučný překlad staršího vydání světové učebnice buněčné biologie

BEČVÁŘ K. (1999): *Dravé houby*. Živa 47 (85), str. 109–111.

ČEPIČKA I., JEDELSKÝ P.L., KUBEŠOVÁ M., LIŠKOVÁ J., MATĚJŮ J., STRÁDALOVÁ V. (2005): *Pohyb*. NIDM MŠMT, Praha.

Přípravný text pro biologickou olympiádu kat. A, B, str. 48–54. Text o migraci buněk v živočišném organismu

ČEPIČKA I., KOLÁŘ F., SYNEK P. (2007): *Mutualismus – vzájemně prospěšná symbióza*. NIDM MŠMT, Praha.

Přípravný text pro biologickou olympiádu kategorie A, B, str. 23–35. (Text o mykorhize)

ČERNÝ J., STORCH D., STORCHOVÁ Z., VLČEK K. (1998): *Informace v živých systémech (o signalizaci a komunikaci v přírodě)*. IDM MŠMT, Praha.

Přípravný text pro biologickou olympiádu kat. A, B.

FLEGR J. (2006): *Zamrzlá evoluce aneb je to jinak, pane Darwin*. Academia, Praha.

HOLEC J. (2001): *Ekologické skupiny a strategie velkých hub*. Živa 49 (3): 107–109.

JURČÁK J. (2007): *Komentovaný atlas cévnatých rostlin*. Nakladatelství Radek Veselý.

KLÁN J. (1989): *Co víme o houbách*. SPN, Praha.

KUBISTA V. (1998): *Buněčné základy životních dějů*. Scientia, Praha.

ŠÍMA P., TREBICHAŤSKÝ I. (1996): *Mezibuněčná hmota*. Vesmír 75 (8): 429.

Dostupný také na <http://www.vesmír.cz/clanky/clanek/id/3998>.

VINTER V. (2008): *Rostliny pod mikroskopem*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

Zkrácená on-line verze s pěknými fotografiemi dostupná také na <http://botany.upol.cz/atlas/ anatomie/>

VOTRUBOVÁ O. (2001): *Anatomie rostlin*. Karolinum, Praha.

ZRZAVÝ J. (2006): *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia, Praha.

Velice zdařilá kniha o příbuzenských vztazích mezi živočišnými skupinami a o evoluci tělních struktur živočichů.

ZRZAVÝ J., STORCH D., MIHULKA S. (2004): *Jak se dělá evoluce*. Paseka, Praha.

ŽDÁREK J. (1997): *Proč vosy, včely, čmeláci, mravenci a termity...? aneb hmyzí státy*. Ústav organické chemie a biochemie AV ČR, Praha.

9.2. Doporučená literatura v anglickém jazyce

Uvedené anglické texty jsou volně dostupné on-line. Pokud není uvedeno jinak, lze je vyhledat pomocí <http://scholar.google.cz/> (do vyhledávacího pole zadejte celý název článku a jméno prvního autora). Hvězdičkou (*) jsou označeny ty cizojazyčné literární zdroje, které nejsou volně dostupné on-line. V případě zájmu je možné si je vypůjčit v Národní knihovně v Praze nebo v knihovně Biologického centra AVČR v Českých Budějovicích.

***ARENDE D. (2008):** *The evolution of cell types in animals: emerging principles from molecular studies*. Nature Reviews Genetics 9: 868–882.

Pěkné shrnutí principů buněčné diferenciace u živočichů

BONNER J.T. (2003): *On the origin of differentiation*. Journal of Bioscience 28: 523–528.

CRESPI B. (2001): *The evolution of social behavior in microorganisms*. Trends in Ecology and Evolution 18: 178–183.

CRONK Q.C.B. (2001): *Plant evolution and development in a post-genomic context*. Nature Reviews Genetics 2: 607–619.

Perfektní shrnující článek o evoluci tělních struktur suchozemských rostlin.

GILBERT S.F. (2006): *Developmental Biology (eighth edition)*. Sinauer associates.

Aktuální světová učebnice vývojové biologie, on-line dostupná na <http://8e.devbio.com/>.

HALLMANN A. (2006): *Morphogenesis in the Family Volvocaceae: Different Tactics for Turning an Embryo Right-side Out*. Protist 157: 445–461.

Článek o embryonální inverzi Volvocidních řas.

HALLMANN A., GODL K., WENZL S. A SUMPER M. (1998): *The highly efficient sex-inducing feromone system of Volvox*. Trends in Microbiology 6: 185–189.

HOOPS H.J., NISHII I., KIRK D.L. (2006): *Cytoplasmic bridges in Volvox and its relatives*. Kapitola z knihy Cell-Cell Channels, editor Baluska F.

Dostupná on-line na <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/bookshelf/br.fcgi?book=eureka-h&part=A52939>.

CHISHOLM R.L., FIRTEL R.A. (2004): *Insights into morphogenesis from a simple developmental system*. Nature Reviews Molecular Cell Biology 5: 531–541.

Shrnutí poznatků o morfogenezi D. discoideum.

JAMES T.Y. A KOL. (2006): *Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny*. Nature 443: 818–822.

Zamyšlení nad ranou evolucí hub.

JERMYN K., TRAYNOR D. & WILLIAMS J. (1996): *The initiation of basal disc formation in Dictyostelium discoideum is an early event in culmination*. Development 122: 753–760.

KIRK D.L. (2001): *Germ-Soma Differentiation in Volvox*. Developmental Biology 238: 213–233.

KIRK D.L. (2005): *A twelve-step program for evolving multicellularity and a division of labor*. BioEssays 27: 299–310.

Hypotéza o postupném vzniku mnohobuněčnosti u volvocidních řas.

NOWAK M.A. (2006): *Five rules for the evolution of cooperation*. Science 314: 1560–1563.

Článek shrnující mechanismy, na nichž je založena spolupráce v přírodě.

OSTROWSKI E.A., KATOH M., SHAULSKY G., QUELLER D.C., STRASSMANN J.E. (2009): *Kin Discrimination Increases with Genetic Distance in a Social Amoeba*. PLoS Biology 6 (v tisku).

Článek se zabývá diskriminací méně příbuzných klanů při tvorbě plodničky u diktyostelia.

SHAULSKY G., KESSIN R.H. (2007): *The Cold war of the social amoebae*. Current Biology 17: R684–R698.

***YAMADA Y., SAKAMOTO H., OGIHARA S., MAEDA M. (2005):** *Novel patterns of gene expression regulation in the prestalk region along the antero-posterior axis during multicellular development of Dictyostelium*. Gene Expression Patterns 6: 63–68.

9.3. Doporučené internetové stránky

THE MODEL ORGANISM DATABASE FOR DICTYOSTELIUM DISCOIDEUM: <http://www.dictybase.org/>
Video, fotky a publikace týkající se diktyostelia.

THE TREE OF LIFE WEB PROJECT: <http://www.tolweb.org>

Aktualizované stránky věnované rodokmenu života a charakteristice jeho jednotlivých linií.

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích



STUDIUM

Studium biologických oborů má na PřF JU mnohaletou tradici spojenou s Biologickou fakultou JU. V současnosti je rozšiřováno o další přírodovědné obory, zaměřené především na **Chemii, Fyziku, Informatiku a Matematiku**, a také o studium pro budoucí středoškolské učitele.

CO SE NAUČÍTE A ZAŽIJETE NA PŘF JU

Studenti se silným zájmem o biologické obory si mohou od prvního ročníku volit podle vlastního zaměření z široké nabídky obecných i velmi specializovaných přednášek. Ti, kteří mají vztah k vědě a praktickému výzkumu, mají možnost pracovat přímo v laboratořích. Jako členové vědeckých týmů se mohou zapojit do projektů z různých oborů biologie. Studenti, kteří dávají přednost terénní práci, se účastní výzkumu často ve velmi exotických částech světa, jako je Papua Nová Guinea, některé oblasti Afriky, nebo v blízkosti severního pólu. O těchto zajímavých projektech najdete podrobnosti na našich stránkách:

www.prf.jcu.cz

JAK SE STANETE STUDENTEM PŘF JU

Do studia nebiologických oborů můžete vstoupit bez přijímací zkoušky. V biologických oborech jsou přímo přijati úspěšní účastníci krajských kol, studenti, kteří se umístili na předních místech celostátního kola přírodovědně orientovaných olympiád, nebo uchazeči, kteří vypracovali písemnou práci z přírodovědných oborů a jsou pozváni k její obhajobě na PřF JU.

Pokud vás zajímá pohled studentů na život a dění na PřF JU, můžete si přečíst jejich vlastní postřehy ve studentské příručce BINOLUPA (<http://shp.prf.jcu.cz/BinolupaWeb.pdf>).

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
www.natur.cuni.cz



Bakalářské a navazující magisterské studium

- Přírodovědecká fakulta nabízí vysokoškolské vzdělání v oblasti věd biologických, geografických, geologických, chemických, v ekologii a ochraně životního prostředí. Fakulta poskytuje svým studentům zapojení do výzkumu v přírodních vědách, přístup k nejnovějším poznatkům a jejich využití, výuku propojenou s vědeckou a výzkumnou činností fakulty a úzkou spoluprací s Akademii věd ČR.
- Prezenční studium je třístupňové: bakalářské – navazující magisterské – doktorské, s podporou zahraničních studijních pobytů.
- Bakalářský stupeň nabízí vzdělání v **devíti studijních programech**, které umožňují výběr z **27 studijních oborů**.
- Magisterský stupeň je možno absolvovat v **osmi studijních programech** s volbou **45 studijních oborů**.
- Absolventi Přírodovědecké fakulty získají kromě diplomu také celoevropsky uznávaný **Dodatek k diplomu (Diploma Supplement)** v anglickém jazyce, který usnadňuje pozici na zahraničním trhu práce.
- Absolventi chemických studijních oborů získávají navíc certifikát **Eurobachelor** a absolventi magisterského studia certifikát **Euromaster**. Certifikát garantuje srovnatelnost vzdělání s přísnými evropskými standardy.

BIOLOGIE • GEOGRAFIE • GEOLOGIE • CHEMIE • EKOLOGIE • OCHRANA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ



FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

České zemědělské univerzity v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská ČZU nabízí široké spektrum vzdělání pokrývající celou oblast lesního hospodářství, zpracování dřeva a myslivosti, to vše v návaznosti na ekologii, zkvalitňování životního prostředí a další odvětví.

Prezenční i kombinované studium je třístupňové: bakalářské, navazující magisterské a doktorské. Během studia je možno studovat jeden až dva semestry na mnoha univerzitách v Evropě i mimo ni, případně se zúčastnit až půlročních praxí v Jižní a Střední Americe i jinde. Fakulta pořádá s vybranými univerzitami Double-Degree studium, kdy získá absolvent současně diplom náš i zahraniční.

Budova fakulty se nachází v klidném areálu univerzity v Praze 6 – Suchbátě,

odkud je snadný přístup k bohatému kulturnímu zázemí hlavního města. K dispozici je zde rozsáhlé studijně – informační centrum, sportovní areál i ubytování na kolejích.

Aktuální informace, strukturu studijních programů, podmínky přijímacího řízení i mnoho dalších informací naleznete na www.fld.czu.cz



Studium na Fakultě životního prostředí ČZU v Praze

Zajímá tě problematika ochrany životního prostředí, přírody a krajiny? Nechceš se jen biflovat, ale poznávat věci také v praxi?

Pojď studovat některý z oborů nabízených Fakultou životního prostředí.

- Studium na fakultě životního prostředí není jen výukou v teple přednáškových sálů, ale je doplněno četnými exkurzemi, praxemi a terénními cvičeními.
- Studuje se v třístupňovém systému (Bc. → Ing. → Ph.D.) V kterémkoliv stupni se můžeš rozhodnout, zda odejdeš do praxe nebo budeš pokračovat ve studiu na mateřské fakultě nebo na kterékoliv jiné univerzitě v ČR nebo v zahraničí.
- Můžeš využít možnosti studia v zahraničí po dobu 3-12 měsíců na některé ze spolupracujících univerzit v Evropě i mimo ni.
- Když vydržíš a staneš se úspěšným absolventem, budeš mít možnost získat zajímavé zaměstnání.
- V současnosti je možné zvolit z 5 bakalářských, 6 magisterských a 4 doktorských studijních oborů

Bakalářské studijní obory – titul Bakalář (Bc.)

Aplikovaná ekologie (P, K) – komplexní péče o životní prostředí s důrazem na ekologické disciplíny

Krajinářství (P, K) – ochrana a plánování krajiny s důrazem na technické disciplíny
Územní technická a správní služba (P, K) – problematika životního prostředí ve státní správě a samosprávách

Vodní hospodářství (P) – ochrana vodních zdrojů, projektování vodních prvků v krajině

Územní plánování (P) – ochrana životního prostředí v procesu územního plánování

Ve studiu je možné pokračovat na FŽP v magisterských studijních oborech a získat titul Inženýr (Ing.): **Aplikovaná ekologie (P)**, **Ochrana přírody (P)**, **Krajinářství (P)**, **Krajinářství a pozemkové úpravy (P)**, **Environmentální modelování (P)**, **Regionální environmentální správa (P, K)**

Prezenční forma studia (P) je organizována formou pravidelné docházky na přednášky a cvičení v semestru. Kombinovaná forma studia (K - dříve také dálkové studium) probíhá formou 3-4 konzultací za semestr a spočívá ve větší míře samostudia. V kombinované formě je možné studovat nejen v Praze, ale i v našich distančních střediscích v Litvínově, v Karlových Varech a v Březnici na Příbramsku.

Další informace o Fakultě životního prostředí a organizaci studia včetně jednotlivým studijním oborům nalezneš na www.fzp.czu.cz v sekci Studium.

VŠECHNY ZÁJEMCE SRDEČNĚ ZVEME NA DEN OTEVŘENÝCH DVEŘÍ KONANÝ VE DNECH 29.1.-30.1.2010

www.fzp.czu.cz

Kontakt na studijní oddělení:

Fakulta životního prostředí
Česká zemědělská univerzita
Kamýčká 1176, 165 21 Praha 6 - Suchbátě

e-mail: uchazec_fzp@fzp.czu.cz
www.fzp.czu.cz

Mnohobuněčnost

Biologická olympiáda 2009–2010, 44. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

RNDr. Ivan Čepička, Ph.D. (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Mgr. Lukáš Falteisek (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

RNDr. Filip Kolář (*Přírodovědecká fakulta Jihočeské
univerzity v Českých Budějovicích*)

Mgr. Jana Lišková (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Bc. Tomáš Pánek (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Ilustrace Jindřich Prach a Petr Synek

Editoři Tomáš Pánek a Ivan Čepička

Grafická úprava Libor Mořkovský

Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze,

Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchbát

Vytiskla tiskárna FLORA s.r.o.,

Štěrboholská 44, 102 00 Praha 10

Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,

Špálova 23, 162 00 Praha 6

Vydání první, náklad 3500 kusů

Vydáno roku 2009

Neprodejné

ISBN 978-80-213-1951-6