

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

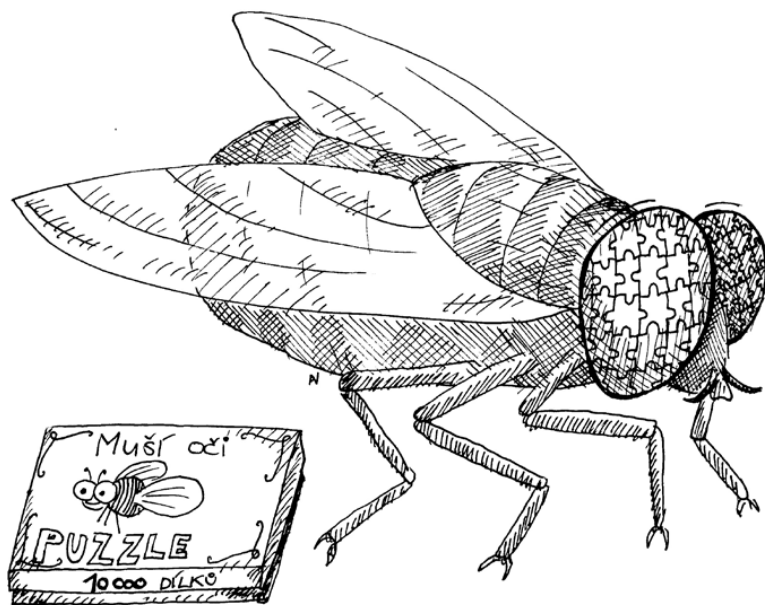
Biologická olympiáda 2016–2017,
51. ročník, přípravný text pro kategorie A, B

Budiž světlo!

Zdeňka Bendová, Lucie Buchbauerová, Jan Černý, Albert Damaška,
Karel Kleisner, Tereza Nedvědová, Jaroslav Nunvář, Jana Pilátová,
Juraj Sekereš, Marie Smyčková, Stanislav Vosolobě, Ondřej Zemek



Česká zemědělská univerzita v Praze
Ústřední komise Biologické olympiády



Poděkování za odborné komentáře:

doc. RNDr. Oldřich Nedvěd, CSc.

RNDr. Jaroslav Nunvář, Ph.D.

doc. RNDr. Libuše Pavlová, CSc.

Mgr. Jiří Pergner

Mgr. Martin Weiser, Ph.D.

Poděkování za pedagogické připomínky:

RNDr. Milan Dunder, CSc.

PhDr. Petr Němeček, Ph.D.

Mgr. Petr Šíma

Poděkování za spolupráci:

prof. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

Mgr. Jaroslav Icha

doc. RNDr. Jan Kotek, Ph.D.

prof. RNDr. Adam Petrušek, Ph.D.

Mgr. Jan Smyčka

© Zdeňka Bendová, Lucie Buchbauerová, Jan Černý, Albert Damaška,
Karel Kleisner, Tereza Nedvědová, Jaroslav Nunvář, Jana Pilátová, Juraj
Sekereš, Marie Smyčková, Stanislav Vosolsobě, Ondřej Zemek, 2016

ISBN 978-80-213-2684-2

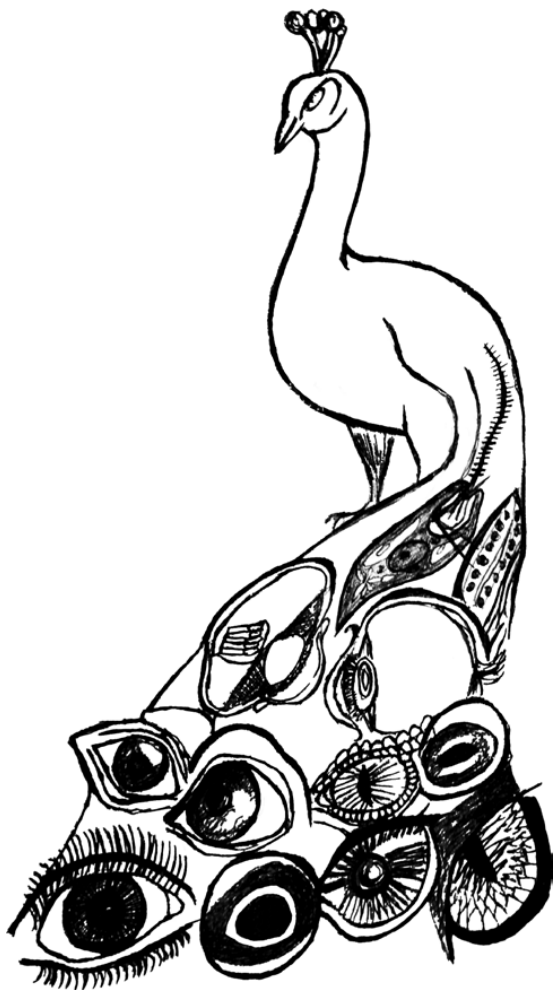
Zdeňka Bendová, Lucie Buchbauerová, Jan Černý, Albert Damaška,
Karel Kleisner, Tereza Nedvědová, Jaroslav Nunvář, Jana Pilátová,
Juraj Sekereš, Marie Smyčková, Stanislav Vosolsobě, Ondřej Zemek

Budiž světlo!

Biologická olympiáda 2016–2017, 51. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2016

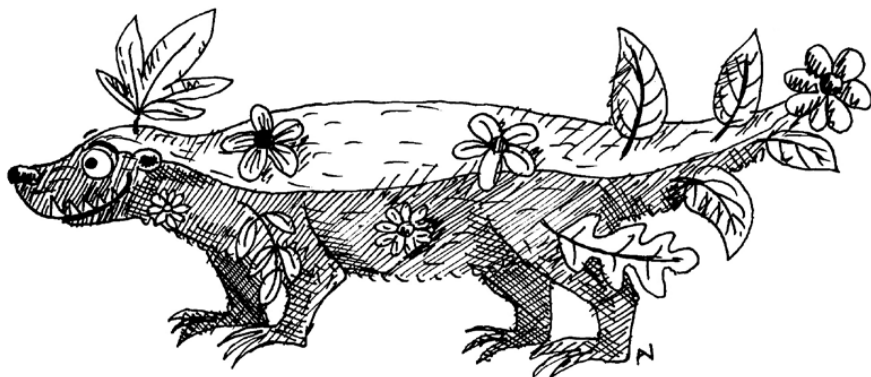


Tento přípravný text v elektronické verzi a mnohé další informace
k Biologické olympiádě naleznete na stránkách

www.biologickaolympiada.cz

PŘEDMLUVA.....	7
ELEKTROMAGNETICKÉ ZÁŘENÍ KOLEM NÁS	8
1. FYZIKÁLNÍ VLASTNOSTI SVĚTLA (<i>Ondřej Zemek</i>).....	9
1.1 Sluneční záření a jeho průchod atmosférou a vodou.....	11
1.2 Barevnost	14
1.3 Přenos elektronové excitační energie	20
2. SVĚTLO JAKO POTRAVA (<i>Stanislav Vosolsobě</i>).....	26
2.1 Co vlastně získávají organizmy potravou?	26
3. PROKARYOTA A SVĚTLO (<i>Jaroslav Nunvář</i>)	31
3.1 Výbava fototrofních prokaryot	31
3.2 Typy fotosyntéz.....	33
3.3 Ekologie fototrofních prokaryot.....	35
3.4 Protonové pumpy poháněné světlem.....	36
4. FOTOSYNTÉZA ROSTLIN (<i>Stanislav Vosolsobě</i>)	39
4.1 Princip fotosyntézy	39
4.2 Mechanismus fotosyntézy.....	42
4.3 RuBisCO a fotorespirace	47
4.4 C4 a CAM metabolizmy	49
5. FOTOSYNTETIZUJÍCÍ ŽIVOČICHOVÉ? (<i>Jan Černý</i>)	53
6. PRINCIPY A MECHANIZMY VIDĚNÍ – FOTORECEPCE (<i>Jan Černý</i>)	57
6.1 Histologie a funkční anatomie oka	57
6.2 Molekulární mechanismus vidění.....	64
7. FOTORECEPCE U PROTIST (<i>Jana Pilátová</i>).....	70
8. FOTORECEPCE ŽIVOČICHŮ (<i>Juraj Sekereš</i>)	74
8.1 Od seskupení světločivných buněk k pohárkovitému oku	74
8.2 Čočka – mnohonásobně vzniklé vylepšení oka.....	77
8.3 Oči s vysokou rozlišovací schopností.....	80
8.4 Složené oči	83
8.5 Barevné vidění	85
8.6 Evoluce oka.....	85
9. FOTORECEPCE ROSTLIN (<i>Lucie Buchbauerová</i>).....	89

10. VLIV SVĚTLA NA JEDINCE, POPULACE, SPOLEČENSTVA A EKOSYSTÉMY	92
<i>(Marie Smyčková, Lucie Buchbauerová)</i>	
10.1 Cirkadiánní systém u savců (Zdeňka Bendová)	93
10.2 Fotoperiodizmus	98
10.3 Ekologie rostlin vzhledem ke světlu	104
11. OCHRANA PŘED SVĚTLEM U FOTOSYNTETIZUJÍCÍCH ORGANISMŮ.....	109
<i>(Stanislav Vosolsobě)</i>	
12. OCHRANA PŘED SVĚTLEM U LIDÍ (Tereza Nedvědová)	112
12.1 V hlavní roli melanocyty	112
12.2 Poruchy pigmentace.....	114
12.3 Účinky ultrafialového záření	116
13. VÝROBA SVĚTLA – BIOLUMINISCENCE (Albert Damaška).....	118
14. BÝT ŽIVÝ ZNAMENÁ BÝT VNÍMÁN: ÚVAHA FILOZOFUJÍCÍHO BIOLOGA.....	126
<i>(Karel Kleisner)</i>	
DOPORUČENÁ A POUŽITÁ LITERATURA A ZDROJE	128



PŘEDMLUVA

Ačkoliv nás neustále obklopuje a ovlivňuje přímo i nepřímo, věnujeme mu obvykle malou pozornost. Přesto o něm biologická věda ví mnohé zajímavosti, a proto jsme se rozhodli vám téma „světlo“ zprostředkovat. V živých systémech je světlo tak důležité a jeho vliv tak rozšířený, že by bylo obtížné až nemožné toto téma zpracovat beze zbytku z pohledu všech oblastí biologie. Vybrali jsme proto otázky a jevy více či méně se světlem související především podle zájmu jednotlivých autorů a doufáme, že zaujmou i vás, čtenáře. Snažili jsme se pokrýt nejen fyzikální popis světla, ale i to jak organizmy světlo využívají a jak se brání před jeho nežádoucími účinky, jak ho vnímají a jak ho produkují, a samozřejmě se věnujeme i jeho vlivu na chování. Na závěr najdete bonusovou kapitolu k zamyšlení.

Tento text však není středoškolskou učebnicí, ve které byste se dozvěděli všechno o světle v biologii. Pokud vás některá kapitola zvláště zaujme, autorský výběr rozšiřující literatury najdete na konci brožury – neváhejte ho využívat. Rovněž můžete pracovat s dostupnými internetovými zdroji, kde jsou témata často dobře a aktuálně zpracovaná.

Starší brožurky, na něž rovněž někdy odkazujeme, není nutné detailně studovat. Odkazy na ně i na další literaturu jsou určeny případným zájemcům o rozšíření obzorů. Rovněž části textu odlišené šedou barvou písma a texty v rámečcích jsou rozšiřujícího charakteru. Jedná se o úseky, které obsahují zajímavé, ale komplikovanější problémy, a představují tak rozšíření probíraného tématu. Úlohy pro mladší kategorii B z těchto pasáží nebudou vůbec vycházet, ale ani úlohy kategorie A na nich nebudou postaveny. Samozřejmě doporučujeme si je přečíst, ale další text lze pochopit i bez nich. Stejně tak neváhejte číst kapitoly v pořadí podle svého zájmu a uvážení – k pochopení jedné obvykle nemusíte znát obsah těch předchozích.

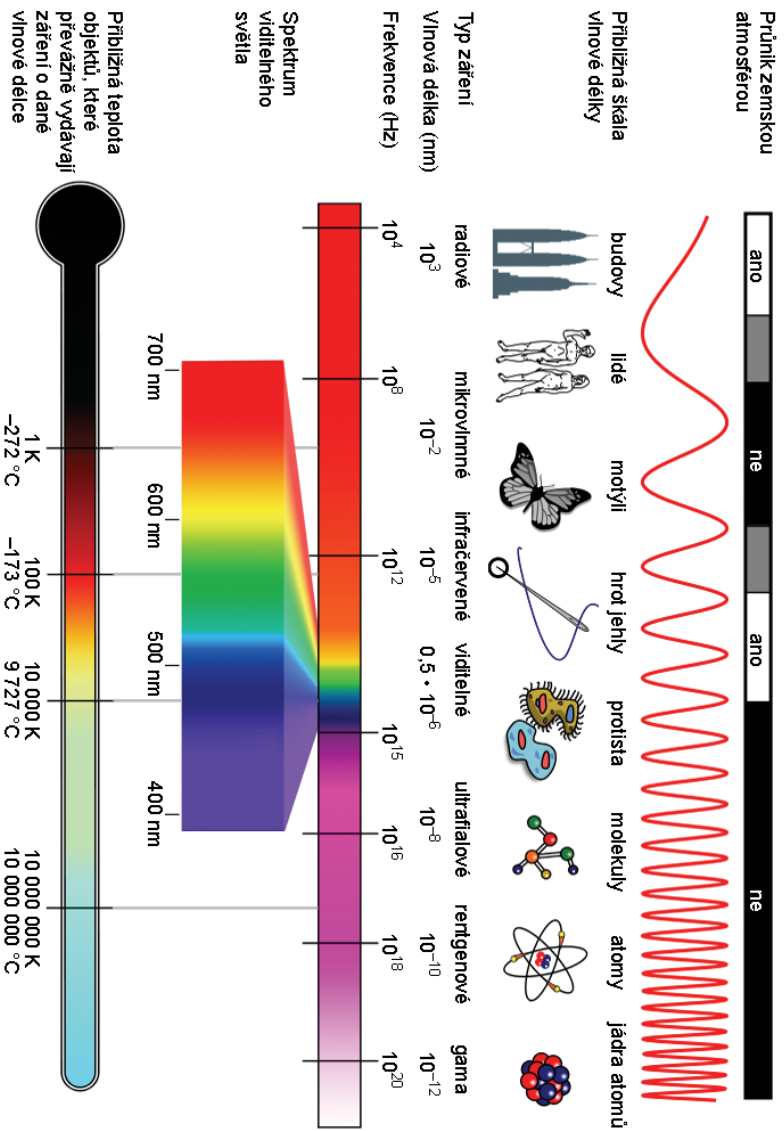
Než se pustíte do čtení, chtěli bychom vás upozornit na několik důležitých skutečností. Rozhodně po vás nechceme, abyste se text učili zpaměti. Jistě se v soutěži objeví i otázky na znalosti z brožurky, ale není nutné znát každý detail. Daleko důležitější je chápat principy, které v textu vysvětlujeme, a používat při soutěži vlastní logické myšlení. To platí obzvláště pro kategorii B, kde stačí porozumět základním zákonitostem. U kategorie A předpokládáme hlubší znalosti problematiky. Nakonec jedno velmi podstatné upozornění: ve všech kolech biologické olympiády se k tématu daného ročníku vztahují jen praktické a teoretické úlohy. Test je na brožurce zcela nezávislý a jeho otázky jsou cíleny na všeobecné biologické znalosti.

Mějte na paměti, že pro úspěch v olympiádě vždy byl a bude i letos rozhodující komplexní biologický přehled a myšlení. Věříme, že vás četba následujících stránek zaujme, obohatí a třeba i nadchne pro hlubší studium biologie.

Přejeme vám příjemné čtení.

Autoři

Elektromagnetické záření kolem nás



1. FYZIKÁLNÍ VLASTNOSTI SVĚTLA

V této kapitole byste měli získat základní představu o dějích na pozadí interakce světla s hmotou, především o těch, které se týkají živých systémů a jejich studia. Nebudeme se ale zabývat otázkami vlnové či korpuskulární povahy či šíření světla, které jsou náplní klasické optiky.

Světlo je viditelná část spektra **elektromagnetického záření**, tedy záření o vlnové délce v úzkém rozmezí přibližně mezi 380 a 750 nm. Směrem ke kratším vlnovým délkám se nachází oblast ultrafialového záření – UV (10 až 380 nm), k delším pak široká oblast záření infračerveného – IR (od 750 nm po 1 mm). Každé vlnové délce záření odpovídá **energie** fotonu E podle vztahu

$$E=hc/\lambda ,$$

kde h je Planckova konstanta ($6,626 \cdot 10^{-34}$ J·s), c je rychlost světla ($3 \cdot 10^8$ m·s⁻¹) a λ je vlnová délka. Čím je vlnová délka kratší, tím větší energii záření má. Vlnová délka, respektive odpovídající energie **fotonu** (energetického kvanta) daného záření, určuje, k jakým druhům interakcí s molekulami bude docházet při průchodu záření prostředím. **Absorpce** je zeslabování intenzity záření dané vlnové délky při průchodu přes prostředí interakcí s látkami, které toto prostředí tvoří. Zslabení je závislé na délce optické dráhy a koncentraci absorbující látky. Toho se využívá například ve spektrofotometrii při stanovení koncentrace látek v roztocích, ale také k popisu optických prostředí¹. Absorpce záření dané energie molekulou vždy odpovídá přechodu molekuly (případně atomu) ze stavu s nižší energií do stavu s energií vyšší (excitaci). Jedna molekula absorbuje právě jeden foton² a naopak jeden foton je absorbován vždy beze zbytku jednou molekulou.

Velmi krátkovlnné UV záření svojí energií odpovídá energii molekulárních vazeb a jeho absorpce tak může vést k jejich disociaci na volné radikály. Například molekula O₂ je UV C zářením (100–280 nm) disociována na dva kyslíkové radikály (které pak v reakci s O₂ poskytují ozón O₃). Méně energetické ultrafialové (UV A) a viditelné záření odpovídá přechodům elektronů mezi energetickými hladinami u π -a nevazebných orbitalů a jeho absorpce může vyvolávat různé fotochemické reakce (**obr. 1.1**), jak bude popsáno dále.

Na úrovni energie infračerveného záření leží vibrace molekul způsobené různým natahováním a zkracováním vazeb, jejich vzájemnou rotací a deformací (**obr. 1.3A**). Tyto pohyby³ se označují jako vibrační módy a mnoho chemických

¹ Pokud budeme uvažovat o jediné látce, která v daném prostředí absorbuje, je celkové zeslabení závislé na délce průchodu l , koncentraci látky c a koeficientu specifickém pro danou látku a vlnovou délku e podle vztahu $\Phi/\Phi_0 = 10^{-cl\epsilon}$, kde Φ a Φ_0 je intenzita světla po a před průchodem.

² Při výjimečně vysoké intenzitě záření může dojít i k současné absorpci dvou fotonů s poloviční energií, než je nutná k excitaci, jednou molekulou. Tohoto principu využívá například takzvaná dvoufotonová mikroskopie.

³ Názornější představu získáme, pokud si představíme molekulu jako různě těžké kuličky (atomy) spojené pružinkami (vazby).

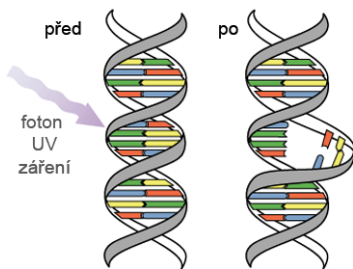
funkčních skupin (jako $-\text{COOH}$, $-\text{OH}$, $\text{C}=\text{O}$ atd.) má své charakteristické vibrační módy a jim příslušné vlnové délky, ve kterých absorbují.

Infračervené záření způsobuje při absorpci ohřev právě tím, že rozkmitává molekuly, jejichž pohyb představuje tepelnou energii tělesa, které je jimi tvořeno. V oblasti mikrovlnného záření (1 m až 1 mm) dochází u většiny látek, s výjimkou kovů, jen k slabé absorpci. Proto také například WiFi funguje i přes několik stěn a dokonce i přes vaše tělo. Nicméně při průchodu velmi silných toků mikrovlnného záření dochází k ohřevu látek, rozkmitáním a rotací jejich celých molekul interakcí dipólu molekuly s elektrickou složkou záření. Například v mikrovlnné troubě tak

1.A Ultrafialové záření. UV zaujímá spektrální oblast vlnových délek 10–380 nm a podle biologických účinků ho můžeme rozdělit do tří skupin s různou vlnovou délkou: UV A, UV B a UV C. Složení UV záření vstupujícího do atmosféry a dopadajícího na povrch Země (a působícího na organizmy) se různí. Vrstva ozónu ve stratosféře asi 25–35 km nad povrchem pohlcuje záření UV C a velkou část UV B záření, na povrch tedy dopadá UV záření tvořené UV A (90–99 %) a malou částí UV B (1–10 %). Přestože UV C záření na povrch Země nedopadá, má na něj značný vliv – vytváří totiž **ozónovou vrstvu**, která před neblahými mutagenními a germicidními účinky UV chrání život na Zemi. Při dopadu UV C na molekulu O_2 (dikyslík) jí toto záření dodá energii pro vznik ozónu (O_3). V prvním kroku dodaná energie rozštěpí dvoatomovou molekulu kyslíku na dva atomy, tedy na dva vysoce reaktivní jednoatomové radikály, které se v druhém kroku okamžitě spojí s další molekulou kyslíku za vzniku ozónu. Podobně funguje na ozónové vrstvě i pohlcování UV B.

Relativně bezpečné, co se týče množství UV B záření, je pro organizmy vodní prostředí. Už v asi 10 metrech oceánu je díky pohlcení a odrazu obvykle pouze 10 % UV B záření dopadlého na vodní hladinu. Na obr. 1.3B si všimněte zajímavosti, že se trend pohlcování UV ve vodě liší od trendu pohlcování viditelného světla (modré světlo proniká nejhluběji). Naopak velmi nebezpečné s ohledem na vysoké množství UV B záření jsou vysoké hory (kde světlo prochází přes menší množství atmosféry) a hlavně povrch sněhu a dalších ploch s vysokým albedem (odrazivostí). Sníh může odrazit až 95 % dopadlého záření, což pro organizmy žijící na jeho povrchu znamená téměř dvojitou dávku UV. Lidé pohybující se na sněhových pláních tento jev dobře znají, protože vede ke sněžné slepotě (zánětu rohovky způsobenému právě zvýšeným množstvím UV záření).

(Marie Smyčková)



Obr. 1.1: Tvorba thyminových dimerů působením UV záření vede k narušení struktury DNA.

díky odrazu od stěn prochází paprsky mnohokrát pokrmem, ve kterém rozkmitají především molekuly vody a tím jej ohřejí.

Záření o ještě větších vlnových délkách, tedy rádiové vlny například různých vysílaček, rádia, telefonů atd., je organickými látkami a například tkáněmi pohlcováno jen nepatrně a jeho energie je velmi malá, takže v běžných intenzitách nezpůsobuje pozorovatelné změny.

1.B Mravenci a infračervené záření. Záření o vyšších vlnových délkách, než je UV a viditelné záření, tedy infračervené záření, zdroj tepla, je velmi důležitá složka slunečního záření dopadajícího na Zemi. My si na něm představíme jedno z jeho zajímavých využití pro centrální vytápění u bezobratlých. K mravencům, kteří ve svých mraveništích udržují vyšší teplotu oproti okolnímu prostředí, patří lesní mravenci rodu *Formica*. Staví známá nadzemní kupovitá mraveniště tvořená jehličím a drobnými větvičkami. Během období aktivity, které přibližně odpovídá vegetační sezóně, udržují mravenci teplotu přibližně o 10 °C vyšší, než je teplota okolního vzduchu. Není bez zajímavosti, že mravenci udržují v mraveništích podobnou teplotu i ve velmi vzdálených částech areálu svého výskytu.

Na udržování stále vyšší teploty se podílí sama stavba mraveniště, která má velmi dobré izolační vlastnosti a navíc díky kuželovitému tvaru zachycuje sluneční paprsky lépe než vodorovný povrch půdy. Kromě toho se zde uplatňují vnitřní a vnější zdroje tepla. Vnitřním zdrojem tepla jsou mravenci a z menší části mikroorganizmy v mraveništi. Tyto vnitřní zdroje poskytují tepelný výkon v řádu jednotek až desítek wattů, pro srovnání tepelný výkon člověka je asi 100 W. Kromě toho, že sluneční záření zahřívá povrch mraveniště, může být energie slunečního záření přenášena dovnitř prostřednictvím mravenců. Mravenci jsou tmaví, a proto se snadno zahřívají, jsou-li vystaveni slunečnímu záření. Jejich těla obsahují značné množství vody, která má vysokou tepelnou kapacitu. A konečně, pohybují se v mraveništi i mimo něj. To dělá z mravenců ideální médium pro přenos tepla mezi mraveništem a okolím, zejména pak pro vnášení tepelné energie slunečního záření do mraveniště. Tímto způsobem mohou mravenci vnášet teplo do mraveniště celý rok, ale zejména intenzivně je tento mechanismus při specializovaném chování známém jako **slunění mravenců**, kdy mravenci především v jarních měsících tvoří husté shluky na povrchu mraveniště nebo v jeho těsné blízkosti tak, aby byli co nejvíce vystaveni slunečnímu záření. Tím, že se shluknou do hustého chomáče, zahřívají se rychleji než jednotliví mravenci, a tak se může teplota chomáče na sluníčku zvýšit za dvacet minut o více než 20 °C. Jakmile se mravenci zahřejí, vracejí se zpět do vnitřních prostor mraveniště, které tím ohřívají. Zajímavé je, že v jarních měsících se mravenci snaží maximálně se vystavit slunečním paprskům. Vrhne-li na takový chomáč stín ruky, mravenci ze stínu po chvíli odejdou a na mraveništi zbude negativní ruka. Předpokládá se, že toto chování je důležité pro jarní nastartování termoregulace celého mraveniště.

(Jan Frouz)

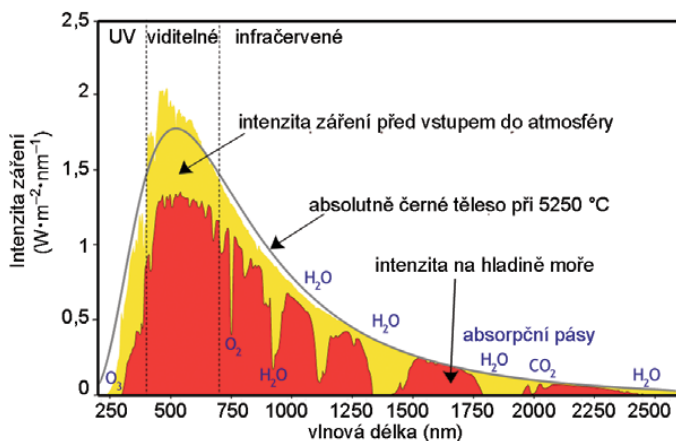
1.1 Sluneční záření a jeho průchod atmosférou a vodou

Sluneční záření představuje pro Zemi a organizmy na ní zásadní zdroj energie. Před vstupem do atmosféry dodává sluneční záření na Zemi výkon asi 1,36 kW na metr čtvereční kolmo k dopadu paprsků, přičemž je tato energie rozložena do široké oblasti spektra od UV po vzdálené IR (**obr. 1.2**).

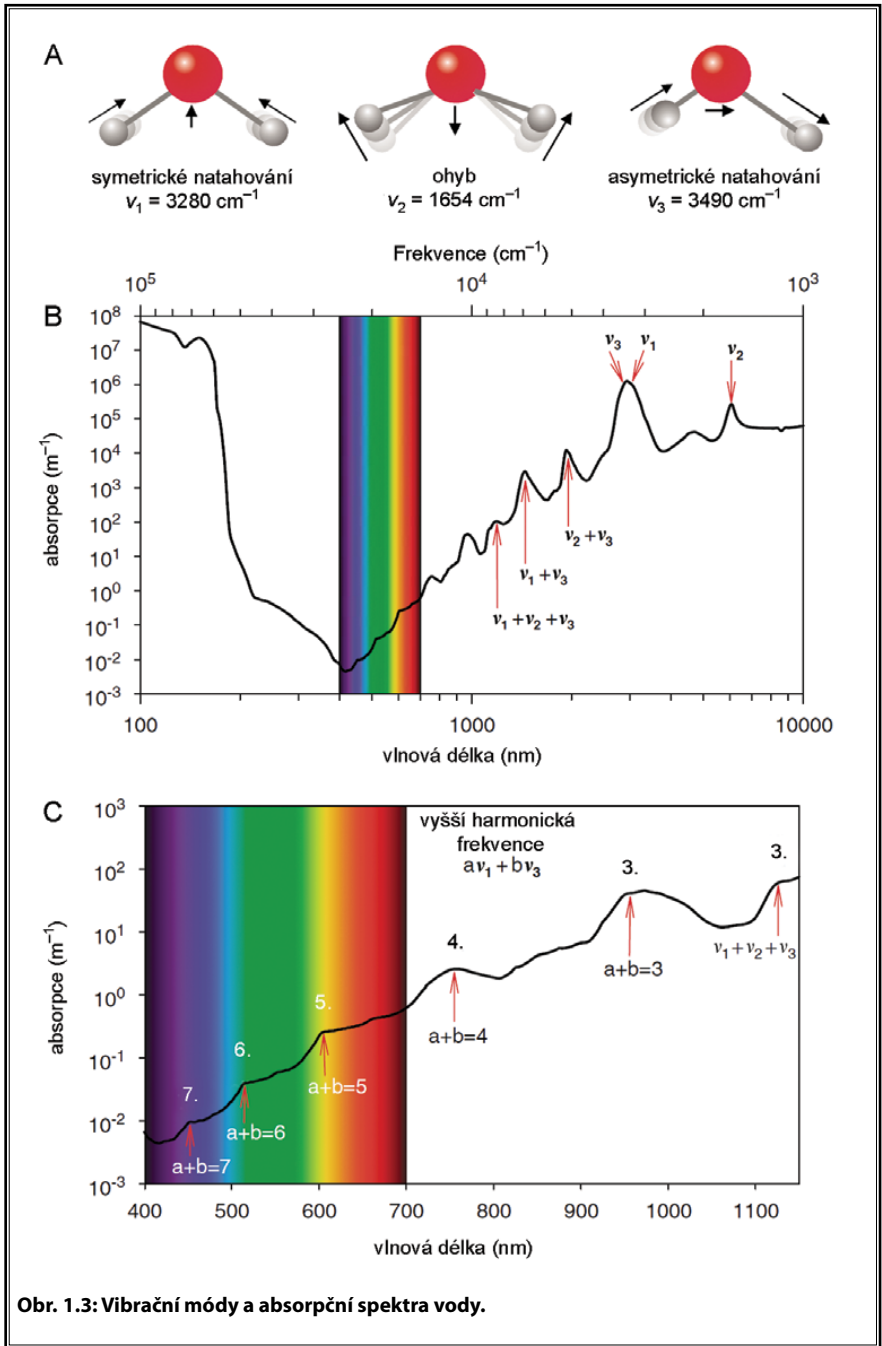
Průchodem přes zemskou atmosféru dochází k pohlcení některých částí spektra; celkový výkon je tak oslaben asi o 30 %. Celková energie dopadající na zemský povrch je tvořená z asi 54 % IR, ze 43 % z viditelného světla a jen asi 4 % připadají na UV záření. Kromě odrazu a rozptylu od částic atmosféry dochází i ke specifickému pohlcování (absorpci) především molekulami vodních par a CO_2 v IR oblasti a molekulami kyslíku O_2 a ozónu O_3 v UV oblasti.

Dalším běžným prostředím, ve kterém se světlo, na rozdíl od UV a IR záření (**obr. 1.3B**), šíří poměrně dobře, je voda. Jak je vidět na absorpčním spektru (**obr. 1.3B, C**), je nejnižší absorpce ve vodě v oblasti modrého světla a paprsky této barvy tak proniknou nejdál. Díky tomu (a také díky většímu rozptylování krátkovlnného světla tzv. Rayleighovým rozptylem) se nám jeví voda ve větších vrstvách jako modrá a organizmy žijící hlouběji pod hladinou tomu jsou přizpůsobené.

Proč voda absorbuje nejméně právě v modré oblasti? Do delších vlnových délek, IR a částečně i viditelného spektra, totiž zasahují absorpční pásy složených vibračních módů. Ty jsou kombinacemi a násobky (vyšší harmonické frekvence) základních vibračních módů molekuly vody ν_1 , ν_2 a ν_3 (**obr. 1.3A**). Tyto základní vibrační



Obr. 1.2: Spektrum solárního záření před (žlutě) a po (červeně) průchodu atmosférou (na hladině moře). Tato distribuce poměrně dobře odpovídá modelu vyzařování absolutně černého tělesa (popsaného Wienovým posunovacím zákonem) při teplotě asi 5250 K, což je teplota, která přibližně panuje na povrchu Slunce.



Obr. 1.3: Vibrační módy a absorpční spektra vody.

módy absorbují při větších vlnových délkách v infračervené oblasti, a to mnohem intenzivněji než jejich kombinace.

1.2 Barevnost

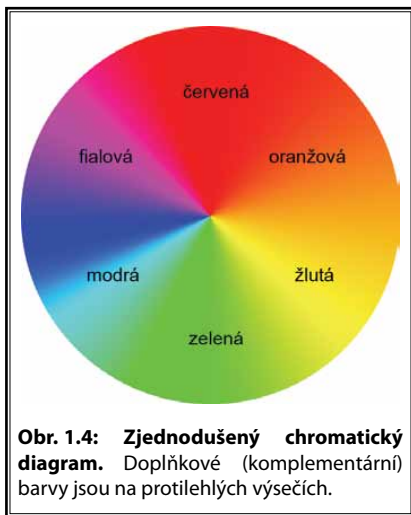
Pokud vnímáme nějaký předmět osvětlený bílým světlem jako barevný, znamená to, že z něj k našemu oku putují jen (nebo alespoň ve větší míře⁴) určité vlnové délky viditelného spektra. Zbývá část (doplňková, neboli komplementární barva) je pohlcena (obr. 1.4).

Absorpce organických látek v dlouhovlnné UV a viditelné oblasti je způsobena záchytem fotonu příslušné energie, který vede k přechodu elektronu v molekule látky ze základní S_0 na excitovanou hladinu S_1 . Proto jsou také spektra UV až viditelné

oblasti (UV/VIS) označována jako elektronová. Schematicky jsou **energetické hladiny** a přechody mezi nimi znázorněné na tzv. Jablonského diagramu (obr. 1.5). Kromě různých elektronových hladin (S_0, S_1, S_2, \dots) se molekula může nacházet ve více vibračních hladinách (odpovídají různé geometrii molekuly analogicky k molekule vody na obr. 1.3A) – v diagramu na obr. 1.5 jsou znázorněny jako slabší vodorovné čáry ($S_{11}, S_{12}, S_{13}, \dots$), případně ještě v jemnějších rotačních hladinách (neznázorněno). Energetické rozdíly mezi těmito hladinami jsou podstatně nižší a odpovídají energii fotonů z IR oblasti. Energie v jednotlivých hladinách a tím i rozdíly mezi nimi nabývají diskrétních (nespojitéch) hodnot. Avšak díky možnosti přeskoků z a do různých vibračních a rotačních hladin nejsou absorbovány jen jednotlivé vlnové délky, ale celé různě široké pásy (obr. 1.6).

Přeskok elektronu na vyšší energetickou hladinu absorpcí fotonu je velmi rychlá záležitost (asi 10^{-15} s), velmi rychle (asi 10^{-13} s) také dochází k relaxaci vyšších vibračních stavů na základní hladinu dané elektronické úrovně (např. z S_{13} na S_1). Tento excitovaný stav je nestabilní (doba života asi 10^{-8} s) a má tendenci přecházet zpět do základního stavu, což se může dít několika způsoby. Jedním z nich je vnitřní konverze – nezářivý přechod, kdy je energie přenesena na okolní molekuly (např. rozpouštědlo), což se projeví jako ohřívání. Další možností je fotochemická reakce, tedy změna nějaké chemické vazby excitované molekuly. Může jít třeba o *cis-trans* izomeraci na dvojné vazbě (např. přesmyk 11-*cis*-retinalu na all-*trans*-retinal je klíčový pro vnímání světla v tyčinkách a čípcích – obr. 6.12), přesmyk nebo disociaci labilní vazby (např. vznik cholekalciferolu –prekurzoru vitamínu D při slunění).

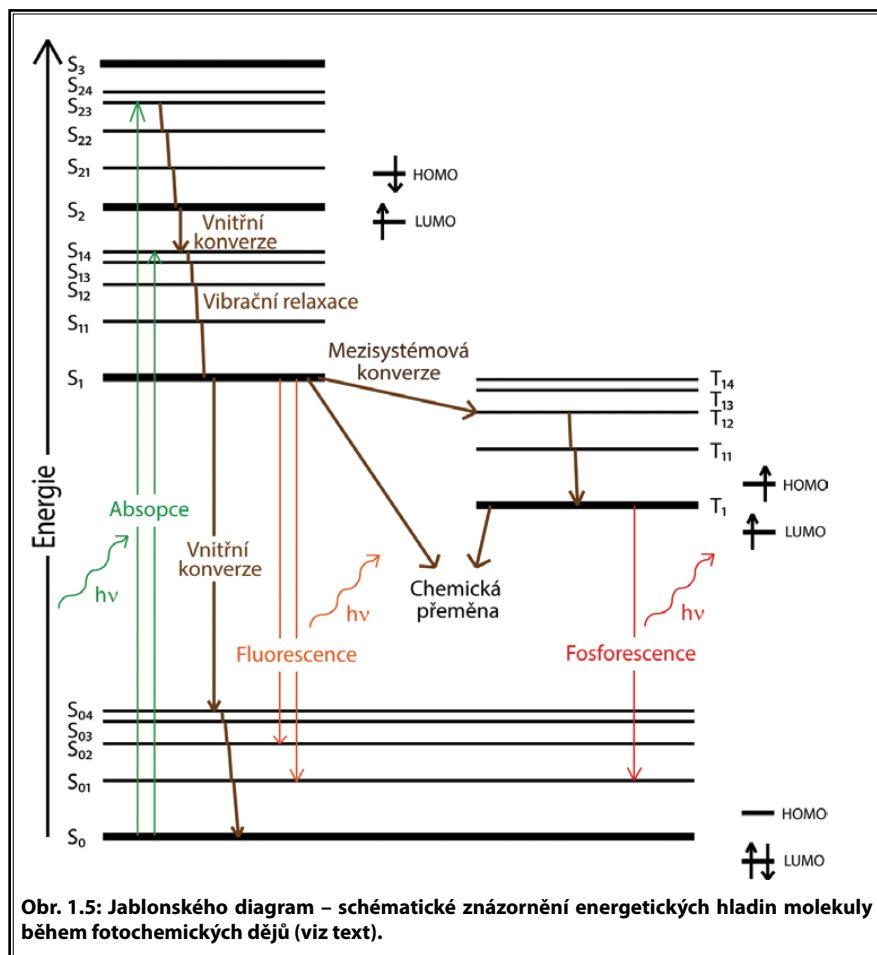
Jinou možností, kterou může excitovaná molekula relaxovat, je **fluorescence**, tedy vyzáření fotonu o energii odpovídající rozdílu mezi (zpravidla prvním)



⁴ Relativně k citlivosti našeho oka pro danou vlnovou délku.

elektronově excitovaným S_1 a základním S_0 stavem či jeho vyššími vibračními stavy S_{01} , S_{02} (obr. 1.5). Energie uvolněného (emitovaného) záření je nižší než absorbovaného (excitačního), neboť část se jí ztratí vibračními relaxacemi. Tento rozdíl ve vlnových délkách se označuje jako Stokesův posun (obr. 1.6). Vlnové délky vyzářeného spektra také zpravidla tvoří širší pás, kvůli přeskoku do různých vibračních stavů.

Fluorescenci v různé míře vykazují mnoho organických látek se systémem konjugovaných dvojných vazeb, které jak je podrobněji popsáno níže, obecně absorbují světlo. Fluorescence však je jen jedním z možných „osudů“ energie absorbovaných fotonů (viz výše). Schopnost fluoreskovat se hodnotí tzv. kvantovým výtěžkem, tedy poměrem počtu fotonů vyzářených ku absorbovaným. Látky vykazující silnou fluorescenci mají tento poměr samozřejmě vysoký, ale vždy menší než jedna.

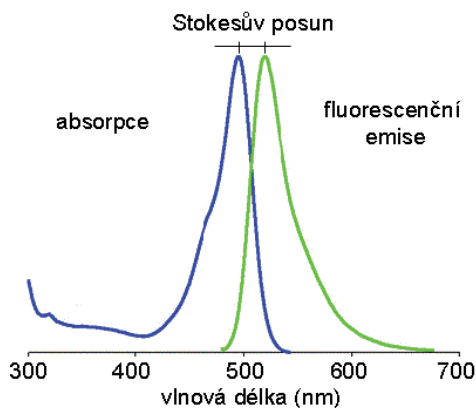


Obr. 1.5: Jablonského diagram – schématické znázornění energetických hladin molekuly během fotochemických dějů (viz text).

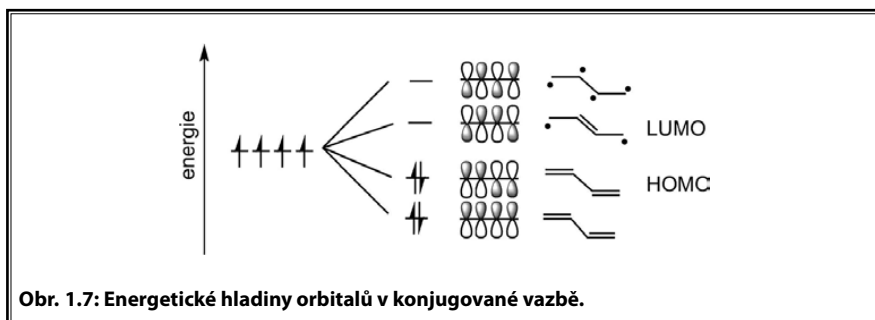
U všech předchozích příkladů změny energetických hladin zůstávalo zachované párování spinů elektronů (molekuly zůstávaly v singletovém stavu – odtud označení S) a tyto přechody tak byly kvantově povoleny. Za určitých podmínek však může docházet ke změně orientace spinu excitovaného elektronu na nespárovaný a molekula přechází do tripletového stavu (T_1). Zpětný zářivý návrat do základního stavu (S_0), vyžaduje opětovnou změnu spinu a je tak kvantově zakázán, proto probíhá relativně pomalu (10^{-3} – 10 s). Toto záření, označované jako **fosforescence**, tak může doznívat ještě poměrně dlouho po skončení excitace. Na tomto principu pracují různé „svítící barvy“ a také některé minerály vykazující fosforescenci, v živé přírodě se s ní však takřka nesetkáme – zpravidla se jedná o anorganické materiály jako ZnS či $SrAl_2O_4$.

Obecně se vyzářování světla při přechodu z excitovaného stavu do základního označuje jako **luminiscence**. Pokud je zdrojem excitace světlo, mluvíme, jak bylo popsáno výše, o fluorescenci či fosforescenci. Další způsob, jak může excitovaný stav vzniknout, je chemická reakce. Záření pak označujeme jako **chemiluminiscenci**, a pokud k této reakci dochází v rámci živého systému, tak jako **bioluminiscenci** (viz **kap. 13**). Možný je také přenos excitační energie z jedné molekuly na druhou (viz **kap. 1.3**).

Z předchozího popisu je možné získat představu o dějích, ke kterým dochází během absorpce fotonu molekulou na abstraktní energetické úrovni. Co však konkrétně představuje elektronově excitovaný stav molekuly? A jaký je vztah mezi strukturou a barevností látky? Aby molekula absorbovala v oblasti viditelného záření, musí mít možnost přejít do excitovaného stavu s rozdílem energie oproti stavu základnímu odpovídající energii tohoto záření. Tomuto rozdílu odpovídá v rámci organických látek změna rozložení hustoty elektronů v molekule. Tyto elektrony



Obr. 1.6: Spektrum relativní intenzity absorpce a vyzářování fluorescenčního barviva FITC (fluoresceinisothiokyanátu) používaného i ve fluorescenční mikroskopii.



Obr. 1.7: Energetické hladiny orbitalů v konjugované vazbě.

jsou sdíleny mezi jednotlivými atomy molekuly a vytváří tak chemické vazby. Rozložení hustoty elektronů v rámci jedné vazby je dáno jejím typem (σ či π), který je zase dán atomovými orbitaly (s, p či d), z nichž vzniká. Rozložení elektronů podílejících se na jedné vazbě je dále (v menší míře) ovlivněno jinými vazbami a atomy v dané molekule. Kombinací orbitalů jednotlivých atomů (AO) molekuly získáme nové molekulové orbitály (MO), kterých je stejně, liší se však energií od původních AO (**obr. 1.7**). MO s energií nižší označujeme jako vazebné, s vyšší jako antivazebné. Stejnou energii jako výchozí AO mají orbitály nevazebné. Elektrony obsazují MO od nejméně k více energetickým, přičemž v jednom orbitalu mohou být maximálně dva elektrony - navzájem s opačným spinem. Poslední obsazený orbital označujeme jako HOMO (Highest Occupied MO), první neobsazený jako LUMO (Lowest Unoccupied MO). Za běžných podmínek odpovídá rozložení elektronů stavu s nejmenší možnou energií, excitace vede k přesunu elektronu z HOMO do LUMO. Energie absorbovaného záření pak odpovídá energetickému rozdílu mezi těmito orbitály. V živé přírodě se setkáváme se dvěma typy molekul, které absorbují v oblasti viditelného záření: nejčastěji ty se systémem konjugovaných dvojných vazeb a pak takové, které jsou tvořeny komplexy přechodných kovů.

Systémy konjugovaných dvojných vazeb jsou tvořeny řadou uhlíků s orbitály s sp^2 hybridizací, které mezi sebou sdílí elektrony v π vazbách (nejjednodušší model na **obr. 1.7**). Tyto elektrony nejsou pevně vázány v jedné vazbě, ale mají určitou volnost, přičemž různému rozložení elektronů odpovídá různá energie molekuly. V delším řetězci jsou energetické rozdíly mezi různým uspořádáním elektronů nižší a nižší je i rozdíl mezi HOMO a LUMO zodpovědný za absorpci fotonu o nejnižší energii (tedy s největší vlnovou délkou).

Prolužování řetězce konjugovaných dvojných vazeb se projeví snižováním energie pohlcovaného světla a tím se barva samotné látky posouvá od žluté k zelené. Nejjednodušší systém (dvou) konjugovaných vazeb buta-1,3-dien (na **obr. 1.7**) absorbuje maximálně při 217 nm, hluboko v UV oblasti. Přibližně od sedmi konjugovaných vazeb nastává absorpce ve viditelné oblasti. Známi zástupci přírodních lineárních barevných molekul jsou například lykopen v rajčatech a β -karoten

⁵ Nezapomeňte, že barva látky je tvořena vlnovými délkami, které neabsorbuje. Jedná se tedy o doplňkovou barvu (**obr. 1.4**).

1.C Barvy pod vodou. Na rozdíl od atmosféry, skrz niž proniká sluneční záření poměrně ochotně, dochází ve vodním prostředí k velmi rychlému úbytku světla s hloubkou. Ještě předtím se ale část dopadajícího světla odrazí již od hladiny, přičemž množství odraženého světla záleží na úhlu, pod kterým sluneční paprsky na hladinu dopadají (a samozřejmě i na tom, jak moc se hladina vlní). V brzkých ranních a pozdních odpoledních hodinách, kdy je slunce už nízko nad obzorem, se tak k vodním autotrofům dostane jen zlomek „suchozemského“ světla, i kdyby na něj čekali těsně pod hladinou. Ale i paprsky světla, které se ze vzduchu do vody „zalomí“, to mají v médiu o několik řádů hustším daleko těžší. I v čisté vodě pronikne do hloubky jednoho metru méně než polovina hladinového záření, do deseti metrů je to okolo 22 %, a do sta metrů méně než půl procenta.

Světla s hloubkou nejen ubývá, ale mění se i jeho spektrální složení díky různé intenzivní absorpci záření o různých vlnových délkách. Příslušná mořská „modrá hlubina“ je důsledkem toho, že právě modré složky viditelného spektra pronikají vodním sloupcem nejlépe. Naopak dlouhovlnné záření je vodou pohlcováno poměrně efektivně, infračervené záření je zachyceno téměř okamžitě a červené barvy také rychle s hloubkou mizí. Průnik světla je samozřejmě ovlivněn i látkami rozpuštěnými ve vodě a rozptýlenými částicemi. Charakteristická hnědá voda rašelinišť a smrkových lesů je způsobena rozpuštěnými huminovými kyselinami, „zelená polévka“ místo vody v eutrofních rybnících je plná buněk fytoplanktonních řas či sinic a hnědá voda řek bývá důsledkem unášených organických i anorganických půdních částic. V takových vodách pochopitelně proniká světlo jen do velmi malé hloubky a barvy pod hladinou působí jinak než v čisté vodě málo úživných jezer či moří.

Změnám spektrálního složení v hlubinách se nejrůznější organizmy dobře přizpůsobily. S hloubkou se například mění složení dominantních skupin řas porůstajících mořské dno. Zatímco zelený řasám se nejlépe daří v relativně mělké, dobře prosluněné vodě, v modrých hlubinách jsou nejuspěšnější ruduchy, které díky svým pigmentům jsou schopny velmi dobře krátkovlnnou složku slunečního záření využít. Fotosyntetizující inkrustující ruduchy byly v čistých mořích nalezeny dokonce i v hloubkách větších než 200 m.

Barvnou krásu mnohých obyvatel moří, která se nám vyjeví po osvětlení umělým zdrojem světla, často nikdo v přírozených podmínkách nemůže obdivovat. Purpurové kolonie rohovitých korálů nebo červené jeskynní ryby z Jadranu jsou v přírozeném osvětlení nudně černé. Světločivné buňky většiny živočichů, již trvale obývají větší hloubky, vůbec nebývají na dlouhovlnné složky viditelného spektra citlivé. Přesto se i v hloubkách, kam by vůbec nemělo červené nebo žluté světlo proniknout, můžeme občas s těmito barvami na tělech živočichů či řas setkat. Je to důsledkem luminiscence, kdy povrch jejich těl pohlcuje krátkovlnné modré záření a vyzářuje záření o delších vlnových délkách. V mnoha případech se asi jedná pouze o vedlejší jev bez hlubšího významu, fluorescentní skvrny na tělech výrazně vizuálně zaměřených živočichů, jako jsou hlavonožci, ale pravděpodobně svou funkci mají. U jednoho druhu pozoruhodných mořských koryšů strašků (*Lysiosquillina glabriuscula*) bylo prokázáno, že luminiscenci využívají ve vnitrodruhové komunikaci. Při ritualizovaných teritoriálních střetech si ukazují signální žlutozelené skvrny na šupinách na bázi tykadél, jejichž zbarvení je zejména ve větších hloubkách posíleno právě díky emisi záření z pigmentů pohlcujících modré světlo.

(Adam Petrusek)

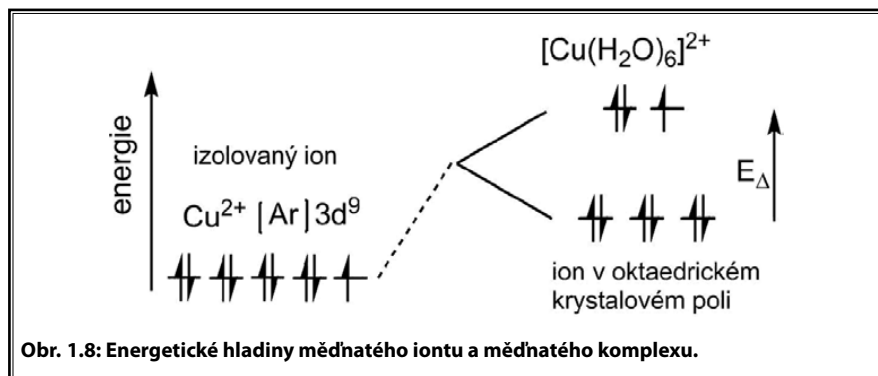
(obr. 3.1) v mrkvi, oba s 11 dvojnými vazbami absorbující všechny viditelné vlnové délky kromě červené a žluté.

Absorbovat nemusí jen samotné lineární systémy konjugovaných dvojných vazeb, velmi běžné jsou barevné látky s aromatickými jádry či heterocyklické molekuly (s jiným atomem než uhlíkem v kruhu, např. N, S, O, ...). Různé funkční skupiny (aminy, karboxylové kyseliny, atd.) mohou svou schopností přitahovat elektrony z konjugovaného systému či je do něj poskytovat významně ovlivnit absorpční spektra. Také interakce barevné látky s okolím (např. molekulami rozpouštědla *in vitro* nebo proteinu *in vivo*) přes ne vazebné interakce má na spektrum výrazný vliv.

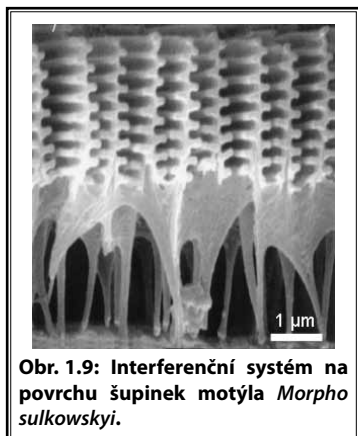
Komplexy přechodných kovů vznikají sdílením elektronových párů ligandů do neobsazených orbitalů atomu kovu (centrálního atomu). Ligandy se kolem uspořádají do geometrického útvaru (obvykle oktaedr, tetraedr, čtverec) v závislosti na kovu a na své struktuře. To vede ke změně energetických stavů d orbitalů kovu podle jejich orientace vůči elektronovým párům ligandů (krystalovému poli), se kterými se odpuzují. Původně degenerované (energeticky stejné) d orbitály vytvoří různé energetické hladiny, jejichž rozdíl se pohybuje typicky v oblasti energie viditelného spektra. U komplexů iontů kovů, jejichž d orbitály nejsou zcela zaplněny, a může tak docházet k přeskokům mezi nimi, nastává absorpce odpovídajících vlnových délek.

Tyto barevné systémy jsou typické pro anorganické sloučeniny, například bezvodý CuSO_4 (obr. 1.8) obsahuje ionty Cu^{2+} a má podobu bílého prášku. Pokud jej rozpustíme ve vodě, vzniknou komplexní ionty $[\text{Cu}(\text{H}_2\text{O})_6]^{2+}$, které roztok zbarví modře. V živé přírodě jsou takovéto systémy spíše vzácné, jedním z běžnějších příkladů je hemocyanin – molekulu O_2 přenášející metaloprotein v tělech měkkýšů a některých členovců. Molekula tohoto barviva obsahuje dva atomy mědi, na které jsou koordinovány dusíkové atomy histidinových zbytků. Oxidovaná forma (s atomy Cu^{II}) je modrá, redukovaná (s atomy Cu^{I}) je bezbarvá.

Nedejte se zmást komplexními látkami, jako je chlorofyl či hemoglobin, přestože obsahují zakomplexovaný atom kovu, absorbuje i u nich konjugovaný systém (i když je jeho barva atomem kovu ovlivněna).



Obr. 1.8: Energetické hladiny měďnatého iontu a měďnatého komplexu.



Obr. 1.9: Interferenční systém na povrchu šupinek motýla *Morpho sulkowskyi*.

Ne všechno je však barevné kvůli absorpci části spektra díky chemickým vazbám. Množství barevných fenoménů od modrého peří ptáček a duhových křídel motýlů po duhovky očí je způsobeno interakcí světla s mikroskopickými opakujícími se strukturami na povrchu nebo uvnitř „barevných“ orgánů. Označují se také jako **strukturální zbarvení**. Velmi častý je tento způsob zbarvení u živočichů s modrou barvou, která je jinak u živočichů poměrně vzácná.

Principem je Rayleighův **rozptyl**⁶ světla na velmi malých částicích pigmentu, přičemž míra rozptylu je závislá na vlnové délce⁷, dlouhovlnné (červené) záření se rozptyluje méně. Obratlovci s modrým zbarvením kůže (mandrilové, krocán, pralesničky aj.) mají nejčastěji povrchovou vrstvu kůže s rozptýlenými pigmentovými částicemi, na kterých dochází k rozptylu především modrého světla, a zbývající složky světla pronikají hlouběji, kde jsou pohlceny podkladovou vrstvou pigmentového barviva (obvykle melaninu). Pokud je místo pigmentování spodní vrstva prokrvená a dochází k částečnému odrazu především červeného světla, je výsledný vzhled fialový. Podobné je to i s modrým zbarvením duhovek v očích, tady rovněž světlo prochází přes průhlednou vrstvu s rozptýleným pigmentem a je pohlceno na zadní straně duhovky melaninovou vrstvou. U očí zelených je zadní strana světlejší a rozptýlené modré světlo se tak míchá s odraženým žlutým.

Modře zbarvené ptačí peří využívá rozptylu na rozhraní drobných vzduchových komůrek na povrchu háček pera, pod kterou je také melaninová vrstva pohlcující zbylé záření.

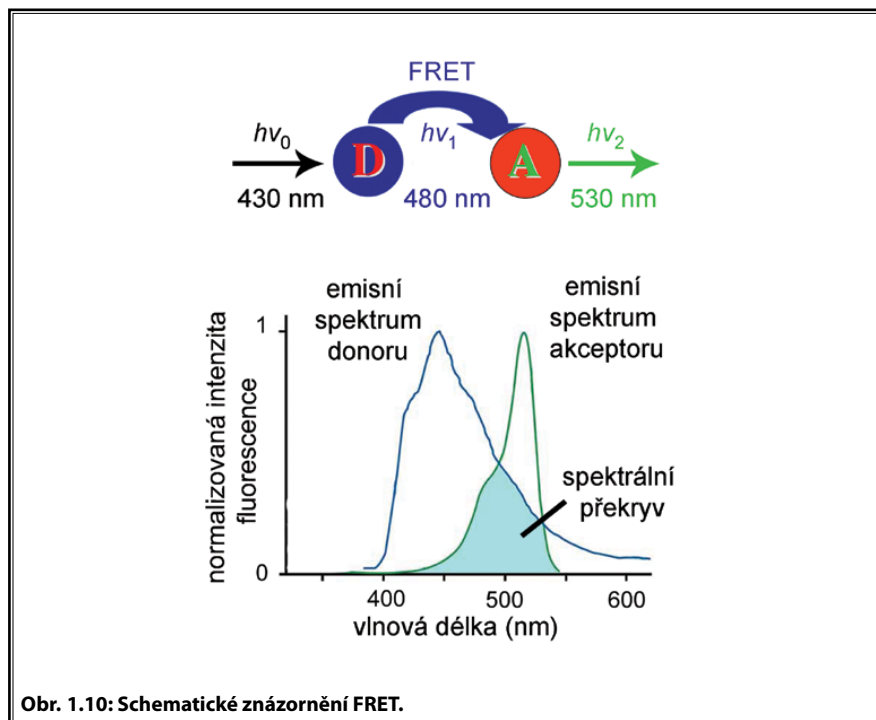
Jiným druhem strukturálního zbarvení je **interference světla** (skládání vln) na různých periodicky se opakujících povrchových strukturách. Aby k tomuto jevu došlo, musí dráha paprsků odražených od jednotlivých povrchů odpovídat násobku vlnové délky odraženého světla. Například některé druhy motýlů *Morpho* využívají drobné šupinky s výrůstky (**obr. 1.9**), kterými jsou jejich křídla pokrytá, jako difrakční mřížku. Na těchto pravidelných strukturách dochází k interferenci světla a zpět je odráženo jen záření modré barvy se zvláštním odleskem.

⁶ Rayleighův rozptyl nastává na částicích menších než vlnová délka světla. Například v atmosféře na molekulách ve vzduchu, kde je zodpovědný za modrou barvu oblohy či červené západy Slunce (to pokud je nízko nad obzorem a dlouhým průchodem světla přes atmosféru se krátkovlnné záření již rozptýlilo). Pokud k Rayleighově rozptylu dochází (jak tomu je i u živočichů) na koloidních částicích, označuje se jako Tyndallův jev.

⁷ Intenzita rozptylu je závislá na převrácené hodnotě čtvrté mocniny vlnové délky a červené světlo se tak oproti modrému rozptyluje více než desetkrát méně.

1.3 Přenos elektronové excitační energie

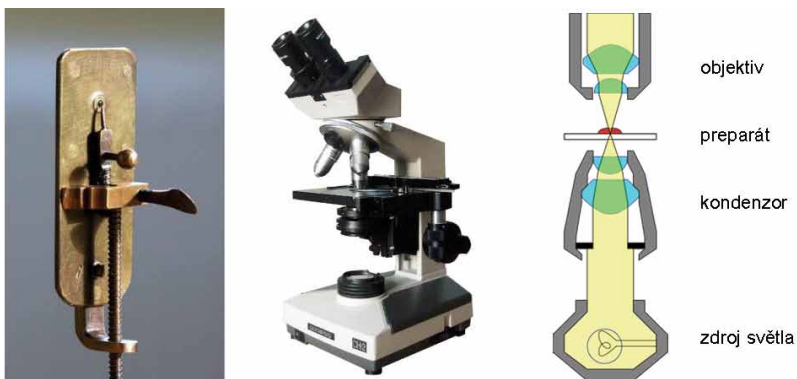
Máme-li v jedné soustavě fluorescenční látku D (donor), jejíž emisní spektrum se překrývá s absorpčním spektrem přítomné fluorescenční látky A (akceptor), může docházet k přenosu energie z D na A označovanému jako FRET (*Förster* či *Fluorescence Resonance Energy Transfer*), viz **obr. 1.10**. Po ozáření této soustavy světlem v absorpční oblasti donoru pak pozorujeme záření v emisní oblasti akceptoru. Nejedná se však o emisi z D a následnou absorpci fotonu látkou A, ale o přenos energie zprostředkovaný dipól-dipólovou interakcí mezi A a D. Tento přenos je účinný jen na velmi krátkou vzdálenost, kratší než je vlnová délka přeneseného záření (a účinnost klesá se šestou mocninou vzdálenosti). Takovéto D-A systémy se využívají například při studiu buněčných dějů na molekulární úrovni, neboť umožňují zviditelnit velmi těsnou blízkost dvou značených molekul. Tento systém je o to univerzálnější, že k excitaci donoru může dojít i jinou cestou, například chemickou reakcí (chemiluminiscence). Naopak akceptor nemusí být fluorescenční, ale může naopak fluorescenci donoru zhasít (dochází k tzv. *quenchingu*) a k „rozsvícení“ pak dojde až po odloučení D-A páru. Obrovský význam má tento jev u rostlin, kde je excitace přenášena mezi pigmenty světlosběrné antény na fotosyntetická barviva, čímž se velmi zvyšuje účinnost fotosyntézy (viz **kap. 4.2**).



Obr. 1.10: Schematické znázornění FRET.

1.D Světelná mikroskopie. Existence a povaha mikroorganismů a obecně struktur menších, než je rozlišovací schopnost lidského zraku, představuje relativně složitou skutečnost, která byla po dlouhou dobu lidské historie nepochopena. Dlouho například převládaly představy, že infekční choroby jsou způsobovány jedy či „zkaženým vzduchem“, a mikrobiální podstata těchto fenoménů byla rozkryta až v 19. toletí. Logickým důvodem pro tuto nevědomost byla neexistence techniky, která by byla schopna zobrazit tak malé struktury. Je paradoxní, že optické technologie pro pozorování vzdálených, především astronomických objektů, byly vědecky využívány dříve než technologie pro pozorování objektů drobných, přestože dalekohledy i mikroskopy byly vynalezeny přibližně ve stejnou dobu a například Galileo Galilei měl k dispozici oba přístroje. Přelom v mikroskopii znamenala především práce holandského obchodníka a přírodovědce **Antona van Leeuwenhoeka**. Ten se svým jednoduchým mikroskopem, který však umožňoval až 275násobné zvětšení, pozoroval mnoho objektů (například spermie nebo krvinky) již koncem 17. století. Ještě významnější mikroskopické dílo v téže době publikoval **Robert Hooke**. Prvním sériovým výrobcem mikroskopů se pak v 19. století stal **Carl Zeiss**, jímž založená firma se výrobou optiky zabývá dodnes.

Světelný mikroskop je ve své nejjednodušší variantě relativně jednoduchý přístroj. Jeho optická část se skládá ze dvou optických soustav, umístěných na protilehlých stranách tmavého tubusu. **Objektiv** je optická soustava přiblížená k pozorovanému objektu, která disponuje krátkou ohniskovou vzdáleností a vytváří skutečný a převrácený obraz pozorovaného objektu. **Okulár**, který je na opačné straně tubusu, slouží k usměrnění světla procházejícího mikroskopem, aby vznikl obraz pozorovatelný okem. Skutečný a převrácený obraz z objektivu mění okulár na obraz zdánlivý a zvětšený. Okulár tedy v praxi funguje jako lupa. **Zvětšení mikroskopu** vypočítáme jako součin zvětšení okuláru a objektivu. Optická část mikroskopu je nasazena na stojanu, který je opatřen mikroskopickým šroubem, umožňujícím velmi jemné zaostřování. Pod objektivem se nachází stolek, kam umísťujeme preparáty. Mikroskopický šroub může podle typu



Obr. 1.11: Světelné mikroskopy. Vlevo: světelný mikroskop A. van Leeuwenhoeka. Uprostřed: současný binokulární světelný mikroskop pro běžné použití v laboratoři. Vpravo: Schéma Köhlerova osvětlení (osvětlení s použitím kondenzoru).

mikroskopu pohybovat nahoru a dolů buďto stolkem, nebo optickou částí. Pod stolkem se v nejjednodušším provedení mikroskopu nachází **clona** a světelný zdroj, kterým může být umělé světlo (například LED) nebo zrcátko, které do optické soustavy směřuje světlo z okolí. Clona slouží k regulaci množství světla, které je vpouštěno na preparát a do optické soustavy. Čím méně světla clona do soustavy vpustí, tím větší je hloubka ostrosti (silnější vrstvu preparátu vidíme ostře).

Mikroskopy, se kterými se pracuje v současné biologické praxi, ale i novější mikroskopy pořizované do škol, bývají však většinou složitější. Obvykle jsou **binokulární** (disponují dvěma okuláry, abychom mohli obraz sledovat oběma očima současně) a je možné je seřídit za pomoci **kondenzoru**. Kondenzor představuje další optickou soustavu mikroskopu, která je umístěna mezi zdrojem světla a stolkem. Kondenzor slouží k soustředění a zrovnoměnění světla vycházejícího ze světelného zdroje, čímž zefektivňuje využití světla a zlepšuje kvalitu pozorovaného obrazu. Klasická světelná mikroskopie umožňuje v procházejícím světle pozorovat tenké, ploché objekty. V mikroskopu je od okolí velmi snadno odlišíme, pokud se od něj nějak liší **barevně**, tedy pohlcují část procházejícího světla. Objekty průhledné, které se od okolí liší jen optickou hustotou, tloušťkou a indexem lomu světla, jsou ve světelném mikroskopu také pozorovatelné, ale pro kvalitnější obraz se při jejich pozorování často používají speciální techniky (například fázový kontrast nebo Nomarského kontrast), jejichž popis přesahuje rámec této brožury.

Chceme-li použít mikroskop, jistě nás bude předně zajímat jeho **rozlišovací schopnost**. V praxi se ptáme, jaká minimální vzdálenost musí být mezi dvěma body, abychom je mohli v mikroskopu rozlišit jako dva body. Tato vzdálenost je dána vlastnostmi objektivu a vlnovou délkou záření, které pro pozorování používáme. Mikroskop z principu nemůže rozlišit dva body ve vzájemné vzdálenosti menší, než je polovina vlnové délky použitého záření. Protože při světelné mikroskopii je tímto zářením viditelné světlo, činí tato vzdálenost asi 250 nm. Vlastnosti objektivu, které ovlivňují rozlišovací schopnost, se na každém objektivu uvádí jako technický parametr **numerická apertura**.

Numerická apertura představuje součin sinu poloviny otvorového úhlu paprsků vstupujících do objektivu a indexu lomu okolního prostředí (v základním provedení vzduchu). Rozlišovací schopnost mikroskopu A vypočítáme podle vzorce

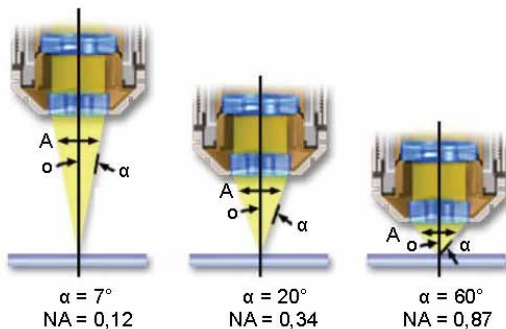
$$A = \frac{0,61\lambda}{n \cdot \sin \alpha}$$

kde λ je vlnová délka použitého záření, n je index lomu prostředí a α je polovina otvorového úhlu paprsků vstupujících do objektivu. Místo konstanty 0,61 se někdy uvažuje také hodnota 0,5 (viz **obr. 1.12**). Vidíme, že do jmenovatele tedy dosazujeme numerickou aperturu objektivu. Chceme-li zvětšit rozlišovací schopnost mikroskopu (tedy docílit co nejmenší hodnoty A), musíme buďto zmenšit vlnovou délku použitého záření (například použít modré či fialové světlo, případně použít elektronovou mikroskopii) nebo objekty pozorovat v prostředí s jinými optickými vlastnostmi, než má vzduch (konkrétně v prostředí s co největším indexem lomu). Toho docílíme použitím **imerzního oleje**, což je viskózní kapalina, jejíž kapku umístíme na krycí sklo a do níž při pozorování namočíme příslušný objektiv. Mezi objektem a první čočkou

objektivu pak již není žádný vzduch a paprsky světla vcházejí jen prostředím imerzního oleje. Do objektivu pak bude vcházet více světla, protože ho vzhledem k vyššímu indexu lomu imerze méně unikne pryč při lomu na hranici preparátu a prostředí. Tím dojde ke zvětšení otvorového úhlu vstupujících paprsků (hodnoty α ve vzorci) a tak ke zvýšení rozlišovací schopnosti. Objektivy pro použití s imerzním olejem jsou speciální – použití imerzního oleje se standardním objektivem není možné a může vést k jeho poškození.

Některé struktury v preparátech, které chceme pozorovat, jsou ale běžným mikroskopem obtížně zobrazitelné, a chceme-li například sledovat některé buněčné procesy, neobejdeme se bez použití nejrůznějších metod barvení a značení. Krom klasické mikroskopie se tak dostáváme též k otázce pokročilejších mikroskopických technik, mezi které patří například **fluorescenční mikroskopie** (viz rámeček 1.E). Fluorescenci využívá i další z pokročilých zobrazovacích metod, **konfokální mikroskopie**. Naopak **elektronová mikroskopie** je metodou zcela jiného charakteru – pro dosažení co nejvyšší rozlišovací schopnosti nevyužívá světlo, nýbrž proud elektronů, jehož vlnová délka je podstatně kratší, než je vlnová délka viditelného světla. Dokáže tak zobrazit i objekty o velikosti jen několika nanometrů. V textu brožury se však již těmito metodami zabývat nebudeme. Pro zájemce o detailnější popis a srovnání různých metod mikroskopie doporučujeme ke studiu například článek *Mikroskopy v rukou biologů* (Sehadová a kol., *Vesmír* 6/2015).

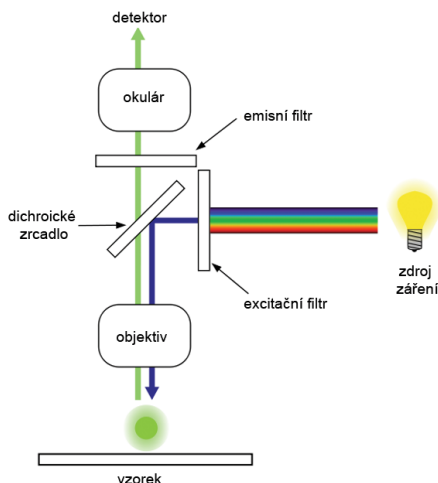
(Albert Damaška)



Obr. 1.12: Numerická apertura objektivu. Nahoře: pomník Ernsta Abbeho v areálu univerzity v Jeně s vytesanou Abbeho rovnicí. **Dole:** růst numerické apertury (NA) se zvětšováním úhlu α , σ – optická osa.

1.E Fluorescenční mikroskopie. Fluorescenční mikroskopie využívá jako zdroj světla fluorescence přirozeně obsažených nebo dodaných látek v pozorovaném vzorku. Její velkou výhodou je **vysoká citlivost** díky kontrastu fluoreskující struktury proti tmavému pozadí. V základním provedení je vzorek ozářen z širokospektrální lampy přes excitační filtr, dichroické zrcadlo¹ a objektiv úzkým pásem vlnových délek v absorpčním spektru fluoreskující látky. Ta emituje dlouhovlnnější záření, které pak prochází emisním filtrem do okuláru a je následně detekováno. Díky filtrům, které nepropustí excitační záření do okuláru, se dá dosáhnout velmi nízkého šumu. Oproti klasickým barvivům je u fluorescenčních možno použít mnohem nižší koncentrace, což snižuje ovlivnění pozorovaného systému například v živých buňkách. Velkého uplatnění dosáhla fluorescenční mikroskopie v biologii zvláště díky možnosti selektivního značení molekul v buňce, ať už použitím externích fluorescenčních barviv a sond, nebo expresí fluorescenčních proteinů přímo v buňce (např. GFP viz rámeček 13.A).

Z pohledu využití fluorescenčních značek je důležitý nejen jejich kvantový výtěžek, ale i jejich stabilita pod vlivem excitačního záření. Molekuly barviva v excitovaném stavu mohou při ozařování podléhat celé řadě fotochemických reakcí, které vedou ke ztrátě fluorescence. Tomuto jevu se říká **photobleaching** (fotobělení, fotoblednutí) a typická organická fluorescenční barviva jsou schopna projít cyklem absorpce/emise fotonu řádově 10^5 – 10^6 krát než dojde k jejich deaktivaci. Některé anorganické fluorescenční materiály (kvantové tečky, fluorescenční nanodiamanty) však vydrží i tisíckrát více cyklů. Kromě různých komplikací například při fluorescenční mikroskopii, kdy dochází k „vysvícení“ fluorescenční barvy při pozorování se tohoto efektu dá i využít. Například k měření rychlosti přesunu fluorescenčně značených proteinů v buňce, kdy silným osvětlením „vybělíme“ určitou oblast a sledujeme pak přesun fluorescence z jiné části buňky (metoda FRAP).



Obr. 1.13: Schéma fluorescenčního mikroskopu.

¹ Dichroické zrcadlo má odrazivost závislou na vlnové délce záření.

2. SVĚTLO JAKO POTRAVA

Přemýšleli jste někdy nad tím, jaké je to, být někdo jiný? A jaké to asi musí být, být zelený? Pojďme se nyní zamyslet nad tím, jaké to je, žít se světlem. Každý živý organizmus se musí něčím žít, alespoň část svého života. Když jde na oběd fyzikální chemik, ví, že mu to nařizují **termodynamické zákony**, které určují, jakým směrem v přírodě probíhají chemické reakce. A mluví jasnou řečí: „Samovolně se dějí jen takové procesy, při nichž buď vznikne pořádná rána, anebo pořádný zmatek.“ Ten první požadavek znamená, že všechny děje přirozeně probíhají tak, aby se **uvolňovala energie**, tedy je to obdoba například přirozeného faktu, že voda teče samovolně z kopce a ne naopak. To druhé kritérium se dotýká **entropie** a to je něco, čím se liší složité chemické systémy od jednoduchých mechanických (např. té tekoucí vody). Ve složitých systémech totiž figuruje role náhody a pravděpodobnosti. Jejich přičiněním se samovolně může složité uspořádání jen rozpadnout na jednodušší, avšak opačný proces není pravděpodobný. Tedy hledisko entropie preferuje takové procesy, kde je mezi částicemi méně vazeb a jsou v prostoru co nejsvobodněji uspořádány. Základem termodynamiky je fakt, že oba principy se uplatňují zároveň, a tudíž může převážit jeden nad druhým. Třeba voda se samovolně vypařuje, i když se tím energie neuvolňuje, ale naopak spotřebovává, protože je to vyváženo větší svobodou molekul v plynném stavu (vypařování sice není přímo chemická reakce, ale platí zde stejné principy). Na druhou stranu kyslík velice rád koroduje železo díky velké energetické výhodnosti tohoto procesu i na úkor toho, že jako oxid železitý ztratí všechnu svoji plynnou svobodu.

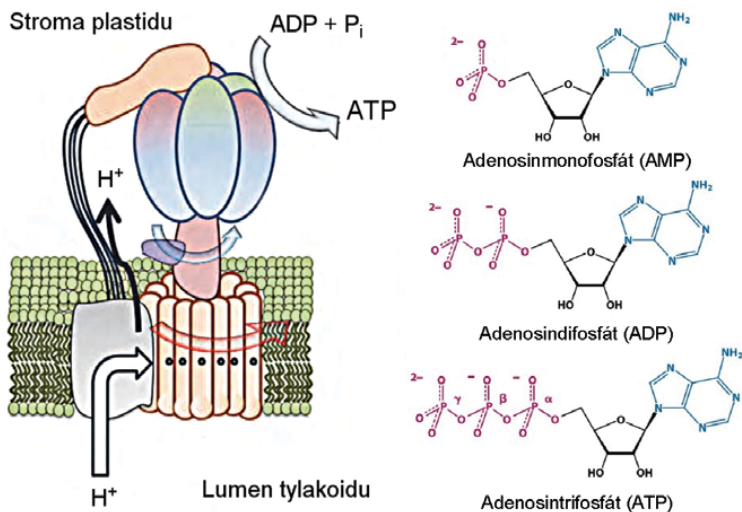
A jak je to s živými organizmy a jejich poslušností vůči termodynamickým zákonům? Jsme tu miliardy let obklopeni kyslíkem a neshoříme a naše složitost se nehodlá snižovat! Zdánlivé porušování termodynamických zákonů si můžeme dovolit jen díky té obživě. Strávíme-li oběd, zničíme tím tolik složitých uspořádání a uvolníme tolik energie, že i když část z toho pokoutně zneužijeme na tvorbu sebe sama, ve výsledku je stále celý proces v souladu s termodynamickými pravidly. A biosféra jako celek může fungovat, protože neexistuje izolovaně sama o sobě, ale je napojena na Slunce. Do termodynamické bilance života tedy musíme zahrnout i jadernou reakci na Slunci. Fotosyntéza, která umožňuje energetické napojení biosféry na Slunce, je tedy naprosto fundamentální pro existenci života na Zemi.

2.1 Co vlastně získávají organizmy potravou?

Živočichové tedy existují na úkor destrukce organické hmoty z okolí, kterou předkládají vzdušnému kyslíku a které umožňují přeměnit se na jednoduchou, energetičtěji výhodnější, formu H_2O a CO_2 , přičemž využijí část uvolněné energie. Tento typ metabolismu označujeme za **heterotrofi** a může zpracovávat i jiný materiál než jen organické látky: litotrofní bakterie oxidují anorganické látky, jako je Fe^{2+} , amonné látky, dusitany, sulfidy, síra či vodík, zkrátka vše, co uniká ze země a lze sloučit s kyslíkem. Bakterie žijící v bezkyslíkatých podmínkách pak mohou využít jako oxidační činidlo třeba dusičnany či sírany místo kyslíku, akorát získávají méně

2.A Adenosintrifosfát (ATP) a jeho tvorba v buňce. Molekula ATP není nic jiného než **volný nukleotid**, ze kterého vzniká RNA, přičemž vlastní adeninové reziduum slouží jen k zajištění specifity při poutání do enzymů, kde ATP funguje jako **kofaktor**. O ATP se často hovoří jako o sloučenině s vysokým obsahem energie (**makroergní sloučenina**), kdy energie je ukryta ve vazbě mezi jednotlivými fosfáty, zejména mezi ADP–P. Je to však extrémně zavádějící pojmenování. Vazba mezi fosfátovými skupinami je totiž ve skutečnosti velice slabá a ona samotná využitelnou energii neobsahuje. Energie vzniká naopak tím, když z nestabilní slabé vazby vznikají hydrolyzou nové pevné vazby (místo labilní vazby P–O–P mezi fosfáty v ATP vzniknou po hydrolyze mnohem pevnější vazby P–OH). ATP lze přirovnat ke kamenu, který držíte nad propastí: v samotném kamenu není žádná energie, vyskytuje se jen v místě s vysokou potenciální energií, ale pokud ho pustíte do propasti, uvolní se energie jeho pádem. Podobně se uvolní energie, když vznikne pevnější vazba ze slabší.

Adenosintrifosfát jednak vzniká při glykolýze, ale s výjimkou anaerobních fermentorů je u většiny organismů dominantní jeho tvorba pomocí **F₀F₁-ATP syntázy**, což je enzym, který „vymyslely“ bakterie a prostřednictvím endosymbiózy si ho v rámci mitochondrie a plastidu „pořídily“ i eukaryotické buňky. F₀F₁-ATP syntáza je asi nejpozoruhodnější enzym vůbec. K syntéze ATP využívá rozdíl (gradient) koncentrace vodíkových kationtů (neboli protonů) v prostředích oddělených membránou. Enzymatický komplex ATP syntázy v membráně vytváří jakýsi váleček. Pokud přes váleček procházejí protony, váleček se roztáčí a pohyb je přenášen na druhou část komplexu, která funguje jako miniaturní lis, který váže ADP a volný fosfát a mechanickým působením z nich doslova „stloukává“ ATP. Tedy aby organismy tvořily ATP, musí nějak získat **gradient protonů** napříč membránou (synonymem je „gradient pH“) s přebytkem protonů (vyšší kyselostí) vně cytoplazmy (která se označuje u mitochondrií matrix a u plastidů stroma). Vytvoření tohoto gradientu je tedy klíčový bod většiny metabolismů.



Obr. 2.1: ATP a jeho tvorba v buňce.

energie. Jistou z nouze ctností je **fermentace**, kterou provádějí třeba kvasinky, kdy jako oxidační činidlo používají odpadní produkt z vlastního rozkladného metabolismu: odbourávají glukózu přes pyruvát na oxid uhličitý a acetaldehyd. Pyruvát je sice produktem oxidace, k jeho tvorbě však nebylo použito kyslíku, ale odpadního produktu, acetaldehydu, který se tím zredukoval na ethanol. Tedy je to tak zacyklené, jako byste dýchali vlastní výkaly...

K přeměně stravy na energii u živočichů slouží **glykolýza**, kterou mají eukaryota jako původní buněčnou výbavu, a **Krebsův cyklus s dýchacím (elektron-transportním) řetězcem**, který eukaryota v rámci mitochondrie získaly od bakterií. Využitelná energie se získává ve formě ATP (viz **rámeček 2.A**), jenž pak slouží k realizaci všech dalších procesů, které by v organizmu nemohly proběhnout samovolně a potřebují dodání energie.

Kromě energetické náročnosti žití ale živé organizmy zápasí i s faktem, že se vyskytují v oxidačním kyslíkatém prostředí, a pokud chtějí vytvořit redukované organické sloučeniny (viz **rámeček 2.B**), není to lehké. Za tímto účelem musejí organizmy z potravy vytěžit i víc než jen energii, **redukční potenciál**. Z chemie jistě máte (či budete mít) v oblíbené redoxní reakce, které spočívají v tom, že oxidací jedné látky můžete redukovat jinou. Tedy například ve vysoké peci se oxiduje uhlík na oxid uhličitý a tím se zároveň pohání redukce oxidu železitého na železo. Je to umožněno tím, že za daných podmínek v peci má oxidace uhlíku větší redukční potenciál, než má oxidace železa. Uhlík tedy může arogantně vnutit oxidu železitému, aby se redukoval na železo, a sebrat mu kyslík, uhlík je tedy redukčním činidlem. Pokud by měl hypoteticky uhlík menší redukční potenciál, ve vysoké peci by se žádná reakce neuskutečnila. Pokud bychom ale dali rozžhavené železo do prostředí CO_2 , došlo by naopak k redukci CO_2 na uhlík a oxidaci železa. My jako živočichové provádíme analogický proces **pentózofosfátovým cyklem**, což je alternativní dráha, kterou se

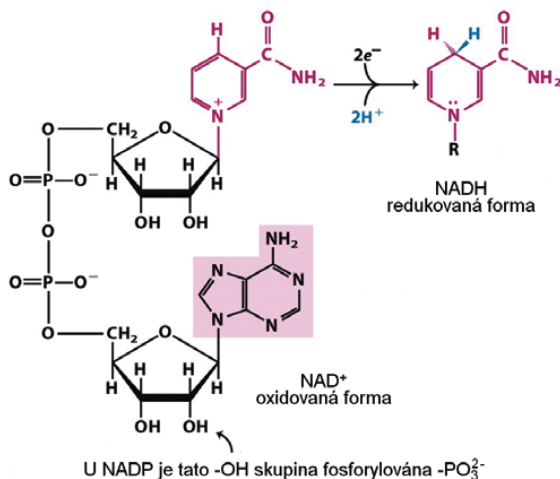
2.B Oxidační číslo organických sloučenin. Formální **oxidační číslo** u organických látek můžeme stanovit na základě běžných pravidel, kdy **elektronegativita** prvků roste ve směru $\text{H} < \text{C} < \text{N} < \text{O}$. Vodík má tedy vždy oxidační číslo +I, kyslík -II. Ve vazbě C-C je oxidační číslo nula, ve vazbě s vodíkem získává uhlík -I, naopak každá vazba s kyslíkem zvyšuje oxidační číslo uhlíku o jedna. Každý uhlík v řetězci tedy může mít jiné oxidační číslo, které spočteme tak, že sečteme příspěvky od jednotlivých vazeb. Pro ilustraci několik příkladů:

- Oxid uhličitý: $\text{C}^{\text{IV}}\text{O}_2$
- Kyselina octová: $\text{CH}_3-\text{C}^{\text{III}}(=\text{O})-\text{OH}$
- Acetaldehyd: $\text{CH}_3-\text{HC}^{\text{I}}=\text{O}$
- Ethanol: $\text{CH}_3-\text{H}_2\text{C}^{-\text{I}}-\text{OH}$
- Uhlovodíkové skelety: $\text{C}^{-\text{III}}\text{H}_3-\text{C}^{-\text{II}}\text{H}_2-\text{C}^{-\text{I}}\text{H}=\text{C}^{-\text{II}}\text{H}_2$
- Methan: $\text{C}^{-\text{IV}}\text{H}_4$

Zkuste si sami dopočítat, jak se mění oxidační čísla na uhlících v glukóze během glykolýzy, kdy vzniká pyruvát a z něj fermentací ethanol.

sice taktéž oxiduje glukóza na CO_2 , ale do reakce nevstupuje kyslík jako oxidační činidlo, nýbrž sloučenina NADP^+ , která se redukuje na $\text{NADPH} + \text{H}^+$ (dále psáno jen jako NADPH , podobně je tomu také s NAD^+ a NADH , o nikotinamidových přenašečích pojednává **rámeček 2.C**). Tento produkt je pak používán ve všech následujících redukčních reakcích v organismu. Buňka tedy může přepínáním

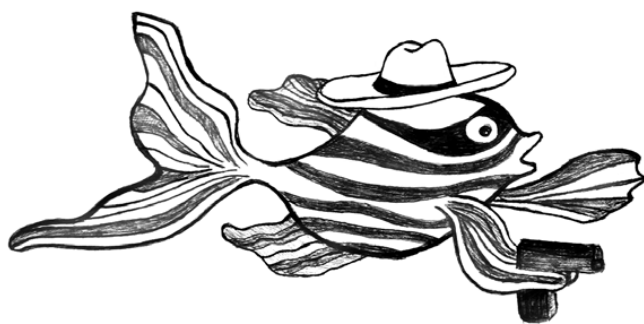
2.C Nikotinamidové přenašeče redoxního potenciálu. Kromě ATP figurují v metabolických schématech velmi často redoxní činidla NAD^+ a NADH či NADP^+ a NADPH . Molekuly jsou podobné ATP, ale místo třetího fosfátu je k ADP připojen zrcadlově druhý nukleotid, který nese nikotinamidovou skupinu. **NADP^+** má navíc fosforylovanou jednu ribózu (na $-\text{OH}$ skupině je navázán místo vodíku fosfát, zbytek kyseliny fosforečné). Nikotinamidová skupina snadno přechází mezi oxidovaným a redukovaným stavem a funguje jako oxidační činidlo při oxidaci konzumovaných organických látek. Jak se liší NAD^+ a NADP^+ ? Oxidačním potenciálem nikoliv, fosfátová skupina jen zajišťuje, aby mohly být látky rozeznávány různými enzymy a mohly sloužit k jinému účelu. **NAD^+** se vyskytuje v buňce s velkou převahou ve formě oxidačního činidla (tj. NAD^+) a tím je dána jeho dominantní role oxidovat metabolity v glykolýze a Krebsově cyklu a přenášet z nich elektrony do dýchacího řetězce na vnitřní mitochondriální membráně. Tam jsou elektrony předávány kyslíku a získaná energie slouží k syntéze ATP. Oproti tomu druhý přenašeč se vyskytuje dominantně jako **NADPH** , tedy převažuje ve formě redukčního činidla a hlavní roli hraje v syntetických anabolických procesech, kdy je potřeba provést redukcí nějakého metabolitu. Zatímco glykolýza a Krebsův cyklus jsou poháněny neustálým odebráním NADH dýchacím řetězcem, pentózofosfátový cyklus či fotosyntéza naopak zajišťují neustálý přebytek redukčního potenciálu ve formě NADPH .



Obr. 2.2: Redoxní činidla NAD^+ a NADH .

metabolického toku mezi glykolýzou a pentózofosfátovým cyklem získávat buď energii, nebo redukční potenciál.

No, ale co když jste tedy zelení? Kde získáváte energii a redukční potenciál? V případě **energie** je to prosté, ze **světla**, to je čistou formou energie. A je to natolik vydatný zdroj energie, že si fotosyntetizující organizmy mohou dovolit postavit celý svůj metabolismus na tom, že svoje tělo budují z čistých anorganických látek – asimilují uhlík z oxidu uhličitého a dusík z dusičnanů (rostliny) či přímo z plynného dusíku (sinice). V případě zisku **redukčního potenciálu** to ale mají fotosyntetizující organizmy mnohem složitější – nepřijímají žádné redukované látky z okolí tak jako živočichové. Díky kyslíkaté atmosféře je na Zemi totiž vše naprosto oxidované a redukované látky lze získat jen tak, že si ulovíte něco živého či rychle využijete něco mrtvého, než se to rozloží. A tak nezbyvá než opět využít světlo: Když totiž zachytíte foton vhodnou organickou látkou (třeba chlorofylem), látka se excituje a může dojít k tomu, že získá schopnost být redukčním činidlem, tedy předávat okolním látkám elektrony. Světlo může být tudíž zcela komplexní „potravinou“, která pokryje oba základní nároky živého organismu.



Ploutve
vzkrw!

3. PROKARYOTA A SVĚTLO

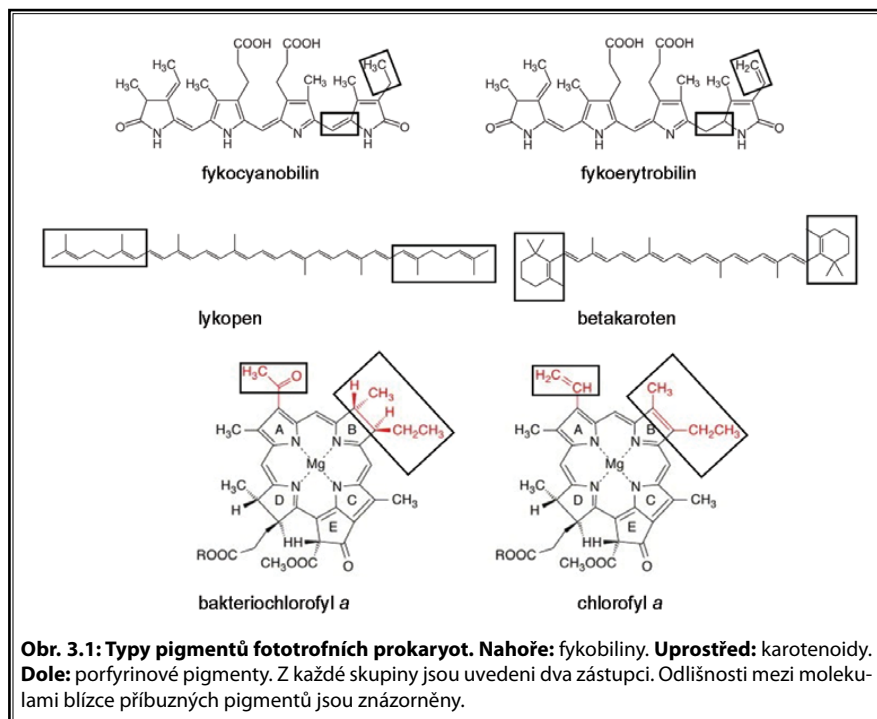
Na rozdíl od mnoha svých eukaryotních příbuzných (reprezentovaných např. mnohobuněčnými rostlinami a živočichy), je většina prokaryot ve svém životě na světě nezávislá. Uvědomme si, že od počátků klinické mikrobiologie (tj. přibližně jedno a půl století) se všechny kulturační misky s bakteriemi pěstovaly ve vyhřívaných, uzavřených inkubátorech, kde utěšeně rostly v naprosté temnotě. Kromě vnitřku lidského těla jsou i další prokaryoty oplývající biotopy svou povahou temné, například půda a sedimenty. Nenechte se ale mýlit – drtivá většina v současné době žijících bakterií je **na světle závislá nepřímo** – využívají pro své metabolické procesy produkty primárních producentů (organické látky a/nebo kyslík).

V této kapitole se budeme zabývat menšinou prokaryot, která jsou na světle přímo závislá, neboť světelnou energii přímo zachycují a využívají – patří mezi **fotoautotrofní organismy**.

3.1 Výbava fotoautotrofních prokaryot

Pigmenty

Pigmenty jsou malé organické molekuly, součástí jejichž struktury je systém **konjugovaných dvojných vazeb** (obr. 3.1). Díky tomuto uspořádání dochází k absorpci určitých vlnových délek světla, čemuž pigmenty vděčí za svou barevnost.



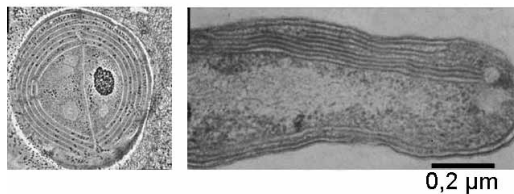
Prvním druhem fotosyntetických pigmentů prokaryot jsou **bakteriochlorofyly** a **chlorofyly** různých typů. Chlorofyly a bakteriochlorofyly sdílejí **porfyrinové jádro** a liší se mezi sebou v postranních skupinách, které jsou na jádro navázány. Rozdíly v postranních skupinách, ač zdánlivě malé, rozhodujícím způsobem určují absorpční spektrum porfyrinových pigmentů. Dále rozlišujeme tzv. **doprovodné (pomocné) pigmenty**, které energii absorbovaného světla předávají porfyrinovým pigmentům. Dvěma hlavními typy doprovodných pigmentů jsou fykobiliny a karotenoidy. **Fykobiliny** jsou chemickou strukturou otevřené tetrapyrrolové molekuly, podobně jako svou barevností proslulé pigmenty vyskytující se v lidském těle – žlutý urobilin (moč), zelený biliverdin (žluč) a hnědý ster kobilin (výkaly). **Fykocyanobilin** (v komplexu s proteinovým nosičem zvaným fykocyanin) je modrý, zatímco **fykoerytrobin** (součást fykoerytrinu) je červený. Mimo prokaryot se s fykobiliny můžeme setkat u některých řas z říše Archaeplastida, příbuzných zeleným rostlinám, hlavně u ruduch (Rhodophyta). Tvorba fykobilinů je zde jakousi vzpomínkou na evoluční minulost chloroplastů, které pochází ze skupiny bakterií, pro niž jsou fykobiliny typické, tj. sinic (více o endosymbióze např. v *přípravném textu BiO 2015 – Život je jen náhoda*). **Karotenoidy** jsou dlouhé nepolární molekuly „teplých“ barev (žlutá, oranžová, červená atd.), jež dokáží zachycenou energii nejen předávat chlorofylu a bakteriochlorofylu, ale také ji „vylučovat“ (disipovat) ve formě tepla a tak chránit buňku před nadměrným osvitem (viz **kap. 11**). Vyskytují se prakticky u všech fotosyntetizujících prokaryot a eukaryot. Mezi fotosyntetické pigmenty by se daly zařadit i bakteriorodopsin a proteorodopsiny, o nichž vzhledem ke zvláštnímu mechanismu fototrofie pojednává samostatná **kapitola 3.4**.

Membránové systémy

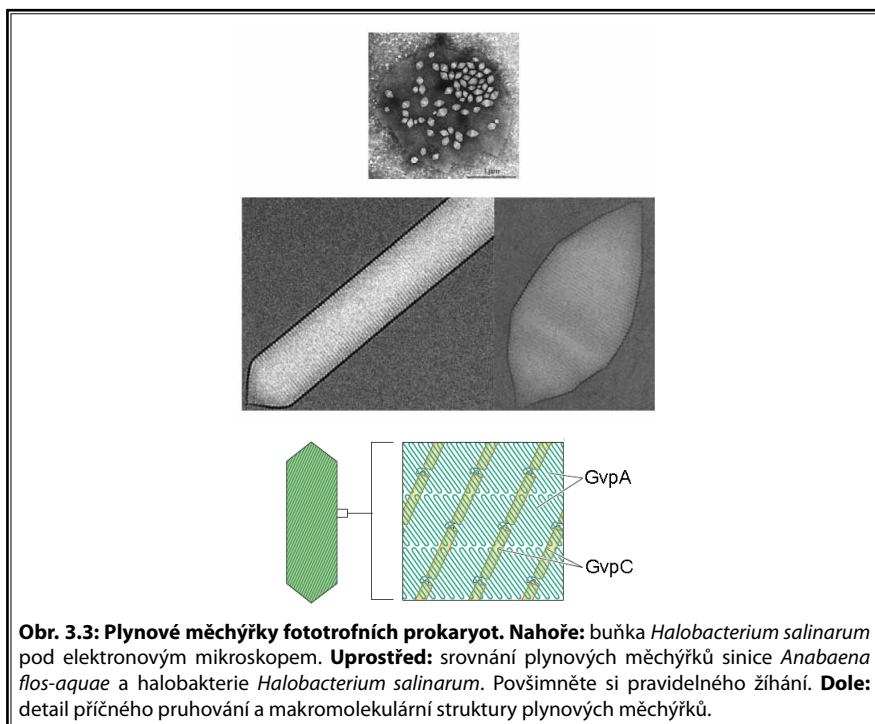
Fotosyntetický aparát je součástí cytoplazmatické membrány. Aby byla zajištěna vysoká účinnost fotosyntézy, je výhodné, pokud jsou **membrány** fototrofních prokaryot **zmnožené (obr. 3.2)**, podobně jako v tylakoidech a granech chloroplastů rostlin.

Plynové měchýřky

Plynové měchýřky (angl. *gas vesicles*) jsou struktury přítomné jen u několika velkých skupin **planktonních** fototrofních prokaryot – sinic a halobakterií (halofilní



Obr. 3.2: Membránové systémy fototrofních prokaryot. Fotografie z elektronového mikroskopu sinice *Microcoleus* sp. (vlevo) a purpurové bezsírné bakterie *Rhodospirillum rubrum* (vpravo).



Obr. 3.3: Plynové měchýřky fototrofních prokaryot. Nahoře: buňka *Halobacterium salinarum* pod elektronovým mikroskopem. **Uprostřed:** srovnání plynových měchýřků sinice *Anabaena flos-aquae* a halobakterie *Halobacterium salinarum*. Pověšměte si pravidelného žihání. **Dole:** detail příčného pruhování a makromolekulární struktury plynových měchýřků.

archea), které jim umožňují pohyb ve vodním sloupci v závislosti na intenzitě světla. Jedná se o duté, uzavřené útvary vyplněné plynem, oddělené od cytoplazmy **proteinovou** stěnou (dřívější název „plynové vakuoly“ je proto zavádějící, s eukaryotními vakuolami nemají nic společného). Proteiny pláště plynových měchýřků jsou velmi **hydrofobní** (s vysokým podílem nepolárních aminokyselin), díky čemuž je jejich stěna neprostupná pro vodu, zatímco plyny jí volně pronikají (to je situace zcela obdobná jako u plazmatické membrány). Zatímco duté útvary ohraničené fosfolipidovou membránou by se okamžitě zhroutily, proteinové „lešení“ drží tvar plynových měchýřků a brání jejich kolapsu (**obr. 3.3**).

Funkcí plynových měchýřků je **regulace vznášivosti** prokaryotních buněk ve vodním sloupci. Čím více těchto struktur buňka obsahuje, tím je její průměrná hustota nižší (buňku si můžeme představit jako na sebe naléhající „dílkí objemy“, které mohou být vyplněné buď plynem, nebo cytoplazmou – celkovou hustotu buňky lze pak snadno spočítat z jejich poměru). Z rozdílu hustoty buňky a hustoty jejího životního prostředí pak vyplývá, zda se bude pohybovat směrem k hladině, ke dnu, nebo se držet přibližně ve stejné hloubce.

3.2. Typy fotosyntéz

Paleta prokaryotních fotosyntetických mechanismů je poměrně pestrá, všechny však mají společný jeden rys. Po absorpci energie světelného záření dochází

k **excitaci molekuly bakteriochlorofylu nebo chlorofylu**. Excitovaný pigment předá svůj vnější elektron akceptorové molekule a odtrhne elektron donorové molekule, která se tak oxiduje. Pouť elektronu si můžeme představit jako cyklus počínající excitovaným pigmentem a vedoucí přes akceptorovou molekulu až k donorové molekule. Vedlejším produktem pouti elektronu je tvorba protonového gradientu, který energizuje reakci, při níž se syntetizuje ATP (viz **kap. 2**). Fotosyntéza jednotlivých skupin prokaryot se významně liší a z těchto rozdílů můžeme usuzovat, jak probíhala evoluce fotosyntézy (**tabulka 3.1**).

Purpurové bakterie (to je skutečně odborný název) se vyskytují v prostředí bez přístupu vzduchu. Pro svou fotosyntézu využívají bakteriochlorofyl *a*. Donorem elektronu pro redukci CO₂ je sulfan nebo molekulární vodík, vedlejším produktem fotosyntézy je proto elementární síra nebo voda.

Zelené bakterie (to je také odborný název, ale pozor, neřadíme mezi ně sinice, byť jsou také zelené) mají podobný vztah ke kyslíku jako purpurové bakterie a využívají stejné donory elektronů. Na rozdíl od nich ale obsahují chlorofyl, který však slouží jen jako přídatný pigment, předávající energii bakteriochlorofylu.

U **sinic** (Cyanobacteria) se poprvé objevilo revoluční uspořádání fotosyntetického aparátu. Probíhá u nich dvojitá excitace fotosyntetického pigmentu, jímž je chlorofyl *a*, a donorem elektronu je voda, vzniká tedy kyslík (tzv. oxygenní fotosyntéza). Vznik sinicové fotosyntézy je považován za jeden z největších hybatelů evoluce nejen organismů na Zemi, ale celé biosféry. O tom, jak **oxygenní fotosyntéza** změnila planetu, si zájemci mohou přečíst v *přípravném textu BiO 2015 – Život je jen náhoda*. Je třeba zdůraznit, že parametry fotosyntetického aparátu sinic jsou v podstatě stejné jako u chloroplastů eukaryot (**kap. 4**), jejich endosymbiotických „potomků“.

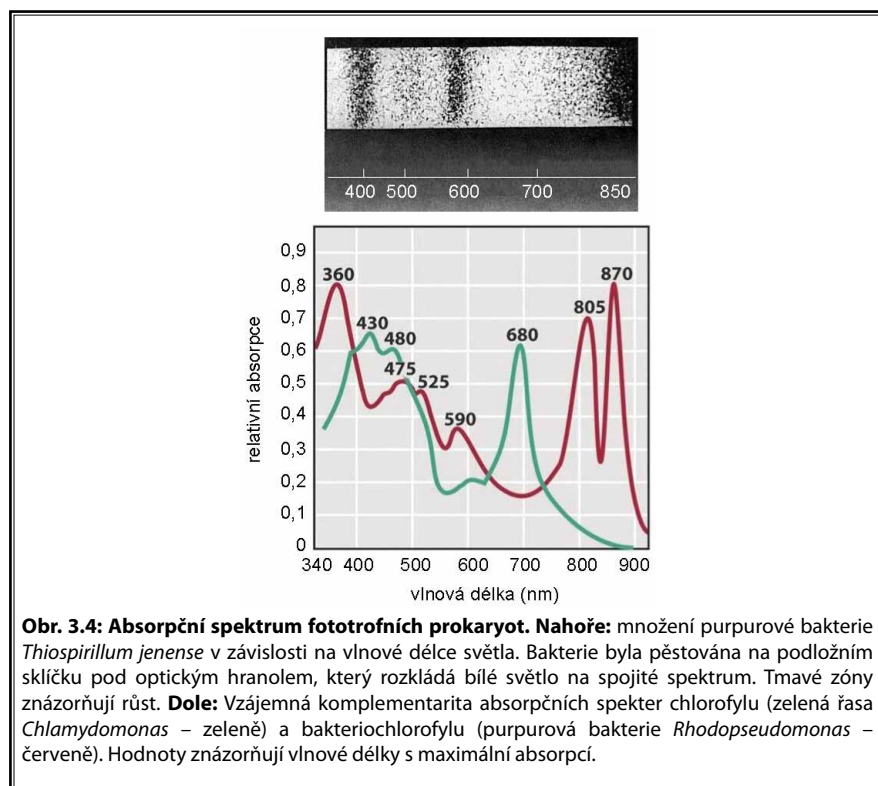
Tabulka 3.1: Vlastnosti jednotlivých skupin fotosyntetických prokaryot.

Skupina	purpurové bakterie (sírné a bezsírné)	zelené bakterie (sírné a bezsírné)	sinice
Vztah ke kyslíku	anaerobní	anaerobní	aerobní
Excitující se molekula pigmentu	bakteriochlorofyl <i>a</i>	bakteriochlorofyl <i>a</i>	chlorofyl <i>a</i>
Přídavné pigmenty	karotenoidy	karotenoidy chlorofyl <i>a</i>	karotenoidy fykobiliny
Počet fotosystémů	1	1	2
Vedlejší produkt fotosyntézy	síra nebo voda	síra nebo voda	kyslík

3.3. Ekologie fototrofních prokaryot

Sladkovodní i mořské vodní ekosystémy se obecně vyznačují velkou diverzitou fototrofních prokaryot. Koexistence různých fototrofních organismů (prokaryotních i eukaryotních) je dána **vertikální strukturovaností** vodního sloupce a dna. Z fyziky víme, že intenzita průniku světelného záření vodou je nepřímo úměrná jeho vlnové délce. Proto krátkovlnné složky slunečního záření („modrý konec spektra“) pronikají hlouběji do vody a naopak (viz **kap. 1**). Tim je podmíněno, která fototrofní prokaryota se v daných hloubkách budou vyskytovat – prosperovat mohou jen ty buňky, které jsou vybaveny pigmenty, jež absorbují v příslušných vlnových délkách spektra (**obr. 3.4**). Fototrofní prokaryota se v evoluci vyvinula do takové diverzity, která dovoluje využívat pro fotosyntézu celé spektrum viditelného světla. Proto například bakteriochlorofyly a chlorofyly mají odlišná absorpční maxima, důsledkem čehož spolu mohou purpurové bakterie a zelené bakterie, sinice a eukaryotní řasy koexistovat, aniž by si navzájem „stínily“ (**obr. 3.4**).

Jak se mohou jednotlivé mikroorganismy přizpůsobit proměnlivým faktorům prostředí, ba se dokonce dostat do míst, kde se pro ně nacházejí optimální podmínky (tj. do své ekologické niky)? Pro fototrofní prokaryota je výhodná (a typická)



Obr. 3.4: Absorpční spektrum fototrofních prokaryot. Nahoře: množení purpurové bakterie *Thiospirillum jenense* v závislosti na vlnové délce světla. Bakterie byla pěstována na podložním sklíčku pod optickým hranolem, který rozkládá bílé světlo na spojité spektrum. Tmavé zóny znázorňují růst. Dole: Vzájemná komplementarita absorpčních spekter chlorofylu (zelená řasa *Chlamydomonas* – zeleně) a bakteriochlorofylu (purpurová bakterie *Rhodospseudomonas* – červeně). Hodnoty znázorňují vlnové délky s maximální absorpcí.

fototaxe – pohyb za světlem. Fototaxe může probíhat dvojím způsobem. Často se tak děje pomocí aktivního pohybu ke zdroji světla. V tomto procesu se uplatňují prokaryotní bičíky. Prokaryota vybavená plynovými měchýřky navíc při nedostatku světla zvyšují tvorbu těchto struktur (expresi příslušných genů) a následkem toho stoupají k hladině, kde je více slunečního záření. Jako adaptace na nízkou intenzitu světla rovněž dochází ke zmnožování membránových struktur, aby bylo záření účinněji zachyceno membránovými pigmenty.

Společenstva fototrofních prokaryot jsou ve stojatých vodách **rozvrstvena** (stratifikována) podle toho, jaké látky ve svém prostředí vyžadují pro růst a které jsou pro ně naopak toxické. Ve vodních biotopech existují gradienty plyných látek. Směrem od hladiny ke dnu logicky klesá koncentrace kyslíku, který se do vody dostává rozpouštěním ze vzduchu a je vodními organismy spotřebováván. Opačný gradient pozorujeme u sulfanu, neboť ten je v přítomnosti kyslíku bakteriemi metabolizován (oxidován na sirany). Jeho vyšší koncentrace tedy nalezneme až ve spodních vrstvách vody a bahna (lze si ověřit čichem u rybníka).

Názornou ukázkou stratifikovaných mikrobiálních společenstev jsou **Winogradského sloupce**, pojmenované po svém objeviteli, slavném ruském biochemikovi 19. století. Toto experimentální uspořádání odpovídá situaci ve stojatých vodách. Studium sloupců pomohlo Winogradskému odvodit základní informace o koloběhu prvků a živin v přírodě. Zájemcům doporučujeme několik animací popisujících průběh „dozrávání“ Winogradského sloupců a metabolické vztahy mezi přítomnými mikroby – najdete je v seznamu literatury. Takový sloupec si můžete vyrobit i doma. Stačí k tomu trocha hlíny či bahna, přírodní voda a průhledná vyšší nádobka. Malý mikrokosmos pak inkubujte volně zakrytý (ale ne zcela utěsněný) při pokojové teplotě, obalený ve spodní polovině alobalem, na osvětleném místě. Ustaví se gradienty intenzity světla, metabolicky důležitých plynů (kyslík, sulfan, oxid uhličitý) a typů prokaryot, která v jednotlivých nikách mohou žít (**obr. 3.5**). Z fototrofních prokaryot se nejvýše ve Winogradského sloupcích vyskytují **aerobní sinice** a níže se nacházejí **purpurové a zelené bakterie**, které jsou anaerobní a mohou vyžadovat sulfan jako donor elektronů pro fotosyntézu (viz **kap. 3.2**).

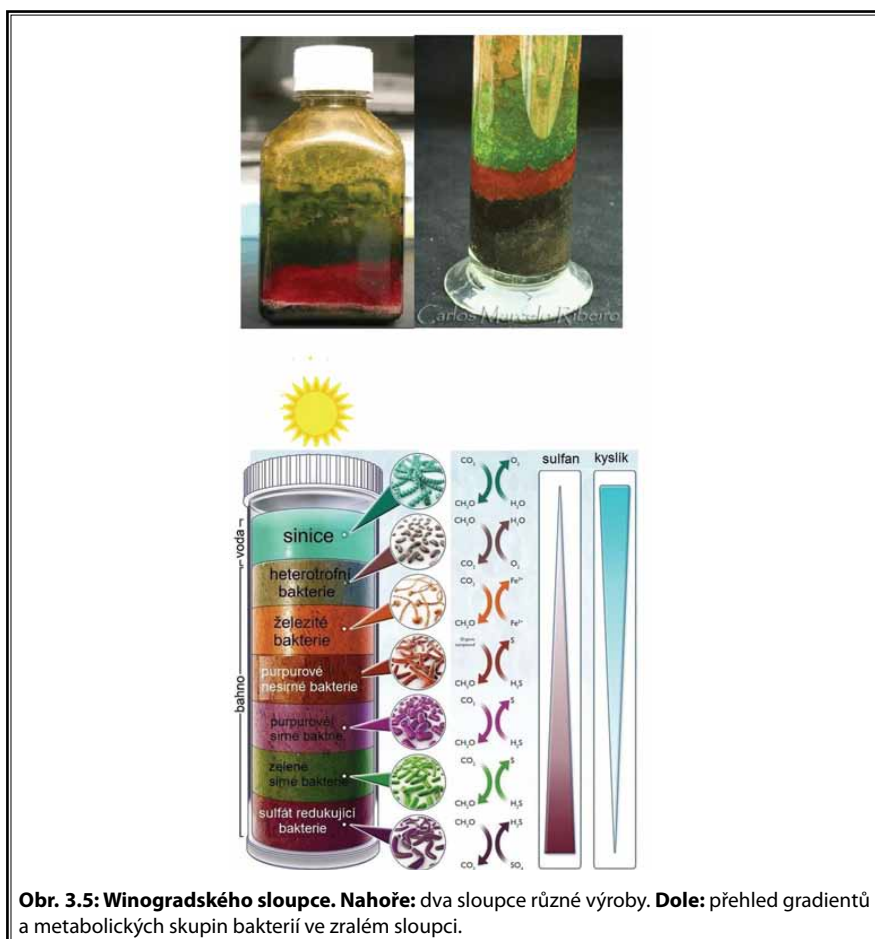
3.4. Protonové pumpy poháněné světlem

Závěrem kapitoly o fototrofních prokaryotech si představíme unikátní systém přeměny energie světla na energii membránového protonového gradientu. Stejná přeměna probíhá při všech „klasických“ fotosyntézách (viz **kap. 3.2**), kde jde o poměrně složitý proces přesunu elektronů kaskádou přenašečů se současným přesunem protonů proti koncentračnímu spádu (blíže v **kap. 4**). U **halofilních** (slanomilných) **archeí** s poněkud matoucím rodovým názvem *Halobacterium* se vyvinul mnohem jednodušší systém, který dovoluje **pumpovat protony** přes membránu v jednom kroku. Aby těch divů nebylo málo, jádrem tohoto systému je stejný pigment, kterým vidíme my.

Tímto pigmentem je **retinal** (stejný jako v našich očních rodopsinech) – diterpen prodávající změnu konformace (přetočení části své molekuly v procesu zvaném

fotoizomerace) vlivem absorpce světla (**kap. 6**). Takový přesmyk části atomů v molekule mění pozici vodíku, který přestává být v kontaktu s cytoplazmou buňky a ocitá se směrem vně, načež se od retinalu uvolňuje do vnějšího prostředí buňky (**obr. 3.6**). To je molekulární podstata vzniku protonového gradientu, jehož energie se dále převádí do energie využitelné buňkou ve formě ATP (viz **kap. 2**). Regenerace *all-trans*-retinalu probíhá spontánně, s využitím tepla. Retinal funguje v komplexu s jediným proteinem. Komplex se nazývá **bakteriorodopsin** a má charakteristickou fialovou barvu.

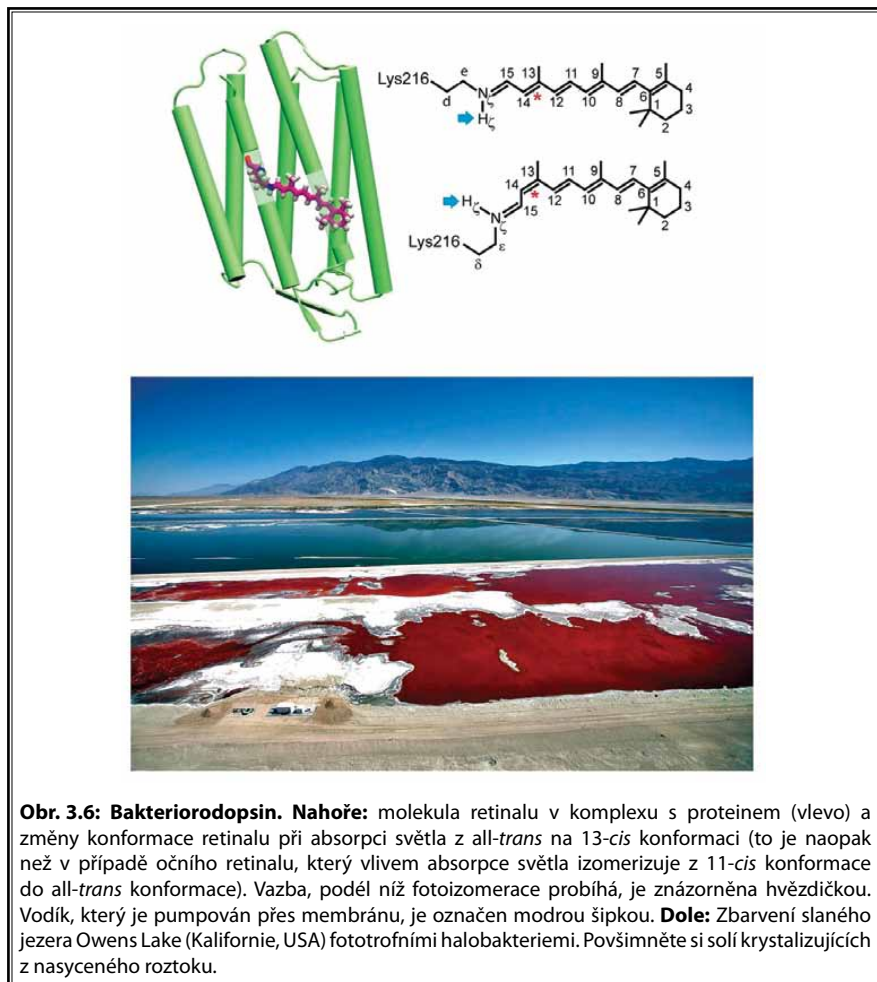
Jak již bylo řečeno, tato forma fototrofie se vyskytuje u halofilních archeí, a to hlavně u těch nejvíce extrémních, které mají v oblibě třeba nasycené roztoky solí. Vzhledem k tomu, že v těchto biotopech prakticky žádné jiné mikroorganismy nežijí, nemají zde halobakterie konkurenci a množí se do vysokých hustot. To je



Obr. 3.5: Winogradského sloupce. Nahoře: dva sloupce různé výroby. **Dole:** přehled gradientů a metabolických skupin bakterií ve zralém sloupci.

příčinou, proč mají saliny (nádrže na odpařování mořské vody k získávání soli) všude na světě krásnou fialovou barvu (**obr. 3.6**).

V současné době se ukazuje, že fototrofie využívající protonové pumpy je mnohem rozšířenější. Proteiny schopné tvořit komplexy s retinalem a přenášet protony ven z buňky byly nalezeny nejen u archeí, ale i **napříč celou fylogenetickou diverzitou bakterií**. Bakteriální protonové pumpy aktivované světlem nazýváme **proteorodopsiny**, podle skupiny *Proteobacteria*, kde byly poprvé objeveny. Různé proteorodopsiny dokonce absorbují odlišné vlnové délky světla a vyskytují se v jiných hloubkách. Ač o přesném podílu protonových pump na celkové fototrofii nemáme jasnou představu, je zřejmé, že jde o zásadní způsob, jak může být sluneční energie zprostředkována pro metabolické potřeby organismů vodních ekosystémů.



Obr. 3.6: Bakteriorodopsin. Nahoře: molekula retinalu v komplexu s proteinem (vlevo) a změny konformace retinalu při absorpci světla z all-trans na 13-cis konformaci (to je naopak než v případě očního retinalu, který vlivem absorpce světla izomerizuje z 11-cis konformace do all-trans konformace). Vazba, podél níž fotoizomerace probíhá, je znázorněna hvězdičkou. Vodík, který je pumpován přes membránu, je označen modrou šipkou. Dole: Zbarvení slaného jezera Owens Lake (Kalifornie, USA) fototrofními halobakteriemi. Pověšměte si soli krystalizujících z nasyceného roztoku.

4. FOTOSYNTÉZA ROSTLIN

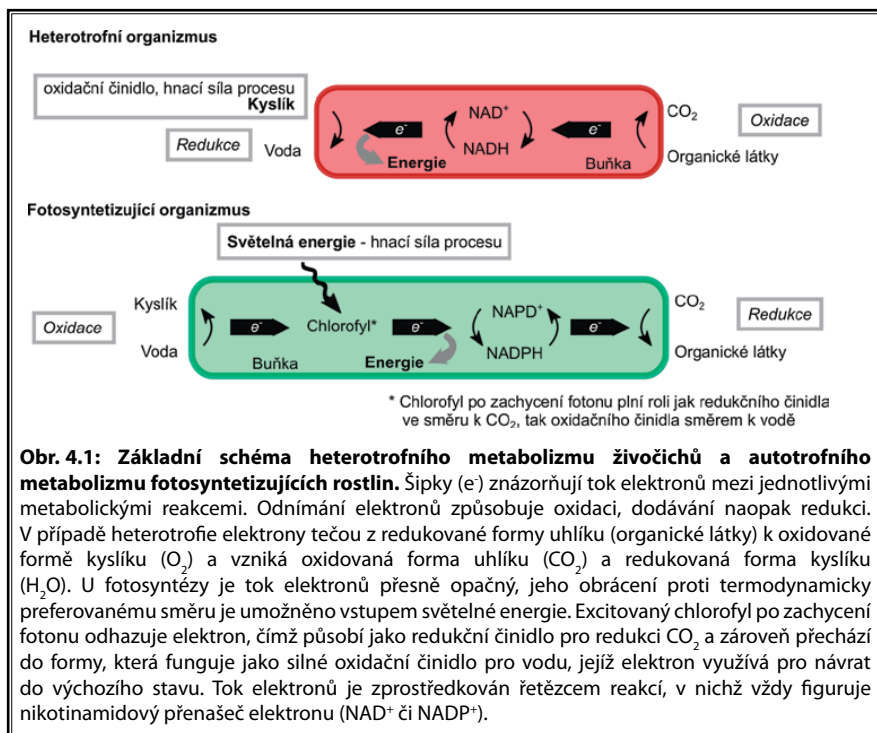
Základem fotosyntézy je **elektron-transportní řetězec**, tedy shluk proteinových komplexů umístěných ve vnitřní membráně sinic či chloroplastů. Tato membrána se odštěpuje od vnější membrány sinice a vytváří uzavřené váčky zvané **tylakoidy**. Membránové komplexy spolu komunikují prostřednictvím redoxních reakcí (mohou se navzájem oxidovat a redukovat, což lze popsat jako směrovaný tok elektronů řetězcem).

4.1 Princip fotosyntézy

Fotosyntetický elektron-transportní řetězec funguje na stejném principu jako dýchací řetězec na membráně mitochondrií, který zajišťuje aerobní heterotrofní metabolismus u živočichů. V mitochondriálním systému tok elektronů pohání chtivost kyslíku po elektronech. Tuto chtivost si kyslík vybíjí na konci celého dýchacího řetězce, kde oxiduje jeden z proteinových komplexů. Tuto oxidační křivdu si pak předávají jednotlivé proteinové komplexy dýchacího řetězce, až dojde na začátek, kde se „odloví“ a oxiduje redukováná forma NADH z matrix mitochondrie, která předtím odebrala elektrony organické potravě oxidované prostřednictvím glykolýzy a Krebsova cyklu.

Ve fotosyntéze neslouží jako hnací síla dravost kyslíku, ale světlo. Světlo je využíváno k fotooxidaci chlorofylu, kdy v proteinových komplexech zvaných fotosystémy způsobí zachycení fotonu vyrazení elektronu z chlorofylu. Vyražený elektron pak přechází na další proteinové komplexy kaskádou redoxních reakcí (tj. elektron-transportním řetězcem). Oproti mitochondriálnímu dýchání, kdy se elektrony v podstatě „odčerpávají“ z buňky kyslíkem, funguje ve fotosyntéze elektron-transportní řetězec naopak jako jakási „pumpa“, která žene elektrony do buňky, a tudíž má redukční potenciál. Pro přenos potenciálu se opět využívá nikotinamidového přenašeče, v tomto případě ale NADP⁺ (proč je to nyní tato látka a nikoliv NAD⁺ jste se mohli dočíst v **ráměčku 2.C**), který přejde na formu NADPH a potom putuje do cytoplazmy (či stromatu v případě chloroplastů). Tam se jako redukční činidlo zužitkuje při transformaci CO₂ do formy redukováných organických sloučenin. Na druhém konci elektron-transportního řetězce zůstává oxidovaný chlorofyl po fotooxidaci. Ten se musí nějakým způsobem vrátit do základního stavu a k tomu slouží reakce s vodou, která zde figuruje coby nevinná oběť, a chlorofyl zapříčiňuje její oxidaci na volný kyslík (**obr 4.1**).

Fotosyntéza tedy ve výsledku působí přesně opačně než mitochondriální dýchání a obrácení reakcí proti jejich přirozenému směru danému termodynamickými zákony je umožněno obrovským energetickým vstupem ze světla. Fotosyntéza je tedy naprosto unikátní proces umožňující přivádět do biosféry energii zvenčí a díky tomu může existovat život, který se natolik vymyká termodynamickým pravidlům, která určují samovolně probíhající chemické procesy. Produkty fotosyntézy, kyslík a organické látky, vytvářejí hlavní **chemický gradient** na povrchu Země, který pak



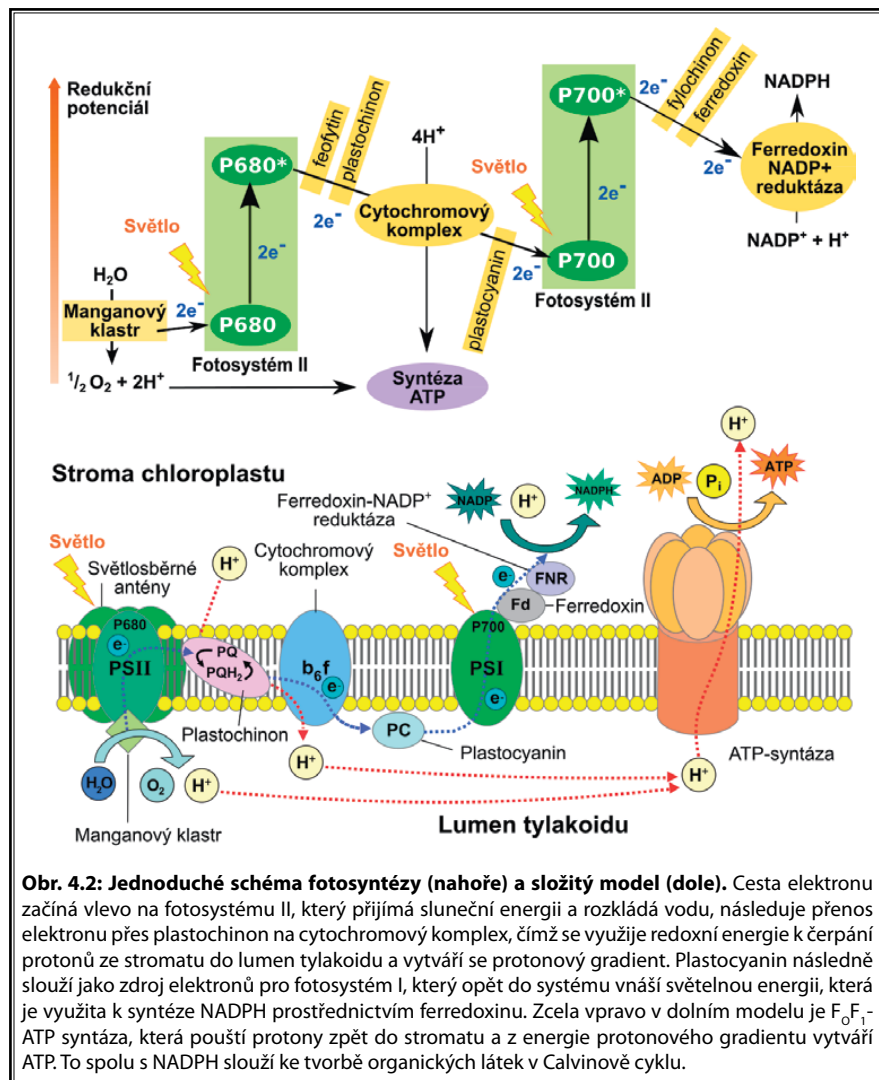
Obr. 4.1: Základní schéma heterotrofního metabolismu živočichů a autotrofního metabolismu fotosyntetizujících rostlin. Šipky (e^-) znázorňují tok elektronů mezi jednotlivými metabolickými reakcemi. Odnímání elektronů způsobuje oxidaci, dodávání naopak redukcí. V případě heterotrofního metabolismu tečou z redukované formy uhlíku (organické látky) k oxidované formě kyslíku (O_2) a vzniká oxidovaná forma uhlíku (CO_2) a redukovaná forma kyslíku (H_2O). U fotosyntézy je tok elektronů přesně opačný, jeho obrácení proti termodynamicky preferovanému směru je umožněno vstupem světelné energie. Excitovaný chlorofyl po zachycení fotonu odhazuje elektron, čímž působí jako redukční činidlo pro redukci CO_2 a zároveň přechází do formy, která funguje jako silné oxidační činidlo pro vodu, jejíž elektron využívá pro návrat do výchozího stavu. Tok elektronů je zprostředkován řetězcem reakcí, v nichž vždy figuruje nikotinamidový přenašeč elektronu (NAD^+ či $NADP^+$).

jako zdroj energie využívají heterotrofní organizmy, ale i řada geologických procesů (oxidace hornin), čímž se z podstaty změnil celý charakter povrchu naší planety .

Proč probíhají **elektron-transportní řetězce** tak složitě? Vždyť třeba oxidaci by šlo provadět klidně jednoduchou reakcí s jedním enzymem! Je to proto, že organizmus potřebuje část energie, která se uvolňuje při provádění popsanych reakcí, odčerpat a využít. Tok elektronů si můžete představit jako tok řeky. A je logické, že snáze využijete energii z poklidně proudícího toku než z jednoho vodopádu. Proto se reakce neprovádí v jednom kroku (jako vodopád), ale sérií drobných kaskád, kde u každé můžeme postavit vodní mlýn. Tok elektronů v elektron-transportním řetězci se využívá k pumpování vodíkových kationtů (protonů) přes membránu, což se provádí na úkor části energie, která se v řetězci uvolňuje. Vytváří se tak protonový gradient mezi prostory oddělenými membránou, na které je transportní řetězec umístěn (v případě fotosyntézy je to stroma chloroplastu a vnitřní prostor neboli lumen tylakoidních váčků). Tento gradient poté slouží k syntéze ATP (viz **rámeček 2.A**). Pozvolným prováděním energetických reakcí po dílčích krocích je také možno celý proces lépe regulovat a nehrozí, že by se mohl organizmus poškodit.

Úžasné na celé fotosyntéze sinic a rostlin je, že i když stačí fototrofní metabolismus provadět tak, že místo vody oxidujeme snáze oxidovatelné

sloučeniny na bázi síry či dusíku (viz **kap. 3**) (sice s menším energetickým ziskem, ale mnohem méně náročně), nespokojily se tyto organizmy s málem a pracují s vodou, jednou z nejobtížnější oxidovatelných látek vůbec. A právě díky tomu je na Zemi vytvářen dostatečný chemický gradient, který umožňuje maximální flexibilitu živých procesů. A shodou okolností reaktanty fotosyntézy (H_2O a CO_2) patří mezi nejhojnější látky na povrchu Země a díky tomu, že jsou to kapalné a plynné látky, jsou dostupné víceméně kdekoli, a tak neměla fotosyntéza problém rozšířit se po celé planetě.



Obr. 4.2: Jednoduché schéma fotosyntézy (nahore) a složitý model (dole). Cesta elektronu začíná vlevo na fotosystému II, který přijímá sluneční energii a rozkládá vodu, následuje přenos elektronu přes plastochinon na cytochromový komplex, čímž se využije redoxní energie k čerpání protonů ze stromatu do lumen tylakoidu a vytváří se protonový gradient. Plastocyanin následně slouží jako zdroj elektronů pro fotosystém I, který opět do systému vnáší světelnou energii, která je využita k syntéze NADPH prostřednictvím ferredoxinu. Zcela vpravo v dolním modelu je F_0F_1 -ATP syntáza, která pouští protony zpět do stromatu a z energie protonového gradientu vytváří ATP. To spolu s NADPH slouží ke tvorbě organických látek v Calvinově cyklu.

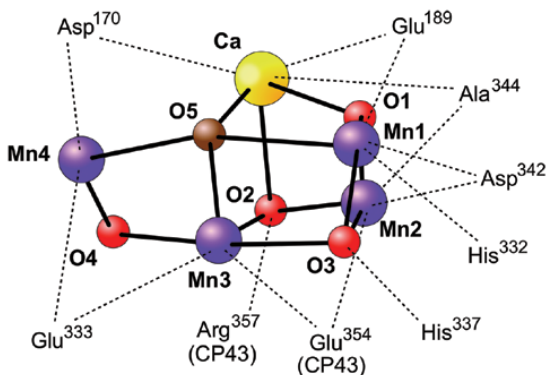
4.2 Mechanismus fotosyntézy

Fotosystém II odnímá elektrony vodě

Membránový elektron-transportní řetězec je tvořen fotosystémy I a II. Poněkud nečekaně začíná cesta elektronů na **fotosystému II** (byl objeven později než fotosystém I), který **rozkládá vodu**. Aby z vody vznikl kyslík, musíme oxidovat celkem dvě molekuly vody ($2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{H}^+ + 4 \text{e}^- + \text{O}_2$) a odebrat z nich postupně 4 elektrony. Odnímání elektronů vodě iniciuje fotoexcitovaný **chlorofyl**. Chlorofyl s velkou radostí zachycuje foton, což ho natolik rozjaří, že poté marnotratně odhodí elektron, čímž se zbaví nadbytečné energie. Ztráty elektronu však začne posléze litovat a se zuřivostí nejsilnějšího oxidačního činidla v přírodě se snaží získat náhradní elektron stůj co stůj, přičemž se nezdráhá požádat ani molekulu vody (složitý mechanismus tohoto procesu je popsán v následující kapitole). Osířelé vodíky z vody jako H^+ putují do lumen tylakoidu, kde se podílí na vzniku protonového gradientu. Elektron, který byl odhozen rozjařeným chlorofylem, přijímá molekula **feofytinu** (což je chemicky chlorofyl bez hořečnatého kationtu) a dále ho předává do následujícího elektron-transportního řetězce.

Fotolýza vody

Vlastní rozklad vody fotosyntézou vykonává **manganový klastr** Mn_4CaO_5 , který je vlastně takovým mikrokrystalkem uvnitř proteinového komplexu (**obr. 4.3**). Přítomnost vápníku ve struktuře je klíčová, neboť způsobí nepravidelnost krystalu a kyslík označovaný jako O5 (viz **obr. 4.3**) je slaběji vázán s nábojem poněkud vyšším než obvyklých $-II$. Manganový klastr je uvnitř proteinového komplexu vázán pomocí vodíkových můstků s aminokyselinami. Systém vodíkových můstků potom manganový klastr propojuje přes jakýsi tunel uvnitř fotosystému s molekulou chlorofylu. Jeho fotooxidovaná forma (vzniklá odhozením elektronu) svoji lačnost po



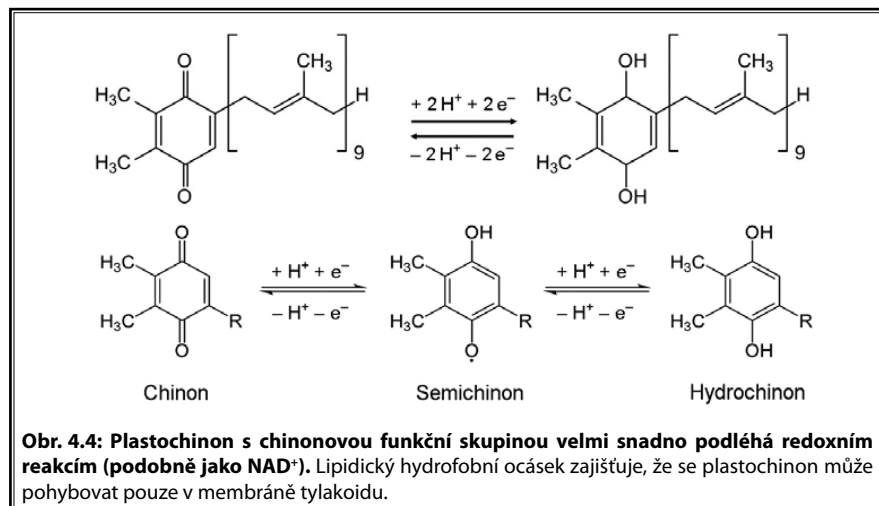
Obr. 4.3: Manganový klastr, který rozkládá vodu, má strukturu pokroucené židličky a je obklopen funkčními skupinami různých aminokyselin.

elektronech ukáží právě skrze tento tunel – chlorofyl si přes vodíkové můstky k sobě přitahuje elektrony z okolí manganového klastru, což zde způsobí oxidaci aminokyselin. Poté se zde kyslík O5 již cítí natolik nepříjemně, že společně s dalším kyslíkem z okolní molekuly vody raději vytvoří molekulu kyslíku a „odbublá“ z tohoto neklidného místa. Elektrony, které tu po sobě oxidující se kyslíky zanechaly, celkem ochotně přijme mangan, který velmi snadno přechází mezi oxidačními stavy IV a III a pak je postupně posílá tunelem ke stále chtivému chlorofylu. Tento složitý mechanismus umožňuje propojit oxidaci vody, která naráz uvolní několik elektronů, s fotoexcitací chlorofylu, která vždy operuje jen s jedním elektronem.

Jak mohl manganový klástr v evoluci vzniknout? Strukturou totiž jasně připomíná minerál a vyskytuje se i jinde v přírodě. Je tudíž možné, že první sinice přijímaly mikrokrystaly oxidů manganu z okolí a zjistily, že umožňují katalyzovat rozklad vody. Tyto vlastnosti mají krystaly totiž i samy o sobě. I z učebnic chemie víte, že oxid manganitý katalyzuje rozklad peroxidu vodíku na kyslík. Samotná absorpce světla (zejména UV) organickými látkami běžně vede ke tvorbě peroxidu vodíku a manganový klástr mohl primárně sloužit jako obranný nástroj, jak se zbavit reaktivních peroxidů v organismu (viz **kap. 11**). V úvahách ale můžeme jít ještě dále, možná probíhal celý tento reakční cyklus ještě před vznikem života na povrchu tehdy existujících sedimentárních hornin a sloužil jako primární energetický gradient pro vznik života vůbec.

Světlosběrné antény usnadňují lapání fotonů

Pokud by světlo zachycovala pouze jediná molekula chlorofylu v jádru fotosystému II, běžela by fotosyntéza neznatelnou rychlostí. Ve skutečnosti v rámci fotosystému kooperují stovky molekul fotosyntetických pigmentů (kromě **chlorofylu a** i **chlorofyl b** a **karotenoidy**), které navíc pokrývají i širší spektrum světla. Ty jsou nesený



proteinovými komplexy, které se nazývají **světlosběrné antény** a obklopují vlastní fotosystém. Pomocí rezonančního přenosu energie (kdy se energie jedné excitované molekuly přenesou na sousední, aniž by došlo k přenosu fotonu či jiné částice) soustřeďují veškerou zachycenou energii na chlorofyl v reakčním centru fotosystému.

Přenos elektronů z fotosystému II na cytochromový komplex

Fotosystém II má díky schopnosti odevzdávat elektrony silný redukční potenciál. Tyto elektrony přijímá **cytochromový komplex** a jejich přenos zajišťuje jednoduchá organická látka **plastochinon (obr. 4.4)**. Místo, kde fotosystém II předáním elektronu redukuje plastochinon, leží blízko okraje membrány sousedícího se stromatem (tj. s cytoplazmou původní sinice), ze kterého se navíc ještě odebírají dva protony⁸, které jsou nezbytné pro tvorbu redukovaného plastochinonu. Na cytochromovém komplexu se elektrony z redukovaného plastochinonu předávají na malý protein **plastocyanin** a místo, kde k tomu dochází, leží na opačné straně membrány, v sousedství s lumen tylakoidu. Navázané protony, které se nyní z plastochinonu opět uvolňují, odcházejí tentokrát do lumen tylakoidu a dotváří **protonový gradient**, na němž se podílely již protony pozůstalé po rozkladu vody. Cytochromový komplex tedy zprostředkovává využití silného redukčního potenciálu elektronů proudících z fotosystému II na tvorbu protonového gradientu mezi lumenem tylakoidu a stromatem.

Mechanismus tvorby protonového gradientu cytochromovým komplexem

Cytochromový komplex ve fotosyntéze se označuje jako b6f a funkčně odpovídá mitochondriálnímu komplexu III (na ten přicházejí elektrony taktéž chinonovým přenašečem s názvem ubichinon, koenzym Q₁₀). Jádrem cytochromového komplexu je **Rieskeho 2Fe-2S klastr (obr. 4.5)**. O Rieskeho klastrech platí podobné skutečnosti, jako o manganovém klastru ve fotosystému II. Jsou to mikrokristaly, v tomto případě **pyritu**, a je možné, že jejich výskyt v biochemických reakcích je také pozůstatkem biogenních reakcí z období před vznikem života.

Rieskeho komplex se redukuje převzetím elektronu z plastochinonu a dále přenáší elektron na cytochrom f, což je protein obsahující hemovou skupinu (jako hemoglobin), a nakonec na plastocyanin, který odnáší náboj pryč z tohoto komplexu. Avšak redukovaný plastochinon nenesou jen jeden elektron, ale dva. Proto je součástí cytochromového komplexu ještě i protein cytochrom b₆ (tentokrát se dvěma hemy), který odebere druhý z elektronů plastochinonu, a redukuje jím paradoxně opět novou molekulu plastochinonu. Při průchodu molekulou proteinu cytochromu b₆ se ale elektron dostává opět na stromatální stranu membrány, a tudíž při redukci nového plastochinonu se odebírají opět další elektrony ze stromatu. Nově redukovaný plastochinon čeká stejný osud jako původní plastochinony redukované fotosystémem II (**obr. 4.6**).

Přenos elektronů mezi cytochromovým komplexem a fotosystémem I

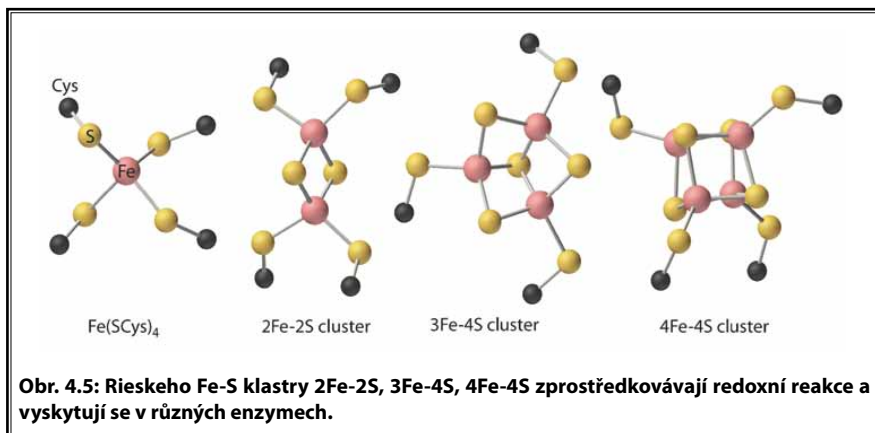
Přenos elektronu z cytochromového komplexu je zajišťován malým proteinem **plastocyaninem**, který má okolo 100 aminokyselin (průměrné proteiny mají ⁸Ty jsou ve vodném prostředí cytoplazmy volně dostupné díky acidobazické rovnováze.

mnoho set až několik málo tisíc aminokyselin) a obsahuje atom mědi, který je vázán aminokyselinami cysteinem, methioninem a histidinem. Rozložení aminokyselin okolo mědi je dáno celkovou strukturou proteinu a je velmi pevné. Ve výchozím oxidovaném stavu (Cu^{2+}) je ale pro měď okolní rozložení aminokyselin natolik nepříjemné (z hlediska geometrického uspořádání jejich orbitalů, které souvisí s jejím oxidačním stavem), že by se mnohem lépe cítila v oxidačním stavu $1+$. Díky tomu měď velmi ochotně využije každé příležitosti k redukci a aktivně přijímá elektrony od cytochromového komplexu.

Je zajímavé, že i v mitochondriálním dýchacím řetězci funguje mobilní přenašeč cytochrom c, který má obdobnou funkci, ale proteiny se vyvinuly zcela nezávisle.

Fotosystém I

Plastocyanin, který přenáší elektrony z **cytochromového komplexu k fotosystému I**, není pevně vázán v membráně, ale volně se pohybuje v lumen tylakoidu, čímž funguje jako mobilní přenašeč náboje a z hlediska fotosystému I figuruje ve stejné úloze jako voda pro fotosystém II. Zatímco fotosystém II je takový redukční agresor, že z něj elektrony přímo srší, na výstupu z cytochromového komplexu je redukční potenciál natolik oslaben, že plastocyanin musí elektrony již aktivně lákat. Po přechodu přes cytochromový komplex se spotřebovala část redukčního potenciálu, který vytvořil fotosystém II, ve prospěch tvorby protonového gradientu a nebylo by možné ji využít k redukci oxidu uhličitého na organické látky. Nyní však v řetězci následuje fotosystém I, který dodá další energii ze slunečního záření a vytvoří ještě silnější redukční potenciál než předchozí fotosystém. Fotosystém I je složitější komplex než fotosystém II a liší se optimální vlnovou délkou zachycovaného záření (700 nm, oproti 680 nm). Excitovaný elektron z chlorofylu v reakčním centru je zachycován jinou molekulou chlorofylu (nikoliv feofytinem) a dále putuje na chinonovou sloučeninu fylochinon (vitamin K) a přes tři **Rieskeho 4Fe-4S klastry** (tentokrát to jsou ty ve tvaru krychličky, viz **obr. 4.5**) na malý mobilní protein **ferredoxin**, který taktéž nese redukční potenciál pomocí Rieskeho klastru.



Obr. 4.5: Rieskeho Fe-S klastry 2Fe-2S, 3Fe-4S, 4Fe-4S zprostředkovávají redoxní reakce a vyskytují se v různých enzimech.

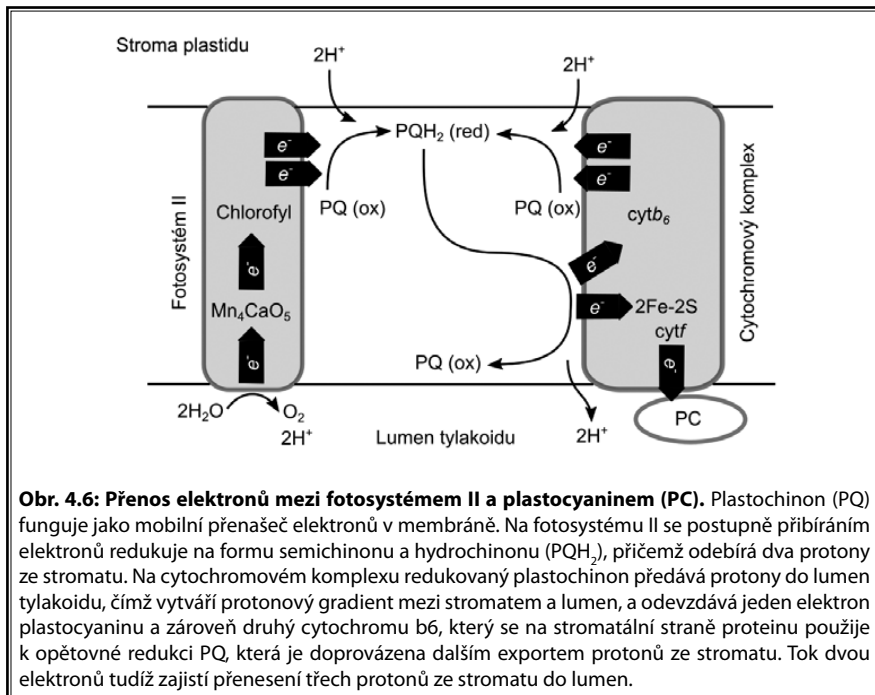
Tvorba NADPH

Ferredoxin se uvolňuje do stromatu chloroplastu a je substrátem pro nemembránový enzym FNR (ferredoxin – NADP^+ reduktáza), který vytváří zásobu NADPH v chloroplastu. Aby to nebylo jednoduché, uvnitř enzymu figuruje jako přenašeč elektronu navíc ještě FAD (**obr. 4.7**).

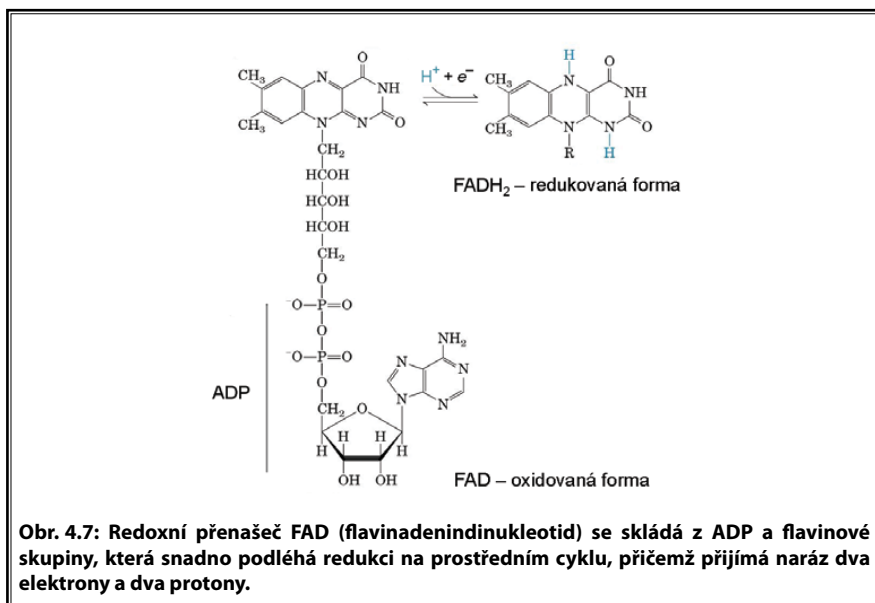
Syntézou NADPH končí primární neboli **světelná fáze** fotosyntézy. Jejím **produktem** je tedy **redukční potenciál** ve formě **NADPH** a **zásoba energie** ve formě **ATP**, které na úkor protonového gradientu mezi lumen tylakoidů a stromatem syntetizovala F_0F_1 -ATP syntáza. V předchozím textu jsme popsali základní, necyklický tok elektronů. V případě, kdy rostlina nepotřebuje redukční potenciál na asimilační reakce (např. kvůli suchu nemůže otevřít průduchy a přijímat CO_2), může vyřadit fotosystém II, nerozkládá vodu a nechá v činnosti pouze fotosystém I, který produkuje redukovaný ferredoxin, ale nevyužívá ho ke tvorbě NADPH, nýbrž posílá k cytochromovému komplexu, jenž je tak zásobován elektrony, aby mohl tvořit protonový gradient. Rostlina tak produkuje pouze ATP, které nezbytně potřebuje pro udržování základních životních funkcí. Tento tok elektronů se nazývá cyklický.

Temná strana fotosyntézy

Sekundární čili **temnostní fázi** fotosyntézy je míněn Calvinův cyklus, který na rozdíl od světelné fáze nevyužívá přímo světelné záření, ale produkty primární fáze,



Obr. 4.6: Přenos elektronů mezi fotosystémem II a plastocyaninem (PC). Plastochinon (PQ) funguje jako mobilní přenašeč elektronů v membráně. Na fotosystému II se postupně přibíráním elektronů redukuje na formu semichinonu a hydrochinonu (PQH₂), přičemž odebírá dva protony ze stromatu. Na cytochromovém komplexu redukovaný plastochinon předává protony do lumen tylakoidu, čímž vytváří protonový gradient mezi stromatem a lumen, a odevzdává jeden elektron plastocyaninu a zároveň druhý cytochromu b₆, který se na stromatální straně proteinu použije k opětovné redukci PQ, která je doprovázena dalším exportem protonů ze stromatu. Tok dvou elektronů tudíž zajistí přenesení třech protonů ze stromatu do lumen.



tedy ATP a NADPH. Temnostní fáze je poněkud zavádějící označení, neboť probíhá v přímé návaznosti na primární fázi, a tedy také na světle, nanejvýše velmi krátkou dobu po přerušení osvětlení. V noci (či pod zemí) rostliny provádějí klasické aerobní dýchání jako živočichové.

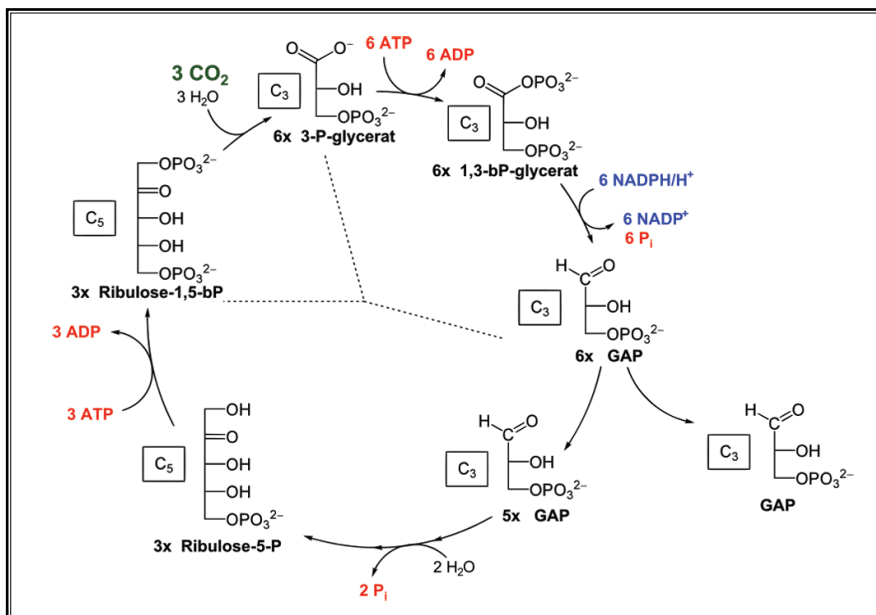
Oxid uhličitý se fixuje vmezeřením doprostřed molekuly **ribulózabifosfátu**⁹. Nestabilní šestiuhlíkatý meziprodukt se ihned rozpadne na dvě molekuly 3-fosfoglycerátu. Protože je to tříuhlíkatý metabolit, označuje se Calvinův cyklus jako **C3 fixace**. 3-fosfoglycerát je poté za spotřeby ATP ještě jednou fosforylován na 1,3-bisfosfoglycerát a pak je pomocí NADPH redukována karboxylová skupina na aldehydickou, čímž již vznikne sacharid, glyceraldehyd-3-fosfát, ze kterého je poté syntetizována **glukóza**. Využije se ale jen jedna šestina produkovaného množství glyceraldehyd-3-fosfátu, ze zbytku se vytvoří nový ribulózabifosfát (**obr. 4.8**). Jeho syntéza probíhá spleťmi reakcemi, které odpovídají pentózofosfátové dráze, a je skutečnou temnou stranou fotosyntézy. Než se těmito pochody zabývat, raději se seznamte s objeviteli Calvinova cyklu (**obr. 4.9**)

4.3 RuBisCO a fotorespirace

Samotná fixace oxidu uhličitého probíhá na enzymatickém komplexu **RuBisCO** (ribulózabifosfát karboxyláza/oxygenáza), který provádí jak **karboxylaci** (navázání oxidu uhličitého, čímž vzniká nová karboxylová skupina –COOH), tak v menší míře i **oxygenaci**, navázání kyslíku. Oxygenaci vzniká místo jednoho 3-fosfoglycerátu dvojuhlíkatý fosfoglykolát. Nežádoucí produkt je pak zpracován sítí metabolických

⁹ Ribulóza je pětiuhlíkatý sacharid, který na rozdíl od ribózy s aldehydovou skupinou obsahuje keto skupinu, podobně jako se liší fruktóza od glukózy.

reakcí, kdy ze dvou fosfoglykolátů vzniká sérií reakcí v peroxizomech a mitochondriích jedna molekula CO_2 a jen jeden 3-fosfoglycerát, který se vrací do chloroplastu. Fotorespirace je tedy opakem fixace oxidu uhličitého, kdy se naopak organický uhlík oxiduje, ale na rozdíl od klasického oxidačního metabolismu ani nevzniká ATP. Je tedy z energetického hlediska naprosto neúčinná. Existuje řada teorií, které vysvětlují její existenci. Může to být jen zafixovaná chyba, kdy evoluce enzymu RuBisCO probíhala v atmosféře se zanedbatelným obsahem kyslíku a nemohl se projevit selekční tlak proti jeho oxygenázové aktivitě, která se projevila až později, kdy byl již mechanismus fotosyntézy fixovaný a nemohl se měnit. Je však možné, že má fotorespirace skutečný význam, mohla vzniknout jako ochrana před nadbytkem kyslíku, či jako kompenzace nedostatku oxidu uhličitého. Při nedostatku CO_2 totiž způsobuje energie, která je zachycena v primární fázi fotosyntézy, ale nemůže být odčerpávána sekundárními procesy, rychlou destrukci proteinů fotosyntetického aparátu a fotorespirace je cestou, jak odvádět nadbytek energie. Je třeba se vcítit do rostliny, pro kterou zdaleka není zachycená energie a fixovaný uhlík nedostatkovým zbožím a v některých případech si jimi může dovolit i plytvat. V případě ideálního oslunění totiž výtěžek fotosyntézy zdaleka převyšuje potřeby rostliny a metabolismus rostliny je spíše limitován nedostatkem vody (kterou rostlina ztrácí otevřenými průduchy při výměně plynů) či minerálních látek nezbytných pro růst.



Obr. 4.8: Calvinův cyklus. Ústřední reakce fixace CO_2 probíhá na enzymu RuBisCO, který je údajně nejhojnějším a zcela klíčovým proteinem v biosféře. Jen šestina produktu glyceralddehyd-3-fosfátu vystupuje z cyklu, ostatní se konvergují zpět na ribulózabisfosfát, který je substrátem pro fixaci CO_2 . Spotřebovávají se produkty primární fáze fotosyntézy, NADPH a ATP.

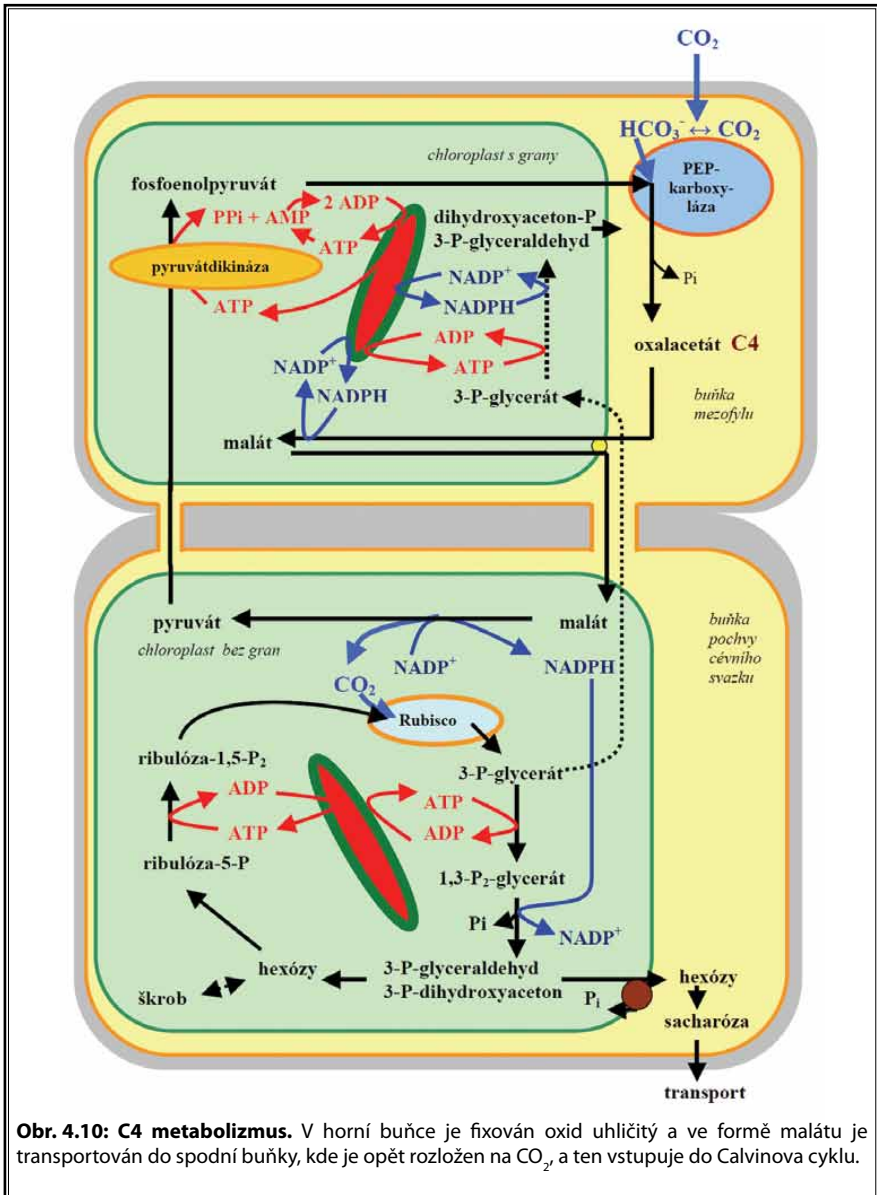


Obr. 4.9: Skuteční objevitelé Calvinova cyklu jsou Benson a Bassham (vpředu před mohylou po zdolání Mt. Whitney), zatímco Calvin byl jejich vedoucím. Objev by nebyl možný bez pokroku nukleárních technologií po 2. světové válce, které umožnily přípravu radioaktivního uhlíku ^{14}C . Ten ve formě uhlíčitanu přidávali řasám, které po krátkém ozáření okamžitě nalili do vařícího ethanolu a analyzovali nejranější radioaktivně označené produkty fixace.

4. 4 C4 a CAM metabolizmy

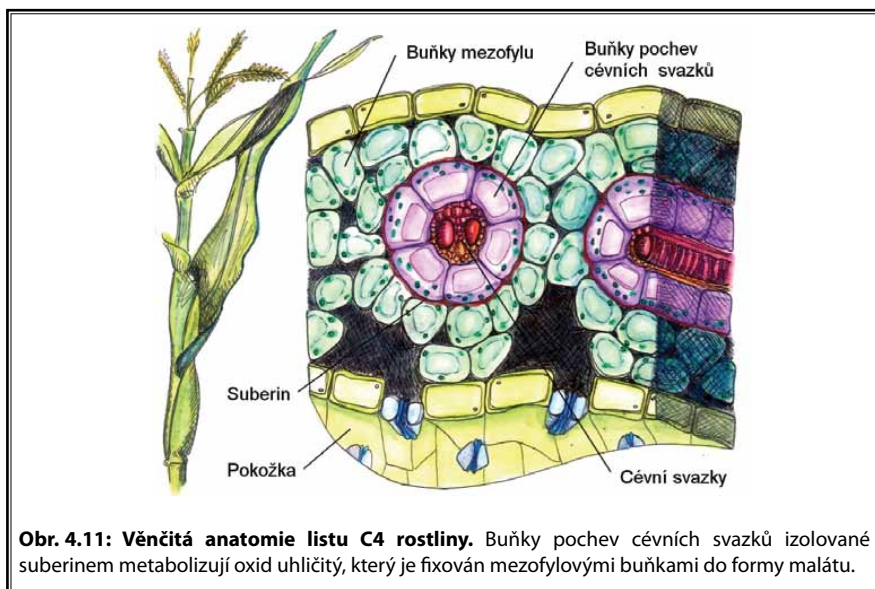
Jsou ovšem situace, kdy se **fotorespirace** může projevit jako nevýhodná. Při poklesu koncentrace oxidu uhličitého totiž roste podíl fotorespirace vůči fixaci CO_2 , až do stavu, kdy může být míra fixace uhlíku záporná. Měřením poměru fixovaného a vydávaného oxidu uhličitého můžeme nalézt **kompenzační bod** fotosyntézy, což je taková koncentrace CO_2 , kdy je fixace uhlíku právě rovna množství vydávanému fotorespirací a klasickým aerobním dýcháním (které samozřejmě rostlina provádí v případech, kdy nemá podmínky pro fotosyntézu).

Fotorespirace může v reálných situacích překonat fixaci třeba během teplého a suchého dne, kdy z důvodu nedostatku vody musí rostlina přivírat průduchy, čímž se právě snižuje příjem oxidu uhličitého, až do stavu, kdy přestane být fotosyntéza efektivní. **C4 rostliny** jsou adaptované právě na suchá stanoviště, zejména stepí a savan, a jejich inovace spočívá v tom, že oxid uhličitý fixují v jednom typu buněk pomocí jiného enzymu než RuBisCO – pomocí cytoplazmatické fosfoenolpyruvát karboxylázy, která vytváří oxalacetát se čtyřmi uhlíky, jenž dal metabolizmu název. Ten je potom v chloroplastech pomocí NADPH redukován na **malát** a transportován do sousedních buněk, které zase malát dekarboxylují a uvolní znovu oxid uhličitý a NADPH. Tyto produkty pak vstupují do klasického Calvinova cyklu. Do prvních buněk se vrací **pyruvát**, který je před novým zachycením CO_2 fosforylován pomocí ATP (**obr. 4.10**). Vidíme, že C4 rostliny nevymyslely nijak ohromující novinku, například že by archaické RuBisCO nahradily novým enzymem. Pouze využily enzymů, které jsou u všech rostlin běžně dostupné a drobnou změnou jejich regulace vytvořily C4 metabolický cyklus. Nejzajímavější změny jsou na úrovni



Obr. 4.10: C₄ metabolismus. V horní buňce je fixován oxid uhličitý a ve formě malátu je transportován do spodní buňky, kde je opět rozložen na CO₂, a ten vstupuje do Calvinova cyklu.

anatomie listů, kdy buňky, kde je aktivní RuBisCO, tvoří věnec kolem cévního svazku (aby mohly předávat metabolity floému) a buňky tohoto věnce mají nepropustnou buněčnou stěnu izolovanou voskovitým **suberinem** (obr. 4.11). To zabraňuje vstupu kyslíku a zároveň umožňuje dosáhnout vysokých koncentrací CO₂



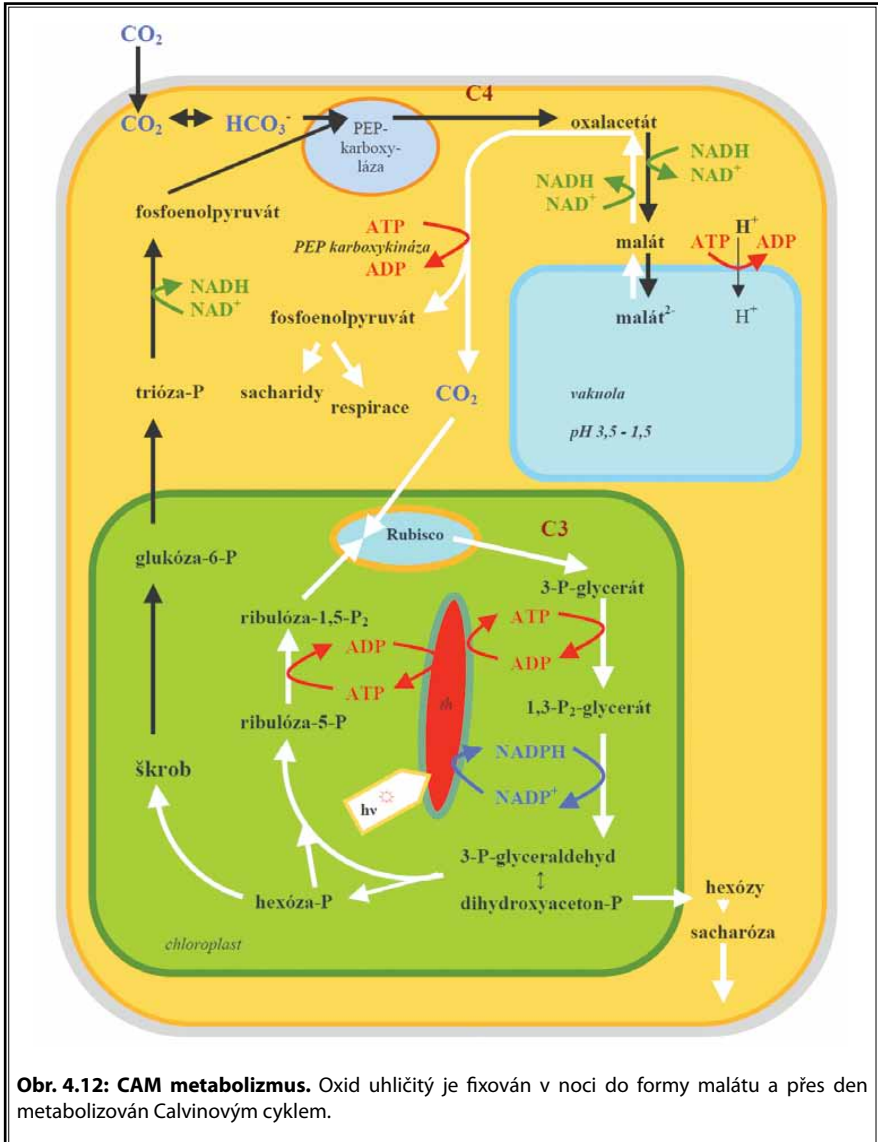
Obr. 4.11: Věncitá anatomie listu C4 rostliny. Buňky pochev cévních svazků izolované suberinem metabolizují oxid uhličitý, který je fixován mezofylovými buňkami do formy malátu.

při rozkladu malátu, díky čemuž pracuje RuBisCO s maximální efektivitou¹⁰. Tyto buňky jsou s okolním mezofylem propojeny mezibuněčnými spoji (plasmodesmy), kterými do nich proudí malát syntetizovaný v mezofylu. Fixace oxidu uhličitého fosfoenolpyruvát karboxylázou do formy malátu je naprosto specifická, a protože je poháněna rozkladem ATP, umožňuje vychtávat CO₂ i při nízkých koncentracích. Na buněčné úrovni můžeme pozorovat také specializaci chloroplastů, ty mezofylové produkují jak ATP, tak NADPH, zatímco ty ve věncích okolo cévních svazků tvoří jen ATP cyklickou variantou fotosyntézy. C4 fotosyntéza je poněkud náročnější ve spotřebě ATP (to se využívá navíc na první fixaci CO₂), ale mnohem výraznějším problémem je fakt, že listy, které fotosyntetizují v teple a suchu, se nemožou nijak ochlazovat odparem vody, takže musí snášet mnohem větší teploty. Složitější C4 fixace je také samozřejmě poněkud pomalejší, což by se projevilo ve vlhkém klimatu. Tam je klasická C3 fotosyntéza výhodnější. Evolučně se vyvinul C4 metabolismus mnohokrát nezávisle s mnoha drobnými modifikacemi. Ponejvíce se s ním setkáme u některých zástupců v čeledích **lipnicovité** (proso, kukuřice, cukrová třtina), **prýšcovité**, **hvězdnicovité** a **laskavcovité** (merlík).

Ještě větší odolnosti vůči suchu dosáhly však rostliny s **CAM metabolismem**. Opět je CO₂ fixován malátovou cestou, ale nedochází ke specializaci buněk v prostoru, ale v čase. V noci se otevírají průduchy a akumuluje se CO₂ ve formě **malátu** ve vakuole. Přes den se rostlina naprosto izoluje od okolí a **dekarboxylací** malátu je získáván CO₂ pro fotosyntézu. Část asimilátů je potom spotřebována v noci na opětovné doplnění zásob malátu (**obr. 4.12**). Název metabolismu je

¹⁰ Proto ho může být v listech méně a tak rostliny šetří i dusík potřebný na syntézu proteinů.

odvozen z termínu *Crassulaceae acid metabolism* podle čeledi **tlusticovitě**, kde se vyskytuje, a podle charakteristického rysu, kdy ráno jsou listy rostliny značně kyselé díky zásobám malátu (kyselina jablečná). CAM fotosyntézu provádějí také **kaktusy**, epifytické **bromélie** a **orchideje**. Ty sice rostou v deštných lesích s obrovskými srážkami, ale vlhkost je dostupná epifytům výhradně v noci a přes den je v korunách stromů naprosté sucho.



Obr. 4.12: CAM metabolismus. Oxid uhlíčitý je fixován v noci do formy malátu a přes den metabolizován Calvinovým cyklem.

5. FOTOSYNTETIZUJÍCÍ ŽIVOČICHOVÉ?

Je možné, aby normálně typicky heterotrofní skupina organismů naopak získala schopnost fotosyntetizovat? Odpověď je jednoznačně ano pro celou řadu původně heterotrofních jednobuněčných organismů – viz sekundární a terciární endosymbióza. Ta proběhla u krásnooček (*Euglena*), hnědých řas (*Ochromyxa*), obrněnek (*Dinophyta*) a dalších organismů, které pohltily fotosyntetizující eukaryotický organismus – hnědou řasu, nebo ruduchu. Je to však možné u složitých mnohobuněčných heterotrofů, jakými jsou živočichové?

A jak by takoví fotosyntetizující živočichové mohli vypadat? Pokud by měli využívat původního vynálezu sinic rozvinutého dále rostlinami, tak by měli být zelení. Pokud by vynalezli nějaký svůj vlastní způsob fotosyntézy, tak by měli být určitě barevní – pro zachycení sluneční energie je třeba mít příslušný pigment. Dále by měli být jako autotrofové schopni zabudovávat oxid uhličitý do organických sloučenin. Existuje nějaký živočich, který by splnil obě tato kritéria (schopnost pohlcovat světlo a získanou energii využít pro vytváření látek organických typicky z CO_2 a H_2O)?

Zelených živočichů je celá řada. Někteří z nich dokonce obsahují zelené barvivo chlorofyl schopné zachycovat sluneční záření. Ve všech takových případech se však jedná o pohlcené **symbiotické řasy nebo sinice**, které jsou součástí těl příslušných organismů a slouží jako doplňkový zdroj energie. Velká většina podobných případů (které bychom asi mohli přirovnat k symbióze houby se sinicí nebo řasou v lišejnících) je ze skupiny bezobratlých – jedná se například o **houbovce** (v symbióze s celou řadou sinic, s obrněnkami rodu *Symbiodinium* u mořských druhů, s řasami rodu *Chlorella* u sladkovodních), žahavce (obrněnky rodu *Symbiodinium* u korálů a sasanečků, nebo *Chlorella* u sladkovodních nezmarů), **ploštěnce** (zelené řasy rodu *Tetraselmis*, rozsivky rodu *Licmophora*, *Chlorella* u sladkovodních zástupců), **mlže** (např. obrněnky rodu *Symbiodinium* u zévy obrovské) a **sumky** (sinice, rod *Prochloron*). V roce 2012 se na seznam „zelených“ živočichů zařadil jako první obratlovec americký mlok **axolotl skvrnitý** (*Ambystoma maculatum*). Ve všech těchto případech můžeme najít uvnitř těl živočichů kompletní autotrofní buňky, které se zároveň vyskytují volně v přírodě – ostatně jako je tomu v případě lišejníků. Zdá se, že ve všech zmíněných případech se endosymbióza ustanovuje *de novo* pohlcením volně žijícího autotrofního organismu. Jako příklad si můžeme uvést již zmíněného mloka, pro kterého jsou typická zelená vajíčka a vyvíjející se embrya. Jednobuněčná endosymbiotická řasa *Oophila amblystomatis* v průběhu ontogeneze pravděpodobně vymizí a v dospělosti se jedná o typického heterotrofně se živícího mloka. Během ontogenetického vývoje však symbiotická řasa evidentně fotosyntetizuje a pomáhá vyživovat vyvíjející se embryo. A jak se řasový symbiont dostane do vyvíjejícího se embrya? Zdá se, že k tomu dochází ve vejcovodech samice, kde byla *Oophila amblystomatis* jednoznačně prokázána!

Extrémním případem využití původně rostlinné fotosyntézy je *Elysia chlorotica*, brčálově zelený **nahožábřý plž**, který „krade plastidy“ z pohlcené řasy posypanky

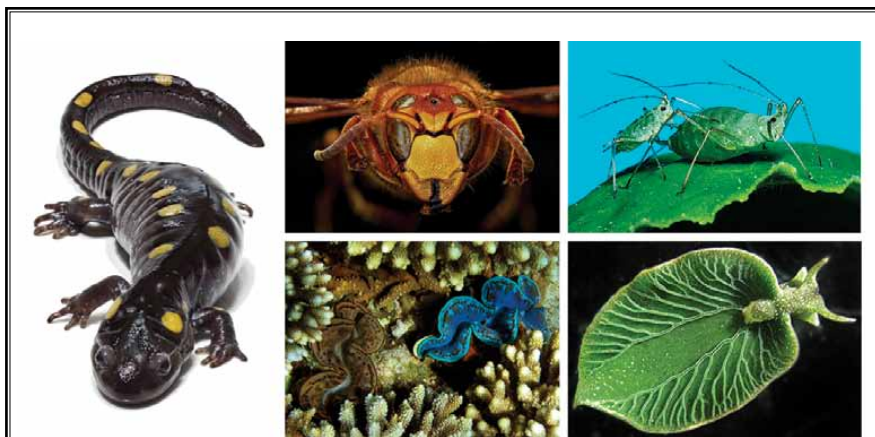
(*Vaucheria litorea*). Tomuto chování se říká **kleptoplastidie**, je známé od osmdesátých let a týká se tzv. trávicích buněk, v nichž mohou pohlčené chloroplasty uvolněné ze strávené řasy přežívat až devět měsíců (což je často déle, než je délka života samotné řasy). Samozřejmě se zde nabízí otázka, jak mohou chloroplasty tak dlouho přežít, když většina genů nezbytných pro jejich fungování byla z jejich chromozomu během dlouhé společné evoluce přenesena do jaderného genomu příslušné řasy? Odpovědí je objev těchto genů v genomu *Elaysia chlorotica* – ve všech, ale hned několika, a to pro klíčové molekuly zapojené do fotosyntézy, včetně enzymů syntetizujících chlorofyl. Jedná se zatím o jeden z prvních případů tzv. horizontálního genového přenosu mezi dvěma mnohobuněčnými organizmy! Přestože výše popsané případy mohou být překvapivé, nejedná se o žádný nový objev živočichů, ale recyklování již jednou objeveného včetně využití potomka objevitele.

Jedním z možných příkladů skutečné inovace může být jeden z druhů zelených **mšic** *Acyrtosiphon pisum*, který spolu s některými **sviluškami** (*Tetranychidae*), ale na rozdíl od všech ostatních živočichů, dokáže syntetizovat karotenoidy, a to pomocí enzymů, které si sám kóduje ve své genetické informaci. I v tomto případě však kredit musíme alespoň částečně přiznat jinému „vynálezci“, a sice houbám, odkud došlo ke zkopírování genů pro příslušné enzymy. Je ale pravda, že mšice dokáže vyrobit barvivo schopné pohltnout sluneční záření úplně sama bez jakéhokoli symbionta. Příslušný karoten je pak lokalizován do tenké vrstvičky průsvitné kutikuly na povrchu těla, kde dochází k pohlčení světla. Co následuje, je podobné fotosyntéze bez chlorofylu – jeden z elektronů karotenu je předán na příslušný přenašeč (NAD^+), který jej pak dopraví do mitochondrie, kde vstoupí do tzv. elektron-transportního řetězce, který pohání vznik protonového gradientu následně využitého pro syntézu ATP. Matoucí je zde určitě přirovnání k fotosyntéze, ale to proto, že živočišná buňka samozřejmě nemá k dispozici chloroplast. Při fotosyntéze vše probíhá na membráně tylakoidu, kde dojde k pohlčení světla fotosyntetickým barvivem, přenesení příslušného elektronu na molekulu NADP^+ , která je pak přenesena na transportéry čerpající protony dovnitř tylakoidu. Protonový gradient je opět využit pro syntézu ATP. Jediným vhodným příjemcem elektronů schopným konat práci v živočišné buňce je mitochondrie, kde pro mšici naštěstí celá řada procesů probíhá velice obdobně jako v chloroplastu! Je důležité zmínit, že využíváním tohoto energetického triku se ze mšice nestává autotrofní organizmus. Ta je stále závislá na organických látkách (nedokáže zabudovávat CO_2), přilepšuje si však dalším „udržitelným“ zdrojem při výrobě ATP. U mšice je objev využití slunečního světla jako zdroje energie poněkud paradoxní, neboť přísátá na živné rostlině přijímá vysokoenergetickou potravu ve formě poměrně koncentrovaného roztoku cukrů.

Zatím asi jediným příkladem živočicha, který využití světelné energie řeší originálním způsobem, je **sršeň** *Vespa orientalis*. Zdá se, že tento úzkopasý blanokřídlý hmyz, nápadně aktivní během denní periody s nejvyšší intenzitou světla, dokáže syntetizovat pigment fungující podobně jako karoten v mšici. Jedná se o žluté barvivo xantopterin, které je uloženo v kutikule způsobem, kdy je optimálně vystaveno

světlu. Zdá se, že celý systém má 0,0335% účinnost, což se zdá hrozně málo, je však třeba si uvědomit, že účinnost, s jakou rostliny zabudovávají energii slunečního světla do biomasy, je typicky 0,1–2 %. Okolo sršni „fotosyntézy“ je zatím více otázek než odpovědí, faktem ale je, že v rukou fyzikálních chemiků čistý xantopterin funguje docela spolehlivě a byl dokonce použit pro výrobu solárního článku.

Téma využívání světla živočichy jako zdroje energie je mnohem širší, než zde zmíníme, většina dat ale nebyla reprodukována a zřejmě patří do vědecké mytologie. Příkladem mohou být představy o melaninu (tedy našem vlastním kožním barvivu) jako anténě zachycující sluneční záření se schopností pohánět syntézu ATP, což mělo racionálně podporovat v dnešní době úbytku ozónu poměrně iracionální mnohahodinové vystavování těl sluneční radiaci s argumentací, že to příslušného jedince „nabíjí“. „Přiživování se“ živočichů na sluneční energii je však lákavá představa pro biotechnology, kteří by tak mohli zvýšit efektivitu živočišné produkce. Že se nejedná o úplné sci-fi, ukazují experimenty provedené na oblíbeném modelu vývojové biologie – rybě dáníu pruhovaném (*Danio rerio*), u které byly do oplozeného vajíčka injikovány sinice rodu *Synechococcus*, které překvapivě nebyly okamžitě zlikvidovány, ale přežily zde po docela dlouhou dobu (podobně jako buňky řas ve vyvíjejícím se americkém mlokovi), a to dva týdny po vylíhnutí rybičky do okamžiku zvýšené pigmentace, která zabránila pronikání světla k sinici.



Obr. 5.1: Příklady „fotosyntetizujících“ živočichů. Vlevo: Mlok *Ambystoma maculatum* žijící v symbióze s *Oophila amblystomatis*. **Uprostřed nahoře:** Sršeň *Vespa orientalis* produkující žluté barvivo xantopterin. **Uprostřed dole:** Zéva obrovská (*Tridacna maxima*) žijící v symbióze s obrněnkami rodu *Symbiodinium*. **Vpravo nahoře:** Mšice *Acyrtosiphon pisum*, která dokáže syntetizovat karotenoidy. **Vpravo dole:** Nahožábřý plž *Elysia chlorotica*, který „krade plastidy“ z pohlčené řasy *Vaucheria litorea*.

Fotosyntéza u živočichů ale bude mít zcela jistě celou řadu omezení, jinak by byla využita častěji:

- Vyžaduje velký tělní povrch exponovaný slunci, což je typická vlastnost rostlin se svým větvením a plochými listy. Živočichové mají naopak vesměs malý povrch vůči objemu, navíc se řada z nich skrývá před predátory, typicky v neosvětlených skrýších.

- Pro řadu živočichů by zvýšené vystavení světlu vedlo k riziku nadměrného vystavení UV záření a možnému přehřátí, popř. produkci radikálů při fotochemických reakcích.

- Pokud by byly využity symbiotické fotosyntetické mikroorganismy, bylo by třeba zajistit, aby do živočicha „pouštěly“ část vyrobených organických sloučenin, a řešit nadbytek kyslíku a jeho radikálů.

- Pokud by byly využity chloroplasty, bylo by třeba zajistit jejich efektivní přenos z generace na generaci (ideálně ve vajíčku) a dále zabudovat do hostitelského genu geny nezbytné pro syntézu fotosyntetických barviv a všeho ostatního nezbytného pro dlouhodobé fungování chloroplastu.

Pokud by se všechna zmíněná omezení podařilo vyřešit (evolucí nebo genovým a tkáňovým inženýrstvím), nejspíše by se takový fotosyntetizující živočich velice podobal rostlinám, které měly na příslušnou optimalizaci stovky milionů let experimentálního času.

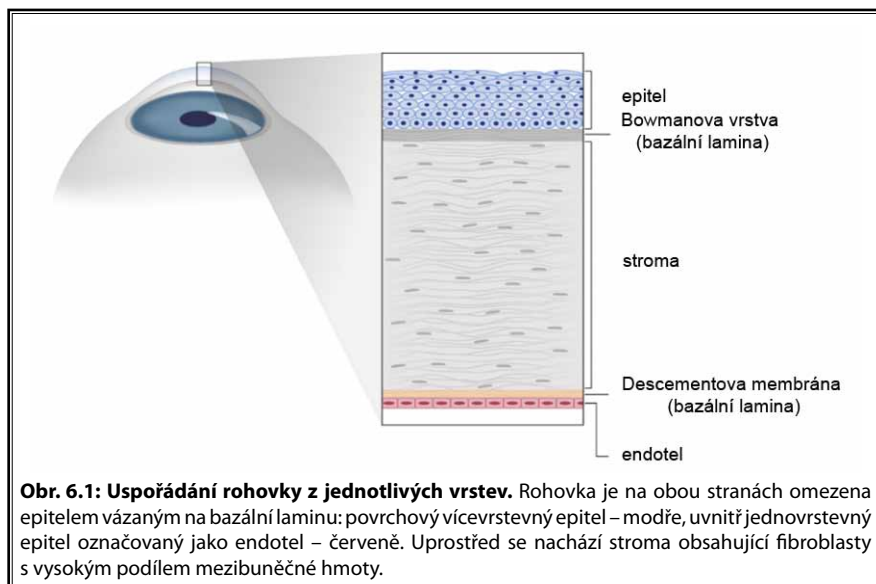


6. 1 Histologie a funkční anatomie oka

Oko, ač tvoří co do objemu malou část našeho těla, je zřejmě jeho nejkomplexnější částí co do počtu různých buněčných typů. Pokud vezmeme do úvahy všechny funkce, které musí jeho části plnit, tak to není překvapivé:

Oko musí být chráněno před okolním prostředím

Odolnost oka před mechanickým poraněním zajišťuje **rohovka** složená ze tří buněčných vrstev (**obr. 6.1**). Horní je tvořená vícevrstevným dlaždicovým epitelem, který je směrem dovnitř oka omezen vrstvičkou mezibuněčné hmoty zvané bazální lamina (tzv. Bowmanova vrstva). Pod ní je vazivová část rohovky – stroma, kde jsou fibroblasty produkovány mechanicky odolné proteiny jako kolageny a elastiny. Na vnitřní straně je rohovka omezena jednovrstevným epitelem označovaným jako endotel, který se vyznačuje tím, že se během života neobnovuje a je svou bazální stranou pevně napojen na tzv. Descementovu membránu. Uvnitř rohovky se nacházejí buňky imunitního systému. V horní epiteliální vrstvě se nacházejí specializované dendritické buňky – buňky Langerhansovy, které zde pohlcují extracelulární materiál (tekutinu i částičky) fagocytózou a makropinocytózou, kontrolují jej svými receptory a v případě rozpoznání cizorodosti potenciálně nebezpečného původu se přesouvají do spádové mízní uzliny, kde prezentují pohlcený materiál T-lymfocytům. Ve stromatu se nacházejí **makrofágy** fagocytující apoptotická tělíska a pronikající patogeny. Rohovka mimo optickou dráhu kontinuálně přechází do bělmy (očního bělma) s podobným upořádáním do vrstev. Na rozdíl od průhledné



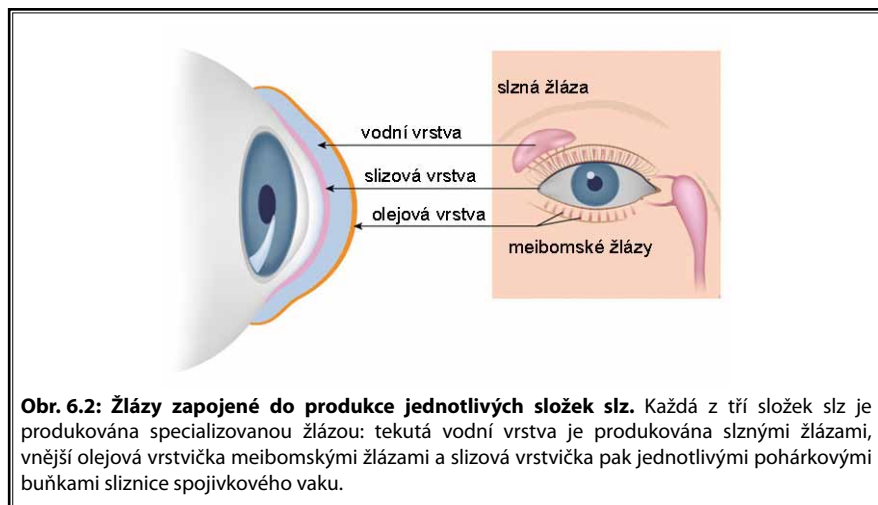
rohovky, kde jsou kolagenní vlákna orientovaná vesměs paralelně, v bělímě jsou náhodně uspořádaná, výsledkem čehož je její bílé zbarvení. U řady jiných savců (např. u koní) je bělima pigmentovaná.

Naše oko nesmí oschnout a jeho povrch musí být neustále čistý

Povrch našeho oka je chráněn před vyschnutím slzami – sekretem vylučovaným specializovanými žlázkami pod víčky (obr. 6.2). Ty se skládají hlavně z tekuté části produkované **slznou žlázou** uloženou nad okem. Před vyschnutím je slzná vrstvička chráněna lipidickým filmem produkovaným pod oběma víčky v místě kontaktu s oční koulí tzv. **meibomskými žlázami**. Nefunkčnost těchto žlázek vede k tzv. syndromu suchého oka. Přimo na rohovce a bělímě se nachází hlenovitá mukózní vrstvička produkovaná jednobuněčnými žlázkami umístěnými ve spojivce – tzv. **pohárkovými buňkami**. Slzy jsou pak z oka odváděny slznými kanálky do nosní dutiny. Sekrety zmíněných žláz jsou po oku rozprostírány mrkáním. Při každém mrknutí dojde k promíchání a rozprostření komplexní ochranné molekulární směsi (obsahující mj. baktericidní látky, jako je např. lysozym) po povrchu oka a dále odstranění prachových a jiných pevných částic. Oční víčko zde funguje jako superrychlý stěrač, kterému stačí pouhá desetina sekundy, aby provedl komplexní péči o povrch rohovky. K tomu, aby se nám oko příliš „nešpinilo“ a navíc docházelo k rozptylování intenzivního světla, slouží oční řasy.

Oko musí mít zajištěno efektivní prokrvení

To je zajištěno pod bělímou lokalizovaným komplikovaným několikvrstevným cévním řečištěm procházejícím specializovanou mezibuněčnou hmotou (obr. 6.3). Celá tato střední vrstva oční koule (silná pouze 0,1–0,2 mm), označovaná jako **cévnatka**, je odvozena od mezenchymu. Oční cévy, podobně jako cévy ve zbytku těla, jsou zevnitř vystlány jednovrstevným epitelem označovaným jako endotel. Dále se

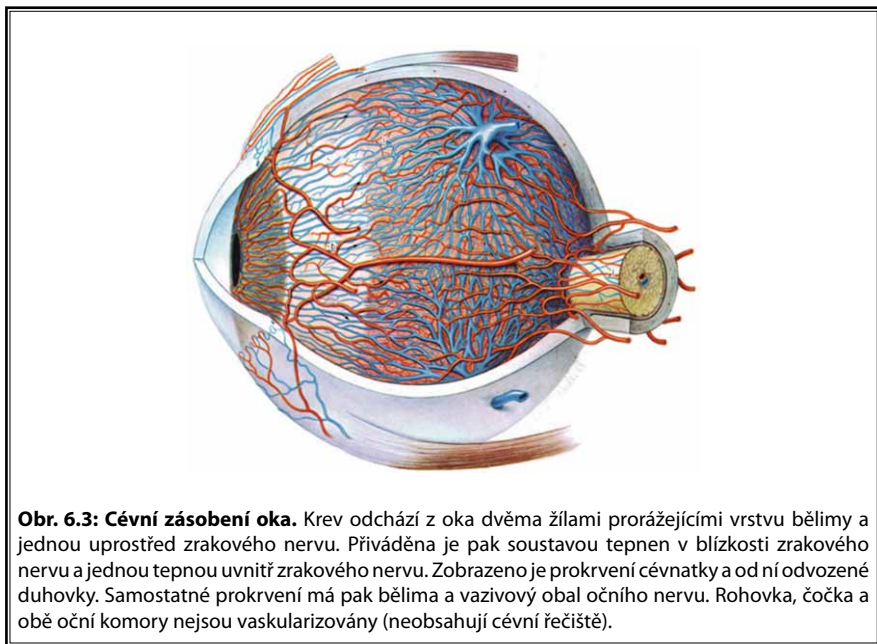


Obr. 6.2: Žlázy zapojené do produkce jednotlivých složek slz. Každá z tří složek slz je produkována specializovanou žlázou: tekutá vodní vrstva je produkována slznými žlázkami, vnější olejová vrstvička meibomskými žlázami a slizová vrstvička pak jednotlivými pohárkovými buňkami sliznice spojivkového vaku.

v cévách nachází vrstva vaziva a hladkých svalových buněk, v různém poměru podle typu a průměru konkrétní cévy. Cévnatka logicky chybí pod rohovkou, kde by bránila volnému průchodu světelných paprsků. Cévnatka kromě mezibuněčné hmoty a cév obsahuje pigmentové buňky omezující odraz světla uvnitř oka. U některých organismů s mimořádnou citlivostí zraku za tmy je pigmentace cévnatky v části oka nahrazena naopak odrazivou vrstvou (obsahující např. mikrokrystalky guaninu) označovanou jako *tapetum lucidum*. Cévnatka je součástí tzv. živnatky, kterou dále tvoří ještě duhovka a tzv. **řasnaté těleso**.

V oku musí být umístěna čočka umožňující zaostření světla na sítnici

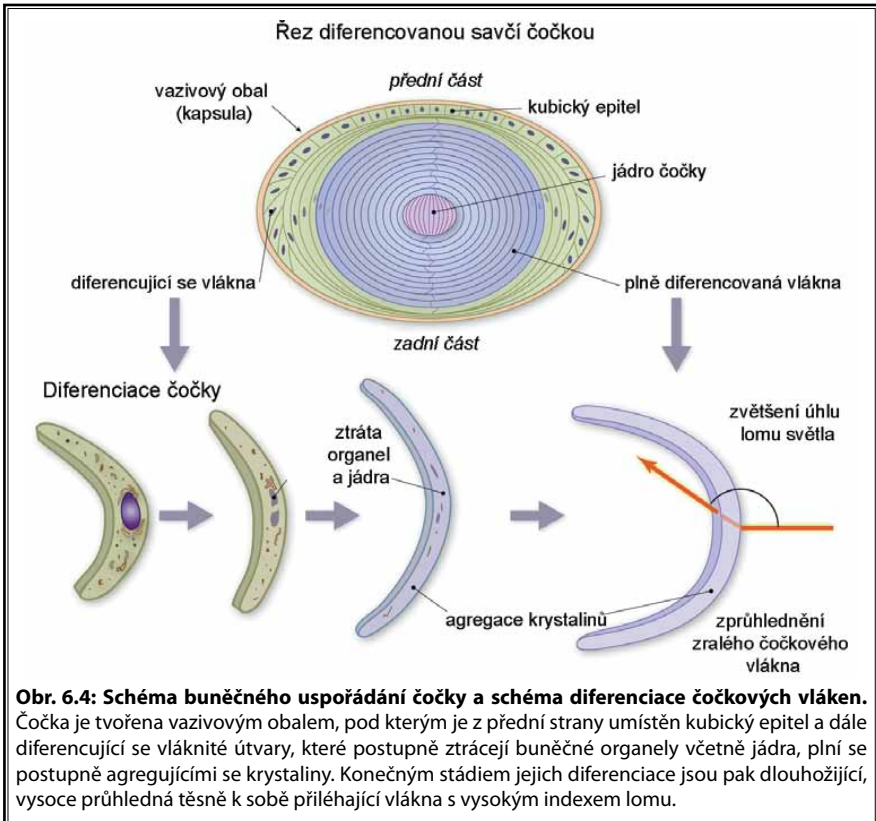
Tato oční část vyžaduje jednu z nejspecializovanějších modifikací buněk našeho těla. Čočka se zakládá jako koncentrická soustava buněk (jako jsou uspořádány listy cibule), postupně se plnicích specializovanými mimořádně stabilními dokonale průhlednými proteiny označovanými jako **krystaliny (obr. 6.4)**. V buňkách čočky postupně mizí jádra a zastavuje se metabolický obrat krystalinů. Jedná se tak zřejmě o jediné proteiny našeho těla, které jsou identické s těmi, s nimiž jsme se narodili. Zbytek těla se totiž neustále přestavuje, a to jak na molekulární, tak i buněčné úrovni. Ochranu a homeostázu čočky zajišťuje na jejím povrchu lokalizovaný kubický epitel. V průběhu stárnutí dochází k postupné pomalé denaturaci krystalinů, výsledkem čehož je tzv. **šedý zákal** způsobující významné zhoršení vidění. Pro zaostření je třeba deformovat tvar čočky. K tomu slouží specializované **hladké svaly** kruhového řasnatého tělesa, které je miniaturními úpony připojeno k čočce.



Obr. 6.3: Cévní zásobení oka. Krev odchází z oka dvěma žilami prorážejícími vrstvu bělmy a jednou uprostřed zrakového nervu. Přiváděna je pak soustavou tepnen v blízkosti zrakového nervu a jednou tepnou uvnitř zrakového nervu. Zobrazeno je prokrvení cévnatky a od ní odvozené duhovky. Samostatné prokrvení má pak bělima a vazivový obal očního nervu. Rohovka, čočka a obě oční komory nejsou vaskularizovány (neobsahují cévní řečiště).

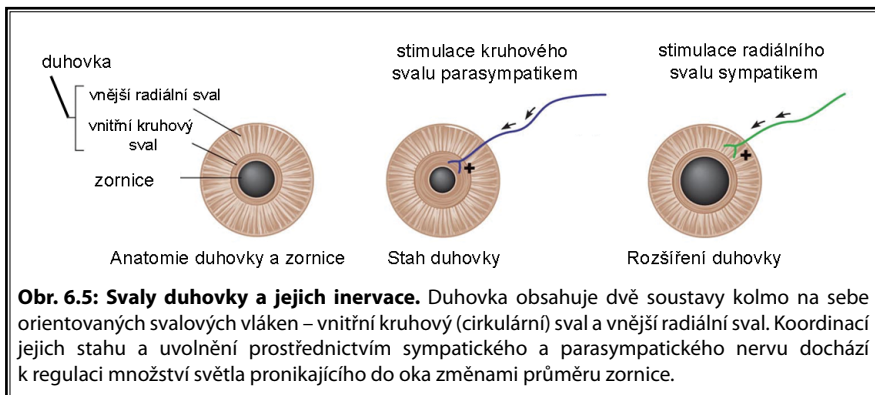
Oko musí umět regulovat množství světla, které do něj vstupuje

Proto se zde nachází duhovka plnící funkci clony. Duhovka je součástí tzv. živnatky, je derivátem mezenchymu a obsahuje složité uspořádanou soustavu **kolagenních a elastinových vláken**. Konkrétní uspořádání těchto složek mezibuněčné hmoty je zodpovědné za fyzikální zbarvení očí, které označujeme jako modré. Ostatní barvy očí (tedy správně duhovky) jsou dány konkrétním typem pigmentů produkovaných zde umístěnými **pigmentovými buňkami**. Aby se duhovka mohla jako správná clona roztahovat a stahovat, musí obsahovat různě orientovaná svalová vlákna (**obr. 6.5**). Ta jsou uspořádána jako radiální (tvořená myoepiteliálními buňkami) na obvodu duhovky a cirkulární uvnitř (hladké svaly u savců, příčné pruhované u ptáků) – omezující průměr zornice. Zornice je otvor v duhovce umožňující průchod světla k čočce a následně skrz sklivec na sítnici. Velikost zornice se mění aktivitou příslušných svalů regulovaných v případě svalů radiálních (roztahujících) sympatickým nervstvem, v případě stahovačů (cirkulárního svalstva) pak parasympati- kem. Volný prostor ve stromatu duhovky je vyplněn tzv. rosolovým vazivem (je to jedno ze dvou míst, kde se u dospělého jedince vyskytuje, to druhé je zubní dřev).

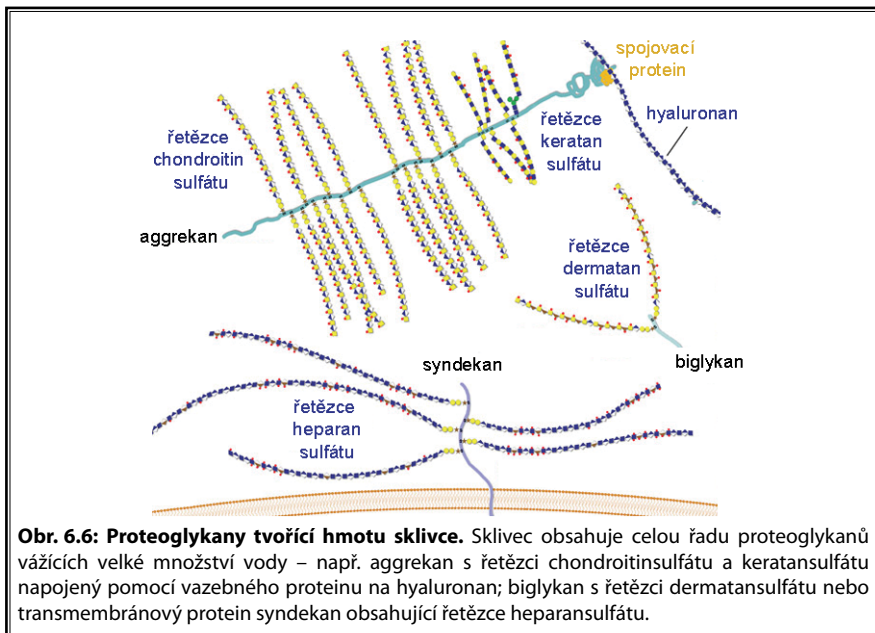


Obr. 6.4: Schéma buněčného uspořádání čočky a schéma diferenciaci čočkových vláken.

Čočka je tvořena vazivovým obalem, pod kterým je z přední strany umístěn kubický epitel a dále diferencující se vláknité útvary, které postupně ztrácejí buněčné organely včetně jádra, plní se postupně agregujícími se krystaliny. Konečným stádiem jejich diferenciaci jsou pak dlouhožijící, vysoce průhledná těsně k sobě přiléhající vlákna s vysokým indexem lomu.



V optické dráze oka se musí nacházet materiál, který by měl být co nejprůhlednější
 Rohovka toho dosahuje paralelní orientací složek mezibuněčné hmoty, v čočce je toho dosaženo díky absenci jader a molekulám krystalinů. Další velkou oční prostorou je tzv. zadní komora oční naplněná **sklivcem** – viskózní tekutinou obsahující minimální množství buněk. Jedná se vlastně o **mezibuněčnou hmotu** obsahující tzv. glykosaminoglykany a proteoglykany (kyselina hyaluronová, agrekany, syndekany, biglykany, viz **obr. 6.6**) – obecně tedy molekuly schopné vysoké hydratace – tedy vazby velkého množství molekul vody – podobně jako to známe například u agaru.

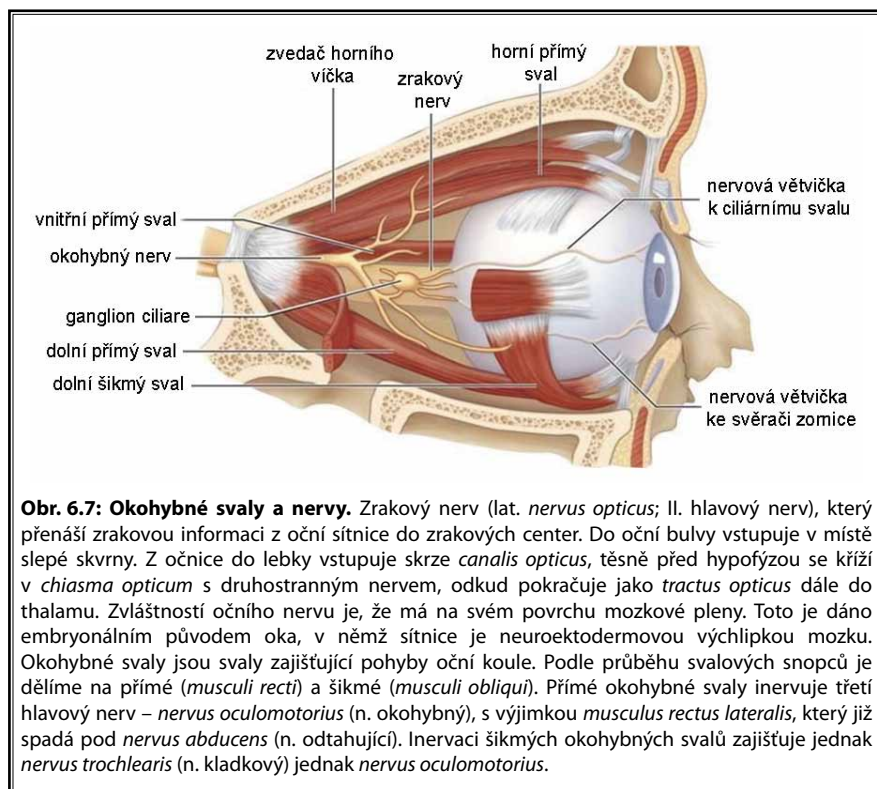


Musíme se umět podívat na objekt našeho zájmu, tedy pohybovat očními koulemi bez nutnosti pohybu celé hlavy

K tomu slouží soustava **příčně pruhovaných okohybných svalů** inervovaných specializovanými hlavovými nervy (**obr. 6.7**). Šest okohybných svalů ovládajících pohybu jedné oční koule je pak napojeno specializovaným vazivem na bělimu.

Pro zrak je zásadní přítomnost buněk schopných převést pohlcení fotonu v elektrický impulz interpretovatelný nervovými buňkami

Světločivné buňky jsou umístěny v tzv. **sítnici** a jedná se o tzv. **tyčinky** a **čípky**, **neuroepiteliální buňky** odvozené od řasinkového epitelu, obsahující rodopsiny (komplexy bílkovin opsinů s retinalem) schopné pohltnout světlo. Tyčinky jsou obecně buňky specializované pro vidění při nižších intenzitách světla. Tyčinky jsou citlivé pouze pro modrozelenou oblast viditelného spektra, rozeznávají tedy pouze tmavší povrchy od světlejších bez ohledu na barvu podobně jako černobílá televize. Proto nepřekvapí, že řada nočních tvorů má sítnici tvořenou téměř pouze tyčinkami a vidí tedy pouze „černo-bíle“. Výjimkou jsou gekoni, jejichž předci (zřejmě fungující za jasného denního světla) ztratili schopnost vytvářet tyčinky a jejichž sítnice je tvořena pouze čípky – specializovanými na detekci „barevného světla“, tedy mixu

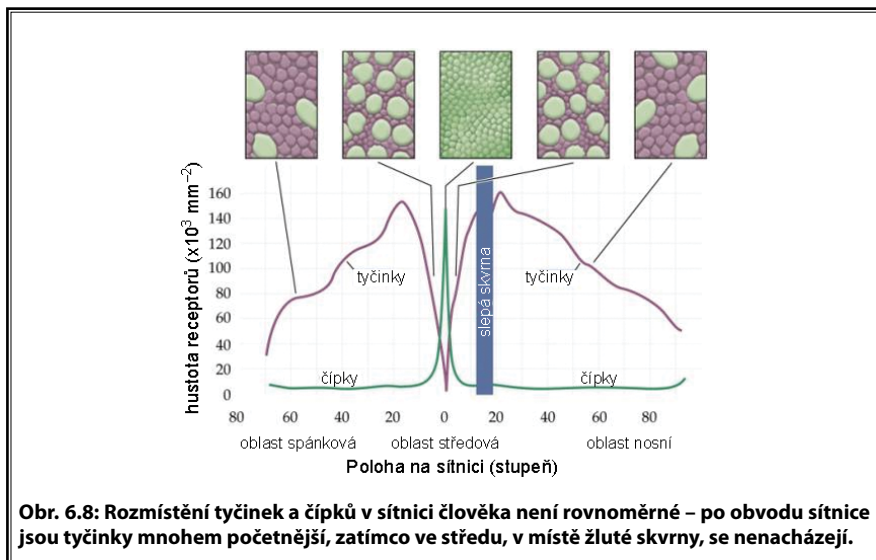


Obr. 6.7: Okohybné svaly a nervy. Zrakový nerv (lat. *nervus opticus*; II. hlavový nerv), který přenáší zrakovou informaci z oční sítnice do zrakových center. Do oční bulvy vstupuje v místě slepé skvrny. Z očnice do lebky vstupuje skrze *canalis opticus*, těsně před hypofýzou se kříží v *chiasma opticum* s druhostranným nervem, odkud pokračuje jako *tractus opticus* dále do thalamu. Zvláštností očního nervu je, že má na svém povrchu mozkové pleny. Toto je dáno embryonálním původem oka, v němž sítnice je neuroektodermovou výchlípkou mozku. Okohybné svaly jsou svaly zajišťující pohyby oční koule. Podle průběhu svalových snopců je dělíme na přímé (*musculi recti*) a šikmé (*musculi obliqui*). Přímé okohybné svaly inervuje třetí hlavový nerv – *nervus oculomotorius* (n. okohybný), s výjimkou *musculus rectus lateralis*, který již spadá pod *nervus abducens* (n. odtahující). Inervaci šikmých okohybných svalů zajišťuje jednak *nervus trochlearis* (n. kladkový) jednak *nervus oculomotorius*.

fotonů různých vlnových délek. Některé noční druhy gekonů tak s využitím čípků mohly vyvinout extrémně citlivé barevné vidění. Jak tyčinky, tak čípky jsou u obratlovců dlouho žijící buňky, orientované světločivnou částí směrem k pigmentovým buňkám cévnatky. V našem oku se tyčinky a čípky neobnovují z kmenových buněk, k jejich regeneraci („omlazování“) dochází tak, že odvrhují distální (nejvzdálenější od jádra, obsahující nejstarší molekuly) část buňky obsahující rodopsin. Tento váček je následně fagocytován pigmentovou buňkou. V případě lidské sítnice jsou tyčinky a čípky uspořádány nerovnoměrně – čípků je zdaleka nejvíc v místě tzv. **žluté skvrny**, směrem k periférii sítnice se poměr světločivných buněk rychle posouvá ve prospěch tyčinek (**obr. 6.8**). V našem oku máme tři typy čípků obsahujících různé molekuly opsinů s identickou molekulou retinalu. Každý ze tří typů těchto molekulárních komplexů má jinou optimální vlnovou délku absorbovaného světla, je tedy specializovaný pro vnímání konkrétní barvy. Sítnice člověka je tak složitá mozaika čtyř různých buněčných typů světločivných buněk.

Signál o zachycení světla z tyčinek a čípků je třeba v sítnici zpracovat a smysluplně předat do mozkových zrakových center

K tomu slouží několik typů specializovaných nervových buněk v několika vrstvách tvořících podstatnou část sítnice a orientovaných u obratlovců dovnitř oka (tzv. invertované oko, viz **obr. 6.9**). Tyčinky a čípky jsou spojeny s **bipolárními buňkami** a toto spojení je ještě modulováno **horizontálními buňkami**, které vyhodnocují informaci z několika tyčinek či čípků specializovaných pro konkrétní barvu. Bipolární buňky jsou spojeny s gangliovými buňkami buď přímo, nebo prostřednictvím **amakrinních buněk**. Axony **gangliových buněk** vytváří zrakový (optický) nerv,



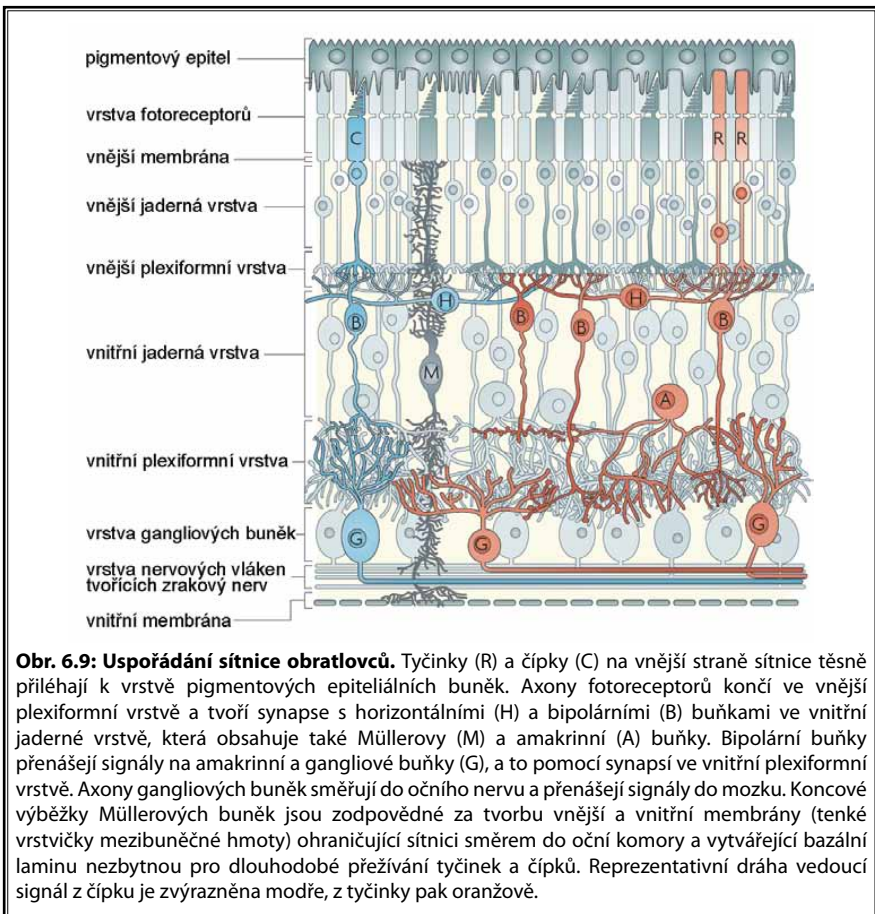
Obr. 6.8: Rozmístění tyčinek a čípků v sítnici člověka není rovnoměrné – po obvodu sítnice jsou tyčinky mnohem početnější, zatímco ve středu, v místě žluté skvrny, se nenacházejí.

jímž odchází informace do zrakových center. Do mozku tak přichází již informace primárně zpracovaná a vyhodnocená nervovými buňkami sítnice.

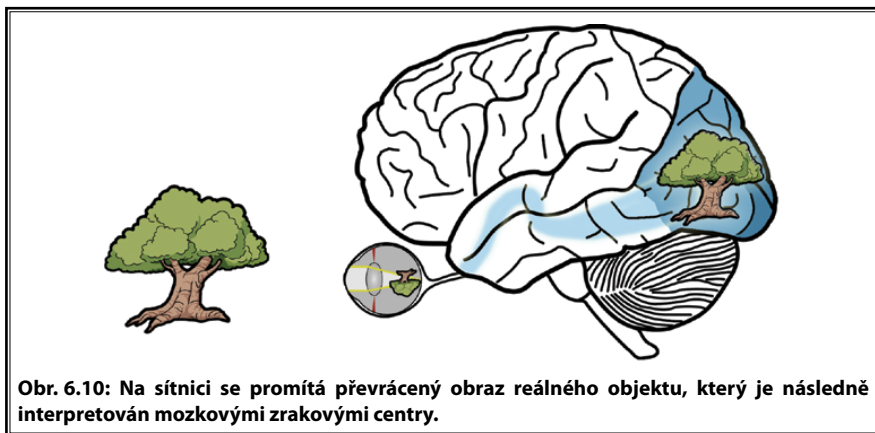
6.2 Molekulární mechanismus vidění

Oko v mnoha ohledech připomíná fotoaparát. Světlo proniká zornicí, je zaostřeno čočkou a převrácený obraz zorného pole se promítá na citlivý detektor – sítnici (**obr. 6.10**). Zde aktivuje tyčinky a čípky, světločivné buňky schopné změnit informaci o zachycení fotonu v elektrické impulzy vedené do mozku zrakovými nervy. Proto, abychom rozpoznali určitý obraz, je třeba aktivovat obrovské množství světločivných buněk, výsledný obraz pak mozek interpretuje z jednotlivých signálů.

Sítnice je v lidském oku tvořena asi 7 miliony **čípků** zodpovědných za barevné vidění a okolo 120 milionů **tyčinek**, které jsou extrémně citlivými světelnými detektory a uplatňují se hlavně za snížených světelných podmínek (**obr. 6.11**). Vnější část



Obr. 6.9: Uspořádání sítnice obratlovců. Tyčinky (R) a čípky (C) na vnější straně sítnice těsně přiléhají k vrstvě pigmentových epiteliálních buněk. Axony fotoreceptorů končí ve vnější plexiformní vrstvě a tvoří synapse s horizontálními (H) a bipolárními (B) buňkami ve vnitřní jaderné vrstvě, která obsahuje také Müllerovy (M) a amakrinní (A) buňky. Bipolární buňky přenášejí signály na amakrinní a gangliové buňky (G), a to pomocí synapsí ve vnitřní plexiformní vrstvě. Axony gangliových buněk směřují do očního nervu a přenášejí signály do mozku. Koncové výběžky Müllerových buněk jsou zodpovědné za tvorbu vnější a vnitřní membrány (tenké vrstvičky mezibuněčné hmoty) ochranné sítnici směrem do oční komory a vytvářející bazální lamínu nezbytnou pro dlouhodobé přežívání tyčinek a čípků. Reprezentativní dráha vedoucí signál z čípku je zvýrazněna modře, z tyčinky pak oranžově.



Obr. 6.10: Na sítnici se promítá převrácený obraz reálného objektu, který je následně interpretován mozgovými zrakovými centry.

těchto buněk (jedná se o modifikovanou řasinku) je vyplněná plochými membránovými cisternami obsahujícími obrovské množství transmembránových bílkovin opsinů s navázanou molekulou 11-*cis*-retinalu.

11-*cis*-retinal je vlastně aldehydem vitamínu A. Obratlovci získávají **retinal** přímo z živočišné stravy nebo jej vytvářejí z karotenoidů nebo z β -kryptoxanthinu – jednoho z xantofylů. Příkladem může být nevratná reakce β -karotenu s kyslíkem za vzniku dvou molekul retinalu (**obr. 6.12B**).

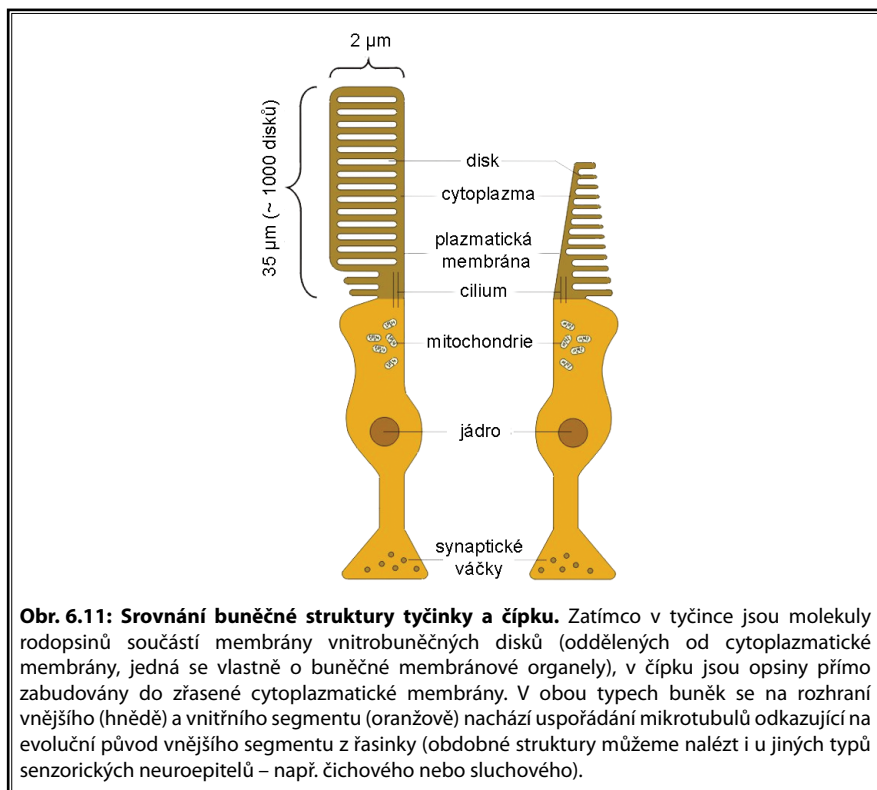
Pokud na 11-*cis*-retinal dopadne světlo, dojde ke změně jeho molekulární struktury – izomerizaci na all-*trans*-retinal (**obr. 6.12A**). Změna tvaru retinalu změní tvar opsinu, což zahájí kaskádu biochemických reakcí, které mají za následek uzavření Na^+ kanálů na povrchu světločivné buňky. V klidovém stavu otevřené Na^+ kanály vyrovnávají iontovou nerovnováhu na povrchu buňky, po jejich uzavření dojde k hyperpolarizaci membrány, která je bipolární buňkou převedena na vzruch, který je doveden jako elektrický signál do synapse s gangliovou buňkou, která pak informaci o zachycení světla dopraví do příslušného mozkového centra.

Molekulární mechanismus převodu informace o zachycení světla tyčinkami a čípky je velice podobný, u tyčinek přeci jen o něco jednodušší. Prvním krokem je izomerizace 11-*cis*-retinalu na all-*trans*-retinal. Po pohlcení fotonu 11-*cis*-retinalem dojde ke změně orbitalové struktury v dvojné vazbě mezi 11. a 12. uhlíkem, která umožní rotaci kolem této vazby a „protočení“ na all-*trans* formu. Izomerace *cis-trans*, která natáhne původně zalomenou molekulu, je vlivem světla extrémně rychlá a proběhne během několika pikosekund (10^{-12} s). Naopak samovolné protočení dvojné vazby bez přístupu světla je extrémně nepravděpodobné a dojde k němu jednou za 1 000 let!

Komplex mezi opsinem a 11-*cis*-retinalem se nazývá rodopsin a má absorpční maximum v zelené části viditelného světla (kolem 500 nm). Kromě viditelného světla rodopsin dobře pohlcuje i ultrafialové světlo, to je však efektivně pohlcováno naší rohovkou a čočkou a tak se nedostane až na sítnici. To je důvod, proč nedokážeme

vnímat ultrafialové světlo. Opsin je středně velký protein složený z 348 aminokyselin, který sedmkrát prochází membránou tyčinek. 11-*cis*-retinal je kovalentně připojen na 296. aminokyselinu opsinu, kterou je lysin. Retinal je tak pevně spojen s opsinem, tudíž změna jeho tvaru po pochlčení světla vede ke změně tvaru (konformace) rodopsinu. Rodopsin obsahující all-*trans* izomer retinalu se označuje jako bathorodopsin. Vzhledem k pnutí uvnitř této molekuly dochází k jejímu rozkladu a uvolnění all-*trans*-retinalu. Předtím však dojde k aktivaci enzymu transducinu, který zahájí kaskádu dějů končící vysláním elektrického signálu do mozku. Molekula all-*trans*-retinalu je přenesena do pigmentových buněk sítnice, kde je regenerována na 11-*cis*-retinal a následně vrácena do tyčinky, kde se opět zabudovává do rodopsinu připraveného pro pochlčení světla (**obr. 6.13**).

Vraťme se ale k aktivovanému trasducinu. Jedná se o tzv. trimerní G-protein schopný vázat a následně hydrolyzovat molekulu GTP (guanosintrifosfát). Pokud je v něm navázané GTP, je aktivní a aktivuje další enzym – fosfodiesterázu. Ta pak hydrolyzuje (rozkladnou reakcí s vodou) signalizační molekulu (patřící mezi tzv. druhé posly) cyklické GMP (cGMP). cGMP je nezbytné pro otevření Na⁺ kanálů v plazmatické membráně tyčinek. Jak jsme již zmínili, uzavřením iontových

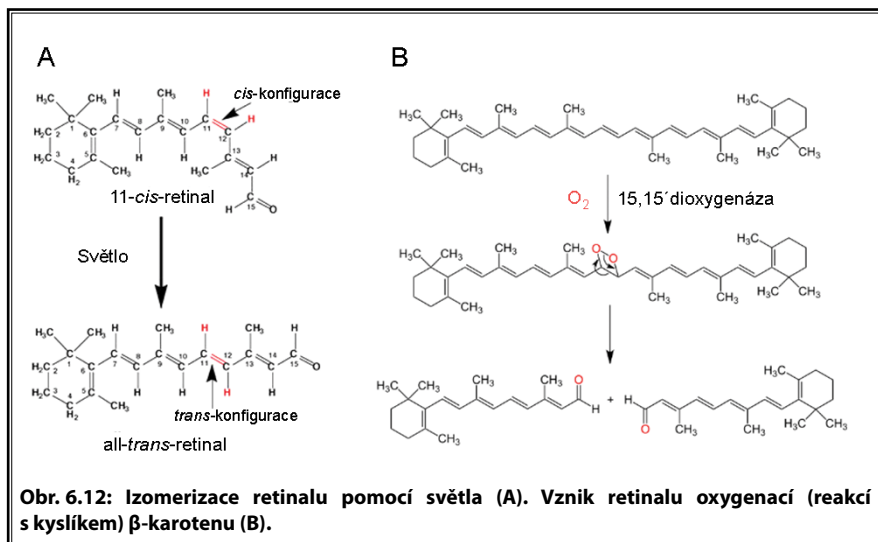


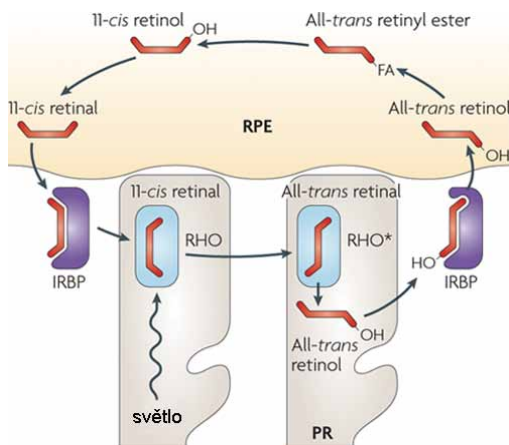
Obr. 6.11: Srovnání buněčné struktury tyčinky a čípku. Zatímco v tyčince jsou molekuly rodopsinů součástí membrány vnitrobuněčných disků (oddělených od cytoplazmatické membrány, jedná se vlastně o buněčné membránové organely), v čípku jsou opsiny přímo zabudovány do zřasené cytoplazmatické membrány. V obou typech buněk se na rozhraní vnějšího (hnědě) a vnitřního segmentu (oranžově) nachází uspořádání mikrotubulů odkazující na evoluční původ vnějšího segmentu z řasinky (obdobné struktury můžeme nalézt i u jiných typů senzoričkových neuroepitelů – např. čichového nebo sluchového).

kanálů pro sodné ionty dojde k hyperpolarizaci plazmatické membrány fotorecepční buňky. To vede k uzavření vápníkových kanálů, následnému snížení koncentrace vápenatých kationtů v cytoplazmě a s tím spojenému zablokování uvolňování glutamátu. Ten je z buňky normálně uvolňován vylitím z váčků (exocytózou), která je aktivní, pokud je v cytoplazmě dostatečně vysoká koncentrace vápenatých iontů. Na pokles produkce glutamátu uvolňovaného fotorecepční buňkou pak reagují tzv. bipolární buňky (viz **obr. 6.9**) depolarizací své membrány. Vzniká tak nervový vzruch, který je za účasti dalších buněčných typů veden do příslušného mozкового centra (<https://www.youtube.com/watch?v=AuLR0kzfwBU>).

Stejně jako v případě ostatních sensorických buněk i zde je potřeba vrátit vše do původního stavu připraveného na přijetí nového signálu. Tento proces se označuje jako adaptace a probíhá hned na několika úrovních. Dochází například k inaktivaci transducinu hydrolyzou na něj navázaného GTP na GDP a fosfát. Tímto způsobem se zablokuje aktivita fosfodiesterázy štěpící cGMP. Snížená koncentrace Ca^{2+} v cytoplazmě aktivuje enzym vytvářející cGMP (guanylátcyklázu), která vrací koncentraci tohoto druhého posla na původní hodnoty. cGMP pak znovu otevírá Na^+ kanály, které byly během fotorecepce uzavřeny. Následuje změna polarizace membrány, otevření Ca^{2+} kanálů a návrat produkce glutamátu na původní hodnoty. Celá kaskáda molekulárních dějů podílejících se na fototransdukcii je samozřejmě mnohem složitější, zmíněné berte jako motivační „ochutnávku“ regulačních dějů, které se podílejí na dokonalé funkci našich buněčných procesů.

Důležité je si uvědomit, že při zmíněné biochemické fotorecepční signální kaskádě dochází v každém kroku k zesílení signálu. Každá molekula rodopsinu se změněnou konformací obsahující all-*trans*-retinal dokáže aktivovat okolo 100 molekul transducinu, ty pak několik molekul cGMP-specifické fosfodiesterázy, z nichž



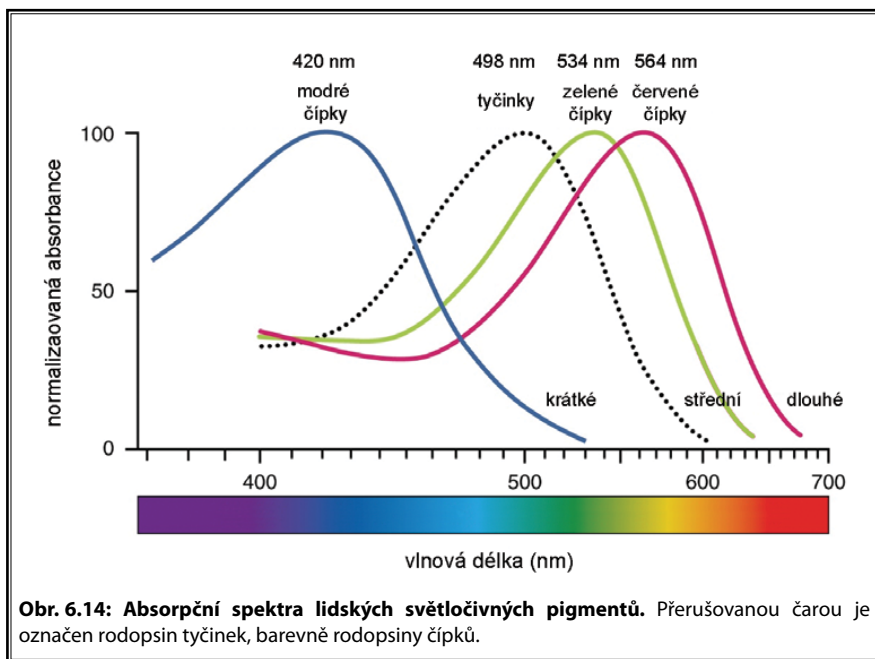


Obr. 6.13: Zrakový cyklus retinalu. 11-*cis*-retinal po absorpci světla izomerizuje na all-*trans*-retinal, který se uvolňuje z opsinu, je transportován nejprve do cytoplazmy, pak mimo světločivnou buňku (PR). Zde se váže na transportní molekulu IRPB a vstupuje do pigmentové buňky (RPE), kde je následně v několika krocích regenerován na 11-*cis*-retinal, který se vrací zpět do tyčinky.

každá hydrolyzuje více než 1000 molekul cGMP na GMP. Tato tzv. amplifikační kaskáda umožňuje detekovat přítomnost jednotlivých fotonů.

V čípcích probíhají obdobné molekulární procesy. Zatímco však máme jediný typ tyčinek, čípků máme tři typy. Souvisí to s tím, že máme tzv. **trichromatické vidění** (na rozdíl např. od dichromatických psů, kteří jsou v podstatě daltoniky), pro něž jsou nezbytné tři různé receptory (a tři odlišné buňky) zachycující jinou část viditelného barevného spektra (**obr. 6.14**). Zjednodušeně se jedná o specifické receptory (a čípky) pro červenou, zelenou a modrou barvu světla. Každý ze tří typů čípků obsahuje odlišný protein vázaný na 11-*cis*-retinal s unikátním absorpčním spektrem. Příslušná spektra jsou poměrně široká a navzájem se překrývají, proto jsou některé oblasti spektra absorbovány více než jedním typem čípků. Oranžové světlo je například pohlcováno jak pigmenty pohlcujícími červené, tak zelené světlo. Pokud mozek dostane informaci z obou těchto molekul, interpretuje informaci jako oranžový odstín. Tři proteiny využívané pro barevné vidění jsou velice podobné rodopsinu, liší se jen v několika aminokyselinách typicky umístěných poblíž místa, kde je navázán retinal. Právě tato odlišnost definuje konkrétní oblast pohlcovaného světelného spektra.

Tyčinky jsou ve srovnání s čípkou mnohem citlivější k minimálnímu množství fotonů, naopak čípky vytvářejí ostřejší obraz. Jaký to má důvod? Odpověď spočívá ve způsobu, jak je mozek propojen se sítnicí. Každý čípek je napojen na svoji vlastní nervovou dráhu putující přímo do mozku. Proto je barevný obraz velice ostrý. Jedna



tyčinka se naopak může napojovat na jednu společnou dráhu až s 10 000 jinými tyčinkami. Když mozek obdrží takový „sečtený“ signál, nedokáže rozpoznat přesné místo, kde došlo k pohlcení světla. Proto je obraz viděný za šera rozostřený. Na druhou stranu toto spojení informace nezávisle přijímané mnoha buňkami umožňuje vidění za nízkých světelných intenzit, a využívá se proto za šera a ve tmě. Dalším důvodem pro vyšší citlivost černobílého vidění je obecně citlivější detekce světla tyčinkami ve srovnání s čípkou, které musí pohltnout několik desítek fotonů, aby došlo k vyslání nervového vzruchu.



7. FOTORECEPCE U PROTIST

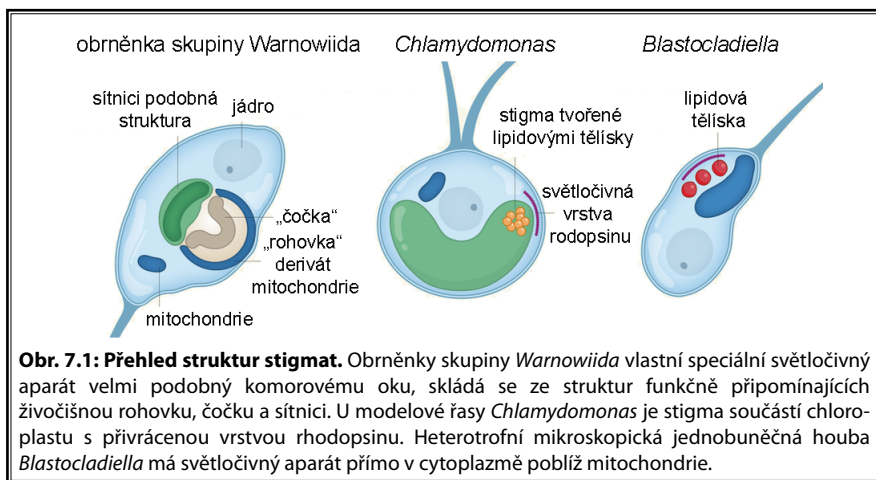
Jedny z nejjednodušších fotoreceptivních orgánů v podobě **světločivných skvrn (stigmat)** vznikly zřejmě několikrát nezávisle na sobě u jednobuněčných řas. Tomu nasvědčuje také obrovská strukturní a funkční diverzita těchto svěbytných organel, které řasám slouží pro orientaci v prostoru a směřování jejich pohybu. Fotorecepce, čili vnímání světla, zde však neznamená jen přímočaré spojení s fototaxí (pohybem za zdrojem světla či od něho pryč), pro buňku může zajišťovat i další životu důležité děje, jako je řízení cirkadiánních rytmů a s tím spojené buněčné dělení.

Stigma zpravidla nabývá podoby jedno- nebo mnohvrstevného membránového sendviče nebo také neorganizovaného shluku pigmentových globulí (viz **obr. 7.1**), tvořených zejména karotenoidy s absorpčními maximy v modrozelené oblasti spektra (kolem 470–490 nm, výjimečně i 570 nm), čili v rozmezí vlnových délek, které vodním sloupcem pronikají nejlépe. Jen si vzpomeňte na své zážitky z potápění a modrozelený svět pod hladinou. Stigma nabývá velikosti v řádech desetin až jednotek mikrometrů a opticky komunikuje s o poznání menšími světločivnými políčky lokalizovanými na cytoplazmatické membráně. Tamější fotoreceptory jsou nejčastěji rodopsiny – univerzální světločivné molekuly zastoupené napříč fylogenetickým spektrem eukaryotických organizmů (nejen bičíkatých řas, ale i živočichů), pravděpodobně pocházejí od archeí. Převádějí signál světla na odezvu v podobě změny membránového potenciálu (viz **kap. 6**). Výjimkou pak jsou krásnoočka (Euglenozoa), kde fotorecepce probíhá poněkud jiným způsobem na bázi flavoproteinů.

Funkce stigmatu samotného může často připomínat jednoduché stínítko, které vrhá stín nebo jinak usměrňuje tok paprsků skrze ně dopadajících (nebo od něj odražených) na světločivné políčko, kde se vyhodnocuje informace o směru, kvalitě a kvantitě paprsků světla s jejich změnami v čase i prostoru. Některé řasy (např. zlativka – *Ochromonas*) při pohybu neustále rotují a zřejmě se orientují díky sekvenci vzorkování svého prostředí, kdy na světločivný aparát dopadají záblesky s danou frekvencí.

Modelovým organizmem pro výzkum stigmatu a pohybu bičíků u jednobuněčných řas se stala zelená řasa pláštěnka (*Chlamydomonas reinhardtii*). Její stigma je tvořeno až čtyřmi vrstvami karotenoidových granulí obalených tylakoidní membránou chloroplastu a nachází se ekvatoriálně, natočené pod úhlem 45° k rovině bičíků (viz **obr. 7.1**). *Chlamydomonas* plave pomocí svých dvou bičíků stylem, který bychom mohli přirovnat k plaveckému stylu prsa – oba naráz před sebe natáhne a zabírá pohybem do šířky a dozadu¹¹. Zároveň její buňka rotuje po spirálovité trajektorii s frekvencí dvou rotací za sekundu, proto je mírný posun stigmatu vůči bičíkům výhodný jako kompenzace času, který bičíkům trvá, aby odpověděly na světelný signál.

¹¹ Na to, jak plave *Chlamydomonas*, se můžete podívat zde: <http://y2u.be/0xo77Q09Brc>



Obr. 7.1: Přehled struktur stigmat. Obrněnky skupiny *Warnowiida* vlastní speciální světločivný aparát velmi podobný komorovému oku, skládá se ze struktur funkčně připomínajících živočišnou rohovku, čočku a sítnici. U modelové řasy *Chlamydomonas* je stigma součástí chloroplastu s přivrácenou vrstvou rodopsinu. Heterotrofní mikroskopická jednobuněčná houba *Blastocladiaella* má světločivný aparát přímo v cytoplazmě poblíž mitochondrie.

I tak jednoduchý jednobuněčný organizmus jako *Chlamydomonas* je majitelem hned dvou fotoreceptivních proteinů z rodiny rodopsinů (s absorpčními maximy 470 a 510 nm). Máme zde krásnou paralelu s funkcí našeho oka (viz **kap. 6**). Absorpce fotonu vedoucí k přeměně 13-*cis*-retinalu na all-*trans*-retinal vede k otevření iontových kanálů a masivnímu vtoku vápenatých kationtů (popř. i sodných, draselných nebo vodíkových) do buňky v blízkosti stigmatu. Na základě kalkulací odviselých od počtu rodopsinových molekul na membráně a množství iontů, které jimi může protéci za zlomky vteřiny, kdy jsou otevřeny, se lze domnívat, že suma náboje, který projde membránou, postačuje na vytvoření efektivního membránového potenciálu (80 mV). Tento signál tedy nemusí být nijak zesilován, jak tomu je například v našich fotoreceptivních buňkách. (Depolarizace je velmi rychlá (1–2 ms) a trvá asi 20 ms, opět hodnoty velmi srovnatelné se živočišnými orgány.)

Vznikající vlna depolarizace se šíří buňkou. Zatím však nevíme, jak přesně k tomu dochází, a zejména to, jak ve výsledku ovlivní pohyb bičíku, jehož odpověď se v závislosti na osvětlení mění. Předpokládá se, že vlna depolarizace zřejmě zasáhne bázi bičíků, po které se šíří dál, zatímco se zbytek buňky repolarizuje. Pokud je buňka přitahována zdrojem světla, bičík, co je mu blíž, zabírá méně, aby se buňka mohla natočit. V případě, že je ale vystavena příliš silnému osvětlení, dojde k tzv. fotošoku, kdy oba bičíky přestanou synchronně zabírat, buňka se natočí a pak opět obnoví svůj výchozí styl, čímž se vyhne přímému osvětlení.

Speciální případy stigmat, která se nenacházejí v plastidu jako jeho součást, ale samostatně v cytoplazmě, se vyvinuly dvakrát nezávisle na sobě u hnědých řas třídy Eustigmatophyceae¹² (Stramenopiles) a u krásnooček (Euglenozoa, Excavata), jejich ontogeneze a biosyntéza je dosud neznámá. Fotosyntetická krásnoočka

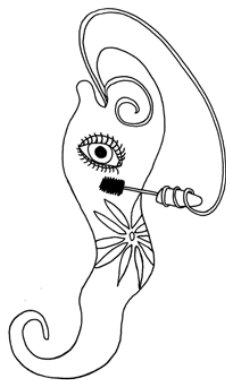
¹² Eustigmatofyta jsou podle svého stigmatu umístěného mimo plastid dokonce pojmenována. Je to však jev neobvyklý, stigmata jsou zpravidla lokalizována uvnitř plastidů, kromě eustigmatofytních řas a krásnooček, které jsou však naprosto nepřibuzné.

mají v roli fotoreceptorů (místo běžněji se vyskytujících rodopsinů) flavoproteiny¹³, které jsou stimulovány modrým světlem. Následně aktivují adenylátcyklázu (což má za následek zvýšenou produkci druhého posla cyklického adenosinmonofosfátu – cAMP, na rozdíl od běžněji se vyskytujícího druhého posla ve fotoreceptorech jiných organismů včetně nás v podobě cGMP). Chemická transformace světelného signálu vede k tzv. fotošoku – fotofobní reakci projevující se jako změna pohybu od zdroje světla o příliš vysoké intenzitě.

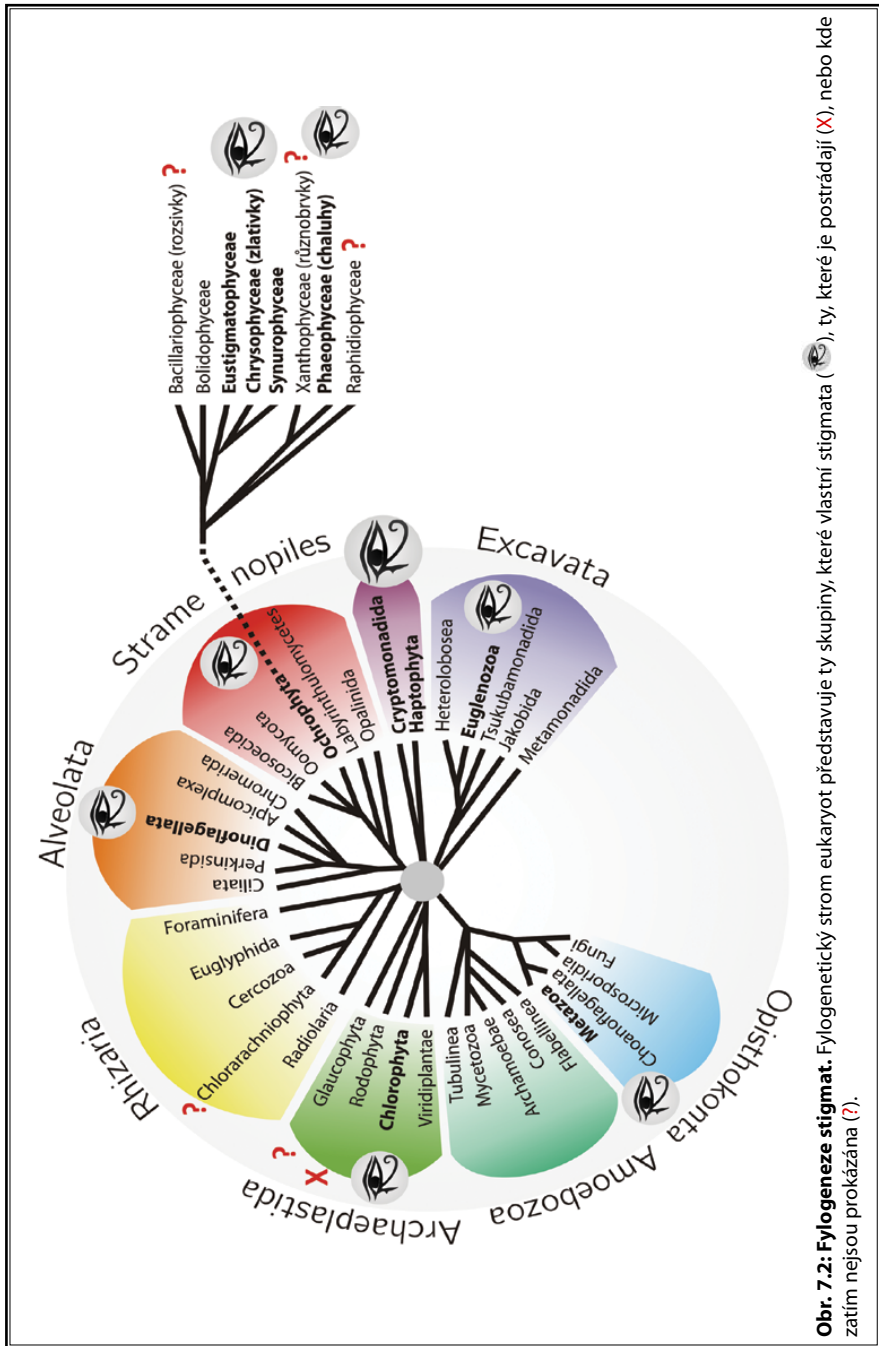
U jedné zajímavé skupiny obrněnek *Warnowiida* (Dinophyta, Alveolata) se dokonce setkáme s vysoce specializovanou a komplexní fotoreceptivní strukturou nazývanou **ocelloid** (slovo odvozené od jednoduchých očí hmyzu – *ocellus*). Její nedílnou součástí je čočka (hyalozom), membránou oddělená vmezeřená komora a retinoid (čili vrstva funkčně připomínající sítnici). Na domnělé čočce dokonce leží vrstva mitochondrií, které jsou uspořádány jako jakási duhovka s možností smršťování oblasti průzoru. Stigma je v tomto případě pigmentová vrstva obalující ocelloid na straně retinoidu (viz **obr. 7.1**). Nepřipomíná vám tento popis něco, co již znáte? Ano, existují obrněnky s komorovým okem (viz **kap. 6** a **kap. 8**). Představa o funkci oceloidu zřejmě výhradně heterotrofní skupiny *Warnowiida* je taková, že jím proměřuje vzdálenost k potenciální kořisti, na niž vypálí svou nematocystu až tehdy, pokud jí „uzří“ na svém retinoidu dostatečně jasně. Během buněčného dělení, se kterým je synchronizováno také dělení oceloidu, se tento dediferencuje natolik, že je patrné, odkud se vzal – z plastidu, jehož fotosyntetická funkce je však již ztracena.

Jiné rasy postrádají specializovaný orgán typu stigmatu, a přeci jsou zcela prokazatelně fototaktické. Pro ně zřejmě jako „stínítko“ funguje celá buňka se svým obsahem pohlcujícím záření. Chaluha *Pelvetia fastigiata* (Stramenopiles) má zygoty velmi citlivé na světlo. Celé buňky jsou pokryty molekulami rodopsinu a díky tomu jsou schopny detekovat záření i o velmi nízké intenzitě srovnatelné se svitem měsíce. Dále umí rozlišovat s vysokou přesností mezi osvětlenou a zastíněnou částí buňky a podle toho polarizovat růst rhizoidů (směrem od světla) a stélky (ke světlu).

Rozsivky (Bacillariophyceae) ačkoliv pravděpodobně fototaktické, přesto jsou bez stigmatu. Podobně si stojí také různobrvky (Xanthophyceae) a o dalších stramenopilních liniích se neví ani to. Ruduchy (Rhodophyta) postrádají jakákoli stádia oplývající bičíkem, proto se u nich soudí, že nemají ani žádný fotosenzitivní aparát. Přehled dosud objevených stigmat na fylogenetickém stromě si můžete prohlédnout na **obr. 7.2**.



¹³ Název flavoprotein v sobě nese označení svého zbarvení – žlutého, rodopsiny naproti tomu mají barvu červenou.



Obr. 7.2: Fylogeneze stigmat. Fylogenetický strom eukaryot představuje ty skupiny, které vlastní stigmata (👁️), ty, které je postrádají (❌), nebo kde zatím nejsou prokázána (?).

8. FOTORECEPCE ŽIVOČICHŮ

I když u mnoha skupin živočichů zrak není při orientaci v prostředí nejdůležitějším smyslem, světlo poskytuje o okolí cenné informace a až na výjimky (např. jeskynní živočichové) živočichové **fotoreceptci** (schopnost detekovat světlo a reagovat na něj) alespoň částečně využívají. Nejjednodušší funkce spojené s fotorecepcí mohou vykonávat jednotlivé buňky v pokožce bez odstínění pigmentem. Díky jejich nenápadnosti je lze často odhalit pouze molekulárními metodami nebo na jejich přítomnost usuzovat ze schopnosti živočicha reagovat na světlo, i když takové zvíře postrádá viditelné světločivné orgány (např. nezmar, většina mlžů). Funkcí těchto receptorů bývá regulace cirkadiálního rytmu (viz např. **kap. 10.1**), detekce hloubky ve vodním sloupci, detekce povrchu a regulace zahrabávání bentických živočichů a vyhýbání se škodlivému krátkovlnnému UV záření nebo zastínění (které často značí blížícího se predátora). Tyto jednoduché mimooční světločivné systémy nemusí odpovídat světločivným buňkám, které se vyskytují v očích (ciliární a rhabdomerické fotoreceptory – viz dále), a nemusí být založené na opsinech, jako jsou fotoreceptorové buňky v očích (viz **kap. 6.2**). Často se jedná o strukturně nesespecializované neurony. Jednotlivé světločivné buňky či jejich seskupení do plochy většinou reagují totožně na osvětlení ze všech směrů.

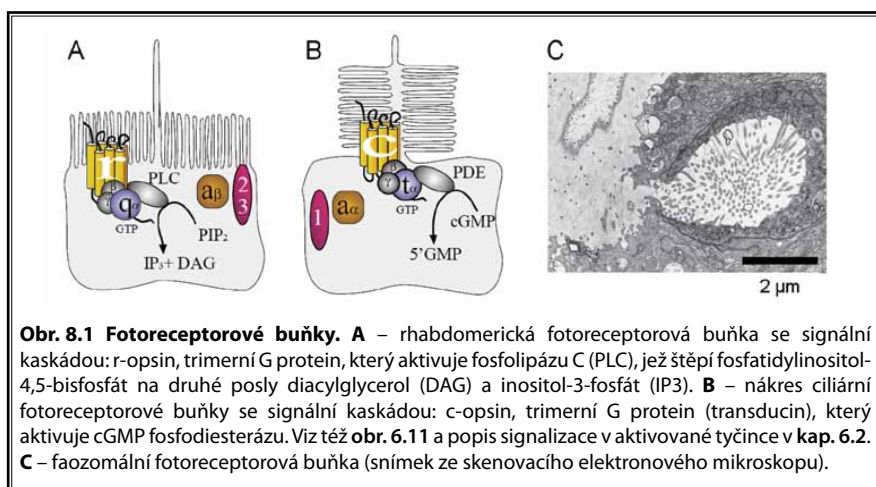
8.1 Od seskupení světločivných buněk k pohárkovitému oku

Nejjednodušší adaptací k vylepšení rozlišení je přítomnost pigmentu, který brání přístupu světla z některých stran (**ploché oko**), případně vhodné prostorové rozložení fotoreceptorů (prohloubení do jamky) (**miskovité oko**). Plochá a miskovitá oka s alespoň jednou fotoreceptorovou buňkou a **stínícím pigmentem** se vyskytují u většiny živočišných kmenů (na podobném principu jsou založené i světločivné struktury řady jednobuněčných eukaryot – viz **kap. 7**). Stínící pigment může být přítomen přímo v bazální části fotoreceptorové buňky nebo ve specializovaných okolních buňkách. U obratlovců, pláštěnců, žahavců a ploštěnek slouží jako stínící pigment melanin, u členovců a měkkýšů zpravidla ommochromy a u mnohoštětinatců pteridiny. Všechny zmíněné typy pigmentů se vyskytují u různých živočišných skupin i mimo oči. Vždy pravděpodobně nejprve plnily ochrannou funkci před zářením (viz také **kap. 12**) a teprve dodatečně v evoluci nabyly funkci stínících pigmentů ve fotoreceptorových strukturách. Teoreticky se může fotoreceptorovým pigmentem stát libovolná látka, která pohlcuje světlo. U některých hlístic (Nematoda) slouží k tomuto účelu krevní barvivo hemoglobin, jehož běžná funkce je přenos kyslíku.

Fotoreceptorové buňky v očích vznikly modifikací neuronů a obsahují velké množství **zrakového pigmentu** – membránového proteinu opsinu (výjimku tvoří fotoreceptory larev houbovců (Porifera) – zde je jako zrakový pigment použit kryptochrom). Většinou odpovídají jednomu ze dvou strukturních typů – ciliární a rhabdomerické fotoreceptorové buňky. Aby mohl fotoreceptor správně plnit svoji funkci, musí obsahovat velké množství membrán, protože větší plocha může

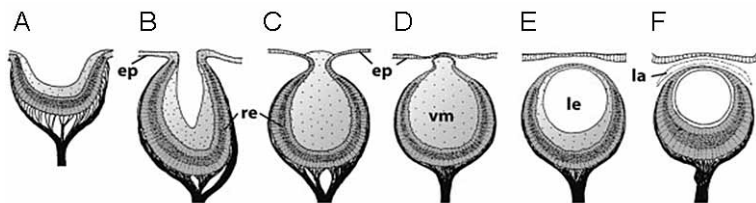
pojmout více molekul opsinu, což zvýší šanci na zachycení procházejících fotonů a tím i citlivost fotoreceptorové buňky. **Rhabdomerické receptory** mají plochu membrány mnohonásobně zvětšenou díky přítomnosti klků (vzpomeňte si na buňky střevního epitelu – struktura zřaseného povrchu buňky je v tomto případě stejná). U **ciliárních fotoreceptorů** je zvětšená membránová plocha součástí přeměněné řasinky (vnější segment). Neznámější ciliární fotoreceptorové buňky jsou tyčinky a čípky obratlovců (**obr. 6.11**). Ciliární a rhabdomerické fotoreceptorové buňky se kromě tvaru liší typem přítomného opsinu (opsiny z odlišných genových rodin – tzv. c-opsiny a r-opsiny) a molekulární signální kaskádou (signální kaskáda typická pro c-opsiny je popsána v **kap. 6.2**). Ciliární fotoreceptorové buňky se vyskytují například v očích obratlovců a žahavců. Kromě očí byly nalezeny například v mozku mnohoštětinatců a drápkovců (*Onychophora*) a roztroušené v nervovém systému kopinatce. Rhabdomerické fotoreceptorové buňky jsou přítomné v očích většiny živočichů, včetně měkkýšů, členovců a kroužkovců. Homologické buňky k rhabdomerickým fotoreceptorům (obsahují r-opsin typický pro rhabdomerické fotoreceptory) – gangliové buňky (viz **kap. 6.1**) – se vyskytují i u obratlovců a podílejí se na regulaci cirkadiálních rytmů (viz **kap. 10.1**; melanopsiny v těchto buňkách patří do rodiny r-opsinů). Oba typy fotoreceptorových buněk tedy byly přítomné již u společného předka žahavců (*Cnidaria*) a dvoustranně souměrných živočichů (*Bilateria*). U různých skupin pak nezávisle vznikly oči založené na jednom či druhém typu fotoreceptorové buňky. Výjimečně se u živočichů vyskytují i další typy fotoreceptorových buněk – například **faozomy** některých kroužkovců. U těchto buněk je zvětšení plochy membrány dosaženo pomocí velké vchlípeniny. Ta je někdy spojená s vnějším prostředím a jindy oddělená jako vakuola (**obr. 8.1**).

Ploché a miskovité oči umožňují reagovat na rozdílnou intenzitu osvětlení a částečně rozlišovat jeho směr a vzdálenost. Detekci směru přichozího světla lze také



Obr. 8.1 Fotoreceptorové buňky. **A** – rhabdomerická fotoreceptorová buňka se signální kaskádou: r-opsin, trimerní G protein, který aktivuje fosfolipázu C (PLC), jež štěpí fosfatidylinositol-4,5-bisfosfát na druhé posly diacylglycerol (DAG) a inositol-3-fosfát (IP3). **B** – nákras ciliární fotoreceptorové buňky se signální kaskádou: c-opsin, trimerní G protein (transducin), který aktivuje cGMP fosfodiesterázu. Viz též **obr. 6.11** a popis signalizace v aktivované tyčince v **kap. 6.2**. **C** – faozomální fotoreceptorová buňka (snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu).

zlepšit rozmístěním většího počtu jednoduchých očí po těle (tak je tomu např. u některých polypovců, medúzovců a mlžů). Jednoduché oči plně postačují například k pozitivní a negativní fototaxi a za tímto účelem se vyskytují u planktonních larev mnoha živočišných skupin (žahavci, kroužkovci, měkkýši aj.). V jednoduchém uspořádání stačí dvě fotoreceptorové buňky (jedna na každé straně těla) odstíněné pigmentem, které inervují přilehlé svalové nebo obrvené buňky. U larev čtyřhranek (Cubozoa) se dokonce vyskytuje funkční fototaxe bez vyvinuté nervové soustavy. Světločivné buňky zde pohybují v závislosti na osvětlení bičíkem a fungují jako koridlo. **Rozlišovací schopnost oka** se většinou udává v úhlových stupních. Představuje minimální úhel, který spolu musí svírat dva body v prostoru, aby od sebe byly odlišitelné. Ploché oko na povrchu těla, které reaguje totožně na osvětlení/zastínění ze všech směrů, má tedy prostorové rozlišení 180°. Miskovité oko přilípky (*Patella*) dosahuje prostorové rozlišení kolem 90° (k oku přilípky a dalších plžů viz **obr. 8.2**). K funkcím, jako je rozlišování překážek v prostoru, detekce kořisti či vyhledávání partnera, je však potřeba větší rozlišení (u lidského komorového oka je to jedna stupňová minuta – tedy 1/60 stupně!). Existují dvě evoluční cesty (obě opakovaně využity u různých skupin), jak zabezpečit větší prostorové rozlišení oka. Jedna spočívá ve zvětšení počtu fotoreceptorových buněk na sítnici, druhá v seskupení více jednoduchých očí do funkční jednotky – složeného oka. V obou případech pak rozlišení výrazně zvýší nasměrování světla z různých částí zorného pole k různým fotoreceptorovým buňkám pomocí odrazu nebo lomu. Bez vzniku pomocných struktur toho lze dosáhnout zmenšením otvoru do miskovitého oka a zanořením sítnice hlouběji pod povrch (**pohárkovité oko**). Fotoreceptorové buňky v pohárku jsou tak odstíněny proti světlu z většiny zorného pole a reagují jen na osvětlení dopadající pod určitým úhlem. Pohárkovité oko ušně (*Haliotis*) dosahuje rozlišení 10°, tedy skoro desetkrát lepší než miskovité oko vzdálené příbuzné přilípky (*Patella*). Pohárkovité oči zévy (*Tridacna*), rozmístěné rovnoměrně po plášťovém lemu, dosahují rozlišení 16°. Rozliší tedy například rybu dlouhou deset centimetrů na

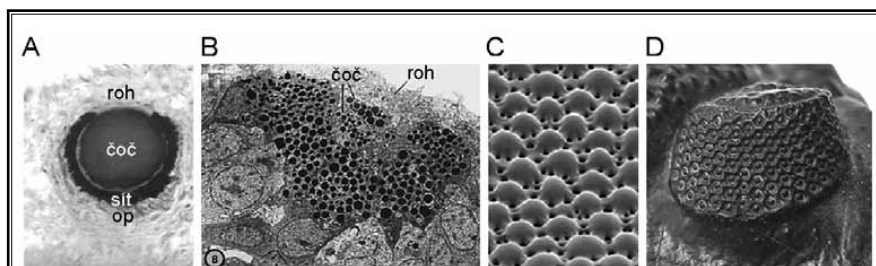


Obr. 8.2: Vybrané oči plžů. A – přilípka (*Patella*). B – zářezovka (*Pleuromotaria*) má větší množství fotoreceptorových buněk a oko je zanořenější, aby ke konkrétním fotoreceptorovým buňkám pronikalo světlo z menší části okolí. C – pohárkovité oko ušně (*Haliotis*). D – pohárkovité oko donky (*Turbo creniferus*) je od vnějšího prostředí odděleno ochrannou průhlednou vrstvou rohovky (pozměněná pokožka – epidermis). E – ostranka jaderská (*Murex brandaris*) má oko s čočkou. F – nachovec pravý (*Nucella lapillus*). Popisky: ep – epidermis, re – receptorové buňky, vm – sklívec, le – čočka, la – lakuna.

čtyřiceti centimetrovou vzdálenost, nebo potápěče vzdáleného dva metry. Ve srovnání s jednoduchými fotoreceptory plášťového lemu většiny ostatních mlžů umožňují očka zévy detekovat nebezpečí na delší vzdálenost, než ze které by predátor na mlže vrhal stín. Nevýhodou pohárkovitých očí je, že každé zmenšení štěrbinu za účelem přesnějšího lomu paprsků je vykoupeno průnikem menšího množství světla směrem k sítnici. Jediným známým živočichem, u kterého byl potenciál pohárkového oka doveden k extrému, je loděnka (*Nautilus*). Toto téměř centimetrové oko je vybaveno zornicí a umožňuje měnit průměr štěrbinu od 0,4 mm do 2,8 mm a podle toho poskytuje rozlišení od 5 do 11°.

8.2 Čočka – mnohonásobně vzniklé vylepšení oka

Elegantnější cestou zvýšení rozlišení oka než výběr paprsků na štěrbině, je lom světla pomocí čočky. I slabá čočka je lepší než pohárkové oko poskytující srovnatelné rozlišení (v případě přítomnosti čočky není rozlišení vyměněno za sníženou citlivost). Čočka ze začátku pravděpodobně plnila jinou než světlolomnou funkci. I u současných živočichů (např. hlemýžď – *Helix*) se někdy v pohárkovitém oku vyskytuje výplň (někdy buněčné, jindy mimobuněčné povahy) s indexem lomu podobným okolní tkáni. Takové „čočky“ pravděpodobně filtrují UV světlo a chrání tím zrakový pigment, případně poskytují mechanickou oporu, aby si oko udrželo tvar pohárku. Čočka se vyvinula nezávisle na sobě u mnoha živočišných skupin. Svědčí o tom například rozdílný histologický původ. U drápkovců (*Onychophora*) a plžů (*Gastropoda*) vzniká čočka z mimobuněčného sekretu. U polypovců (*Hydrozoa*) a hlavonožců (*Cephalopoda*) čočku tvoří buněčné výběžky odštěpené od pigmentových buněk. Čočky čtyřhranek (*Cubozoa*), kroužkovců (*Annelida*), mlžů (*Bivalvia*), pláštěnců (*Tunicata*) a obratlovců (*Vertebrata*) jsou tvořené specializovanými buňkami. Ve vzácných případech je světlolomný materiál čočky anorganické povahy – u hadic (*Ophiuroidea*) jej tvoří kalcit a u některých chroustnatek (*Polyplocophora*) aragonit. Kalcitové čočky jsou známé i z fosilií trilobitů (**obr. 8.3**). K správnému



Obr. 8.3: Diverzita struktury čoček. **A** – čočka plže kamomila říčního (*Ancylus fluviatilis*): roh – rohovka, čoč – čočka, síť – sítnice, op – oční pouzdro. Čočka je tvořena mimobuněčnou hmotou. **B** – ultrastruktura oka hydromedúzky korunové (*Cladonema radiatum*): roh – rohovka, čoč – čočka tvořená výběžky pigmentových buněk. **C** – kalcitová čočka hadic (*Ophiuroidea*). **D** – kalcitová čočka na fosilii trilobita.

lomu světla musí mít čočka vyšší index lomu než okolní prostředí. Zpravidla je toho dosaženo zvýšenou koncentrací bílkovin v buňkách nebo v mimobuněčném sekretu čočky. Mnohonásobný vznik čočky v evoluci dokazuje také fakt, že **krystaliny** (bílkoviny, jejichž přítomnost v čočce ve vysoké koncentraci má za následek zvýšení indexu lomu v čočce ve srovnání s okolní tkání) různých živočišných skupin si většinou nejsou příbuzné. Krystalinem se může teoreticky stát libovolná bílkovina, která je dobře rozpustná a stabilní i při vysoké koncentraci (mnoho bílkovin není na vysokou koncentraci uzpůsobeno a v podmínkách panujících v čočce by podleho denuraci). V některých případech se jedná o enzymy, které jako kofaktor vážou NAD^+ (nikotinamidadenindinukleotid). Protože NAD^+ absorbuje záření v UV části spektra, bílkoviny s navázaným NAD^+ mohou kromě lomu světla také pohlcovat UV část světla. Hlavní krystalin obratlovců, alfa krystalin, je funkční heat shock protein, což je tzv. chaperon (bílkovina, která pomáhá renaturovat denaturované bílkoviny nejen po teplotním šoku). Krystaliny obratlovců se tak vzájemně „opravují“ a umožňují dlouhou životnost čočky. (Diferencované buňky čočky bývají bezjaderné, protože buněčná jádra by snižovala jejich průhlednost. Bez přítomné genetické informace nemůže docházet k obnově bílkovin uvnitř buněk. U některých obratlovců nedochází k výměně ani k obnově buněk čočky a krystaliny uvnitř musí vydržet mnoho let).

U vodních živočichů představuje rozhraní voda – čočka téměř vždy jedinou světlolomnou plochu (buňky rohovky mají podobný index lomu jako voda). Čočka zpravidla má kulovitý tvar. U kulovitých čoček dochází k většímu lomu u těch paprsků, které se lámou dále od středu čočky (sférická aberace). Sférická aberace bývá často kompenzovaná díky gradientu indexu lomu uvnitř čočky – index lomu narůstá od okraje čočky směrem k jejímu středu. Větší tendence paprsků na okraji čočky je tak kompenzována méně světlolomným materiálem ve srovnání s částmi čočky blíže k jejímu středu. Tato adaptace vznikla nezávisle na sobě nejméně jednou u obratlovců (Vertebrata), hlavonožců (Cephalopoda), kroužkoců (Annelida), čtyřhranek (Cubozoa) a dvakrát u plžů (Gastropoda).

Dlužno dodat, že přesná funkce čočky a rozlišovací schopnost oka není u mnoha živočichů přesně známa. Je k tomu potřeba změřit index lomu čočky a studovat schopnost živočicha reagovat na objekty různých velikostí a tvarů. Takové studie u mnoha živočišných skupin chybí, protože jednodušší oči s čočkou jsou méně oblíbeným objektem výzkumu než například složené oči členovců nebo komorové oko.

Z funkčního hlediska jsou dobře prozkoumány například oči medúz čtyřhranek (Cubozoa). Čtyřhranky mají na každé ze čtyř stran zvonu jedno **rhopálieum**. Každá z těchto smyslových struktur obsahuje vedle statocysty (rovnovážné ústrojí) čtyři jednoduché světločivné jamky (dvě kruhové a dvě podélné) a dvě různě velké oči s čočkou (viz **obr. 8.4**). Čočky čtyřhranky si strukturně a opticky nezadají s očima ryb a hlavonožců. Mají dokonce gradient indexu lomu. Ohnisková vzdálenost čoček je ovšem překvapivě delší než vzdálenost sítnice od středu čočky. Obraz promítnutý na sítnici je tedy rozostřený a uspořádání oka na první pohled působí nelogicky.

Ve výsledku oko ovšem zachytí pouze objekty určité minimální velikosti. Pokud by čtyřhranka měla dost velkou sítnici a správně vzdálenou čočku tak, aby využila plný rozlišovací potenciál čočky, muselo by probíhat odlišení malých a velkých objektů na úrovni nervového systému, který u čtyřhranek není tak komplexní, aby podobnou funkci vykonával. Větší oči s čočkou směřují dolů a umožňují čtyřhrankám vyhnout se překážkám v podobě mangrovových kořenů. Menší oči s čočkou směřují nahoru a čtyřhranka díky nim vidí hranice mangrovového porostu nad hladinou.

Světlolomné čočky s gradientem indexu lomu a schopností detekovat jednoduché tvary jsou dále známé například u plovatek (*Lymnaea*), plážovek (*Littorina*), plžů čeledi Pterotrachidae a kroužkovic čeledi Alciopidae. Plážovky rozeznávají vertikální podélné útvary od horizontálních. Žijí v přílivové zóně a na souši vyhledávají stonky rostlin, na kterých nalézají úkryt. Sítnice plovatek dokonce obsahují jamku (foveu) s vyšší hustotou fotoreceptorových buněk (jedná se o funkční analog žluté skvrny obratlovců – viz **kap. 8.3** a **kap. 6.1**). Fovea míří k vodní hladině a pravděpodobně pomáhá hledat plovoucí řasy (tmavé objekty na prosvětlené hladině). Kroužkovci Alciopidae i plži Pterotrachidae využívají zrak při aktivním lovu planktonu.

S výjimkou komorových očí hlavonožců a obratlovců je vzdálenost ohniska čočky a fotoreceptorových buněk fixní. Nejlepší ostrost obrazu tedy vzniká při detekci objektů určité vzdálenosti, která je pevně daná strukturou oka. Ohnisková vzdálenost čočky a struktura oka bývá evolučně vyladěna podle nejčastější funkce zraku. (Na delší vzdálenost, pokud oko slouží k detekci predátorů a překážek, a na kratší, pokud zrak pomáhá k odchytu kořisti či identifikaci partnera.)

Zvláštní typ oka s čočkou se vyvinul u hřebenatkovitých mlžů (Pectenidae). Hřebenatky mají podél plášťového lemu až několik desítek drobných očí. Čočka má index lomu jen o málo větší než okolní voda a k zaostřování obrazu slouží vydutá (konkávní) odrazová plocha za sítnicí tvořená guaninovými krystalky (**obr. 8.4**).



Obr. 8.4: Rhopálie čtyřhranky (*Tripedalia cystophora*) a oko hřebenatky. **Vlevo:** otevřená lastura živé hřebenatky s množstvím drobných očí podél plášťového lemu. **Uprostřed:** rhopálie (pohled ze strany) je pomocí stopky upevněno ke zvonu medúzy. Statocysta (rovnovážné ústrojí) obsahuje anorganické statolity, díky kterým rhopálie za stopku visí tak, že menší oko s čočkou je orientováno směrem k vodní hladině (orientace vůči hranici mangrovového porostu) a větší oko s čočkou mírně dolů (vyhýbání se překážkám). **Vpravo:** schematický náčrt vnitřní struktury oka hřebenatky. Čočka láme procházející světlo jen málo, směrem k inverzně orientované sítnici ho ohýbá odrazová plocha pokrytá krystalky guaninu.

Světlo tedy projde čočkou i buňkami sítnice a poté ho zrcadlo zaostří zpátky na sítnici. Čočka pravděpodobně slouží ke korekci sférické aberace odrazové plochy. Oči hřebenatek dosahují rozlišení až 2° – tedy podstatně lepší než například oči loděnky. Hlavní funkce těchto očí je únik před predátorem. Patrně pomáhají i při lokomoci – hřebenatky se na rozdíl od většiny mlžů dovedou i v dospělosti aktivně pohybovat. Některé studie také naznačují, že hřebenatky zrakem rozliší přítomnost či nepřítomnost planktonu blízko plášťové dutiny. Vrstva guaninových krystalů není jen adaptací hřebenatek, ale najdeme ji i u některých nočních živočichů (viz rámeček 8.A).

8.3 Oči s vysokou rozlišovací schopností

K tvorbě obrazu s velkým rozlišením musí oko obsahovat velké množství fotoreceptorových buněk a dostatečně přesnou čočku, která nasměruje světlo z rozdílných oblastí zorného pole na různé části sítnice. Tyto požadavky bezesporu splňuje **komorové oko**. V této kapitole nastíníme vlastnosti komorových očí dvoužábřích hlavonožců a obratlovců (detailnější popis komorového oka člověka a funkce jednotlivých buněčných typů v oku uvádíme v **kap. 6.1**). Čočka je od sítnice v obou případech oddělena prostorem, který je vyplněný průhledným rosolovitým tělesem – sklivcem. U obou skupin se vyvinula duhovka – sval, který umožňuje

8.A Hra o fotony. Pro aktivaci fotoreceptorové buňky je nutno, aby zachytila alespoň minimální počet fotonů. Snížená intenzita světla v prostředí představuje výzvu, se kterou se živočichové vypořádávají pomocí různých adaptací. Nejobvyklejší mnohokrát evolučně opakovanou strategií je zvětšení fotoreceptorových buněk (viz též tyčinky a čípky v **kap. 6.2**). Pokud však nemá dojít ke snížení počtu fotoreceptorových buněk (a tedy snížení rozlišení), musí dojít ke zvětšení celého oka. Noční pavouci vrhači (*Deinopis*) mají velikost očí srovnatelnou s drobnými hlodavci. Největší oči vůbec mají hlubokomořské krakalice (*Architeuthis*) – u největších doložených v průměru až 27 cm. Velký počet velkých buněk zde splňuje nárok na vysokou citlivost i rozlišovací schopnost. Ne vždy by se kulovité oko potřebné velikosti vešlo do hlavy zvířete a většinou je oko funkčním kompromisem pro vidění s dobrým rozlišením a s dostatečnou citlivostí i za snížené světelnosti. Hlubinné ryby mají většinou protáhlé tubulární oči fixované na část zorného pole nad nimi (slouží k hledání plovoucí kořisti – viz též **kap. 13 a 14**). Nezávisle na sobě se také u několika skupin hlubokomořských ryb vyvinuly sekundární sítnice. Slouží k detekci bioluminiscence v oblasti mimo zorné pole očí. Sekundární sítnice mají často své vlastní světlosběrné struktury – sekundární čočky a zrcátka. Hlubinná oliheň *Histioteuthis heteropsis* má levé oko dvakrát větší než pravé. Levé oko směřuje nahoru (detekce kořisti) a pravé dolů (detekce bioluminiscence). Mnoho nočních živočichů má za sítnici odrazovou vrstvu guaninu – **tapetum lucidum**. Světlo po odrazu od guaninu projde sítnicí ještě jednou, což zefektivní jeho zachycení. U převážně nočních živočichů je přes den nutno vysoce citlivé receptory naopak chránit před nadměrným ozářením. Rhabdomy (klky) na fotoreceptorových buňkách jsou u některých členovců ve dne absorbovány a večer se znovu vytvoří. Noční obratlovci mají zpravidla šterbinový tvar zornice, což umožňuje její těsnější uzavření v denních hodinách.

měnit velikost zornice a reguluje množství světla pronikajícího na sítnici. Hlavonožci i vodní obratlovci také nezávisle vyvinuli akomodaci – schopnost zaostřovat různé vzdálené objekty pomocí pohybů čočky směrem k sítnici nebo od sítnice. Kromě fylogenetické vzdálenosti obou skupin o nezávislém vzniku komorového oka obratlovců a hlavonožců vypovídá i rozdílná histologická stavba (např. ciliární fotoreceptorové buňky na sítnici obratlovců a rhabdomerické fotoreceptorové buňky u hlavonožců), rozdílný ontogenetický původ jednotlivých částí oka a odlišná orientace sítnice. Fotoreceptorové buňky hlavonožců směřují svou světločivnou membránou směrem k přichozímu světlu. Na opačné straně vedou nervové výběžky signál do mozku. Sítnice obratlovců je inverzní – výběžky tyčinek a čípků se světločivnou membránou jsou zanořené do vrstvy pigmentových buněk a báze tyčinek a čípků, kde dochází k přenosu signálu na další buňky, jsou orientovány směrem do oční komory. Optický nerv, který vede signál dále do mozku, musí v jednom místě přerušit sítnici. V tomto místě nejsou přítomny fotoreceptorové buňky a zorné pole obratlovčího oka má v odpovídající oblasti **slepu skvrnu**.

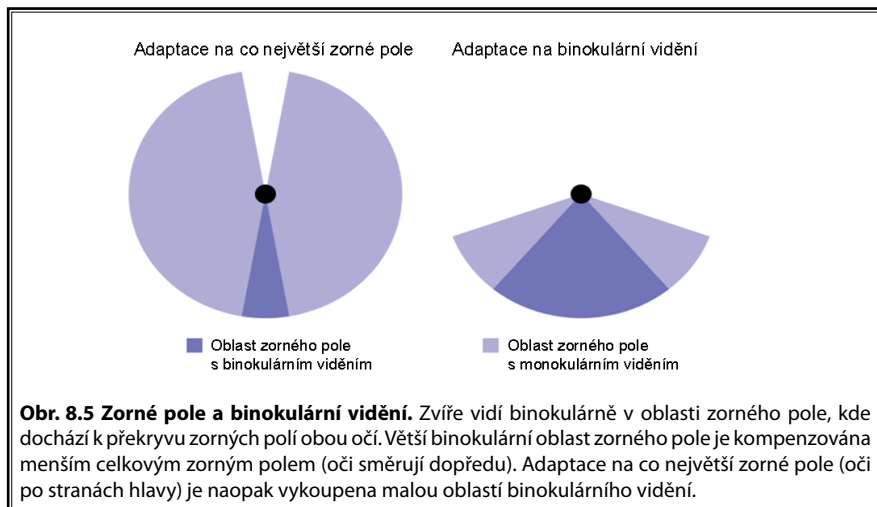
U očí suchozemských živočichů dochází k lomu světla zejména na rozhraní vzdušného prostředí a zakřivené plochy rohovky (díky velkému rozdílu indexu lomu vzduchu a tkání). **Rohovka** tak přebrala hlavní zaostřovací funkci (u lidského oka tvoří zhruba 70 % optické mohutnosti). Čočka u většiny amniot nebývá kulovitá, ale bikonvexní, je odpovědná za jemné doostření obrazu a během akomodace svalem řasnatého tělesa dochází ke změně tvaru čočky (v tom se amniota liší od anamnií, kteří akomodují posunem čočky relativně k sítnici).

Uspořádání fotoreceptorů a pomocných buněk v sítnici nebývá rovnoměrné a odpovídá způsobu života zvířete. Zpravidla má sítnice jednu či více oblastí zvýšené hustoty fotoreceptorů nebo zvýšeného poměru fotoreceptorů k počtu gangliových buněk (tedy s menšími receptivními poli fotoreceptorů a lepším rozlišením v dané části zorného pole – viz také **kap. 6.1**). Zvíře tedy vidí část zorného pole, kterému taková **fovea** (žlutá skvrna) odpovídá, detailněji. S foveou se setkáváme u savců, ptáků i ryb. U člověka a dalších primátů jsou čípky soustředěny do jednoho bodu – žluté skvrny. Jedná se o adaptaci na pohyb v trojrozměrném prostředí. U býložravců (např. králík, kopytníci) má fovea horizontální podélný tvar a snímá větší okruh zorného pole. Toto uspořádání umožňuje snadnější detekci predátora. Ptáci mají často dvě žluté skvrny – jedna směřuje do strany a jedna dopředu do míst, odkud pták sezobává potravu. U vodních ptáků trávících většinu času na hladině je fovea horizontální a zaměřená na vodní plochu. Podobně je tomu u bentických ryb. Pelagické planktonožravé ryby a mořští koníci mají foveu tvaru kruhu, což umožňuje efektivnější sběr potravy. Halančík *Aplocheilus lineatus* má dvě podélné fovey – jedna směřuje nad hladinu a jedna pod hladinu. Stríčkouni (*Toxotes*) sestříkující hmyz nad hladinou proudem vody mají foveu v místě, které odpovídá části zorného pole ve směru stríkáni.

Většina obratlovců má pouze malý překryv mezi zornými poli dvou očí – celkové zorné pole je tak co největší a umožňuje snadnější orientaci v prostředí a detekci

predátora. Zorné pole často dosahuje téměř 360° v horizontální rovině a na obloze. U predátorů (např. kočky, dravci, sovy) naopak dochází k překryvu zorných polí, což umožňuje odhad vzdálenosti (tzv. **binokulární**, prostorové vidění). Binokulární vidění se vyskytuje i u primátů, kterým umožňuje lepší pohyb v trojrozměrném prostředí stromů a usnadňuje manipulaci s objekty. Z ryb jsou binokulárním viděním vybaveny některé bentické druhy, například platýzi (obě oči jsou u bentických ryb logicky orientovány nahoru), a dravé hlubokomořské ryby s tubulárníma očima směřovanými nahoru (viz též **rámeček 8.A**).

Výkonnosti komorového oka vzdáleně konkurují oči některých pavouků. Pavouci mají 6–8 očí (nejedná se o složené oči, jako je tomu u většiny členovců), z čehož dvě směřují dopředu a mají v sítnici rhabdomerické fotoreceptorové buňky. Za světločinnou funkci jsou společně odpovědné čočka a rohovka. Zbylé, sekundární oči jsou umístěny více periferně, mají jiný ontogenetický původ než hlavní oči a jinou strukturu světločivných buněk. Nejlepší rozlišení dosahuje zrak denních aktivních lovců, zejména však skákavek (Salticidae). Sekundární oči skákavek jsou jednodušší a slouží k detekci pohybu. Podle pohybu se pak orientuje čelní pár očí, který tvoří obraz. U skákavky *Portia fimbriata* dokonce dosahuje sítnice rozlišení 2–4 obloukových minut, což je jen o málo méně než u lidského oka a pětikrát více než u šídla, hmyzu s nejlepším zrakem. Vzhledem k tomu, jak jsou skákavky malé, je jejich zrakový systém z prostorového hlediska velmi úsporný i na členovce. Sítnice čelních očí mají fotoreceptorové buňky orientované do malého zorného pole. Velké rozlišení v rámci zorného pole je tedy vykoupeno jeho celkovou malou velikostí. Ta je ale kompenzována zajímavou adaptací. Sítnice skákavek je pohyblivá a pavouci provádí sítnicemi složité „skenovací pohyby“ kolem nehybných čoček (případný pohyb v okolí je detekován pomocí sekundárních očí a zacílí pohyblivou sítnici správným směrem). Fotoreceptorové buňky jsou rozloženy do čtyř vrstev s různou



vzdáleností od čočky. Snímají obraz různé vzdálenosti, což částečně kompenzuje neschopnost pavouků zaostřovat zrak do různých hloubek ostrosti.

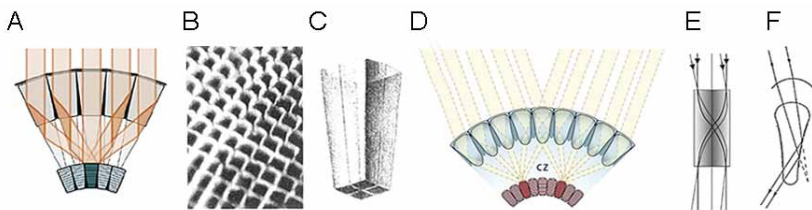
8.4 Složené oči

V případě základního typu, tzv. **apozičních složených očí** (vyskytují se zejména u většiny členovců, kromě těch s jednoduchými či superpozičními očima – viz též níže), tvoří jednotlivá oka (ommatidia) opticky izolované jednotky. Každé ommatidium zachytává světlo z malé části zorného pole a k integraci obrazu dochází až na úrovni nervové soustavy. Světlolomnou strukturu ommatidia společně tvoří rohovka a krystalinní kužel (má stejnou funkci jako čočka). Dále ommatidium u různých druhů obsahuje 6–9 rhabdomerických fotoreceptorových buněk (sítničkové buňky). Membrány rhabdomerických fotoreceptorových buněk s nahuštěným zrakovým pigmentem směřují k optické ose ommatidia (viz **obr. 8.6**). Jednotlivá ommatidia jsou od sebe oddělena pigmentovými a podpůrnými buňkami.



Obr. 8.6: Složené oči. Oko se skládá z velkého počtu ommatidií. U apozičního složeného oka rohovka společně s krystalinním kuzelem shromažďují světlo z malé oblasti zorného pole na několik fotoreceptorových buněk. Klky několika rhabdomerických fotoreceptorových buněk směřují společně k ose ommatidia a tvoří funkční jednotku – rhabdom. Jednotlivé rhabdomy od sebe oddělují pigmentové buňky.

Superpoziční složené oči vypadají na první pohled podobně jako apoziční, liší se však vnitřní strukturou a funkcí. Vnější jednotky (facety) jsou stejně jako u apozičních očí oddělené, sítnice ovšem tvoří souvislou vrstvu, která je od facet oddělena průhledným prostorem (analog sklivce obratlovců). Na facetách dochází k odrazu a/nebo lomu světla tak, že na jednotlivé fotoreceptorové buňky dopadá světlo z větší části zorného pole než u apozičního oka (viz **obr. 8.6**). Na jednu fotoreceptorovou buňku může dopadat světlo z až třiceti různých facet. Superpoziční uspořádání tedy umožňuje průnik většího množství světla k fotoreceptorovým buňkám a vzniklo opakovaně jako adaptace na snížené množství světla (noční způsob života nebo pobyt v nižších částech vodního sloupce). **Refraktivní** (světlolomné) superpoziční oči (**obr. 8.7**) se vyskytují u nočního hmyzu (např. můry, noční brouci) a jejich krystalinní kužel vede světlo jako teleskop. **Reflektivní** (odrazové) superpoziční oči hojně u desetinožců (např. humr, rak, některé krevety) jsou na průřezu složené z velkého množství miniaturních rohových zrcadel a vedou světlo pomocí odrazu světla. **Parabolické** superpoziční oči krabů využívají kombinaci lomu a odrazu světla. Aby mohlo superpoziční oko fungovat, musí mít určitou minimální velikost (kvůli potřebě volného prostoru mezi facetami a sítnicí). Proto u některých členovců předchází superpozičnímu oku v ontogenezi oko apoziční.



Obr. 8.7: Typy superpozičních složených očí. **A** – schéma části odrazového složeného oka. Díky odrazu na facetách (odrazová/světlolomná struktura ommatidia) dopadá na jednu buňku sítnice světlo z větší části zorného pole a tedy více fotonů. **B** – detail zrcátek oka krevety baltické (*Palaemon squilla*). Všimněte si, že facety nemají na průřezu tvar šestiúhelníku jako u většiny členovců, ale tvar čtverce. **C** – detail jednoho zrcátka. **D** – schéma světlolomného superpozičního oka. Místo krystalinních kuželů obsahuje čočky ve tvaru válce. Ty mají klesající gradient indexu lomu od osy směrem k okrajům (**E**). Struktura ve výsledku funguje jako teleskop se dvěma čočkami a ohýbá světlo směrem k sítnici. **F** – Detail světlolomné struktury z parabolického složeného oka. V horní části dochází k lomu světla, ve spodní se pak světlo odrazí od povrchu pokrytého guaninovými krystalky směrem k sítnici.

Složené oči mají ve srovnání s komorovým okem jednu velkou nevýhodu. Rozlišení každého optického aparátu je mimo jiné limitováno **difrakcí** (ohybem) světla. Vada daná difrakcí se projevuje, zejména pokud světlo prochází malou štěrbínou. U komorových očí odpovídá štěrbina zornici v řádu milimetrů, kdežto u složených očí přibližně rozměru jednotlivých facet v řádu desítek mikrometrů. Zlepšení rozlišení složeného oka nad určitou hranici tak vyžaduje zvětšení nikoliv jedné zornice a čočky (jako je tomu u komorového oka), ale zvětšení všech čoček. Aby složené oko dosáhlo stejné rozlišení jako lidské oko, muselo by být velké přes dva metry. Na druhou stranu jsou složené oči citlivější k pohybu. Protože jsou konvexně na povrchu hlavy (nikoliv zanořené do jamky jako například komorové oko), mají větší zorné pole a u malého živočicha mohou tvořit podstatnou část prostoru hlavy, aniž by prostorově limitovaly mozek. Rozlišovací schopnost zraku členovců se složenými očima je tedy limitována velikostí oka. Často dochází ke zmnožení počtu ommatidií odpovídajícím některým částem zorného pole na úkor částí ostatních. Vzniká tak jistý funkční analog foveální oblasti v sítnici obratlovců. Různá ommatidia mohou být také zaostřena na různou vzdálenost, což částečně kompenzuje neschopnost akomodovat. Vedle nespécializovaných očí existují u hmyzu tři různé typy rozložení ommatidií. Aktivně létající hmyz má největší hustotu ommatidií v oblasti zorného pole, které odpovídá ose směru letu. Periferie letového zorného pole se z pohledu letícího hmyzu rychle pohybuje a vyšší rozlišení v této oblasti by hmyz nedovedl časově zpracovat. Oči specializované na detekci kořisti mají zvýšené rozlišení v malé části zorného pole. Stejně uspořádání může sloužit k detekci partnera a často se vyskytuje pouze u jednoho pohlaví. Hmyz žijící na vodní hladině mívá ommatidia s vyšším rozlišením uspořádána do horizontálního pruhu.

I v rámci evoluce členovců vzniklo pravděpodobně složené oko víckrát – nejméně dvakrát u koryšů (k nimž jako vnitřní skupina patří i hmyz) a pak u klepítkačů (Chelicerata) – ze současných zástupců mají složené oči ostrorepi (Xiphosura). Kromě notoricky známých příkladů z řad členovců najdeme nezávisle vzniklé složené oči ještě u mlžů návek z čeledi Arcidae a kroužkovců rournatců z čeledi Serpulidae. V obou případech slouží oči zejména k detekci potenciálního predátora a vyvinuly se druhotně v souvislosti s přisedlým stylem života. U mlžů jsou umístěny na plášťovém lemu a u rournatců na konci ramen odvozených od žaber, které filtrují potravu a v případě nebezpečí se zatáhnou do rourky. Oči návky *Barbatia cancellaria* jsou složené až ze 130 ommatidií a mají rozlišovací schopnost kolem 24–36°. Složené oči kroužkovců jsou dokonce vybaveny čočkami a u rournatce *Sabella melanostigma* dosahují rozlišení cca 10–15°.

8.5 Barevné vidění

Kromě detekce intenzity osvětlení a kontrastu se mohou živočichové řídit i podle vlnové délky světla. Schopnost barevného vidění přitom nemusí nijak korelovat s rozlišovací schopností oka – ostatně většina savců je dichromatických a většina hlavonožců kupodivu monochromatických (viz též níže). I u monochromatických živočichů bývá fotoreceptorový protein – opsin – vyladěn na část spektra, která nejlépe odpovídá životním nárokům zvířete, ať už se jedná o detekci partnera, kořisti, nebo život v určitém typu prostředí (modré světlo například nejlépe proniká skrze vodu, opsiny obyvatel určité hloubky vodního sloupce jsou tedy vyladěny na modré světlo). Podle počtu typů fotoreceptorových buněk pro detekci barev v různé části spektra (většinou je spektrální citlivost dána přítomným opsinem, v některých případech ji také ovlivňují barevné tukové kapénky, které část spektra odfiltrují) označujeme živočichy jako monochromatické (1 typ), dichromatické (2 typy) a tak dále. Většina lidí je trichromatických, většina obratlovců mimo savce a hodně skupin hmyzu tetrachromatických a u hmyzu i ptáků se setkáváme i s pentachromacií. Skutečnou raritou je pak strašek kudlankový (*Squilla mantis*). Má až dvanáct různých opsinů vyladěných pro odlišné části spektra, od ultrafialové až k infračervené. Zdálo by se, že se tedy jedná o „rekordmana“ v barevném vidění. Testy ovšem ukázaly, že ve většinové oblasti spektra má strašek o poznání menší barvocit než člověk. Absorpční spektrum tří typů čípků se totiž překrývá a právě na základě překryvu lidský mozek dopočítává detaily o vlnové délce. Zrakový systém stražků s podstatně menším překryvem excitační vlnové délky dovoluje detekci napříč celým spektrem a rychlé rozlišení barev bez nutného složitého zpracovávání v mozku, ale nerozliší blízké odstíny.

8.6 Evoluce oka

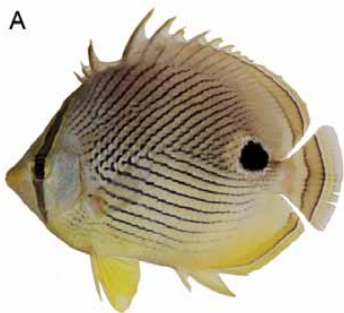
Ukázali jsme si strukturní i funkční rozmanitost očí živočichů. Lidské oko bývá často kreacionisty neprávem předhazováno jako příklad orgánu příliš dokonalého a složitého na to, aby vzniklo postupnými kroky pomocí přírodního výběru. Takový argument ovšem neobstojí při pohledu na strukturní rozmanitost různě složitých

očí s pomyslením na to, že jak jednoduché, tak složité oči poskytují svému nositeli nějakou selekční výhodu. Složité oči většinou plní více funkcí než oči jednoduché. To ovšem nic nemění na tom, že funkce jednoduchých očí bývá často těsně provázána s ekologickými nároky majitele a že mezi různými typy očí jsou strukturní mezistupně nejen pomyslné, ale vyskytující se alespoň u některých zástupců živočišné říše. U obratlovců najdeme pouze komorové oko, ale vzpomeňme si například na měkkýše – najdeme u nich dvoubuněčné larvální oči, mnoho strukturních mezistupňů od plochých očí přes pohárkovité až po komorové i složené oči. Jaký je tedy současný pohled na evoluci oka? Z výzkumu evoluční vývojové biologie a molekulární fylogenetiky plyne, že společný předek žahavců a bilaterálně souměrných živočichů měl nejméně dva typy fotoreceptorových buněk a pravděpodobně i stínící pigment. Jako u mnoha současných skupin, i u společného předka zřejmě vývoj oka regulovaly **geny rodiny Pax**. U mnoha skupin se pak nezávisle na sobě oko zvětšovalo, zesložňovalo a nabývalo nové funkce. Nasvědčuje tomu i fakt, že regulátory rodiny Pax ve vznikajících očích jsou si evolučně příbuzné i u evolučně vzdálených živočichů, kdežto hodně genů, které se exprimují ve vývoji oka později a řídí vznik evolučně mladších struktur, si příbuzné být nemusí. Extrémní situace pak nastává u krystalinů, které často vznikly z úplně jiných genových rodin. Spolu s rozdílnou histologickou povahou čočky dokazují její mnohonásobný vznik. Navzdory kreacionistickým námitkám lze tak snadno ukázat, že oko se sítnicí, stínícím pigmentem, světlolomnou čočkou a rohovkou vynalezla příroda mnohokrát. Jednoduché oko s čočkou má samozřejmě daleko k „dokonalému“ komorovému oku. Jenomže za prvé – je snadné si představit takovou změnu pomocí jednotlivých kroků – zvětšování sítnice a čočky, zmnožování buněčných typů s následnou dělbou práce a podobně. Za druhé, tou opravdovou složitou strukturou, která ve výsledku umožňuje zrak s velkým rozlišením, je mozek. Složitější obraz zkrátka vyžaduje složitější zpracování, jinak je svému nositeli k ničemu. Z hlediska evoluční adaptace vlastně ani nemá moc smysl používat pojmy jako „lepší nebo horší“ oko. I když je oko jednodušší a plní méně funkcí, tak je (vzhledem ke své specializovanosti často o to lépe) vyladěno na danou funkci – viz například čočky produkující obraz s malým rozlišením „vyladěné“ tak, aby na sítnici promítly jen obraz objektů určitého tvaru a vzdálenosti. Nejlepší rozlišovací schopnost mají oči obratlovců, hlavonožců a skákavek. U všech těchto skupin se vyvinul také složitý mozek a schopnost převyšující ostatní živočichy. Je také nutno poznamenat, že navzdory své složitosti má i lidské oko k dokonalosti daleko. Moderní digitální kamery už ho mohou co do rozlišení předčít a za velkou část vizuálního vnímání vděčíme až dodatečnému zpracování v mozku. Navíc jsou obratlovci limitováni maximální tloušťkou optického nervu (který určuje kapacitu přenosu informací do mozku). Příliš tlustý optický nerv by totiž znamenal příliš velkou slepou skvrnu. Tento handicap částečně kompenzuje zpracování obrazu už na úrovni pomocných buněk v sítnici (viz. **kap. 6.1**).

8.B Kryptické oči a mimeze očí u zvířat. Krypse (maskování) se uplatňuje v rámci skrývání očí jako jednoho z hlavních znaků, podle kterých se pozná umístění hlavy. Často se objevuje u některých korálových rybek, které jsou pruhované a tmavý proužek jdoucí před duhovku oka skrývá jeho zornici (viz obr. 8.8). Tím dělá oko „neviditelné“ a hlavu nerozlišitelnou od zbytku těla. Podobný znak lze pozorovat také u našich druhů skokanů, ale také mezi šelmami (např. jezevec či mýval).

Mimeze očí (čili napodobování jejich vzhledu na jiných částech těla, kde „jsou jen na oko“) je široce rozšířeným jevem mezi živočichy. Skvrny ve tvaru očí známe především u ryb a motýlů, méně často u ptáků a výjimečně také u savců. Oční skvrny (anglicky *eyespot*s) se objevují zejména na okrajových částech těla, což predátora může zmást hned několika způsoby. Na příkladu otakárka fenyklového (*Papilio machaon*) si ukažme, že jeho velké červenomodré oční skvrny ve spojení s černými ostruhami nápadně připomínajícími tykadla slouží pro zmatení nepřítele. Fungují jako alternativní terč mařící útok predátora – kořist má i při zasažení predátorem ještě velmi slušnou šanci na útek, jak můžete sami pozorovat na potrhaných křídlech některých jedinců.

Naproti tomu strategie uhrančivých očních skvrn na svrchní straně křídel babočky paví oko (*Inachis io*) se značně liší. Tito motýli mají ventrální plochu křídel zbarvenou typicky krypticky – když jsou křídla zavřená, připomínají svou tmavě hnědou barvou uschlý list. Pokud však motýl zpozoruje svého predátora, křídla mžikem otevře, exponuje tak své oční skvrny, které často predátora překvapí nebo ho dokonce vystraší, ten buď zaváhá, a tak motýl získá čas na úprk, popř. si dravec raději na vyhlídnuté sousto nechá zajít chuť úplně, zatímco se mu motýl směje do očí, ať už jde o pěvce či slípku. Ne nadarmo se říká, že strach má velké oči. Pro zajímavost dodejme, že motýli své mimetické zbarvení kombinují i s pisklavými zvuky, které ptáky také lekají. Hibernující babočky paví oko se mohou stát kořistí také drobných hlodavců, kteří v šeru jejich skrýší ani oční skvrny vidět nemohou, a tak je motýli odpuzují pouze svým „pokřikem“. (Více o akustickém aposematizmu či mimezích se můžete dočíst v časopise Vesmír, viz *Doporučená literatura*.)



Obr. 8.8: Krypse a mimeze očí na rybách. A – Karibská klipka čtyřoká (*Chaetodon capistratus*) demonstruje na svém 10 cm dlouhém těle krypsí svého skutečného oka a zároveň také mimezi oka na zadní části těla. **B** – Ryba rozšířená v indopacifickém regionu letucha východní (*Dactyloptena orientalis*) využívá své velké prsní ploutve poseté mimetickými očními skvrnami pro odstrašování nepřátel, zatímco břišní ploutve využívá k chůzi po dně oceánu.

Hlavním selekčním tlakem při vzniku očních skvrn nebyl tlak stran predátorů, ale sexuální selekce. Vznik tohoto znaku jako takového není zřejmě tak složitý, jak by se na první pohled mohlo zdát. Vysvětluje se díky morfogenetickým spandrelům, které nutně nemusejí být adaptivní. **Spandrelly** jsou v evoluční biologii (podobně jako v architektuře, odkud pojem pochází) obvykle neadaptivní fenotypické znaky, které vznikají jako vedlejší produkt při vzniku jiného, ale tentokrát adaptivního znaku (podobně jako různé výplně prostoru mezi klenbami, kde něco zákonitě musí být, i když primárním důvodem vzniku „vycpávky“ mezi klenbami jsou právě tyto). Vznik očím podobných skvrn je často charakteristický pro daný druh. Skvrny v evoluci vznikají a zanikají nezávisle na sobě. Samozřejmě ale existují případy, kdy je určitý vzor typický pro několik příbuzných druhů. Morfogenetický vývoj skvrny ve tvaru oka začíná v jejím organizačním centru, odkud vychází signál pro sousedící buňky, aby začaly produkovat odpovídající pigmenty a mikrostruktury podmiňující fyzikální zbarvení.

Podobně skvrny připomínající oči můžeme pozorovat také u některých ryb na jejich ocase či v zadní části těla (nebo hřbetní ploutve), čímž ryby matou své potenciální predátory v orientaci svého těla, a při útoku mu uplavou na druhou stranu, než predátor očekává. Mít čtyři oči v tomto smyslu není krátkozraké, spíše naopak, mimetické vzory očí jsou často mnohem větší a výraznější než ty pravé. Jiné ryby je mají na svých prsních ploutvích pro vystrašení predátora (**obr. 8.8**).

Pavímů peří dominuje očím podobný vzor, o jehož vzniku a evolučním zakončování se domníváme, že byl podmíněn sexuální selekcí – „aby samci padli samičkám do oka“ a tak dělali s velkou mírou nadsázky řečeno, co „jim na očích viděli“. Navíc pravidelné tvary odrážejí dobrý zdravotní stav jedince, který nezápasí s chorobami či parazity. Je to stran samců také jistý handicap, mít tak rozměrný a honosný ocas, který jim ve své podstatě musí překážet a navíc lákat případné predátory. Tedy ti, co si jej mohou dovolit, jsou jistě velmi kvalitními samci s potenciálem předání svých dobrých genů svým potomkům.

Pro doplnění zmíníme také mimezi očí na srsti rozličných kočkovitých šelem (například lva, tygra nebo rysa aj.), která se označuje jako **ocellus** (mn. č. ocelli). Tyto skvrny (**obr. 8.9**) se vyskytují na zadní straně jejich uší, jako by měli oči i vzadu, a mají funkci ve vnitrodruhové komunikaci, kdy dokonce odrážejí aktuální nálady šelmy (agresivitu, klid atp.).

(Jana Pilátová)



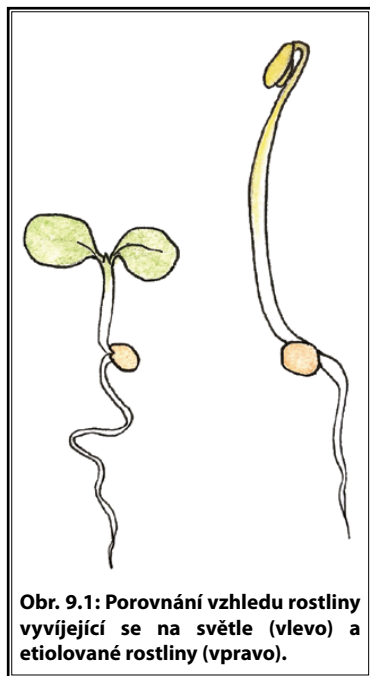
Obr. 8.9: Ocelli na zadní straně uší tygra (*Panthera tigris*) jsou přítomná již u koťat.

9. FOTOREPCE ROSTLIN

O složení světla jste se detailně dočetli v **kap. 1**. Podle toho, jaký účinek nebo možnost využití má určitá část světla pro rostlinu, rozlišujeme **fotosynteticky aktivní záření** (FAR; část světla, kterou rostliny využívají k fotosyntéze) a **fotomorfogenní světlo**, které rostliny vnímají jako signál ke změnám své morfogeneze (vývoje tvarů a struktur svého těla). Světlo samozřejmě nepůsobí na rostlinu samo a jeho účinky se kombinují s působením gravitace, dostupností dusičnanů v půdě a mnoha dalšími vnějšími, ale také vnitřními faktory. Signály obecně rostliny ve svých buňkách zesilují pomocí druhých posílů (malých signálních molekul, např. iontů Ca^{2+} , jejichž koncentrace v buňce rychle vzroste po stimulaci prvotním signálem) a reagují na ně právě změnou růstu nebo metabolismu. Odpovědi rostlin na signály mají ve výsledku epigenetický charakter (podílejí se na nich změny v genové expresi (v projevech genů), které nejsou způsobené změnou nukleotidové sekvence DNA).

Za vnímání světla, jeho směru, intenzity a vlnové délky jsou u rostlin zodpovědné chromoproteinové fotoreceptory (chromoproteinové proto, že vedle proteinové části obsahují ještě pigmentovou prostetickou skupinu – kofaktor, nebiřkovinnou složku, která je zodpovědná za přenos atomů, jejich skupin, nebo elektronů). Tyto fotoreceptory se dělí do tří hlavních skupin podle toho, jakou oblast spektra vnímají. **Fytochromy** vnímají červené (*red*) a vzdálené červené světlo (*far-red*) – tedy oblasti spektra s vlnovými délkami přibližně 620 až 750 nm a 710 až 850 nm (v uvedeném pořadí). **Kryptochromy** a **fototropiny** vnímají modré světlo (přibližně 450 až 495 nm) a UV A (dlouhovlnné ultrafialové světlo, 315 až 400 nm). Spekuluje se také o přítomnosti zatím neidentifikovaných fotoreceptorů, které by měly vnímat UV B světlo (280 až 315 nm), vzhledem k tomu, že na tuto část spektra světla rostliny také určitým způsobem odpovídají. Navíc existují i **neochromy** – hybridní fotoreceptory, které vznikly dvakrát nezávisle na sobě u zelených řas spájivek (*Zygnematales*) a u hlevíků (*Anthocerotopsida*). Nejspíše fungují jako receptory červeného, u některých zástupců možná i modrého světla.

U fytochromů se předpokládá, že je získal již poslední společný předek skupiny Archaeplastida, tedy rostlin – skupiny obsahující ruduchy (*Rhodophyta*), glaukofyty (*Glaucoophyta*) a zelené řasy s vyššími rostlinami (*Viridiplantae*), a to v průběhu, před nebo těsně po primární endosymbióze se sinicí (o různých typech endosymbiózy se můžete dočíst například v *přípravném textu BiO 2015 – Život je jen náhoda*) a pravděpodobně to bylo ještě před tím, než se hlavní linie skupiny Archaeplastida začaly rozrůžňovat. Většina experimentů, které se snaží objasnit mechanismy procesů ovlivňujících vnímání světla pomocí fytochromů, kryptochromů a fototropinů u rostlin, se zaměřuje na modelový organizmus ze skupiny semenných rostlin (*Spermatophyta*). Tím je huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*), polní plevel z čeledi brukvovitých (*Brassicaceae*). Je ovšem potřeba mít na paměti, že mechanismy, které už alespoň trochu chápeme u huseníčku, nemusí být nutně úplně stejné u všech ostatních zástupců skupiny *Spermatophyta*.



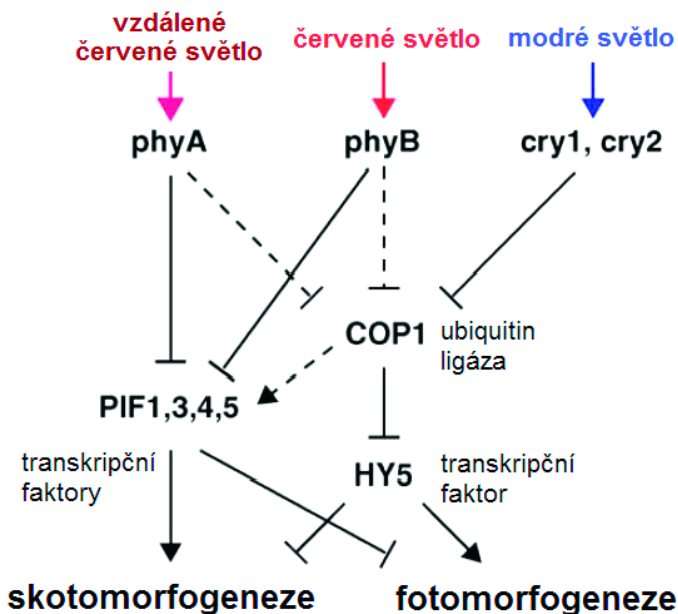
Příběh rostliny pochopitelně začíná od semene. Načasování klíčení je pro rostlinu zcela zásadní vzhledem k tomu, v jakém prostředí a za jakých fyzikálních podmínek určitý druh rostliny klíčí a žije. Klíčení stimulované světlem (fotoblastie) se uplatňuje hlavně u malých semen s malým množstvím zásobních látek. Velká semena se zásobními látkami, kterým může trvat i několik let, než vyklíčí, nemusí mít světelné signály jako hlavní spouštěče klíčení. Po vyklíčení, když jsou mladé rostlinky ještě celé v půdě, prochází vývojem ve tmě – takzvanou **skotomorfogenezí**. Tento vývoj charakterizuje extrémní dlouhivý růst, bledost rostlinek, křehkost jejich pletiv (protože v této fázi rostlina neinvestuje do tvorby podpůrných pletiv, jako je například sklerenchym) a nerozvinutý apikální háček (vrchní část rostlinky ohnutá směrem dolů – tímto způsobem se ochrání dělohy a vrchol stonku při prodírání se půdou na povrch). Rostliny v této fázi vývoje se také označují slovem **etiolované** (názorně je

můžete vidět na **obr. 9.1**), k etiologizaci rostliny může dojít i v pozdějším vývoji například v důsledku zastínění. Potom, co se rostlina dostane na povrch (nebo zpět na světlo), začne u ní **fotomorfogeneze**: dochází k časnému vegetativnímu vývoji a **deetiologizaci**, kdy se otevírá apikální háček a rozvíjí fotosyntetické orgány (hlavně listy).

Informace z fotoreceptorů (jak konkrétně pomáhají fotoreceptory rostlině reagovat na světlo, se dočtete v **rámečku 9.A**) řídí nejen to, zda rostlina prochází fotomorfogenezí nebo skotomorfogenezí, a to, jak podle toho rostliny celkově vypadají, ale i řadu dalších procesů. Například **průduchy** jsou pro rostlinu zásadní z hlediska výměny plynů a evapotranspirace (celkového – fyzikálního i fyziologického výparu vody). K tvorbě svěracích buněk průduchů jsou potřeba informace z fytochromů phyA a phyB, kryptochromů i některých fototropinů, ale i dalších regulátorů diferenciace svěracích buněk. Jde tedy většinou o velmi komplexní odpovědi rostlin na světlo, kde fotoreceptory jsou vždy „jen“ příjemci signálu na začátku. Aktivita fotoreceptorů ovlivňuje přes interakce hormonů na mnoha regulačních úrovních (ústících v aktivaci cyklinů a cyklin-dependentních kináz) i samotný **buněčný cyklus**, zvláště přechody buňky mezi fázemi G1/S a G2/M.

9.A Světelná signalizační dráha huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Fytochromy (phyA, phyB), kryptochromy (cry1, cry2) a fototropiny v první řadě poskytují rostlině informaci o tom, zda se vyvíjí ve tmě či na světle a o jeho intenzitě a kvalitě a právě tyto signály z fotoreceptorů ovlivňují další vývoj rostliny. Fytochromy jsou v rostlinách přítomny jako několik typů. PhyA jediný převládá ve tmě; na světle dochází k potlačení transkripce jeho genu, k degradaci mRNA phyA i k degradaci jeho aktivní formy v proteazomu (velkém proteinovém komplexu, jehož úkolem je právě likvidace nepotřebných nebo poškozených proteinů). Ostatní fytochromy jsou ve stejné míře produkovány na světle i ve tmě. Zjednodušené schéma světelné signalizační dráhy vidíte na obr. 9.2.

Transkripční faktor HY5 (LONG HYPOCOTYL5) je ústředním regulátorem fotomorfoogeneze (navazuje na něj syntéza řady proteinů nutných pro světelný vývoj) a zároveň bodem, kde se protínají světelná signalizační dráha s mnoha hormonálními signalizačními drahami. Na světle nedochází k jeho degradaci, protože na světle dochází k blokaci působení ubiquitin ligázy COP1 (ta jinak zajišťuje řízený rozklad proteinů a signálních molekul v proteazomu). Transkripční faktory PIFs (z angl. *phytochrome-interacting factors*) jsou proteiny inhibující fotomorfoogenezi ve tmě. Rostlinné fytohormony, jejichž signalizační dráhy jsou propojené právě s působením transkripčních faktorů PIFs a HY5, jsou hlavně gibereliny, kyselina abscisová a cytokininy.



Obr. 9.2: Schéma světelné signalizační dráhy huseníčku rolního.

10. VLIV SVĚTLA NA JEDINCE, POPULACE, SPOLEČENSTVA A EKOSYSTÉMY

Světlo je jedním z nejdůležitějších ekologických **abiotických faktorů** působících na organizmy. Na každý ke Slunci kolmý čtvereční metr atmosféry Země dopadne každou vteřinu 1,36 kW světelné energie ze Slunce (tzv. solární konstanta). Pro život na Zemi je ale možná ještě důležitější, co se s tímto množstvím energie stane poté. Asi 30–40 % je ho odraženo Zemí zpět do vesmíru (odrazivost, tzv. **albedo**, se samozřejmě liší mezi jednotlivými povrchy), zbytek je pohlcen atmosférou nebo částicemi v ní, oblaky, povrchem Země nebo samotnými organizmy.

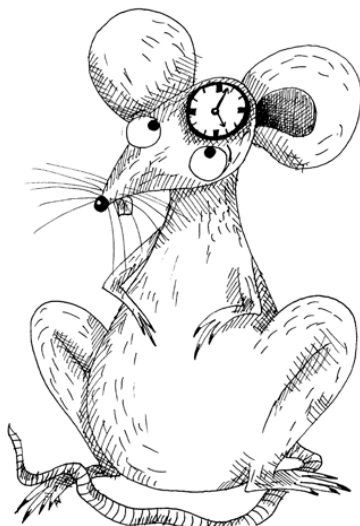
Důležitou roli v „hospodaření“ Země se světlem hrají rostliny, a to nejen přímou (pohlcují ho nebo odrážejí a ovlivňují tak albedo), ale i nepřímou. Nepřímý vliv je samozřejmě předmětem diskuzí, protože není snadné ho prokázat. Jisté ale je, že rostliny ovlivňují množství oxidu uhličitého v atmosféře a tak mění její „propustnost“ pro světlo přicházející od Slunce i pro světlo a teplo odražené zpět do vesmíru. Také se podílejí na zvyšování oblačnosti produkcí methanu a z něj odvozených sloučenin – merkaptanů a kyseliny methansulfonové, které slouží jako kondenzační jádra při tvorbě oblaků. Navíc téměř veškerý život na Zemi závisí na energii ze světla, kterou v organické látky čili energii chemickou přeměňují převážně rostliny (viz **kap. 4**) a tím zajišťují její přenos do dalších potravních úrovní ekosystému. Produkce organických látek rostlinami je tak obvykle základem pro veškerou organickou hmotu daného ekosystému.

Přestože je světlo životně důležitý faktor pro naprostou většinu organismů, různé druhy mohou adaptovat svoji existenci na jeho různou **intenzitu**. Některé druhy jsou ke světlu tolerantní, nemají na jeho intenzitu specifické nároky. Většina druhů je však specializovaná a světlo může být limitujícím faktorem určujícím jejich výskyt na daném stanovišti či lokalitě. Můžeme rozlišovat druhy slunomilné (heliofilní), světломilné (fotofilní), stínomilné (sciofilní) a světloplaché (fotofobní). Důležité je ovšem pochopit, čím nebo jak je jejich filie nebo fobie způsobena a k čemu vede. U rostlin je dána především schopností fotosyntetické asimilace při určité intenzitě osvětlení (více o světelném kompenzačním bodu v **kap. 4**). Tato schopnost se může měnit v průběhu života jedince (např. mladé jedle, *Abies alba*, jsou spíše stínomilné, zatímco dospělí jedinci rostou na slunci). V našich zeměpisných šířkách se průměrná denní intenzita osvětlení mění i v rámci roku a je jedním z hlavních faktorů určujících délku vegetační sezóny. Všimněte si, že například v podrostu listnatého lesa najdete na jaře spoustu rostlin, tzv. **efemeroidů**, které v létě už nejen nekvetou, ale ani nemají listy, protože již je v lese příliš málo světla, a jejich vegetační sezóna už tedy skončila. U živočichů je zajímavá hlavně skupina živočichů fotofobních. Najdete je na různých místech, jako jsou podzemí (půda, jeskyně, podzemní vody), mořské hlubiny, ale i různé dutiny nebo vnitřky jiných organismů (endoparazité, endosymbionti). Možná někteří pamatujete *přípravný text pro kategorii C, D 2015 – Život v temnotě*. Pochopitelně tedy mají různá specifická přizpůsobení pro své životní podmínky, shodně mívají zakrnělé světločivné orgány a ztrácí pigmentaci těla

(viz **kap. 12**). U živočichů, stejně jako u rostlin, je důležitá změna intenzity a délky osvětlení v rámci dne i v rámci roku. O biorytmech řízených střídáním dne a noci se dočtete níže v **kap. 10.1** na příkladu savců, existují ale i rytmické změny týkající se nejen jednotlivců, ale i celých populací. Lunární rytmus má například rozmnožování u mnohoštětinatců palolo zelený (*Eunice viridis*), kteří se rozmnožují hromadně v průběhu jednoho nebo dvou dní v roce a orientují se podle příslušné fáze měsíce. Cirkadiánní systém měří změnu délky světlé části dne v rámci roku, tzn. délku foto-periody, a reguluje tak řadu sezónních změn organismů, viz **kap. 10.2**.

10.1 Cirkadiánní systém u savců

Pro savce a i některé další organismy je důležitým přírodním rytmem střídání dne a noci dané rotací Země kolem své osy. Je výhodné, pokud umějí tyto rytmické změny v přírodě předvídat a mohou se na ně připravit v předstihu, protože jim to pomáhá předvídat změny v dostupnosti potravy, přítomnosti predátorů nebo partnerů k páření. Existuje tedy vnitřní mechanismus, který měří denní dobu, tzv. **vnitřní cirkadiánní hodiny**. Právě cirkadiánní hodiny musí být schopné měřit čas i ve stálé tmě a jejich úkolem je předávat informaci o vnitřním čase jiným částem mozku a periferním orgánům podobně, jako nás kostelní hodiny informují počtem odbíjení zvonu kolik je hodin. V periferních orgánech jako jsou játra, srdce, plíce, ledviny, krev a dalších mohou tyto časové informace regulovat transkripci až 10 % genů zásadních pro zajištění všech životních funkcí. Mnohaleté studium cirkadiánního systému savců včetně člověka ukázalo, že fyziologické procesy, jako jsou metabolismus, kardiovaskulární funkce, ledvinové vylučování, kognitivní funkce mozku nebo spánek, sledují přesné dvacetičtyřhodinové cykly na sebe navazujících biochemických procesů, které optimalizují fungování celého organismu. Jak je takový cirkadiánní systém organizován? A jak se vlastně nastavují takové vnitřní hodiny? Vždyť délka

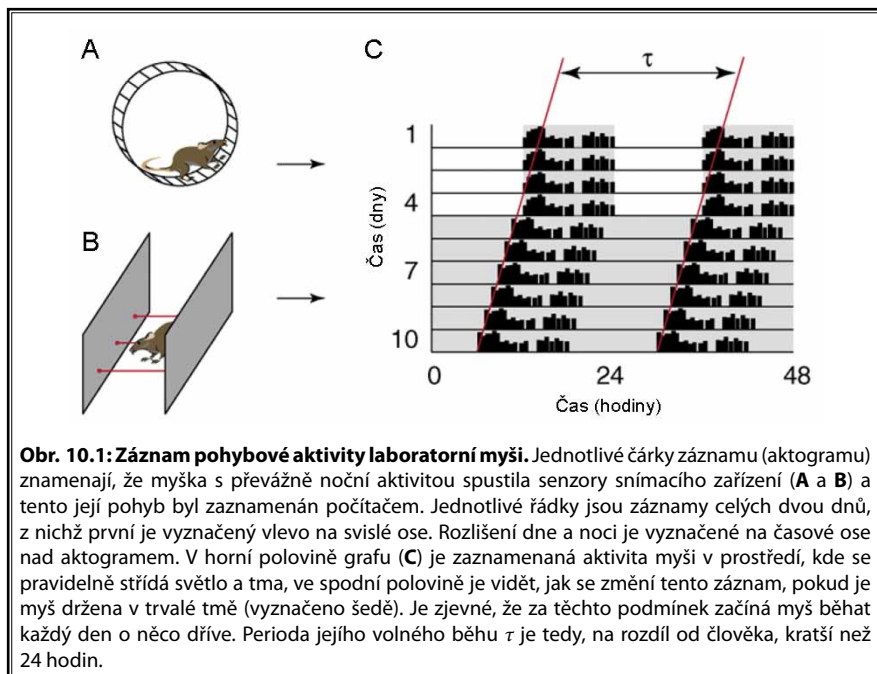


dne a noci se v našich zeměpisných šířkách neustále mění – jak tedy mohou vnitřní hodiny předvídat, například kdy se blíží soumrak?

Základní vlastnosti cirkadiánního systému

Jeden ze zakladatelů **chronobiologie**, oboru, který se zabývá studiem časové organizace organismů, byl německý profesor Jürgen Aschoff. Ten začal v 60. letech studovat cirkadiánní rytmy člověka v laboratorních podmínkách. Postavil bunkr, ve kterém nechal žít dobrovolníky několik týdnů v izolaci od okolního světla, zejména v izolaci od pravidelného střídání světla a tmy během dne a noci. Zjistil, že i v těchto podmínkách zůstávají zachované rytmy například ve spánku a bdění nebo v tělesné teplotě, ale že se vzhledem k vnějšímu světu posunují v čase a každý den začínají o něco později. Vnitřní rytmy člověka mají tedy periodu trochu delší než 24 hodin a jejich cirkadiánní hodiny se tedy každý den o pár minut zpožďují. Podobná vlastnost byla popsána u všech zkoumaných organismů a říkáme, že cirkadiánní rytmy v neperiodickém prostředí „volně běží“ v čase s periodou τ , která se mírně liší od vnější periody střídání světla a tmy T , která je rovná dvaceti čtyřem hodinám (**obr. 10.1**).

Z obrázku je patrné, že volný běh řízený jenom vnitřními hodinami by velmi rychle přivedl myšku do spárů predátora s denní aktivitou, neboť by již po několika týdnech nevybíhala z úkrytu po soumraku, ale už v poledne. V přírodních podmínkách naštěstí dochází k tomu, že cirkadiánní systém je denně synchronizován s vnějším cyklem světla a tmy tak, aby se hodiny ani nepředbíhaly, ani nezpožďovaly a $\tau = T$.



Světlo působící zvečera hodiny o něco zpožďuje, světlo zrána je naopak zrychluje. Tento adaptační mechanismus se vyvinul proto, aby bylo zajištěno přizpůsobení pozvolným změnám délky dne během roku. Střed noci v letních i zimních měsících definuje periodu spánku, která je nutná pro růst organismu, upevnění paměťových stop, regeneraci periferních orgánů a imunitního systému. Rozvoj moderní společnosti však negativně zasáhl do cirkadiánního systému člověka. Přelety přes časová pásma či expozice člověka světlu dlouho do noci (včetně neúmyslného ze světelného smogu) a s tím spojená redukce spánku způsobují zmatení cirkadiánního systému a celkovou desynchronizaci všech fyziologických procesů. Miliony let vytvářený cirkadiánní systém se nedokáže adaptovat na několik desetiletí trvající změny v chování člověka. Světlo uprostřed noci mylně vnímá jako signál dne a spouští biochemické procesy zajišťující denní aktivitu organismu. Kompenzační spánek má ve světelné části dne jinou strukturu a není schopen zcela zajistit svou regenerační funkci. Narušení cirkadiánních cyklů světlem uprostřed noci může vést ke vzniku inzulínové rezistence a obezity, poruchám buněčného cyklu, poruchám imunitního systému nebo poruchám paměti. Významné ohrožení zdraví lidí představují zejména práce ve směnných provozech v noci. Mezinárodní agentura pro výzkum rakoviny zařadila práci na směny mezi známé a pravděpodobné karcinogeny do skupiny 2A, do které patří například také sloučeniny olova nebo některé insekticidy. Studium mechanismu působení světla na organismus ovlivněním cirkadiánního systému je proto důležité pro odlišení jeho přirozených, pozitivních synchronizačních účinků od účinků vyvolávajících vážné patologické odezvy.

Cirkadiánní systém většiny živočichů je tedy tvořen vnitřními hodinami, které se evolucí vyvinuly jako sebeudržující oscilátor (udavač kroku, angl. *pacemaker*) schopný, nezávisle na okolí, informovat o přibližné fázi dne všechny orgány v těle. K přesnému určení času však tento pacemaker potřebuje každodenní informaci o přesné době svítání a délce osvitu, podobně jako špatně fungující hodiny potřebují každodenní nastavení ručiček.

Hlavní cirkadiánní pacemaker savců

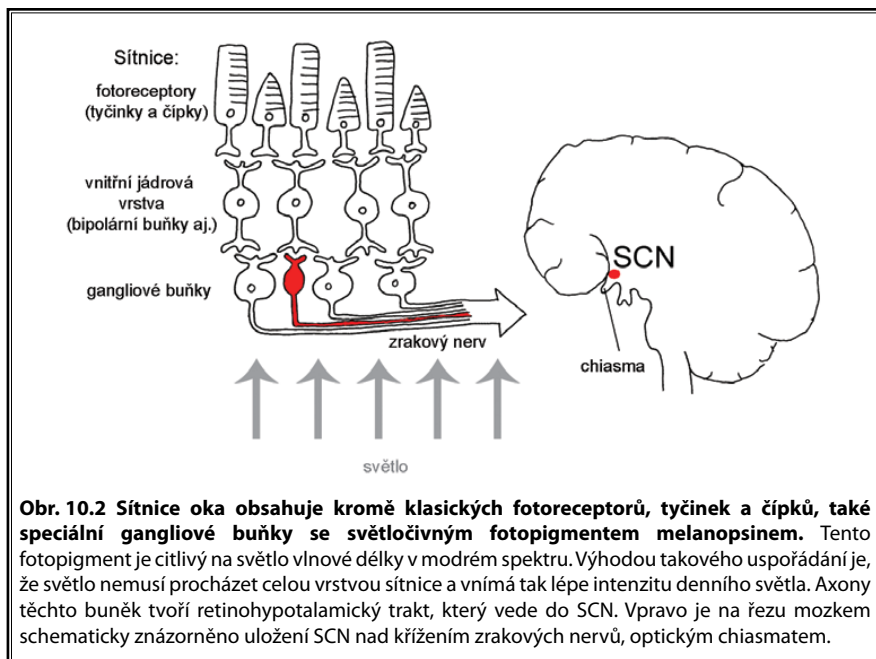
Hlavní cirkadiánní pacemaker savců je lokalizován v **suprachiasmatických jádrech** (SCN, z angl. *suprachiasmatic nucleus*), která jsou součástí oblasti mezimozku zvané hypotalamus. První experimenty, které prokázaly funkci SCN jako hlavních vnitřních hodin, měly za cíl popsat fyziologické změny, které mohou u laboratorních zvířat nastat po elektrické lézi SCN. Tyto pokusy ukázaly, že destrukce SCN zruší rytmy v pohybové aktivitě, hladině kortikosteroidů, v příjmu tekutin a v tělesné teplotě. Pozdějšími experimenty se podařilo některé z těchto rytmů znovu nastavit transplantací embryonálního SCN do oblasti s odstraněným SCN a perioda takto obnovených rytmů odpovídala periodě dárce transplantovaného štěpu. SCN tedy plní funkci hlavních vnitřních hodin, které udržují cirkadiánní rytmy, a také vnímá synchronizační účinky střídání světla a tmy ve vnějším prostředí. Informace o světle k němu přicházejí odbočkou zrakové dráhy, tzv. **retinohypotalamickým traktem** (RHT) přímo ze specializovaných buněk sítnice oka (**obr. 10.2**).

Výsledné časové informace se musí převádět do celého organismu k udržení fyziologických a behaviorálních procesů v souladu s vnějším světem. Jedním ze způsobů, jakým SCN informuje organismus o čase, je regulace syntézy neurohormonu **melatoninu**, který je tvořen v další části mezimozku, **šišince** (neboli epifyze či pineální žláze), a vylévá se odsud do krevního oběhu.

Regulace syntézy melatoninu a jeho funkce v organismu

SCN vysílá v noci aktivační signál k paraventriculárnímu jádru hypotalamu, který je veden přes ganglium sympatiku až do pineální žlázy. V noci je z těchto ganglií uvolňován noradrenalin, který spouští transkripci tzv. arylalkylaminové N-acetyltransferázy (AA-NAT), klíčového regulačního enzymu syntézy **melatoninu**. Tato noční aktivita SCN způsobuje, že syntéza melatoninu spolehlivě kopíruje délku noci a její změnu v průběhu roku. Savci adaptovaní na dlouhou letní fotoperiodu mají výrazně kratší noční melatoninový signál než savci adaptovaní na krátkou zimní fotoperiodu. Mnoho živočichů reaguje na změnu roční doby změnami chování, reprodukční fyziologie a metabolismu – viz **kap. 10.2**. Dlouhý melatoninový signál vede ke zvýšení pohlavní aktivity u zvířat s dlouhou dobou březosti (např. ovce) a naopak u zvířat s krátkou dobou březosti (např. křečik džungarský) velikost a aktivitu pohlavních žláz snižuje. Melatonin tedy funguje v organismu jako biologický kalendář, který informuje důležité orgány o ročním období.

Melatonin má ale mnoho dalších pozitivních funkcí v těle. Působí velmi podpůrně například na imunitní systém a působí jako velmi silný přirozený antioxidant. Je

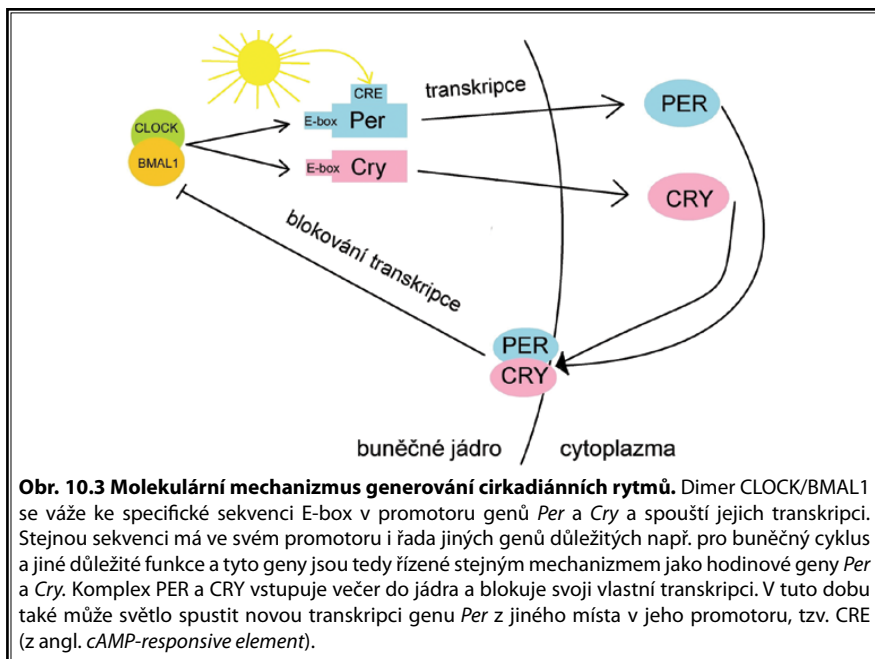


Obr. 10.2 Sítnice oka obsahuje kromě klasických fotoreceptorů, tyčinek a čípků, také speciální gangliové buňky se světločivným fopigmentem melanopsinem. Tento fopigment je citlivý na světlo vlnové délky v modrém spektru. Výhodou takového uspořádání je, že světlo nemusí procházet celou vrstvou sítnice a vnímá tak lépe intenzitu denního světla. Axony těchto buněk tvoří retinohypotalamický trakt, který vede do SCN. Vpravo je na řezu mozkiem schematicky znázorněno uložení SCN nad křížením zrakových nervů, optickým chiasmatem.

proto velmi důležité starat se o jeho vysokou hladinu. Přirozená syntéza melatoninu je zcela závislá na noční signalizaci z SCN, ale náhlé světlo v noci ji okamžitě potlačuje. Velmi účinné je zejména světlo o vlnové délce v tzv. modrém spektru, které je silně emitováno ze všech zářících obrazovek, jako jsou televize, počítače, tablety a mobilní telefony. Dlouhodobé působení rušivého světla v noci významným způsobem zvyšuje riziko vzniku tzv. civilizačních chorob, jako jsou psychiatrická onemocnění včetně depresí a spánkových poruch, kardiovaskulární nemoci, obezita, diabetes a zejména celá řada forem karcinomů.

Molekulární podstata vnitřních cirkadiálních hodin

Co vlastně tvoří kolečka strojku vnitřních cirkadiálních hodin? Volný běh hodin je poháněn zpětnovazebnými regulačními smyčkami tzv. **hodinových genů**. Proteiny CLOCK a BMAL1 vytvořené transkripcí a translací příslušných hodinových genů se spojují do dimeru a každé ráno zahajují transkripci dalších hodinových genů, *Period (Per)* a *Cryptochrom (Cry)*. Jejich proteiny se během dne hromadí v cytoplasmě buňky a večer vytvářejí také dimer, vstupují do jádra a blokují aktivitu komplexu CLOCK/BMAL1. Výsledkem této blokády je, že jejich vlastní transkripce se zastaví. Proteiny PER a CRY jsou ale zároveň během noci pomalu degradovány a ráno už nestačí na další blokádu komplexu CLOCK/BMAL1 a jejich transkripce začíná nanovo (**obr. 10.3**).



Obr. 10.3 Molekulární mechanismus generování cirkadiálních rytmů. Dimer CLOCK/BMAL1 se váže ke specifické sekvenci E-box v promotoru genů *Per* a *Cry* a spouští jejich transkripci. Stejnou sekvenci má ve svém promotoru i řada jiných genů důležitých např. pro buněčný cyklus a jiné důležité funkce a tyto geny jsou tedy řízené stejným mechanismem jako hodinové geny *Per* a *Cry*. Komplex PER a CRY vstupuje večer do jádra a blokuje svoji vlastní transkripci. V tuto dobu také může světlo spustit novou transkripci genu *Per* z jiného místa v jeho promotoru, tzv. CRE (z angl. cAMP-responsive element).

10.A Cirkadiánní hodiny u rostlin. Metabolismus, fyziologie i chování většiny organismů na naší planetě se mění s tím, jak se střídá den a noc. Rostliny nejsou výjimka – například huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*) vykazuje mnoho rytmických pohybů listů a květenství (založených na nestejném růstu, různé míře prodlužování buněk řapíků), které probíhají s cirkadiánní periodou. Molekulární mechanismy cirkadiánních hodin rostlin jsou, podobně jako u zvířat, udržovány v chodu několika základními smyčkami transkripce a translace „hodinových“ proteinů, které se navzájem ovlivňují. U huseníčku ve všech těchto smyčkách hrají ústřední roli dva transkripční faktory: CCA1 (z angl. *Circadian and Clock Associated*) a LHY (*Late Elongated Hypocotyl*), jejichž exprese je vysoká ráno. Jejich nejdůležitějším regulátorem je TOC1 (z angl. *Timing of CAB Expression*), jehož exprese je naopak vysoká večer. Protein ZTL (*Zeitlupe*) ovlivňuje rozklad hodinových proteinů v proteazomu, přičemž sám je stabilnější během soumraku. V průběhu dne tak dochází ke změnám hladin zmíněných transkripčních faktorů a tím pádem i ke změnám exprese jimi regulovaných genů. U rostlin stejně jako u živočichů platí, že i když je hodinový mechanismus z veliké části řízen endogenně, je prostřednictvím fotoreceptorů ovlivňován i fotoperiodou (délkou doby denního světla za dvacet čtyři hodin).

(Lucie Buchbauerová)

Tato regulační smyčka je pojištěná mnoha dalšími mechanismy, například také řízenou transkripcí genu *Bmal1* a nejrůznějšími posttranskripčními či posttranslačními modifikacemi mRNA a proteinů.

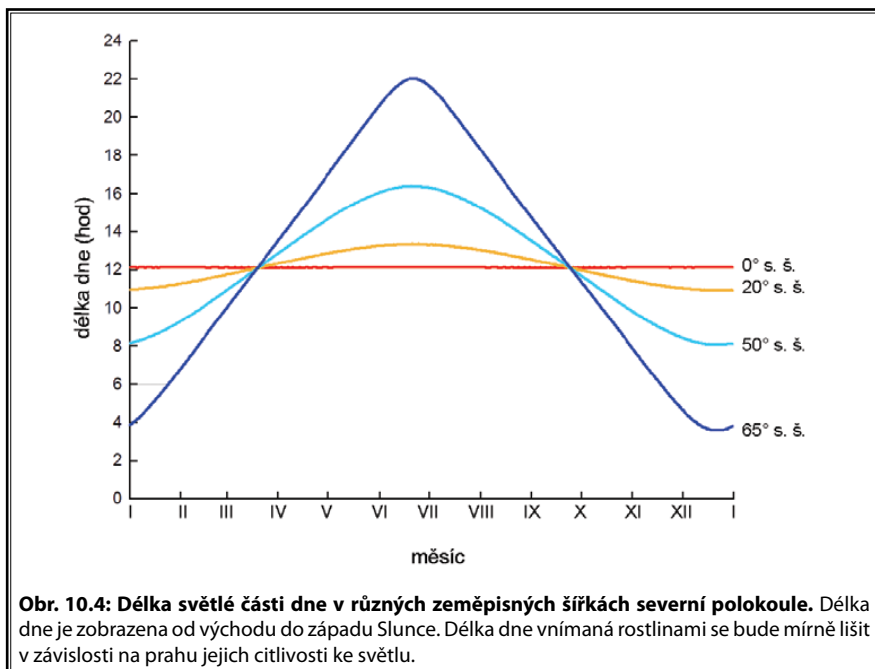
Mechanismus zpětnovazebných smyček hodinových genů je obsažen téměř v každé buňce našeho těla. Každá buňka v sobě nese vnitřní hodiny, které mají základní funkci společnou. Co se ale liší, je způsob jejich vzájemné synchronizace a jejich synchronizace signály z vnějšího okolí. Buňky SCN jsou v tomto mechanismu jediné, které jsou schopné zpracovat informace o střídání světla a tmy z přírody. Hodinový gen *Per1* má totiž ve svém promotoru specifickou sekvenci, která je citlivá na buněčné signály indukované aktivitou retinohypotalamického traktu. V čase, kdy utichá transkripce *Per1* vlivem inhibice aktivity CLOCK/BMAL1, tedy od večera do rána, je tento gen citlivý na signály ze sítnice a tvoří protein v době, kdy by nebyl tvořen samotným hodinovým mechanismem. Dynamika celého procesu inhibice CLOCK/BMAL1, degradace proteinů a následného odblokování transkripce tímto komplexem se mění, dochází k tzv. fázovým posunům, které jsou podstatou adaptace cirkadiánního systému k pozvolné změně fotoperiody během roku.

10.2 Fotoperiodizmus

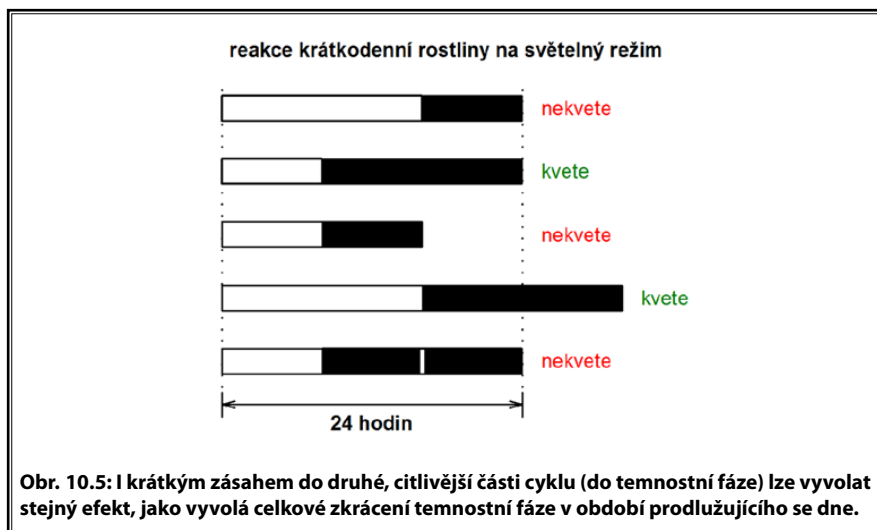
Rytmické změny prostředí v rámci roku jsou ovlivněny délkou dne, tzv. **fotoperiodou**, která je spolu se změnou teploty spolehlivým ukazatelem dne v roce v jednotlivých zeměpisných šířkách na jih či sever od rovníku (viz **obr. 10.4**). Signálem pro fyziologické sezónní změny je překročení určité prahové hodnoty délky osvětlení, která je v našich zeměpisných šířkách obvykle v rozmezí 8–16 hodin. Překročení tohoto prahu může být buď směrem ke kratšímu dni a vyvolat tzv. **krátkodenní reakce**

organizmu, nebo k delšímu dni a může vyvolat **dlouhodobě reakce**. Délka dne nezbytná pro vyvolání dané reakce nebo procesu nebo alespoň k urychlení jeho příchodu se nazývá kritická. V souvislosti s kritickou délkou fotoperiody je třeba uvádět i k jakému jevu nebo procesu se vztahuje. Jeden druh rostliny může například být krátkodenní, co se týče dormance, ale dlouhodobě vzhledem k rozmnožování.

Podobně důležitou roli jako délka dne má i **délka noci**. I krátkým zásahem světla do této citlivé části denního cyklu lze vyvolat stejný efekt, jako vyvolá celkové zkrácení temnostní fáze v období prodlužujícího se dne (viz **obr. 10.5**). Je-li například přerušena krátkodenní (tj. dlouhonoční) rostlině dlouhá noc krátkým osvětlením, rostlina nevykvetne. Její požadavek na dlouhou noc nebyl splněn (jak je to zařízeno na molekulární úrovni, zjistíte podrobněji níže v odstavcích o rozmnožování). Podobně je tomu i u sezónně se rozmnožujících zvířat. Zvířata s krátkou dobou březosti vnímají prodlužující se den a zkracující se noc jako signál pro aktivaci reprodukčních orgánů, a pro zvířata s dlouhou dobou březosti je naopak signálem pro spuštění reprodukční aktivity prodlužující se noc. Pokud se však podzimní dlouhá noc přeruší světlem, zvířata mají s rozmnožováním problém. Na reprodukční funkci rostlin i živočichů i jiné fyziologické procesy závislé na nepřerušované temné noci má nepříjemný vliv tzv. **světelné znečištění (smog)** – umělé světlo z pouličního osvětlení měst, které působí v noci, a stává se tak důležitým ekologickým faktorem. Například kosi vystavení umělému osvětlení v noci hnízdí podstatně dříve než kosi, kteří mohou trávit noci potmě. Někdy dojde k takovému „zmatení“, že potkáte



Obr. 10.4: Délka světlé části dne v různých zeměpisných šířkách severní polokoule. Délka dne je zobrazena od východu do západu Slunce. Délka dne vnímaná rostlinami se bude mírně lišit v závislosti na prahu jejich citlivosti ke světlu.



kosa zpívajícího v lednu o půlnoci v blízkosti pouličního osvětlení. Vliv pouličního osvětlení můžeme pozorovat i u rostlin. Názorným příkladem krátkodenní reakce je opožděný opad listů bříz nebo topolů v místech, kam do koruny dopadá světlo pouličních lamp. Tento poznatek lze samozřejmě využít i v zemědělství a umělou úpravou délky dne (nebo dostatečně intenzivním či dlouhým světelným impulzem v temnostní fázi) vyvolat například podzimní rozmnožování savců v chovech, podzimní snůšky slepic, ovlivnit termíny línání srsti u zvířat v kožešinových farmách a podobně.

Je zajímavé, že některé cyklické změny v životě rostlin nebo zvířat mohou být ne zcela závislé na každoroční změně v délce fotoperiody. Například sysli (*Spermophilus citellus*) upadají do hibernace i v zajetí ve stabilních a kontrolovaných světelných i teplotních podmínkách, které se během roku nemění. Těmto rytmům se říká cirkanaunální a předpokládá se, že jsou řízeny endogenními hodinami podobně jako rytmy cirkadiánní. My se ale budeme věnovat známějším rytmům cirkadiánním, mezi které patří například nástup klidových stádií, sezónní morfologické změny, termíny migrací nebo reprodukční chování živočichů či nástup kvetení u rostlin.

Rozmnožování

U rostlin i u zvířat často mluvíme o vlivu krátkého nebo dlouhého dne na jejich rozmnožování. Proč je zrovna reprodukce ovlivňována délkou dne? Podívejme se nejprve na rostliny. Naprostá většina našich druhů citlivých na fotoperiodu jsou **rostliny dlouhodenní**, jejichž doba kvetení je přizpůsobená na pozdně jarní období, protože na podzim a brzy na jaře mohou přijít nebezpečné mrazy a navíc nelétají opylovači. Naopak **krátkodenní rostliny** se adaptovaly na zvýšené srážky v pozdním létě a optimální doba pro jejich kvetení spadá do doby zkracujících se dní. Je tedy zřejmé, že zastoupení krátkodenních rostlin roste na severní polokouli

směrem k jihu. Existují i **rostliny neutrální**, jejichž kvetení ani růst není délkou dne ovlivněn. Příkladem z naší květeny je i sedmikráska (*Bellis perennis*) nebo pampeliška (*Taraxacum* sp.). Při teplém začátku zimy se stává, že například jabloně, které mají založené květní pupeny již z předchozí vegetační sezóny a nejsou na délku fotoperiody citlivé, vykvetou a později po příchodu mrazů zmrznou. V našich zeměpisných šířkách je však asi 80 % rostlin citlivých na délku dne, a tyto rostliny naopak nevykvetou dříve, ani když je konec zimy jinak velmi příznivý (teplý a vlahý), a čekají, až přijde správně dlouhý den. Citlivost na délku dne, či opačně řečeno kritická délka dne nezbytná pro vyvolání kvetení nebo jenom urychlení jeho příchodu, je různá i v rámci jednoho druhu. Liší se jednotlivé populace planých druhů, ale i kulturní odrůdy druhů pěstovaných. Například u ředkvičky, salátu nebo špenátu je kvetení indukováno dlouhým dnem, což ztěžuje jejich pěstování v létě, a proto jsou šlechtěny fotoperiodicky neutrální pozdě kvetoucí odrůdy. Naopak sója je původně krátkodenní, ovšem při rozšíření pěstování na sever bylo nutno modifikovat fotoperiodické nároky tak, aby kvetla dostatečně brzy před podzimním ochlazením.

Molekulární mechanismy umožňující kvetení začínají být částečně objasněny například opět u huseničky (*Arabidopsis thaliana*), který je příkladem dlouhodobní rostliny. Hlavní faktor spouštěcí kvetení v odpovědi na fotoperiodu je u něj gen *CO* (*Constans*), jehož transkripce je regulována cirkadiánními hodinami. *CO* mRNA se v rostlině shromažďuje ve větších koncentracích ke konci dne a translace následně probíhá pouze ve dlouhých dnech. *CO* protein se akumuluje a aktivuje svůj cíl – **florigen** FT (*Flowering Locus T*), který se syntetizuje ve floému listů a transportuje do dělivých pletiv. V meristémech (dělivých pletivech) FT a transkripční faktory (jejich množství je ovlivněno nejen délkou dne, ale i např. stářím rostliny) aktivují geny květního meristému, které vytvoří základ květenství a jsou (spolu s gibereliny a dalšími fytohormony) zodpovědné za další vývoj květenství. Pokud je za prodlužujících se dní ještě zima, vzniká v rostlinách represor FLC (*Flowering Locus C*), který výše popsanou dráhu blokuje.

Mnoho živočichů nutně potřebuje vědět, jak je dlouhý den, resp. která část roku momentálně je. Také u živočichů je často tato informace podepřena vnímáním teploty prostředí. A také u živočichů délka dne ovlivňuje rozmnožování. Nejlépe je vliv délky dne doložen na chování ptáků, například u kanárů (*Serinus canaria*) můžeme pozorovat častější zpěv na jaře. Platí pro ně stejný princip s délkou melatoninového signálu jako pro savce (viz **kap. 10.1**). Délkou nočního melatoninového signálu je také ovlivňována například tvorba nových parohů u srnců (*Capreolus capreolus*), tedy jev související s rozmnožováním poměrně vzdáleně.

Dormance

Další známý příklad projevu synchronizovaného délkou fotoperiody je **prediktivní dormance**, která nastává u organismů žijících v předvídatelném (prediktabilním) prostředí s pravidelným střídáním sezón, z nichž jedna je velmi nepříznivá (zima, sucho, nedostatek potravy atd.). Na tuto nepříznivou sezónu se organismy díky citlivosti na délku dne předem připraví a přechávají v dormantním, neaktivním stavu.

U každé skupiny organismů tento stav pochopitelně vypadá trochu jinak (a tím pádem se i jinak nazývá), ačkoliv základní princip je podobný.

U savců je nejčastější zimní spánek **hibernace**, během které dochází ke snížení tělesné teploty často až na úroveň prostředí (např. u sysla Parryova, *Spermophilus parryi*, může teplota těla klesnout až pod bod mrazu) a značnému omezení fyziologických procesů. Na tento stav je třeba se předem připravit, například zvýšením zásob tělesného tuku, a tyto přípravy jsou také synchronizovány délkou fotoperiody. Ačkoliv se může zdát, že tyto přípravy jsou řízeny především snižující se teplotou prostředí, ve skutečnosti je zkracování fotoperiody považováno většinou organismů za spolehlivější signál blížící se zimy a snižování teploty má spíš doplňkovou, urychlovací úlohu. Velmi podobný proces je **estivace**, která nastává v teplých a suchých částech roku, a na rozdíl od hibernace je rozšířená mezi obratlovci i bezobratlými. U nás ji můžete pozorovat například u plžů suchomilek (*Helicella*, **obr. 10.6**), typická je ale především pro tropy a subtropy.

Pro hmyz je typická **diapauza**, ve které se přes nepříznivé (obvykle) zimní období zastaví vývoj jedince v daném stádiu (např. kukle) nebo rozmnožování. Pro vyvolání diapauzy je obvykle také nejdůležitější délka fotoperiody. Opět můžeme mluvit o krátkodenních druhích, které zahajují diapauzu při dlouhé fotoperiodě, a dlouhodobých druhích, které zahajují diapauzu naopak při zkracujících se dnech. Ukončení diapauzy buď není na fotoperiodě závislé, anebo vyžaduje změnu délky fotoperiody v opačném směru, jako například u severoamerického hnědáška *Euphydryas editha*, který musí získat dostatek slunečního záření, aby mohl diapauzu ukončit. Ukončení diapauzy je možné vyvolat i jinými specifickými stimuly jako například oteplením, ochlazením nebo kontaktem s vodou. Je však nezbytné vyvarovat se ukončení diapauzy příliš brzy, například během teplých zimních dní. Pro další vývoj jedince je diapauza nutností, nevyhnutelnou součástí vývoje. Přesto může probíhat i u druhů, které mají v jednom roce více generací. Jarní generace se dál rozmnožuje, pozdě letní upadá vlivem zkracující se fotoperiody do diapauzy. Pro jejich vývoj je třeba, aby došlo k synchronizaci celé populace v průběhu diapauzy tak, aby se všichni zimující dospělci probudili ve stejnou dobu. Tato synchronizace je závislá na délce fotoperiody.

U rostlin pozorujeme dormanci u semen a dormanci u víceletých rostlin, především dřevin. U semen je situace poměrně komplikovaná a dormance se podle své příčiny rozděluje na primární, vynucenou a sekundární. **Primární dormance** znamená neschopnost semene vyklíčit ihned po vypadnutí z mateřské rostliny například kvůli tvrdému osemení, nevyvinutému embryu a podobně. **Vynucená dormance** je způsobena nevhodnými podmínkami, například světelnými poměry. Taková semena klíčí téměř současně a semenáčky se objevují v časových vlnách. Pro obnovení růstu a vývoje dormantních semen je nezbytně nutný nějaký vnější podnět, kterým často bývá opět správná délka fotoperiody nebo vhodný poměr červené (*red*, cca 660 nm) a vzdálené červené (*far-red*, cca 730 nm) složky světla. Relativně vysoký poměr těchto složek je typický pro světlo procházející přes vegetaci

a často je důvodem, proč semena upadají do dormantního stavu nebo se v něm udržují i ve své vegetační sezóně. Důležitý vnější podnět bývá také jarovizace (vystavení nízké teplotě po určitou dobu), ta však pravděpodobně nezávisí na světle. Sekundární neboli **vyvolaná dormance** je neschopnost semena vyklíčit i za příznivých podmínek po přestání delšího období podmínek nepříznivých. Dlouhodobá dormance je výhodná zvláště pro semena krátkověkých bylin a jednoleté těch druhů, které obsazují raně sukcesní stanoviště. Kromě šíření v prostoru využívají i možnosti šíření v čase a čekají v tzv. **semenné bance**¹⁴ do doby, než se v místě jejich uložení objeví příhodné podmínky (např. spadne strom a vytvoří světlou mezeru v podrostu). Dřeviny a víceleté rostliny v mírném pásu jsou dormantní přes zimu. Nástup zimní dormance a opad listů je vyvolán poklesem teploty, krátkým dnem, nebo jejich kombinací (záleží na druhu dřeviny). Ukončení dormance je obvykle vyvoláno předchozím vystavením nízkým teplotám a následným oteplením, ale u některých druhů je urychleno dlouhým dnem (podobně jako kvetení popsané dříve). Podobně jako u dřevin funguje ovlivnění začátku a konce zimní dormance fotoperiodou i u některých vytrvalých bylin. Také u některých dřevin z tropických poloopadavých a opadavých lesů dochází k dormanci a opadu listů, které jsou řízeny fotoperiodou, v tomto případě ale nastávají za krátkých dnů v období sucha.



Obr. 10.6: Estivující suchomilky (*Helicella*).

Senescence

U rostlin je se změnou periody spojená i **senescence** (stárnutí). Senescence je aktivní proces vyvolaný délkou dne a dalšími signály, jehož hlavním cílem je přesun živin do přežívajících částí rostliny, případně příprava rostliny na nepříznivé období. Rychlost a průběh stárnutí listů je ovlivněn teplotou okolí, odběrem živin jinými pletivy a fytohormony (cytokininy ji potlačují, naopak etylén a jasmonáty urychlují). Během senescence dochází k autofagii (řízenému rozkladu obsahu buňky pomocí vakuol; více se o autofagii jako typu programované buněčné smrti můžete dočíst například v *přípravném textu BiO 2008 – Smrt jako součást života*). Postupně se během senescence zpomaluje, až zastavuje metabolismus listu a fotosyntéza, rozkládají se proteiny a chlorofyly (díky tomu na listech vyniknou barvy **žlutých karotenoidů** a červených antokyanů, které za života listu absorbují přebytek

¹⁴ Půdní semenná banka zahrnuje všechna semena, která jsou v půdě a při vhodných podmínkách mohou vyklíčit, nejen semena dormantní. Zároveň i dlouhověké rostliny mají semena v půdní bance. Délka přežívání v semenné bance je různá a závisí na mnoha faktorech. Jsou zaznamenány případy životaschopných semen starších než 1 000 let, ale obecně dormance delší než 100 let je výjimečná.

světelné energie a přeměňují ji na teplo), až nakonec dojde ke smrti buněk a odpadnutí listů. Opadnuté listy tvoří především prvky, které má rostlina v nadbytku, tedy uhlík, kyslík a vodík, někdy dokonce i shromážděné odpadní látky (soli a podobně). Prvky pro rostlinu vzácné jako dusík z proteinů a hořčík z chlorofylu se stahují do zásobních orgánů pro další vegetační sezónu. Senescenci kromě fotoperiody reguluje systém kaspáz (enzymů štěpících proteiny na specifických místech) a genů SAGs (*Senescence Associated Genes*) a postupná kumulace ROS (*Reactive Oxygen Species* – reaktivní formy kyslíku).

Migrace

Posledním projevem, na který má fotoperioda významný vliv a my ho zmíníme, jsou pravidelné **migrace**. Můžeme pozorovat migrace v rámci jednoho dne, jak už jsme popsali výše u fytoplanktonu, případně migrace s měsíční periodou. Nejčastější jsou migrace s roční periodou, které jsou typické především u ptáků, ale známe je i u savců (např. velcí kopytníci v savanách mezi obdobími sucha a dešťů), ryb (známé jsou tahy lososů) a dalších skupin organizmů. Znamé jsou i migrace hmyzu, například monarchů stěhovavých (*Danaus plexippus*) v Severní Americe, zatímco saranče pustinné (*Schistocerca gregaria*) v severní Africe a na Blízkém východě jen dispergují při přemnožení. Obecně lze migrační událost rozdělit na dvě části – přípravu a samotný přesun. V obou fázích mohou organizmy využít změnu fotoperiody jako informaci o nadcházející změně roční doby, ale využívají jiné způsoby, jak se vzájemně synchronizovat a zejména se orientovat v prostoru. Příprava na migraci je zvláště u ptáků (u kterých je migrace relativně dobře prozkoumána) z větší části závislá na fotoperiodě (dlouhém/krátkém dni). Při určité délce fotoperiody jedinci začínají přepeřovat a hromadit tělesné zásoby, někdy dokonce na úkor velikosti vnitřních orgánů. Dochází také ke změnám chování – jedinci se sdružují, tvoří hejna a „nacvičují“ letové formace. U denních ptáků, kteří táhnou v noci, dochází ke zvýšení aktivity během noci, tzv. **migračnímu neklidu**. Vliv vnitřních hodin na začátek přípravy na migraci může být zvláště důležitý u druhů, které zimují blízko rovníku, kde je délka fotoperiody téměř konstantní během roku a ostatní faktory jako například teplota, srážky nebo dostupnost potravy se liší meziročně příliš na to, aby mohly sloužit jako ukazatele času. Přesto i druhy zimující v rovníkových oblastech jsou citlivé, byť na malou změnu délky fotoperiody.

V průběhu samotného přesunu je zcela zásadní orientace v prostoru. K orientaci využívají různé druhy odlišné zdroje informací. Předpokládá se, že ptáci mohou vnímat magnetické pole Země, nebo se orientují zrakem podle význačných bodů v krajině. U druhů táhnoucích ve dne je popisovaná orientace pomocí polohy Slunce, naopak druhy migrující v noci využívají polohy hvězd.

10.3 Ekologie rostlin vzhledem ke světlu

Z bioenergetického hlediska je největší odlišností rostlin od živočichů fakt, že jsou fotoautotrofní. To znamená, že využívají světlo jako zdroj energie. A jako každý správný **zdroj** v ekonomickém slova smyslu je množství světla využitelného

rostlinami omezené. Teoreticky je omezené množstvím světla dopadajícího na povrch Země, prakticky je tato hodnota zmenšena na plochu, na které se rostliny mohou vyskytovat vzhledem k ostatním abiotickým podmínkám, jako je například dostupnost vody.

Faktu, že jsou rostliny limitovány především množstvím světla a dostupností vody potřebné pro jeho využití, se využívá v odhadech **primární produktivity ekosystémů**. Primární produktivita je definována jako množství fotosynteticky fixovaného uhlíku na jednotku plochy a času. V terestrických ekosystémech roste od pólů do tropů, kde dopadá na jednotku plochy více slunečního záření, tato závislost je navíc ovlivněna dostupností vody (např. v subtropických/tropických pouštích je produktivita nízká). V ekologii má tato hodnota poměrně zásadní postavení, protože určuje, s jakým množstvím zdrojů může rostlinné společenstvo i následný potravní řetězec vůbec dále pracovat. Například se ukazuje, že primární produktivita v globálních škálách velmi silně souvisí s druhovou diverzitou rostlin, ale i konzumentských potravních skupin, jako jsou například ptáci. Jedním z možných vysvětlení je fakt, že o větší množství zdrojů se lépe podělí více jedinců i druhů.

Pokud se však přesuneme z globálních škál na úroveň jednoho biomu nebo společenstva, ukazuje se, že dalším vlivem, který silně určuje primární produktivitu, je dostupnost minerálních živin. Například pokud srovnáme produktivitu pohnojeného a nepohnojeného kusu louky, bude produktivita rozhodně vyšší na pohnojené části. Zajímavé je, že na této škále zdaleka neplatí, že vyšší druhová diverzita je na plochách s vyšší produktivitou. V případě výše uvedené louky to, minimálně z hlediska diverzity rostlin, velmi pravděpodobně bude naopak. Důvodů, proč tomu tak je, je několik. Jedním může být fakt, že přidání živin do půdy je něco velmi neobvyklého, co vyvede luční společenstvo z rovnováhy. Další důvod, který přímo souvisí se způsobem, jak rostliny nakládají se zdroji, si osvětlíme v následujícím odstavci.

Na úrovni růstu rostlinného jednotlivce obvykle uvažujeme o dvou zdrojích, které rostlina využívá. Jedním je výše zmíněné světlo a druhým jsou minerální živiny, případně voda. O podzemní živiny rostliny soutěží pomocí svých kořenových systémů. Taková soutěž je **symetrická** v tom smyslu, že množství živin získaných z půdy je úměrné velikosti kořenového systému. Naprosto jiná je situace v nadzemí, kde platí, že byť jen o kousek vyšší nejvyšší rostlina zastíní ostatní a obsadí tím prakticky všechny dostupný zdroj. Když se vrátíme k výše uvedenému příkladu s loukou, tak platí, že na nepohnojené části jsou rostliny limitovány především dostupností živin, o které soutěží symetricky. Pokud louku pohnojíme, živin je dostatek a důležitější se stává **kompetice** o světlo. Ta je **asymetrická** a daleko méně „shovívavá“ ke slabším kompetitorům.

Zajímavé je, že asymetrie v kompetici o světlo pravděpodobně vedla k vývoji tělního plánu suchozemských rostlin, jak jej známe dnes. Řasy, které vystoupily na souš, spolu pravděpodobně začaly kompetovat o lepší přístup ke světlu. To vedlo k závodům ve zbrojení a investici obrovského množství stavebních látek a energie do nefotosyntetického stonku, který nemá jinou funkci než překonání ostatních

kompetitorů. Výsledkem tohoto závodu byl vznik několika desítek metrů vysokých stromových plavin nebo sekvojí.

Samozřejmě, že některé druhy a skupiny rostlin zvolily strategii, která se částečně nebo úplně vyhýbá tomuto závodu. Takovéto rostliny musí používat podpůrné struktury jiných rostlin (epifyty), žít v prostředí, kde je maximální výška vegetace omezena vnějšími faktory (kosená louka; hory, kde je těžké přežít zimu nad úrovní sněhu), nebo se přizpůsobit malému množství světla (rostliny lesního podrostu). Další možností bylo vůbec neopustit vodní prostředí. Ve vodním prostředí asymetrická kompetice o světlo nefunguje, protože dostupnost světla zde souvisí spíše se schopností urdžet se vysoko ve vodním sloupci nebo přímo na hladině, než s investicí do podpůrných struktur. Z toho důvodu je většina vodních autotrofních organismů jednobuněčná, nebo má relativně jednoduché tělní plány a v poměru k produkci asimilátů velmi málo investuje do podpůrných struktur. Při zkoumání biomasy a energetických toků ve vodním prostředí tak můžeme dojít k závěrům, které z „terestrického“ pohledu působí mimořádně bizarně. Například se běžně stává, že biomasa producentů ve vodním prostředí je menší než biomasa konzumentů prvního řádu. Aby celý systém fungoval, musí samozřejmě platit, že energetický tok producenty je vyšší než tok konzumenty, pouze jsou producenti velmi rychle konzumováni. Představa suchozemského společenstva, kde biomasa producentů (například trávy) je menší než biomasa konzumentů (například krávy), však působí značně psychedelicky.

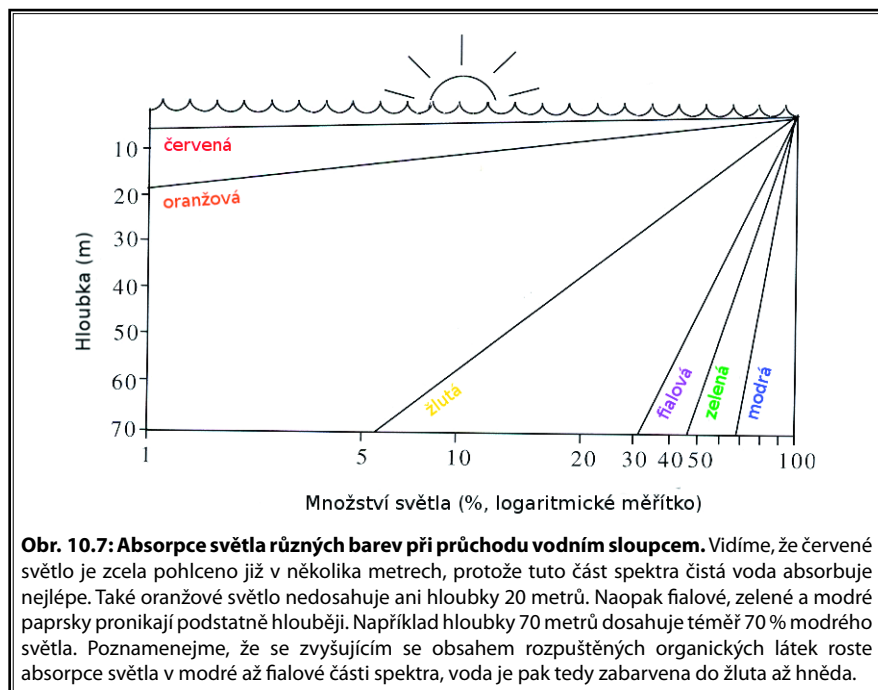
A jak to tedy funguje ve vodě?

Stejně jako na souši jsou i ve vodním prostředí hlavními primárními producenty fototrofní organismy. Oproti souši je však kompetice o světlo ve vodním prostředí symetričtější a společenstva autotrofů jsou v první řadě limitována dostupností živin, především dusíku a fosforu. Vody chudé na živiny bývají velmi čisté a světlo v nich proniká velmi hluboko – příkladem mohou být téměř dokonale průhledná horská jezera nebo subtropická moře (viz **obr. 10.7**). I vody s větším obsahem živin však mohou být průhledné, pokud jsou řasy efektivně z vodního sloupce odfiltrovány herbivorním zooplanktonem. Dostupnost světla u dna je zásadní pro růst vodních rostlin – v průhledných vodách se mohou rozvíjet, v zakalených je jejich růst světlem limitován.

Ve vodách zatížených velkým přísunem živin dochází často k intenzivnímu rozvoji fytoplanktonu a ke vzniku zelenavého vegetačního zákalu či přímo vodního květu. Dochází zde ke snížení průhlednosti vody a světlo se stává zásadním limitujícím faktorem, podobně jako je tomu na souši. Kompetice o něj však stále probíhá symetricky. Dostupnost světla však kromě rostlin přímo či nepřímo ovlivňuje i řadu dalších organismů: ryby či vodní ptáci mohou hůře shánět potravu, ve větších hloubkách převažuje místo fotosyntézy respirace, může docházet k postupnému vyčerpání kyslíku u dna a případně i k úhynu živočichů.

Pohyby rostlin

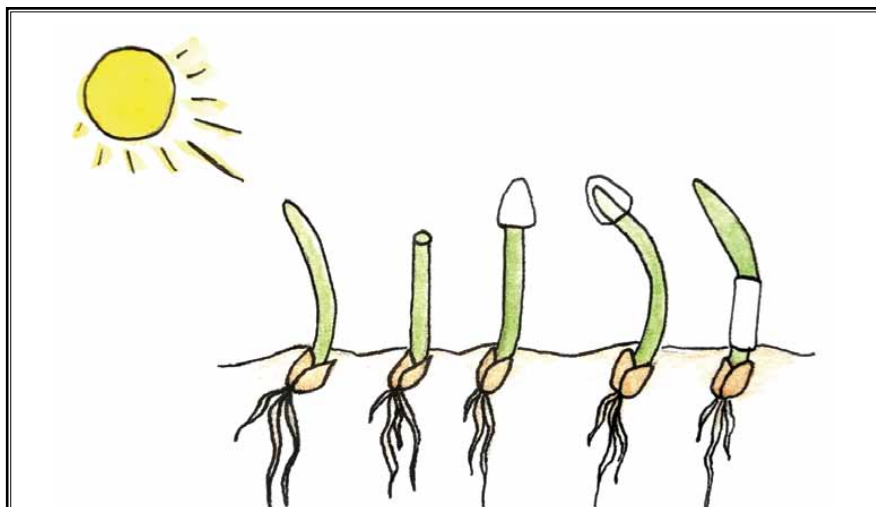
Pokud se u rostlin zaměříme ještě na jemnější škálu boje o světlo, na úroveň jednotlivců, dostaneme se k pohybu rostlin. V určitém smyslu je u rostlin aktivní pohyb samotný růst – řízené přirůstání nových částí za současné senescence jiných částí, které rostlina nechává „za sebou“. Další pohyby rostlin, které mohou být ovlivněné světlem, jsou vitální pohyby vykonávané živou částí rostliny – lokomoční (taxe) a ohybové (tropizmy a nastie). Tyto pohyby mohou být orientované pozitivně (ve směru nějakého podnětu, např. světla), anebo naopak negativně (od podnětu). Jako taxe označujeme pohyby celých jednotek (jedinců, kolonií, případně organel) z místa na místo, jako tropizmy a nastie jen pohyby jejich částí, přičemž jedinec zůstává na místě. Taxe, včetně **fototaxe** vyvolané světlem, známe především u sinic a řas. Naopak nastie a tropizmy můžeme dobře pozorovat i u vyšších rostlin (Embryophyta). Například **fotonastie**, patrná hlavně u otevírání a zavírání květů, třeba sasanky (která zavírá květy při nedostatku osvětlení), nebo **nyktinastie**, spánkové pohyby vyvolané střídáním dne a noci, třeba u listů akátu nebo šfavele. **Fototropismus** je u vyšších rostlin často způsobený nestejně intenzivním růstem jednotlivých částí pletiv. Různý růst pletiv je z velké části výsledkem působení fytohormonu **auxinu**. Už Charles Darwin se synem během svých pokusů s klíčovými rostlinami popisovali „účinnou látku podporující růst buněk“ (a také odhadli význam světla, na které tato „účinná látka“ reaguje svou koncentrací, jak víme dnes: „*Light exerts*



Obr. 10.7: Absorpce světla různých barev při průchodu vodním sloupcem. Vidíme, že červené světlo je zcela pohlceno již v několika metrech, protože tuto část spektra čistá voda absorbuje nejlépe. Také oranžové světlo nedosahuje ani hloubky 20 metrů. Naopak fialové, zelené a modré paprsky pronikají podstatně hlouběji. Například hloubky 70 metrů dosahuje téměř 70 % modrého světla. Poznamenejme, že se zvyšujícím se obsahem rozpuštěných organických látek roste absorpce světla v modré až fialové části spektra, voda je pak tedy zbarvena do žluta až hněda.

a powerful influence on most vegetable tissues, and there can be no doubt that it generally tends to check their growth“ – Charles Darwin, 1880, *The Power of Movement in Plants*; viz **obr. 10.8**). Vysoké koncentrace auxinu na jedné straně stonku (té vzdálenější od světla) jsou aktivační pro prodlužování buněk a způsobují ohyb rostliny za světlem – fototropizmus.

Auxin je syntetizován dělivými pletivy (meristémy) rostlin a jeho působení závisí na signalizaci prostřednictvím fosforylace receptoru modrého světla fototropinu. Do místa svého působení se auxin dostává transportem s určeným směrem přes aktivní přenašeče, které svým cyklováním v membránách buněk regulují směr toku auxinu, a tím i místa s momentálním auxinovým maximem. Mimo fototropické odpovědi na světlo se auxin zaslouhuje (často za spolupůsobení s jinými fytohormony) o řízení celé řady dalších procesů v průběhu embryogeneze i postembryonálního vývoje – hlavně udržování apikální (vrcholové) dominance, gravitropických pohybů, zakořeňování, diferenciace vodivých pletiv (včetně uspořádání listové žilnatiny), určování adaxiální (horní) a abaxiální (spodní) strany listu, tvorby hlíz a plodů, „kyselého“ (energeticky nenáročného, rychlého) růstu buněk atp. V souvislosti s jeho transportem z buňky do buňky se mluví o podobnosti s neurotransmiterovými přenašeči u živočichů. Je známo, že se uplatňuje již u ruduch (Rhodophyta), některých zelených řas (Chlorophyta), ale detekován byl i u organismů ze skupiny Chromalveolata. O evoluci signalizace auxinem si můžete přečíst například *rámeček 7.C v přípravném textu BiO 2015 – Život je jen náhoda*.



Obr. 10.8: První pokusy s fototropizmem rostlin. Ch. Darwin se synem pozorovali, že pokud rostlinu zbaví její špičky, rostlina pak již nevykazuje fototropizmus. Pokud zakryli apikální část rostliny neprůsvitnou čepičkou, rostlina opět ztratila schopnost fototropizmu. Když je ale špička rostliny zakryta čepičkou průsvitnou, ohýbá se za světlem normálně. Po zakrytí části stonku při zemi (ne na špičce) se rostlina za světlem ohne podobně jako rostlina nezakrytá vůbec (kontrola).

11. OCHRANA PŘED SVĚTLEM U FOTOSYNTETIZUJÍCÍCH ORGANISMŮ

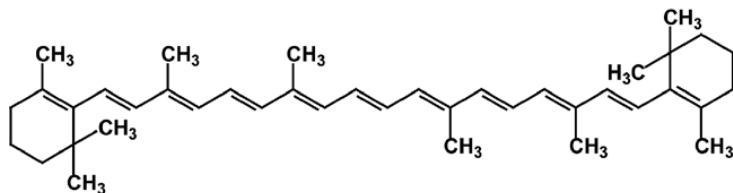
Světlo je sice pro rostliny hlavním zdrojem energie, ale v případě jeho nadbytku může být i škodlivé. Už samotný akt zachytávání světla je rizikem, neboť jen malá část této energie je efektivně využita metabolismem a zbytek se přemění na odpadní teplo. Toho se rostlina musí zbavit, aby se nepřehřála, a dosti se přitom „zapotí“. Ochladzuje se odparem vody z listů, jehož úskalí jsme probírali již v kapitole o C3 a C4 fotosyntéze (viz **kap. 4**).

Na úrovni samotné buňky jsou chloroplasty účinně ochlazovány **cytoplazmatickým prouděním**, kdy cytoplazma i s organelami neustále koluje kortikální vrstvou buňky (prostorem mezi plazmatickou a vakuolární membránou) díky činnosti aktin-myozinového motorového systému a tím se rozptyluje nadbytečné teplo. Chloroplasty mohou pomocí aktinového cytoskeletu po buňce taktéž putovat a při nadměrném ozáření se nahloučit u buněčných přepážek, kde se vzájemně překrývají a zastiňují.

Ještě zásadnější poškození může světlo napáchat vlastnímu fotosyntetickému aparátu. Světelná energie excituje chlorofyl, čímž se uvolní elektrony, které musí být odčerpány reakcemi asimilace oxidu uhličitého. Pokud není možné z důvodu sucha otevřít průduchy a přijímat oxid uhličitý, tok elektronů je blokován a v chloroplastu se hromadí NADPH a excitovaný chlorofyl. Obě látky pak mohou neregulovatelnými reakcemi způsobovat vznik reaktivních forem kyslíku (peroxid, superoxid či singletový kyslík, což je excitovaný kyslík s vysoce reaktivními nespárovanými elektrony). Ty potom mohou nespecifickou oxidací poškodit všechny buněčné komponenty.

Dominantní roli v ochraně chloroplastu mají **karotenoidy**, které jsou tvořeny dlouhými uhlíkatými řetězci s konjugovanými dvojnými vazbami (**obr. 11.1**). Tyto vazby obsahují delokalizované elektrony, které se snadno excitují a mohou efektivně přijímat energii ze světla či rezonančním přenosem od okolních molekul.

Karotenoidy jsou součástí fotosystémů v tylakoidech chloroplastů a plní dvojí roli. Jednak v rámci světlosběrných anténních komplexů absorbují krátkovlnné záření a předávají jeho energii na chlorofyl, který tyto vlnové délky není schopen zachycovat. Ovšem umí zprostředkovávat i opačný proces, kdy v případě, že se

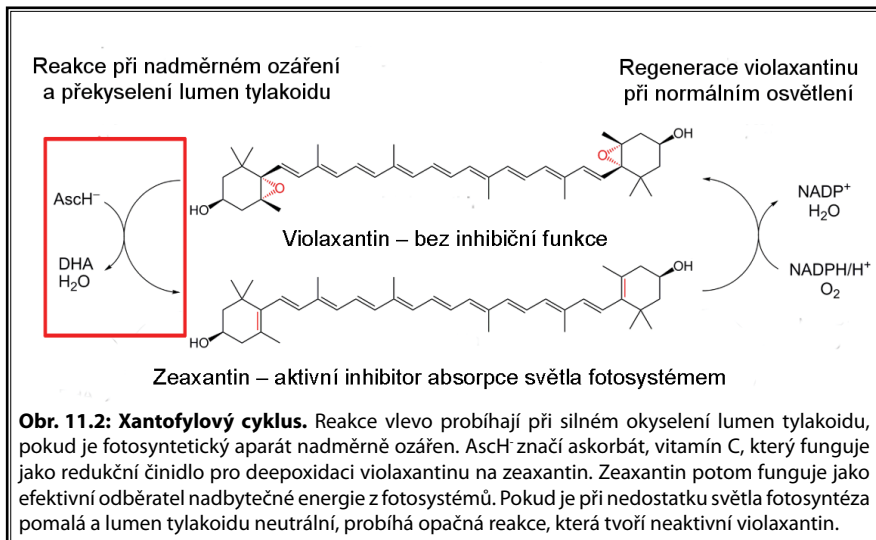


Obr. 11.1: β -karoten, terpenická sloučenina, pro jejíž funkci je klíčový konjugovaný řetězec dvojných vazeb (střídání dvojných a jednoduchých vazeb).

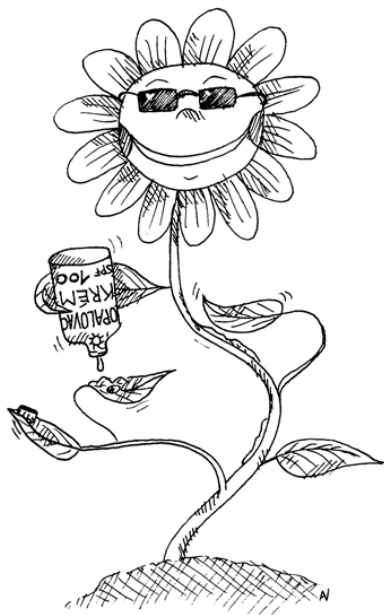
excitovanému chlorofylu nepodařilo předat energii do elektron-transportního řetězce, odebírají od něj tuto energii a přeměňují ji na teplo. Díky tomu nezačne excitovaný chlorofyl neřízeně reagovat s kyslíkem za vzniku singletového kyslíku.

Míra odčerpávání energie z fotosystému je velmi důmyslně regulována **xantofylovým cyklem (obr. 11.2)**, což je posloupnost reakcí, které konvergují violaxantin na zeaxantin. **Zeaxantin** je karotenoid, který funguje jako efektivní odčerpávač energie z chlorofylu, zatímco **violaxantin** tuto schopnost nemá díky epoxidaci jedné dvojně vazby kyslíkem (viz **obr. 11.2**). V temnu, kdy je malý výkon fotosyntézy a obrana před nadměrným ozářením by ji ještě zpomalovala, probíhá konverze zeaxantinu na violaxantin. Naopak při nadbytku světla probíhá opačný proces. Oba procesy jsou regulovány kyselostí lumen tylakoidu, kam se čerpají při fotosyntéze protony. Při nadměrném ozáření a neschopnosti chloroplastu využívat zachycovanou energii se kyselost lumen tylakoidu zvyšuje a to stimuluje produkci zeaxantinu, jež vede k inhibici absorpce světla. Celý proces je tedy ukázkou elegantní **regulace zpětnou vazbou**.

Dalším problémem je zachytávání i vysoce energetického ultrafialového (UV) záření, které taktéž způsobuje tvorbu reaktivních forem kyslíku. Se škodlivostí UV záření se musí potýkat zejména vysokohorské rostliny, neboť ve vyšších nadmořských výškách je ho více (vzhledem k menší vrstvě ochranné atmosféry nad zemským povrchem). Proto u nich můžeme zpravidla pozorovat kupříkladu výraznější **ochlupení** listů, které umožňuje rozptýlit příliš ostré ozáření (něco jako rostlinný slunečník). Jiné mají listy tuhé s tlustou **kutikulou** a voskovou vrstvou (sloužící podobně jako opalovací krém). Mladé listy mohou být také chráněny zvýšeným obsahem **pigmentů**, jako například antokyanů, které také dobře absorbují dopadající záření. Další adaptací mohou být **pohyby listů**, které se mohou dle potřeby natáčet



ke světlu či od světla. To umí například blahovičníky (*Eucalyptus* sp.). Pokud i přes tuto ochranu dojde ke vzniku reaktivních forem kyslíku, brání se rostlina **antioxidanty** (např. vitamín C) a **ochrannými enzymy**. Například superoxid dismutáza převádí agresivní superoxidový anion (O_2^-) na méně agresivní peroxid vodíku a ten kataláza rozkládá na vodu a kyslík. Důležitou vlastností těchto enzymů je, že mají k reaktivním formám kyslíku vyšší afinitu než ostatní složky buňky, tudíž je rozklad rychlejší než případný škodlivý účinek. Podle obsahu ochranných enzymů můžeme poznat, zda-li je rostlina stresována nadbytkem světla. Například pokud rostlinu přeneseme ze stínu na světlo, na které není adaptována, svíjí listy a akumuluje červené pigmenty. Ochranné pigmenty mohou i překrýt přirozenou zelenou barvu rostlin. Například řasa pláštěnka sněžní (*Chlamydomonas nivalis*), která žije na vysokohorských sněžných polích, je temně červená, zatímco její příbuzné z rybníku jsou světle zelené. Je zajímavé, že s **fototoxicitou** nemusí mít problém jen samotní autotrofové, ale i jejich konzumenti (např. perloočky a jiní predátoři řas). Pokud se do jejich útroh dostane světlo, způsobuje excitaci pozřených fotosyntetických pigmentů se všemi škodlivými následky. Proto bývají útroby živočichů zpravidla chráněny proti světlu.



12. OCHRANA PŘED SVĚTLEM U LIDÍ

Jedním z požadavků moderní doby je dobře vypadat. Ideál krásy se značně liší mezi jednotlivými etniky, Evropané mají ale vesměs jasno: základem je opálená pokožka. Rubriky módních časopisů nás ujišťují, že jen takto si její nositel zajistí zdravý a zeštíhlující trendy look. Jak se ale na proces opalování dívat okem nezaujatého biologa? Jaký má světlo vliv na naši pokožku? A jak to je v říši zvířat?

12.1 V hlavní roli melanocyty

Lidská pokožka (epidermis) se skládá z **keratinocytů**, buněk tvořících vrstevnatý dlaždicový epitel. Neustále se obnovují směrem od bazální membrány a na povrchu se odlupují, čímž dochází k jejich plynulé výměně. Epidermis je povrchová vrstva kůže pocházející z vnějšího zárodečného listu, tzv. ektodermu. Jednou z menších populací buněk epidermis jsou **melanocyty**, buňky neuroektodermálního původu. Do pokožky migrují z útvaru zvaného **neurální lišta** poté, co se uvolní při uzavěru neurální trubice během 3. týdne embryonálního vývoje (viz schématický **obr. 12.1**). Pro neurální lištu se také někdy používá označení 4. zárodečný list (po ektodermu, endodermu, mezodermu). Buňky původem z neurální lišty totiž migrují z místa svého vzniku do řady míst po těle embrya a jsou základem mnoha různých buněk. Jsou to například neurony a glie míšních a autonomních ganglií, Schwannovy buňky, buňky dřeně nadledvin a také melanocyty (více se o neurální liště dočtete v *přípravném textu BIO 2015 – Život je jen náhoda*).

Hlavní funkcí melanocytů je tvorba **melaninu**, který pomocí svých výběžků transportují do okolních keratinocytů. Diferencované melanocyty jsou tedy charakterizovány schopností produkce melaninu, který je skladován v **melanozomech** – specializovaných organelách, kde je pigment nahromaděn a transportován buňčnými výběžky.

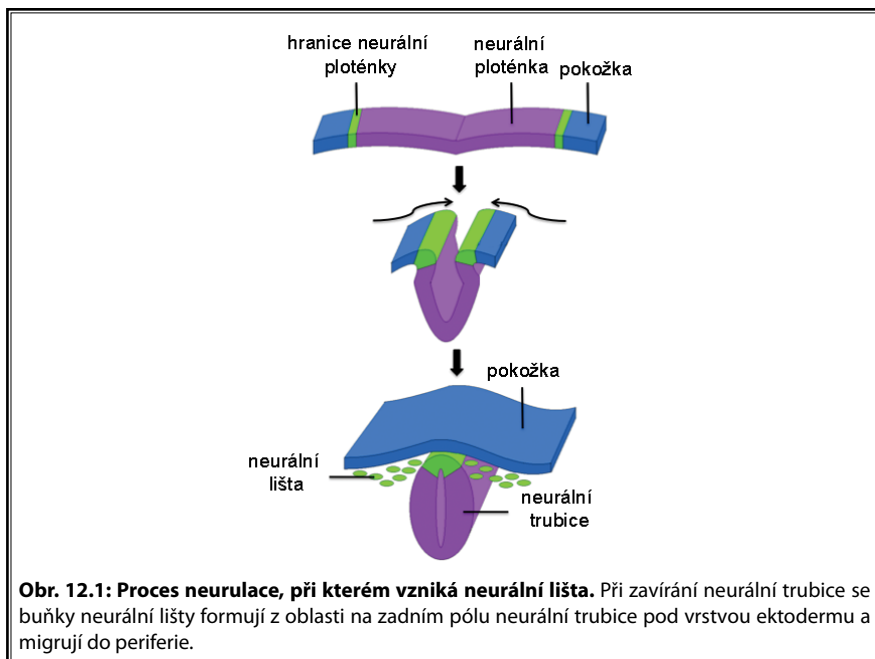
Tento vzhled buněk s četnými výběžky není pro melanocyty jedinečný, ale je důležitý pro jejich funkci. Lidské melanocyty produkují melanozomy a předávají je keratinocytům v reakci na sluneční záření právě pomocí dendritických výběžků. Jeden melanocyt takto zásobuje přibližně 36 keratinocytů. Melanin napomáhá obraně keratinocytů před poškozením DNA UV zářením. Jedná se totiž o molekulu s aromatickým cyklem, která má maximum absorpce světla právě v UV oblasti.

Melanocyty tedy působí zároveň jako továrna i distributor melaninu, keratinocyty ve spodní části epidermis jako příjemci tohoto pigmentu postupující směrem k povrchu již s ochranou proti UV záření. Počet melanocytů závisí na fototypu kůže, rase i na anatomické lokalizaci, tedy místě na těle, nicméně v průměru jich je asi 1 200 na každém čtverečním milimetru kůže. Rasové rozdíly v pigmentaci kůže jsou důsledkem různého počtu, velikosti a způsobu distribuce melanozomů a jejich aktivity v syntéze melaninu. Obsah melaninu je rozdílný nejen mezi různými fototypy a rasami, ale také mezi různými místy na těle jedince.

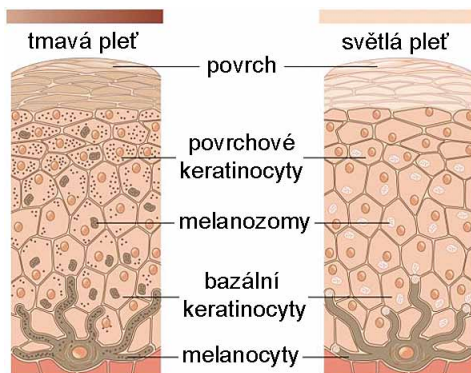
Pro bezchybnou syntézu a následnou distribuci melaninu jsou nezbytné přesně regulované děje. V první řadě se jedná o vývoj prekurzorových buněk

– **melanoblastů**, které migrují během vývoje zárodku nejen do epidermis, ale i do budoucí škůry (dermis), vlasových kořínků, cévnatky oka (uvea), do měkkých plen mozkových a do speciální struktury ve vnitřním uchu zvané *stria vascularis*, kde dokonce dědičná nepřítomnost melanocytů způsobuje ztrátu sluchu. Dalším krokem je zrání melanoblastů v melanocyty. Potom, co melanoblasty domigrují do cílové struktury, během šestého měsíce embryonálního života zrají a začínají produkovat melanin v melanosomech. Potřebná strukturální a enzymatická výbava pro tvorbu melaninu je do melanosomů transportována z Golgiho aparátu. Produkce melaninu probíhá z aminokyseliny tyrozinu enzymatickou kaskádou, kterou zajišťuje několik nezbytných enzymů včetně **tyrozinázy**, jejíž snížená dostupnost je nejčastějším faktorem limitujícím syntézu. Melanocyty s nízkým obsahem melaninu produkují enzym tyrozinázu pomaleji a rozkládají ji rychleji než melanocyty s vysokým obsahem melaninu.

Rozlišujeme více druhů melaninu. Nejčastější je **eumelanin**, který propůjčuje vlasům, očím i kůži hnědou barvu a funguje i jako ochrana před UV zářením. Naproti tomu **feomelanin** je pigment obsažený nejvíce například v zrzavých vlasech a nemá tak dobrou ochrannou funkci jako eumelanin. Třetím typem je tzv. **neuro-melanin**, který se nachází v některých částech mozku. Mozek sice před UV zářením nechrání, ale jeho nepřítomnost v této oblasti může vyústit v různé neurologické poruchy.



Obr. 12.1: Proces neurulace, při kterém vzniká neurální lišta. Při zavírání neurální trubice se buňky neurální lišty formují z oblasti na zadním pólu neurální trubice pod vrstvou ektodermu a migrují do periferie.



Obr. 12.2: Vrstva pokožky s keratinocyty a melanocytem v bazální vrstvě produkujícím a distribuujícím melaninové váčky do periferie.

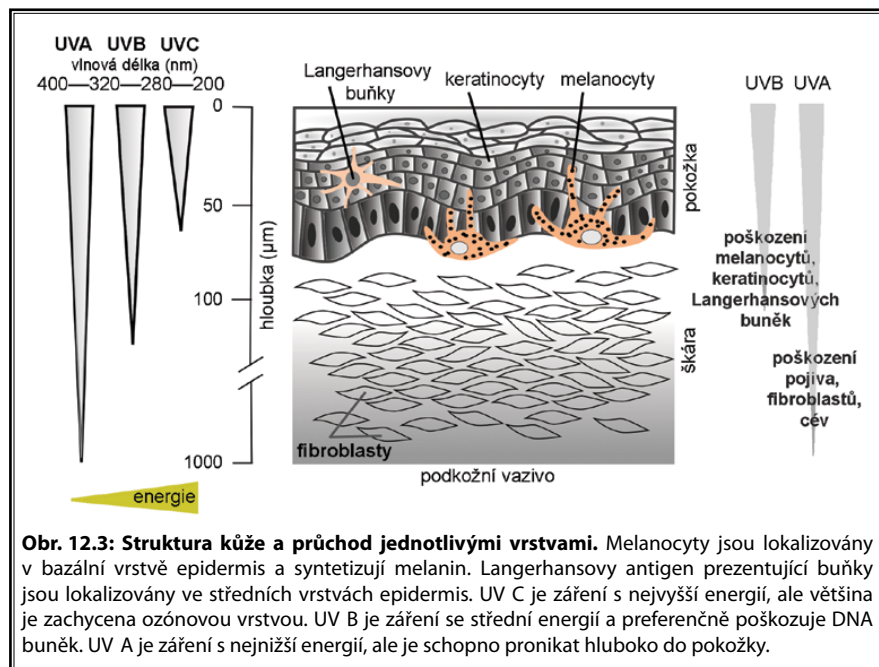
Za normálních okolností reagují melanocyty syntézou melaninu na UV záření dopadající na pokožku. UV záření navíc mění napětí na membráně melanocytů a aktivuje signalizační dráhy vedoucí ke zvýšení exprese proteinů potřebných k opravě DNA a zapříčiní lepší přežívání melanocytů, které jsou také následně odolnější vůči **proapoptotickým signálům**, tedy takzvaným signálům smrti (apoptóza je programovaná buněčná smrt – více o ní se dočtete v *přípravném textu BiO 2008 – Smrt jako součást života*). Tento mechanismus vede ke zvýšení množství ochranného pigmentu předávaného keratinocytům, který zvýší odolnost pokožky vůči škodlivému vlivu UV záření. Snížení poškození DNA buněk epidermis efektivnější ochranou před UV zářením může být jedním z důvodů pro menší výskyt kožních nádorů u lidí s tmavou pleť. Na druhé straně existují hypotézy, které tvrdí, že určitá necitlivost k proapoptotickým signálům může usnadnit maligní transformaci, tedy přeměnu normální buňky v buňku nádorovou, a dát vznik **melanomu**, velmi nebezpečnému nádoru pocházejícímu právě z melanocytů. Tyto poznatky naznačují, že melanocyty by měly být ve své proliferaci a aktivitě pečlivě regulovány a porušení těchto rovnovážných mechanismů by mohlo hrát jednu ze zásadních rolí ve vývoji nádorů.

12.2 Poruchy pigmentace

Velmi zajímavým fenoménem především asijské kultury je tzv. bělení kůže. V honbě za co nejbělejší pokožkou kontrastující se snahou Evropanů si mnoho Asiatů pomocí různých chemických látek zesvětluje barvu své pokožky snižováním koncentrace melaninu na viditelných částech těla. Většina zesvětlovačů blokuje činnost důležitého enzymu – **tyrozinázy**, jehož činnost je při výrobě melaninu limitující. Látky využívající tento mechanismus nepředstavují vysoké riziko pro jejich uživatele, ale jejich efekt se projeví až po nějaké době používání a obvykle není nijak významný. Nejčastěji se jedná o deriváty hydrochinonu. Další skupina používaných látek je

poměrně různorodá a patří sem obecně přípravky, které ničí buňky, v nichž se melanin střeží. Používají se například při kosmetické úpravě vady zvané **vitiligo**, kdy se na normálně pigmentované kůži objevují světlé skvrny bez pigmentu. Nejčastěji se ve formě krému aplikuje monobenzon, látka odvozená od fenolu způsobující vylučování melaninu z melanocytů a často i destrukci melanocytů a následnou trvalou ztrátu pigmentace v zasažených místech. Mechanizmem je indukce (podnícení) autoimunní odpovědi T-lymfocytů proti melanocytům a vlastně vnějšími vlivy rozšířené vitiligo. Skvrny tedy při této léčbě nejsou tak nápadné a zesvětlená je celá plocha pokožky, kde je aplikován monobenzon.

Albinismus je vzácná autozomálně recesivní choroba (pro její vznik jsou třeba dvě alely nesoucí určitou mutaci). Jedná se o poruchu metabolismu způsobenou špatnou funkcí enzymu tyrozinázy, o kterém zde již byla řeč jako o zásadním enzymu v produkci melaninu. Důsledkem je světlá barva vlasů, chlupů a kůže. Oči mají často červenou barvu, což je způsobené tím, že v duhovce bez pigmentu prosvítají vlásčičky a větší krevní cévy. Proto je duhovka růžová až červená. Některé z mutací způsobí úplné chybění tyrozinázové aktivity, jiné ji pouze sníží. Nejčastěji je porušena funkce strukturálního genu pro takzvaný protein P – transmembránovou bílkovinu transportující tyrozin na membráně melanosomů. Albíni ve zvířecí říši byli v minulosti poměrně vysoce ceněni, každý lovec například toužil alespoň zahlédnout legendárního bílého jelena. Takto postižení jedinci to ale ve skutečnosti nemají jednoduché; ve zvířecí říši se albíni obvykle ve svém přirozeném habitatu



Obr. 12.3: Struktura kůže a průchod jednotlivými vrstvami. Melanocyty jsou lokalizovány v bazální vrstvě epidermis a syntetizují melanin. Langerhansovy antigen prezentující buňky jsou lokalizovány ve středních vrstvách epidermis. UV C je záření s nejvyšší energií, ale většina je zachycena ozónovou vrstvou. UV B je záření se střední energií a preferenčně poškozuje DNA buněk. UV A je záření s nejnižší energií, ale je schopno pronikat hluboko do pokožky.

neschovají a jsou příslušníky svého druhu zavrhováni. Ač se tomu nechce věřit, podobné zkušenosti mívají i albíni afrického původu, které jejich okolí přijme mezi sebe pouze zcela zřídka a není dokonce výjimečné, že díky různým pověrám se takoví jedinci obětují k čarodějným účelům místního šamana. I v Evropě se nicméně albíni potýkají s rychlejším stárnutím kůže, vysokou citlivostí na UV záření a z toho plynoucím enormním rizikem vzniku kožních nádorů.

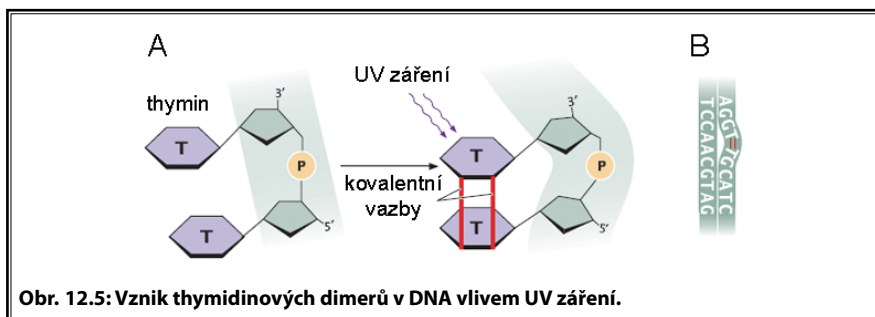
Další dědičnou poruchou pigmentace je velmi zajímavý **Waardenburgův syndrom** s autozomálně dominantní dědičností (stačí přítomnost jedné mutované alely v daném genu, který neleží na pohlavních chromozomech). Je charakterizován abnormálním rozložením melanocytů během embryonálního vývoje ústíci ve viditelné okrsky chybění pigmentace, podobně jako u výše uvedeného vitiliga, mechanismus je ale zcela odlišný. Popisovaný syndrom má několik forem. Některé z nich jsou charakteristické netradiční pigmentací duhovky nazývané heterochromie, kdy má každé oko jinou barvu. Přibližně jeden z pěti pacientů je také postižen hluchotou (jak bylo řečeno dříve, i ve vnitřním uchu se nachází melanocyty, jejichž nepřítomnost může být v určitých případech zásadní pro ztrátu sluchu).

12.3 Účinky ultrafialového záření

Záření UV, které dopadne na povrch Země, má na živé organizmy především **mutagenní účinky**. Jeho energie je schopná rozkládat nebo narušovat bílkoviny nebo jiné životně důležité organické sloučeniny s vážnými následky pro metabolismus postiženého jedince. Toto UV záření mělo na život na Zemi vliv samozřejmě i v minulosti, předpokládá se dokonce, že se podílelo na jeho vzniku. Podle moderních modelů evoluce je vznik a vývoj prvotních proteinů a enzymů připisován právě existenci UV záření. Záření způsobuje, že sousední páry thyminu v jednom řetězci DNA se mohou spojit kovalentní vazbou (viz **obr. 12.5**) a tím narušit strukturu vlákna, které pak replikační enzymy nedokáží zkopírovat. Mutace jsou následně způsobeny opravnými mechanismy, které tyto dimery odstraňují, nebo



Obr. 12.4: Rozsáhlé vitiligo.



Obr. 12.5: Vznik thymidinových dimerů v DNA vlivem UV záření.

alternativními polymerázami, které jsou schopné se přes dimery pročíst; oba tyto procesy jsou ale značně chybové a konečným důsledkem může být selhání přenosu genetické informace a smrt buňky. První prokaryotické organizmy, které se přibližovaly hladině prehistorických oceánů před tím, než byla zformována ozónová vrstva blokující většinu UV záření, neustále hynuly. Těch několik málo přeživších si vytvořilo enzymy, které přepracovaly a rozbily kovalentní vazby mezi molekulami thyminu (tzv. *excision repair enzymes* – enzymy detekující a opravující nepravdivosti v dvoušroubovici), což jim umožnilo osídlit sluncem zalité vrstvy vody.

U lidí má UV záření (a především UV B záření) kromě mutagenních účinků popsaných výše i **účinky imunosupresivní** – je schopno ničit Langerhansovy buňky zodpovědné za imunitní odpověď kůže. Působení UV B tedy vede ke vzniku nádoru kůže. Zároveň záření proniká do pokožky (epidermis) způsobuje pozdní zhnědnutí kůže.

Zajímavé je, že jakkoli se účinků UV záření můžeme bát, má na naše tělo i značně pozitivní vliv. UV A (320–400 nm) umožňuje totiž vznik **vitamínu D**. Tento v tucích rozpustný vitamín zahrnuje několik kalciferolů. V kůži vzniká cholekalciferol, tzv. D3 z dehydrocholesterolu, který se pak musí ještě dále aktivovat dvojitou hydroxylací nejprve v játrech a potom v ledvinách, kde z něj konečně vzniká biologicky aktivní kalcitriol. Zásadní a dobře popsaná je jeho role především v rovnováze sloučenin vápníku a fosforu. Kalcitriol zvyšuje vstřebávání vápenatých kationtů ve střevě. V krvi je poté připraveno v pohotovosti větší množství těchto kationtů, které se pak mohou ukládat ve větším množství do kostí. Kalcitriol zároveň zvyšuje reabsorpci (zpětné vstřebávání z primární moči) fosfátu v ledvinových nefronech. Při nedostatku vitamínu D se vápník nedostatečně usazuje do nově tvořených kostí a ty se deformují. U dětí, kterým se kosti ještě vyvíjejí, vzniká při tomto nedostatku **křivice** (rachitis). Název je velmi příznačný, jelikož organická složka kosti je při nedostatku minerálních látek deformovatelná a kosti se prohýbají a krom charakteristické morfologie i bolí a ztrácí svou podpůrnou funkci. Analogií u dospělých je takzvaná **osteomalacie**, která vede v menší míře k podobnému klinickému obrazu. V poslední době se ukazuje, že receptory pro vitamín D se v lidském těle nacházejí téměř ve všech tkáních, jeho role je tedy pravděpodobně ještě o mnoho komplexnější, než se nám vůbec snilo.

13. VÝROBA SVĚTLA – BIOLUMINISCENCE

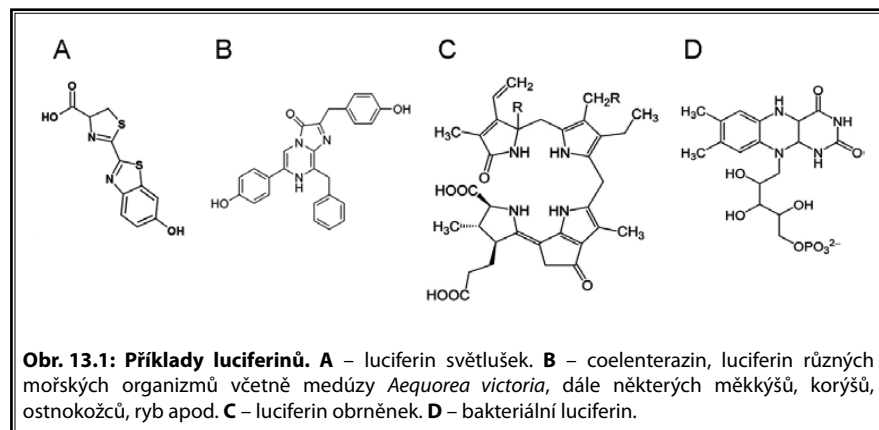
V prostředí bez světla je ke komunikaci často používán zvuk. Některé organizmy však v evoluci sáhly jinam a vyvinula se u nich schopnost produkovat světlo – **bioluminiscence**.

Uvádíme-li způsoby, jakými si umělé světlo zajišťuje člověk, zjistíme, že takovéto způsoby produkce světla obvykle nejsou u ostatních organismů možné. Většinou totiž ke svícení používáme různé druhy hoření či produkujeme světlo pomocí silných elektrických výbojů, což jsou procesy, které z logických důvodů nemohou v živém těle organismu výrobu světla zajišťovat. Organismy tedy potřebují světlo vyrábět za pomoci chemických reakcí, při kterých bude vznikat jen minimum tepla. Takovéto „chemické světlo“ dovede využívat i člověk. Příkladem mohou být „luminescentní trubičky“, které nacházejí své uplatnění například při rybaření nebo na diskotékách. V plastové trubičce naplněné kapalinou (např. bis(2,4-dinitrofenol) oxalátem) se nachází skleněná trubička s jinou kapalinou (obvykle oxidačním činidlem, např. peroxidem vodíku). Zlomením skleněné trubičky uvnitř dojde ke smísení obou kapalin a k chemické reakci, při které vzniká studené světlo. Podstatou bioluminiscence u organismů je také velmi často právě oxidace určité látky za katalýzy určitým enzymem a zpracování molekuly ATP, obvykle ještě za přítomnosti iontů (např. hořečnatých nebo vápenatých). Z určitého pohledu je bioluminiscence jakýmsi opakem fotosyntézy v tom smyslu, že za oxidace příslušného substrátu a zpracování ATP vzniká světlo. Protože bioluminiscence vznikla u mnoha linií organismů zcela nezávisle, i látky, které slouží jako oxidační substrát, jsou velmi rozmanité (na **obr. 13.1** najdete zakreslené molekuly některých z nich). Stejně tak jsou rozmanité i příslušné enzymy. Obecně však oxidační substráty, které se uplatňují při světélkování, nazýváme **luciferiny**. Enzymy, které katalyzují jejich oxidaci, se pak obecně nazývají **luciferázy**. Většina energie uvolněné při oxidaci luciferinu (uvádí se až 96 %) se uvolní v podobě světla. V podobě rozmanitých luciferinů a luciferáz tak mnoho linií organismů nezávisle na sobě v evoluci získalo velmi efektivní způsob produkce světla.

Schopnost světélkování nalezneme u mnoha skupin organismů. Vyskytuje se u bakterií, mnoha skupin živočichů, některých skupin hub a také u některých protist. Je zajímavé, že není znám ani jeden příklad přirozené bioluminiscence u rostlin. Jedním z projevů rostlin, které bioluminiscenci alespoň připomínají, je „světélkování“ mechu dřívovičniku zpeřeného (*Schistostega pennata*). Tento mech roste na tmavých místech, jako jsou například skalní škvíry. V prvokličích tohoto mechu jsou podivné velké buňky, které se dovedou chovat jako čočky a efektivně „lapat“ co nejvíce světla, které do temného místa dopadne. Zelené světlo, které není pro fotosyntézu využitelné, pak prvokličky odrážejí ve formě jasných zelených odlesků, což vytváří dojem, že mech světélkuje. Pravá bioluminiscence, kdy by docházelo ke skutečné produkci světla za spotřeby energie, však u rostlin přirozeně nevznikla (samozřejmě je však možné vytvořit třeba zeleně svítící tabák v laboratoři).

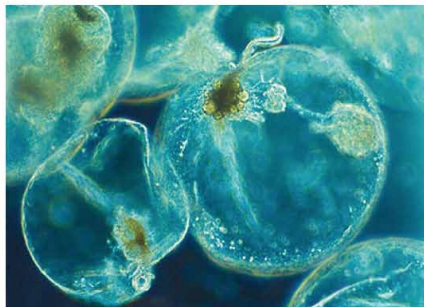
Mezi bakteriemi najdeme hned několik bioluminiscenčních linií. Za bioluminiscenci zde odpovídá transkripce několika genů. V bakteriálním genomu, který je kruhovitý, jsou geny uspořádány jeden za druhým a různé úseky bakteriální DNA, obsahující několik genů za sebou, se pak transkribují společně. Těmto skupinám říkáme **operony**. Za bioluminiscenci je u bakterií zodpovědný právě jeden takový operon – operon *lux*. Protože samotná buňka nedovede vyprodukovat dostatek světla na to, aby byla její bioluminiscence pozorovatelná, hodí se bakteriím regulovat transkripci operonu *lux* tak, aby se spouštěla pouze v situaci velké koncentrace bakterií. Bioluminiscence je totiž energeticky velmi náročná a investovat do ní v případě, že by světlo bylo pro okolí málo viditelné či zcela neviditelné, by bylo značné plýtvání. O množství stejných bakterií ve svém okolí se bakterie dozvědí mechanismem **quorum sensing**. Při tomto procesu bakterie vypouští do okolí signální molekuly, které když jsou zachyceny jinou buňkou stejného druhu, přimějí tuto buňku začít je rovněž produkovat. Buňka se tak dozví o koncentraci buněk svého druhu v okolí jednoduše na základě toho, kolik signálních molekul se v jejím okolí objeví. (Více o quorum sensingu si můžete přečíst v *přípravném textu BiO 2013 – Komunikace*). Transkripce operonu *lux* je tedy regulována mechanismem quorum sensing a spouští se jen ve vysokých koncentracích bakteriálních buněk. S bioluminiscenčními bakteriemi se v přírodě nejčastěji setkáme v momentě, kdy žijí v mutualistickém vztahu s jiným organismem v jeho světlo produkujících orgánech – **fotoforech**, kde se o bioluminiscenci starají. Mezi takovéto bakterie patří například druh *Aliivibrio fischeri*, který najdeme ve fotoforech řady druhů ryb a hlavonožců. Do fotoforů se bakterie dostávají z okolní vody, kde žijí volně jako nanoplankton. Mechanismus quorum sensingu tak můžeme pozorovat v praxi – v malých koncentracích ve volné vodě k bioluminiscenci nedochází, kdežto při akumulaci buněk ve fotoforu ano.

Bioluminiscence jsou schopna i některá jednobuněčná eukaryota. Známý příklad bioluminiscence u protistních organismů představuje světélkování obrněnek (Dinoflagellata). Tyto organismy patří k nejvýznamnějším složkám mořského



Obr. 13.1: Příklady luciferinů. A – luciferin světlušek. **B** – coelenterazin, luciferin různých mořských organismů včetně medúzy *Aequorea victoria*, dále některých měkkýšů, korýšů, ostnokožců, ryb apod. **C** – luciferin obrněnek. **D** – bakteriální luciferin.

A



B



C



D



Obr. 13.2: Příklady bioluminiscenčních organismů. A – obrněnka *Noctiluca scintillans*. **B** – světluška větší (*Lampyris noctiluca*). **C** – ďas mořský (*Lophius piscatorius*). **D** – medúza *Aequorea victoria*.

nanoplanktonu (způsobují také tzv. rudé přílivy – *red tides*). Bioluminiscence je známa například u rodu *Noctiluca*, existují však i jiní světélkující zástupci. Obrněnky rodu *Noctiluca* se od většiny ostatních poměrně značně morfologicky odlišují. Mají obrovské, vakovité buňky a ztratily pevnou schránku (théku), která u většiny ostatních obrněnek slouží jako zpevňující obal buňky, a její přítomnost dala celé skupině název. V buňkách se nacházejí specifické útvary zvané **scyntilony**, které nesou luciferin i luciferázu. Molekula luciferinu obrněnek (**obr. 13.1C**) na první pohled upoutá zbytkem tetrapyrrolového kruhu, který nám prozrazuje, že tento luciferin vznikl přeměnou chlorofylu. Samotná bioluminiscence je u obrněnek aktivována mechanickým podrážděním a dochází k ní výhradně v noci. Budete-li se koupat v místech, kde jsou obrněnky přítomny, spatříte je ve svém okolí ve formě krátkých, jasných záblesků modrého světla. Bioluminiscenci obrněnek může při větších populačních hustotách vyvolat i vlnobití. Výjimečně se takto mohou rozzářit i obrovské plochy moře označované jako „*milky sea*“. Jistě jste již na zpravodajských serverech zaznamenali zprávu, že se někde na světě „pláž rozzářila modrofialovým světlem“. Světélkující vodní květ obrněnek totiž pro svou nápadnost bývají častým objektem zájmu fotografů a novinářů.

Otázkou je, k čemu obrněnkám schopnost bioluminiscence slouží. Jako nejpravděpodobnější se jeví vysvětlení tohoto jevu jako způsobu obrany obrněnek před predátory, resp. filtrátory planktonu. Ryba, která v noci proplouvá vodou a požírá plankton, je podrážděnými obrněnkami jasně osvětlena, čímž se zvyšuje pravděpodobnost, že si jí všimne nějaký predátor, který ji sežere, a obrněnky tak budou uchráněny dalšího filtrování.

Velmi zvláštním fenoménem, který dosud nebyl plně vysvětlen, je bioluminiscence hub. Až na jedinou známou výjimku ji najdeme výhradně u hub stopkovýtrusých (Basidiomycota) v řádu Agaricales a většina bioluminiscenčních zástupců se vyskytuje v tropických deštných lesích. Bioluminiscence jsou schopny obvykle volné hyfy i plodnice. Po chemické stránce dosud podstata bioluminiscence hub nebyla plně popsána. Je však známo, že je od ostatních typů bioluminiscence značně odlišná. Výchozí látkou je opět určitý luciferin, který je však nejprve enzymaticky redukován a následně pak teprve oxidován luciferázou za vzniku slabého zelenomodrého světla. Funkce bioluminiscence je u hub neznámá. Spekuluje se, že by slabé světlo mohlo v tmavém nočním lese lákat nejrůznější živočichy, aby plodnici okusovali a napomáhali tak šíření spor. Zajímavostí je skutečnost, že bioluminiscenční houby najdeme i u nás, například některé helmovky (*Mycena* sp.). Slabé bioluminiscence je schopna i václavka (*Armillaria mellea*).

Nejvíce bioluminiscenčních organizmů najdeme mezi živočichy, kde se také setkáme s největší rozmanitostí strategií, s jakými je bioluminiscence využívána. Může se například hodit predátorům, kteří si ve tmě chtějí posvítit na svou kořist. V takové situaci se setkávají s problémem – kořist totiž světlo samozřejmě ihned zpozoruje a predátor by si ji tak mohl vyplašit. Některé mořské ryby (např. pestrosvítivci rodu *Malacosteus*) tak používají pro osvětlení kořisti červené světlo, které řada živočichů nevidí. Navíc výborně poslouží pro osvětlení mnoha živočichů temných mořských hlubin, protože bývají často červeně zbarveni (o důvodech, proč tomu tak je, se více dočtete v **kap. 14**). Stejným způsobem si k lovu červeným světlem přisvěcují i larvy brouků rodu *Phrixothrix* z americké čeledi *Phengodidae*. Použití červeného světla, které živočichy neplaší, je výhodné i pro noční pozorování v terénu.

Svícení však nemusí být při lovu použito jen jako způsob, jak kořist efektivněji vyhledat. Je možné ho použít rovnou k jejímu nalákání. Velmi známým příkladem této strategie jsou nejrůznější hlubinné ryby, například ďas mořský (*Lophius piscatorius*), ale i řada dalších podobných druhů z řádu ďasů (Lophiiformes). Ďasi mají na hlavě speciální podlouhlý výběžek, na jehož konci se nachází fotofor. Vlastní bioluminiscence však ďasi schopni nejsou – výrobu světla zajišťují symbiotické bakterie uvnitř fotoforu. Ďasi se vyskytují na mořském dně a kořist lákají tak, že svítícím výběžkem třepou a mávají ve tmě. Menší živočichové jsou atraktivním pohybujícím se světlem přilákáni a ďasi je následně sežerou. Dalším zajímavým příkladem lákání kořisti na světelný zdroj u živočichů je novozélandská bedlobytka *Arachnocampa luminosa*. Larvy tohoto dvoukřídlého hmyzu žijí ve velkých počtech přilepeny na

stropch jeskyní či v temných škvírách a vydávají intenzivní modré světlo. Kolem sebe si tkají hnízdo z hedvábných vláken, z kterého visí směrem k zemi řada volných vláken, pokrytých kapkami lepkavého sekretu. Létavý hmyz, který náhodou vletí do jeskyně, je zmaten, protože strop jeskyně, osvětlený množstvím malých modrých světel, připomíná noční oblohu. Hmyz je světlem přilákan, a když přiletí blíže, zachytí se do lepkavých vláken, aby byl následně larvou bedlobytky pozřen i s lepkavým vláknem, do kterého se zachytil. Takto osvětlené jeskyně jsou úchvatnou podívanou a oblíbenou destinací turistů. Světlo používají k lákání kořisti i žebernatky (Ctenophora) a mnozí žahavci (Cnidaria), především medúzy. O bioluminiscenci medúz (a jejím významu pro biologii) se více dozvíte v **rámečku 13.A**.

Světlo jako lákadlo lze použít i pro nalákání jedinců vlastního druhu za účelem páření. Tento způsob využití bioluminiscence všichni velmi dobře znáte z teplých jarních večerů, při kterých lze pozorovat světlušky (Lampyridae). Z našich nejběžnějších druhů lze jmenovat světlušku větší (*Lampyrus noctiluca*) a světlušku menší (*Lamprorhiza splendidula*). Za teplých nocí létají samci světlušek krajinou, svítí a snaží se vyhledat samičky. Ty jsou bezkřídlé a zpravidla sedí v trávě, kde velmi intenzivně světélkují, aby samce nalákaly. Mezi samci a samicemi světlušek mohou existovat i relativně složité systémy komunikačních signálů. Pokud se létající samci světlušek cítí ohroženi, světlo zhasínají, aby nebyli tak nápadní. Opačnou strategii volí larvy světlušek – ty jsou bioluminiscence rovněž schopny, ale uchylují se k ní naopak, když jsou v ohrožení, aby nepříteli vyděsily. K zajímavé strategii se uchýlily americké světlušky rodu *Photuris*. Dovedou totiž napodobovat bioluminiscenci samic jiných druhů světlušek a přilákané samečky následně žerou. Pokud samičky těchto světlušek chtějí svou bioluminiscenci použít k lákání samečků vlastního druhu, dovedou bioluminiscenci změnit.

Běžnou funkcí bioluminiscence u živočichů je též obrana nebo mimikry. Velice zajímavě se k bioluminiscenčním mimikry uchylují někteří mořští živočichové, například oliheň *Watasenia scintillans*. Na spodní straně svého těla disponuje fotofory, které produkují slabé modrofialové světlo. Význam mimikry spočívá ve snaze splynout s pozadím při pohledu zespodu směrem k hladině. I do hloubek, kde je věčná tma, totiž od hladiny pronikají zbytky světla, a to nejkratší vlnové délky, tedy světlo modré a fialové, a také ultrafialové záření, které má vlnovou délku kratší než viditelné světlo. V těchto zbytcích světla může predátor, hledící zespodu, zpozorovat stín plovoucí olihně. Modravá bioluminiscence však olihni pomůže rozpoznatelnost stínu výrazně snížit. Stejnou strategii využívají i mnohé ryby. Žabohlavec svítivý (*Porichthys notatus*) pak zvolil pozoruhodnou analogickou strategii. Tato ryba není hlubokomořská, nýbrž noční. Přes den se skrývá zahrabána v písku, zatímco v noci aktivuje, pluje nade dnem a vyhledává si potravu. Aby sama nebyla sežrána predátorem, rozzáří za jasných nocí své fotofory na povrchu těla, čímž splyne se světlým pískem, který se leskne ve svitu měsíce. Za zmínku stojí i fakt, že žabohlavci mají jedny z nejdůmyslnějších fotoforů. Ty připomínají jakýsi analog komorového oka, jen jsou uzpůsobeny k opačnému účelu – nikoliv příjmu,

nýbrž vyzařování světla. Obsahují tzv. **fotocyty** – vlastní bioluminiscenční buňky, reflexní vrstvu, která světlo odráží směrem ven, a dokonce i čočku, která se stará o jeho správný lom. Za zmínku též stojí, že žabohlavec si nedovede sám produkovat luciferin, ale „krade“ ho drobným bioluminiscenčním korýšům. Poté, co je sežere, dovede jejich chemický bioluminiscenční aparát dopravit do fotoforů a využívat. Je prokázáno, že žabohlavci, kteří bioluminiscenční korýše nežerou, nejsou bioluminiscence schopni, přestože mají vyvinuty fotofory.

Použití bioluminiscence jako obranné reakce jsme si již představili u obrněnek, mezi živočichy je však tato strategie rovněž běžná a vyvinula se do řady obskurních forem. Podivuhodným příkladem antipredačního chování bioluminiscenčních živočichů je strategie hlubokomořského mnohoštětinatého kroužkovce *Swima*

13.A Zelený fluorescenční protein. Když se na přelomu šedesátých a sedmdesátých let snažil Japonec Osamu Šimomura vysvětlit podstatu bioluminiscence medúzy *Aequorea victoria*, těžko by si kdokoliv pomyslel, že tím položí jeden ze základních kamenů moderních metod buněčné biologie. Šimomura zjistil, že v bioluminiscenci medúzy se uplatňují dva proteiny. Jeden z nich se dnes nazývá aequorin a svou funkci je to luciferáza, která vytváří komplex s luciferinem – molekulou coelenterazinu (**obr. 13.1B**). Je-li tento **fotoprotein** (což je obecné označení pro komplexní sloučeniny luciferázy a luciferinu) vystaven působení vápenatých kationtů, dochází k chemické reakci, jejímž výsledkem je modré světlo. Druhý protein, který Šimomura z medúzy izoloval, už se jako luciferáza nechová, ukázalo se však, že má velmi zajímavou vlastnost – je-li vystaven modrému světlu, zeleně fluoreskuje. Šimomurův objev zůstal dlouho bez aplikace, až si ho povšimli počátkem devadesátých let buněční biologové. Gen pro GFP, jak byl protein nazván (název je zkratkou anglického *green fluorescent protein*, česky tedy zelený fluorescenční protein), se podařilo izolovat a uměle včlenit do genomu bakterií na kultivačním médiu. V současnosti je vnášení sekvence pro GFP do genomu buňky naprosto běžným standardem v biologii a zároveň jedním z nejrozšířenějších příkladů genetické modifikace organismů. Přidáním sekvence GFP k sekvenci jiného genu, který kóduje určitý protein, získáme protein s funkcí fluorescence a pod modrým světlem ve fluorescenčním mikroskopu následně můžeme v buňce sledovat, jak se chová. Stejně tak lze pomocí GFP měřit míru transkripce či exprese genu – čím více fluorescenčního produktu a tím i fluorescenčního signálu, tím větší míru transkripce či exprese zaznamenáváme. Později byly z dalších organismů izolovány i další proteiny s podobnou funkcí (např. červený fluorescenční protein RFP), které nacházejí stejné využití jako GFP. Sám GFP byl navíc modifikován do mnoha variant s různými barevnými signály, aby mohlo být v jedné buňce různými barevnými markery (značkami) sledováno více jevů najednou. V technologii proteinového inženýrství stačí pro změnu spektrálních vlastností proteinu pouze mírné změny v sekvenci aminokyselin chromoforové části proteinu. Zároveň byl GFP modifikován tak, aby byl jeho fluorescenční signál silnější, než je tomu u „divoké“ varianty. Extrémem v použití GFP jsou rovnou celé uměle světélkující organismy, například prasata nebo myši, ale i rybičky dánío pruhované (*Danio rerio*) a další druhy akvarijních ryb, které lze v zahraničí koupit pod obchodním názvem GloFish. V ČR je jejich prodej a chov zakázán, neboť se jedná o neschválené geneticky modifikované organismy.

bombiviridis. Tento druh žije pelagicky – plave volně ve vodním sloupci. Je-li napaden, dovede ze svého těla oddělit jednotlivé žábry a aktivovat v nich bioluminiscenci. Odhazuje je tak od těla jako jakési bioluminiscenční „bombičky“, na což poukazuje i jeho druhové jméno. Odhazování žaber ho nijak neohrožuje – vzhledem k množství žaber mu jich vždy zůstane dost pro dýchání. Zatímco se predátor zabývá zářícími odhozenými kousky, může kroužkovec nepozorovaně zmizet. Podobně se dovede chovat i krakatice *Octopoteuthis deletron*, která je schopna odhazování svých bioluminiscenčních ramen.

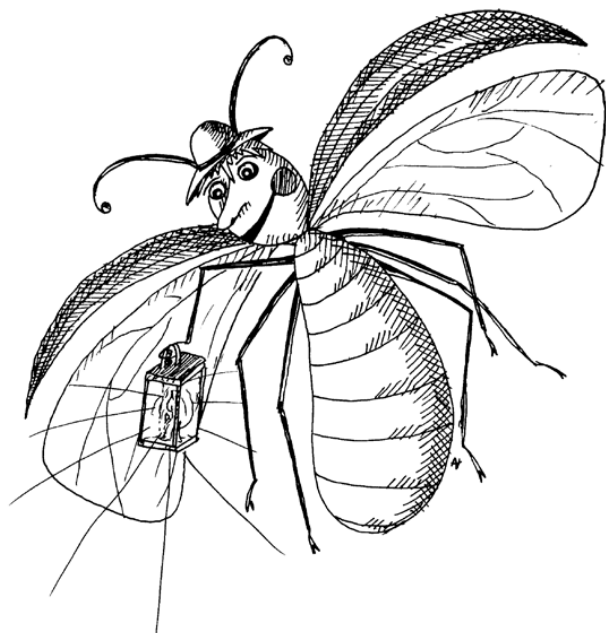
13.B: Svítilka. Ve vlastním textu o bioluminiscenčních organizmech jsme se záměrně vyhnuli českému pojmu svítilka, je však pravděpodobné, že se s ním v jiných pramenech setkáte. Název svítilka se totiž může vázat hned k několika organismům, z nichž ne všechny jsou schopny bioluminiscence. Nejčastěji se s pojmem svítilka setkáme v souvislosti s velkými tropickými křísy z čeledi *Fulgoridae*, především pak se zástupci neotropického rodu *Fulgora* či indomalajského rodu *Pyrops*. Tito křísi disponují na hlavě velkým výrůstkem, který pravděpodobně slouží ke zmatení predátora. Ten ve snaze ukousnout křísovi hlavu ukousne konec hlavové části, ovšem zakousne se pouze do excesivní struktury a křísi bez problému přežije. Název svítilka (stejně jako vědecké názvy *Fulgora laternaria* nebo *Pyrops*) je ale zavádějící, protože žádný z křísů čeledi *Fulgoridae* světlo produkovat neumí. Krom křísů se v češtině svítilkami nazývají i obrněnky rodu *Noctiluca*, které jsou popsány ve vlastním textu. A pro úspěšné zmatení nepřítelů existuje název svítilka i jako synonymum názvu světlušky menší (*Lamprohiza splendidula*). Zkratka není svítilka jako svítilka a ne všechny svítilky dovedou svítit.



Obr. 13.3: Svítilka rodu *Pyrops*, která zmátla biology svým výrůstkem na hlavě.

Pro zastrašení predátora však často stačí při napadení jen začít svítit nebo zvýšit intenzitu světla. To dělají i neotropičtí kovaříci kukujo (*Pyrophorus* sp.). Bioluminiscenční skvrny na jejich štítu zvýší intenzitu světla ve chvíli, kdy jsou napadeni. Intenzivní světlo ale produkují i v době, kdy napadeni nejsou. Ke kovaříkům kukujo se proto váže zajímavá legenda z dob válek koloniálních velmocí v Karibiku. Traduje se, že když mělo britské královské loďstvo v noci zaútočit na Španěly drženou Kubu, spatřili námořníci na břehu velké množství jasných světél. Námořníky jejich množství vyděsilo – s takovou přesilou Španělů nepočítali. Velitelé proto nařídili ústup a loďstvo se raději přesunulo na jih, kde úspěšně dobylo Jamajku. Proto se dnes na Jamajce mluví anglicky a na Kubě španělsky, aniž by tehdy kdokoliv tušil, že za toto jazykové rozložení v rámci Antilských ostrovů nemohli dobře připravení Španělé, nýbrž tisíce bioluminiscenčních kovaříků.

Bioluminiscence jsou schopny také ohnivky (*Pyrosoma* sp.), což jsou salpy, žijící v pelagických koloniích v mořích. Bioluminiscence zde má pravděpodobně nejen obrannou funkci, ale slouží i ke komunikaci mezi jednotlivými jedinci v rámci kolonie.



14. BÝT ŽIVÝ ZNAMENÁ BÝT VNÍMÁN: ÚVAHA FILOZOFUJÍCÍHO BIOLOGA

Vnější povrchy živočichů nejsou jen pouhým rozhraním, jež odděluje vnitřek od vnějšku, a nejsou ani jakýmsi povrchním nátěrem na nepohnutém fundamentu organizované hmoty. Neprůhledné vnější povrchy těl organismů představují zcela svébytné struktury, které hrají v jejich životě stejně důležitou roli jako všechny jejich vnitřní struktury. Zmiňovaná neprůhlednost povrchu není žádnou samozřejmostí, nýbrž aktivním a druhově specifickým výkonem organismu, jenž nabývá svého výrazu v procesu morfogeneze. Jak mohly vysoce strukturované ornamenty na povrchu řady živočichů vzniknout z jednovápných primordiálních povrchů, ne zcela nepodobných mléčně-bílkovinnému zbarvení embryí? Šel tento rozvoj ruku v ruce s evolucí zrakových orgánů? Jak se často říká, orgán dělá funkci a funkce dělá orgán. Proto u skrytě žijících forem života, jako je většina troglobiontů, pedobiontů či endoparazitů, pozorujeme druhotnou ztrátu pigmentace a ornamentury povrchu, která pozbyla svou sémantickou (význam nesoucí) funkci a stala se jakýmsi rudimentem. Rafinovanost strukturační exponovaných povrchů živých bytostí je stejně nebanálním jevem jako například architektura pohybového aparátu, bez jehož vyváženosti by celek nebyl v přirozených podmínkách životaschopný. Sémantické orgány nejsou totožné s vnějšími povrchy ve smyslu materiálním (např. srst, opeření, pigmentace pokožky). Spíše bychom měli říct, že sémantické orgány jsou s vnějšími povrchy organismů soupodstatné z hlediska nazírání. Podstatné je to, co se jeví jako vnější (*display*), nikoli to, co anatomicky ohraničuje vnitřek. Mluvíme zde o orgánech, na jejichž formaci se nepodílejí pouze struktury vnější, nýbrž i vnitřní; i červená barva krevního barviva nebo lícní kosti doladují více či méně naši tvářnost. Ale to ještě nestačí k tomu, abychom vnější povrch nebo jeho část mohli nazvat sémantickým orgánem. Sémantický orgán totiž nutně předpokládá adresáta, který exponované struktury přiřadí význam. Tento význam je vždy specifický pro vnímání daného adresáta. Můžeme tedy prohlásit, že sémantické orgány nabývají svých specifík a významu až v závislosti na percepčně-kognitivní (vnímavě-rozpoznávací) sféře živého subjektu.

Variabilita sémantických orgánů má tři zdroje. První vyplývá z genetického a vývojového potenciálu daného organismu. Druhým zdrojem je vliv vnějších podmínek, zejména pak environmentálních faktorů, které během ontogeneze mohou efektivně ovlivňovat genetické a vývojové mechanismy. Tyto dva zdroje variability určují výslednou morfologii sémantického orgánu. Třetí zdroj variability je pak určován tím, kdo a jak tyto exponované povrchy vnímá (percepce) – podobně jako v relativistické fyzice je tedy existence sémantického orgánu závislá na pozorovateli. Pokud bychom použili příklad Neckerovy krychle, strukturální složku by tvořilo jen to, co je objektivně namalované jedním druhem barvy na jinak barevném podkladu, percepční složku pak samotný obraz krychle, který vyvstává ovšem jen díky povaze naší percepce (např. u ondatry by krychle nevyvstala, neboť představa krychle jako geometrického objektu v ondatřím světě neexistuje). Existence sémantického

orgánu je tedy nutně závislá na percepci daného typu organismů, stejně jako je existence Neckerovy krychle podmíněná percepcí člověka. Sémantické (komunikační) orgány můžeme chápat jako jednu z úrovní biologické organizace. Vykazují variabilitu, jsou dědičné, a jsou do jisté míry diskrétní (časoprostorově vymezené) – mají hranice dané možnostmi organismální exprese a percepce.

Dobrou ilustrací role percepce, jakožto zdroje variability sémantických orgánů, mohou být rozdíly v mezikulturním vnímání lidského obličejce. Lidé mají problém rozpoznávat a pamatovat si obličejce jedinců jiných etnik, například Středoevropanům přijdou příslušníci východoasijských etnik navzájem velmi podobní (ačkoli morfologická variabilita obličejů bude u obou populací srovnatelná). Tento příklad ilustruje, že objektivně vykazatelná morfologická variabilita jednoduše není zárukou percepce této variability.

Hledisko spojené s povrchem běžně nabývá spíše negativních souvislostí. Pokud o někom prohlásíme, že je povrchní člověk, nebo že má povrchní záliby, nevyjadřujeme se zpravidla lichotivě. Opovrhujeme povrchními názory a úvahami, zároveň však obdivujeme hloubku lidského ducha. Vědci od nepaměti žijí v přesvědčení, že to podstatné bývá skryto. Metafora o živé přírodě jako divadle dobře ilustruje zájem moderní vědy o mechanismy zákulisní techniky, nikoli o to, co se děje na jevišti. Novověká věda má obecně sklon přeceňovat nezjevné příčiny a podceňovat úlohu jevové skutečnosti, kterou bezprostředně vnímáme našimi smysly. V extrémním případě pak nabýváme přesvědčení, že vše, co se děje na scéně, je určováno pohnutkami a zájmy zákulisních činitelů. Dnes se ovšem jasněji než kdy jindy ukazuje, že zákulisí je dějstvím na scéně ovlivněno přinejmenším srovnatelně. Navíc diváci nejsou jen další pasivní kulisou v hledišti, nýbrž aktivními účastníky toho, co se děje na jevišti. Složení divácké komunity se zároveň odvíjí od typu hry a jejího aktuálního ztvárnění. To kvůli divákům, hercům a jejich dramatickým výkonům se mění rekvizity, rozestavení jeviště a vůbec celá zákulisní mašinérie a nikoli naopak.

Z logiky organizace živé bytosti tedy neplatí, že to, co je exponováno na povrchu, je povahy nutně povrchní. Naopak, povrchové je zde nutně výrazem hloubky nespočetných úrovní organismální hierarchie a komplexity vztahů mezi těmito úrovněmi. Povrch na jedné straně uzavírá hierarchii systému, je tedy hranicí funkční a strukturální soudržnosti organismu, na straně druhé je pak znakem specifity, autonomie a v neposlední řadě i horizontem komunikace.

Pokud uznáme formální hodnotu exponovaných povrchů, stačí už jen malý krok, abychom připustili, že důsledkem evoluce života není jen replikace, zmnožování a předávání genetických elementů do dalších a dalších generací. Spíše zde máme co do činění s obecnější představou propagace elementů na mnoha úrovních biologické hierarchie. Život je vlastně propaganda.

POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA A ZDROJE

Doporučená a vybraná použitá literatura:

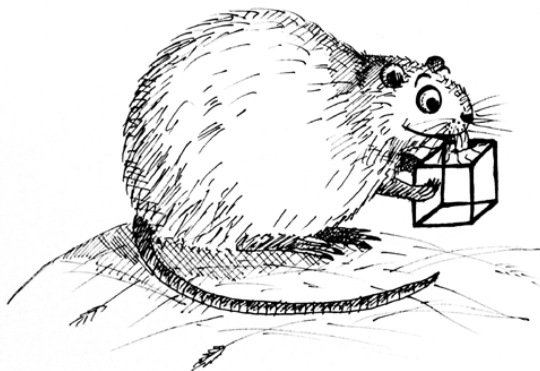
- LAND M. F., NILSSON D. E. (2012): *Animal eyes, 2nd ed.* Oxford University Press.
- MADIGAN M. T., MARTINKO J. M., DUNLAP P. V., CLARK D. P. (2008): *Brock Biology of microorganisms, 12th ed.* International Microbiology 11, 65–73.
- PAVLOVÁ L. (2006): *Fyziologie rostlin.* Praha: Karolinum.
- PILÁTOVÁ J. (2014): *Jak si modrásek povídá s mravenci.* Vesmír 93: 675–676.
- SEHAĐOVÁ H., NEBESÁROVÁ J., KAŇA R. (2015): *Mikroskopy v rukou biologů.* Vesmír 6: 348–351.
- TAIZ L., ZEIGER, E. (2006): *Plant physiology, 4th ed.* Sundeland, Massachusetts.
- WARRANT E., NILSSON D. E. (2006): *Invertebrate vision.* Cambridge University Press.

Dostupné online (články, videa, animace):

- <http://ngm.nationalgeographic.com/2016/02/evolution-of-eyes-text> – oko
- <https://www.youtube.com/watch?v=AuLR0kzfwBU> – světlo a neurony
- <http://www.sumanasinc.com/webcontent/animations/content/winogradsky.html>
– Winogradského sloupec
- <https://www.alienearths.org/online/interactives/wcolumn/index.php> – Winogradského sloupec
- <http://www.plantphysiol.org/content/154/2/434> – počátky evoluce fotosyntézy
- <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fmolb.2015.00052/full>
– iontové pumpy mikrobiálních rhodopsinů
- <http://vesmir.cz/2015/06/02/mikroskopy-rukou-biologu/> – mikroskopy

Přípravné texty Biologické olympiády:

- FALTEISEK L. A KOL. (2006): *Organizmy a abiotické faktory prostředí.* Praha: Národní institut dětí a mládeže MŠMT.
- BALÁŽ V. A KOL. (2008): *Smrt jako součást života.* Praha: Národní institut dětí a mládeže MŠMT.
- FÍLA J. A KOL. (2013): *Komunikace.* Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze.
- NUNVÁR J. A KOL. (2015): *Život je jen náhoda – Evoluce života na Zemi.* Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze.
- ANDĚROVÁ R., DAMAŠKA A., ŠÍMA P. (2015): *Život v temnotě.* Text pro kat. C, D.



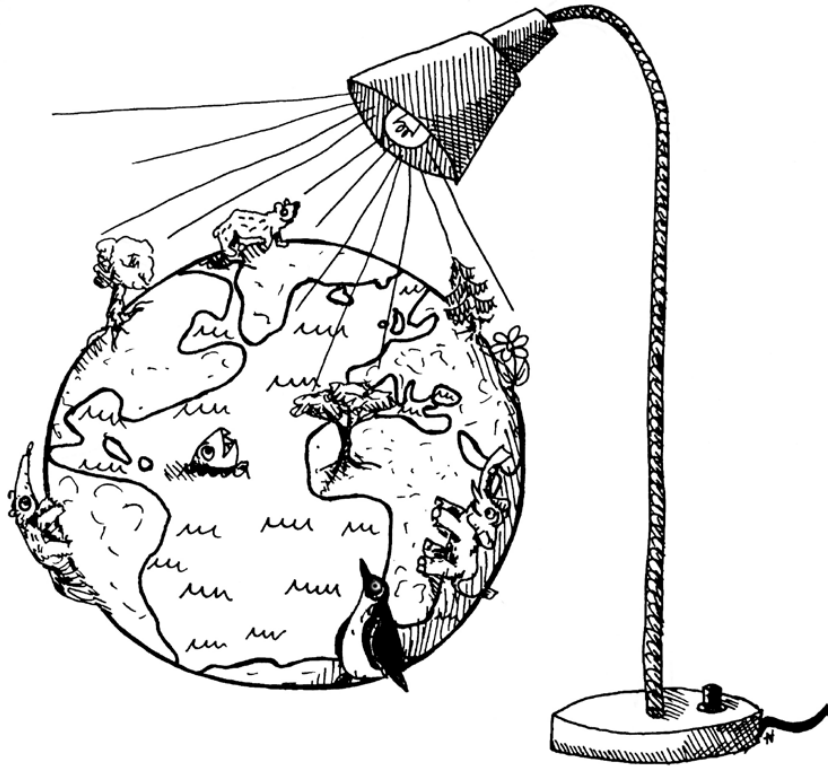
Zdroje obrázků:

- EM spektrum: **PILÁTOVÁ J.** podle https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AEM_Spectrum_Properties_es.svg
- Obr. 1.1: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=11367690>
- Obr. 1.2: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Solar_spectrum_en.svg
- Obr. 1.3: **STOMP M. ET AL. (2007):** *Colorful niches of phototrophic microorganisms shaped by vibrations of the water molecule.* The ISME journal 1(4): 271–282.
- Obr. 1.4: **PILÁTOVÁ J.**
- Obr. 1.5: **ZEMEK O.**
- Obr. 1.6: <http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/mikro/mscope/fluor/fluor.htm>
- Obr. 1.7: **ZEMEK O.**
- Obr. 1.8: **ZEMEK O.**
- Obr. 1.9: **KINOSHITA S. ET AL. (2002):** *Mechanisms of structural colour in the Morpho butterfly: co-operation of regularity and irregularity in an iridescent scale.* Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 269(1499): 1417–1421.
- Obr. 1.10: **BREGESTOVSKI P. ET AL. (2009):** *Genetically encoded optical sensors for monitoring of intracellular chloride and chloride-selective channel activity.* Front. Mol. Neurosci 2(15).
- Obr. 1.11: https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3ALeeuwenhoek_Microscope.png
https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AOlympus_CH2_microscope_1.jpg
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/2/27/Condenser_diagram.svg/2000px-Condenser_diagram.svg.png
- Obr. 1.12: http://aspiracoesquimicas.net/wp/wp-content/uploads/2014/10/Ernst_Abbe_memorial.png
<http://www.microscopyu.com/articles/formulas/images/numericalaperturefigure1.jpg>
- Obr. 1.13: https://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AFluorescenceFilters_2008-09-28_cs.svg
- Obr. 2.1: <http://oregonstate.edu/instruct/bb450/fall14/stryer6/ch15/figure15-03.jpg>
- Obr. 2.2: <https://amit1b.files.wordpress.com/2013/11/figure-6.png>
- Obr. 3.1: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/91/Lycopene.svg>
<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/27/Beta-Carotin.svg>
- BLANKENSHIP R. E., HARTMAN H. (1998):** *The origin and evolution of oxygenic photosynthesis.* Trends in biochemical sciences 23(3): 94–97.
<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5f/Phycocyanobilin2.svg>
<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/71/Phycocerythrobilin2.svg>
- Obr. 3.2: **DIEKMANN Y., PEREIRA-LEAL J. B. (2013):** *Evolution of intracellular compartmentalization.* Biochemical Journal 449(2): 319–331.
- Obr. 3.3: **DAVISO E. ET AL. (2013):** *Gas Vesicles across Kingdoms: A Comparative Solid-State Nuclear Magnetic Resonance Study.* J. of mol. microbio. and biotechnol. 23(4-5): 281–289.
- PFEIFER, F. (2012):** *Distribution, formation and regulation of gas vesicles.* Nature Reviews Microbiology 10(10): 705–715.
- MADIGAN M. T. ET AL. (2008):** *Brock Biology of microorganisms, 12th edn.* International Microbiology 11: 65–73.
- Obr. 3.4: **MADIGAN M. T. ET AL. (2008):** *Brock Biology of microorganisms, 12th edn.* International Microbiology 11: 65–73.

- Obr. 3.5: <http://www.hhmi.org/biointeractive/poster-winogradsky-column-microbial-evolution-bottle>
<https://www.alienearts.org/online/searchforlife/images/wincol.jpg>
<http://www.biophotos.com.br/apps/photos/photo?photoid=69412473>
- Obr. 3.6: https://latimesphoto.files.wordpress.com/2012/06/me-owens-dust-01_m57w8pd.jpg
HAYASHI S. ET AL. (2003): Molecular dynamics simulation of bacteriorhodopsin's photoisomerization using *ab initio* forces for the excited chromophore. *Biophysical j.* 85(3): 1440–1449.
- Obr. 4.1: **VOSOLSOBĚ S.**
- Obr. 4.2: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Z-scheme_\(cs\).svg#/media/File:Z-scheme_\(cs\).svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Z-scheme_(cs).svg#/media/File:Z-scheme_(cs).svg)
https://en.wikipedia.org/wiki/Photosynthesis#/media/File:Thylakoid_membrane_3.svg
- Obr. 4.3: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Manganese_cluster_in_the_oxygen-evolving_complex.svg#/media/File:Manganese_cluster_in_the_oxygen-evolving_complex.svg
- Obr. 4.4 <http://www3.hhu.de/biodidaktik/Photosynthese/ps2/bilder/chinon.jpg>
- Obr. 4.5: https://saylordotorg.github.io/text_general-chemistry-principles-patterns-and-applications-v1.0/section_27/71378e6645f7bebbc3ec613f9313523e.jpg
- Obr. 4.6: **VOSOLSOBĚ S.**
- Obr. 4.7: http://www.molecularlab.it/public/data/prossima%20biologa/2012515161323_Immagine1.jpg
- Obr. 4.8: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/8/82/Calvin_cycle.svg/220px-Calvin_cycle.svg.png
- Obr. 4.9: http://www.life.illinois.edu/govindjee/Part2/03_Bassham.pdf
- Obr. 4.10: http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/pavlova/fyzrost/3_Fotosynteza.pdf
- Obr. 4.11: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4c/Cross_section_of_maize,_a_C4_plant..jpg
- Obr. 4.12: http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/pavlova/fyzrost/3_Fotosynteza.pdf
- Obr. 5.1: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/32/2_Tridacna_gigas.jpg
http://influentialpoints.com/Gallery/Acyrtosiphon_pisum_Pea_aphid.htm
<https://en.wikipedia.org/wiki/Salamander#/media/File:SpottedSalamander.jpg>
<http://creation.com/solar-powered-sea-slugs-defy-evolution>
https://cs.wikipedia.org/wiki/Sr%C5%A1e%C5%88_obecn%C3%A1#/media/File:Vespa_craibro_head_01.jpg
- Obr. 6.1: <http://lec.com.my/cornea-and-external-eye-diseases>
- Obr. 6.2: http://www.myeyes.com/dry-eye/images/1.7.1_intext3_eye_ducts.jpg
- Obr. 6.3: <http://www.graysanatomyonline.com>
- Obr. 6.4: <http://www.slideshare.net/mandakini000/crystalline-lens-basic-sciences-over-view>
- Obr. 6.5: <http://www.keyword-suggestions.com/aXJpcyBtdXNjbGUgYW5hdG9teQ>
- Obr. 6.6: <https://www.neb.com/applications/glycobiology/biosynthesis-of-glycans-in-eukaryotes/glycosaminoglycan-chains-gags-and-glycolipids>
- Obr. 6.7: http://maaz.ihmc.us/rid=1PGR7K713-2CY0CMY-18JY/LAS_GROUP6_LAB5
- Obr. 6.8: http://thebrain.mcgill.ca/flash/i/i_02/i_02_cl/i_02_cl_vis/i_02_cl_vis.html
- Obr. 6.9: http://www.nature.com/nrn/journal/v11/n8/fig_tab/nrn2880_F1.html
- Obr. 6.10: <http://clipartist.net/svg/tree-oak-scalable-vector-graphics-svg/>

- [https://en.wikipedia.org/wiki/Lens_\(anatomy\)#/media/File:Focus_in_an_eye.svg](https://en.wikipedia.org/wiki/Lens_(anatomy)#/media/File:Focus_in_an_eye.svg)
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Human_Brain_sketch_with_eyes_and_cerebellum.svg
- Obr. 6.11: <http://www.psych.uncc.edu/pagoolka/vision.pdf>
<http://slideplayer.es/slide/126777/>
- Obr. 6.12: <http://www.chm.bris.ac.uk/motm/oc/images>
- Obr. 6.13: <http://www.nature.com/nrg/journal/v11/n4/full/nrg2717.html>
- Obr. 6.14: <https://cnx.org/contents/1cb6a169-113f-498e-b154-057259c267ba@1>
- Obr. 7.1: **GAVELIS G. S. ET AL. (2015):** *Eye-like ocelloids are built from different endosymbiotically acquired components.* Nature.
- RICHARDS, T. A., & GOMES, S. L. (2015):** *Protistology: How to build a microbial eye.* Nature 523(7559): 166-167.
- Obr. 7.2: http://www.ccs.tsukuba.ac.jp/eng/wordpress/wp-content/uploads/2010/10/Biological-Science_fig.1.jpg
- Obr. 8.1: **ARENDT, D. (2003):** *Evolution of eyes and photoreceptor cell types.* International Journal of Developmental Biology 47(7-8): 563–571.
- PURSCHE G. ET AL. (2006):** *Photoreceptor cells and eyes in Annelida.* Arthropod structure and development 35(4): 211–230.
- Obr. 8.2: https://www.scienceopen.com/document_file/72671fce-1031-4af3-b971-6e63aef6a8b/PubMedCentral/image/1742-9994-7-29-6
- Obr. 8.3: **MEYER-ROCHOW V. B., BOBKOVA M. V. (2001):** *Anatomical and ultrastructural comparison of the eyes of two species of aquatic, pulmonate gastropods: The bioluminescent *Latia neritoides* and the non-luminescent *Ancylus fluviatilis*.* New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 35(4): 739–750.
- WEBER, C. (1981):** *Structure, histochemistry, ontogenetic development, and regeneration of the ocellus of *Cladonema radiatum* Dujardin (Cnidaria, Hydrozoa, Anthomedusae).* Journal of Morphology 167(3): 313–331.
- <http://www.photonics.com/images/Web/Articles/2001/11/1/techBrittlestar.jpg>
http://www.fossilmuseum.net/Fossil_Galleries/TrilobitesOhio/Phacops_rana_milleri_T101/t101h.jpg
- Obr. 8.4: <http://ngm.nationalgeographic.com/2016/02/evolution-eyes/img/box-jelly-eye-640.jpg>
https://s3.amazonaws.com/libapps/accounts/24570/images/scallop_eye.jpg
- Obr. 8.5: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/5/52/Fieldofview-pigeon-owl.svg/2000px-Fieldofview-pigeon-owl.svg.png>
- Obr. 8.6: <http://www.eng.eyemds.co.il/files/articles/2smallPNG.png>
- Obr. 8.7: https://www.researchgate.net/profile/Jong_Jin_Park4/publication/271133096/figure/fig2/AS:295101688500227@1447369133469/Figure-2-Reflecting-superposition-eyes-A-eye-of-the-decapod-shrimp-B-tapered.png
- LAND M. F., NILSSON D. E. (2012):** *Animal eyes, 2nd ed.* Oxford University Press.
<http://wiki.ubc.ca/images/5/57/Eyes.png>
- LAND M. F. (2005):** *The optical structures of animal eyes.* Current Biol. 15(9): R319–R323.
- Obr. 8.8: <http://thediveshack.blogspot.cz/2013/03/creature-feature-flying-gurnard.html>
<http://4.bp.blogspot.com/-ZDgaOGAH6LY/UVDRKMYwJTI/AAAAAAAAAVc/z6PXmH-snZLU/s1600/flying-gurnard-on-sand-in-carribean-sea-karen-doody.jpg>

- Obr. 8.9: <http://kids.nationalgeographic.com/content/dam/kids/photos/animals/Mammals/Q-Z/tiger-mom-cub.jpg.adapt.945.1.jpg>
- Obr. 9.1: **BUCHBAUEROVÁ L.**
- Obr. 9.2: **BUCHBAUEROVÁ L., SMYČKOVÁ M.**
- Obr. 10.1: **KOHSAKA A., BASS J. (2007):** *A sense of time: how molecular clocks organize metabolism.* Trends in Endocrinology & Metabolism 18(1): 4–11.
- Obr. 10.2: **VOSOLSOBÉ A.**
- Obr. 10.3: **VOSOLSOBÉ A., BENDOVÁ Z.**
- Obr. 10.4: www.ueb.cas.cz/cs/system/files/users/public/kolar_27/prednaska/lekce8.ppt
- Obr. 10.5: www.ueb.cas.cz/cs/system/files/users/public/kolar_27/prednaska/lekce8.ppt
- Obr. 10.6: **MÁČA J.,** <http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/84956.jpg>
- Obr. 10.7: http://hgf10.vsb.cz/546/Ekologicke%20aspekty/voda/fyzikalni/svetlo_soubory/image007.jpg
- Obr. 10.8: **BUCHBAUEROVÁ L.**
- Obr. 11.1: <https://achemicallife.files.wordpress.com/2012/08/beta-carotene.png>
- Obr. 11.2: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0a/Violaxanthin_cycle.png/1920px-Violaxanthin_cycle.png
- Obr. 12.1: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Neural_crest.svg#/media/File:Neural_crest.svg
- Obr. 12.2: *Anatomy and Physiology.* Connexions Web site: [http://cnx.org/content/col11496/1.6/Jun 19, 201](http://cnx.org/content/col11496/1.6/Jun_19,_201)
- Obr. 12.3: **LEE ET AL. (2013):** *Molecular Mechanisms of UV-Induced Apoptosis and Its Effects on Skin Residential Cells: The Implication in UV-Based Phototherapy.* Int. J. Mol. Sci. 14(3): 6414–6435.
- Obr. 12.4: **GOODHEART H. (2003):** *Goodheart's Photoguide of Common Skin Disorders, 2nd ed.* Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Obr. 12.5: http://mb207.blogspot.cz/2012/01/part-ii-basic-genetic-mechanisms-dna_25.html
- Obr. 13.1: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/16/Firefly_luciferin.svg
<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b8/Coelenterazine.svg>
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/d2/Luciferin_bacterial.png
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b2/Luciferin_dinoflagellate.png
- Obr. 13.2: http://opencage.info/pics/files/800_19395.jpg
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/2b/Lampryris_noctiluca.jpg
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/53/Noctiluca_scintillans_varias.jpg
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3f/Seeteufel_mit_aush%C3%A4ngender_Lampe.jpg
- Obr. 13.3: **DAMAŠKA A.**



Poznámky



Univerzita Karlova v Praze Přírodovědecká fakulta

www.natur.cuni.cz

ZAJÍMÁ VÁS BIOLOGIE?

Chcete....

- ... zažít individuální přístup předních vědců a odborníků?
- ... prostor pro tvůrčí a aktivní seberealizaci během studia?
- ... se brzy zapojit do skutečné badatelské práce?

PAK JE STUDIUM BIOLOGIE NA NAŠÍ FAKULTĚ PRO VÁS TO PRAVĚ

Proč studovat biologii právě u nás?

- Jsme součástí Univerzity Karlovy v Praze – nejlepší univerzity v této zemi.
- Naše fakulta je přírodovědnou fakultou s nejdelší tradicí v ČR
- Soustředění biologie, chemie, geologie a geografie „pod jednou střechou“ je pro všechny disciplíny obohacující.
- Úzce spolupracujeme s Akademií věd České republiky.
- Aktivně rozvíjíme spolupráci se zahraničními pracovišti.
- Nabízíme ojedinělý modulový systém studia - u nás se můžete specializovat již od prvního ročníku, a rozvíjet tak svůj zájem o obor.
- Máme program Bakalář PLUS – systém přednášek a seminářů zaměřený na mimořádně talentované studenty.

Biologická olympiáda vám může otevřít dveře na naši fakultu

Přijímací zkouška (test z biologie a všeobecných studijních předpokladů) je prominuta řešitelům ústředních (celostátních) kol olympiád přírodovědných oborů. Podrobnosti najdete na webových stránkách fakulty.

Jaké biologické bakalářské obory u nás můžete studovat?

Obor **BIOLOGIE** je oborem na naší fakultě tradičním, všeobjímajícím biologii od molekul až po ekosystémy. Absolvent získá komplexní všeobecné biologické vzdělání s nezbytnými základy dalších oborů využívaných v biologickém výzkumu.

Studijní obor **EKOLOGICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE** je zaměřen na výchovu odborníků v oblasti ekologie a biodiverzity organismů. Jako takový odráží rychlý vývoj a rozšiřující se záběr současné biologie. Důraz klademe na přehled v oblastech biodiverzity a ekologie, znalosti a praxi terénního biologa, na schopnost využít poznatků na úrovni ekosystému a krajiny.

Obor **MOLEKULÁRNÍ BIOLOGIE A BIOCHEMIE ORGANISMŮ** je interdisciplinární a propojuje znalosti biologie se vzděláním v chemii, fyzice či v matematice. Je určen zejména studentům, kteří se chtějí věnovat experimentální výzkumné práci v laboratořích.

Nový obor **BIOINFORMATIKA** je společným oborem PĚF a MFF UK. Nabízí unikátní možnost studovat zároveň na obou fakultách stále mladý, ale velmi perspektivní obor, který propojuje biologii a informatiku s cílem uchovat, rozšířit, ale především porozumět záplavě dostupných biologických dat.





Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity

56 bakalářských a 60 magisterských oborů Zapojíme vás do výzkumu i jeho aplikací

Finanční a pojistná matematika
Analytický chemik – manažer chemické laboratoře
Nanotechnologie – aplikovaná fyzika
Aplikovaná geografie a geoinformatika
Chemoinformatika a bioinformatika
Lékařská genetika a molekulární diagnostika
Ekologická a evoluční biologie
Geologie aplikovaná a environmentální
Ekotoxikologie
Astrofyzika
Biofyzika
Biochemie
Antropologie
Kombinace se zaměřením na vzdělávání viz
www.ucitseucit.cz
Všechny obory najdete na
<http://www.sci.muni.cz/cz/PriBc>



Foto: Oliver Staša



Foto: Oliver Staša

**„Přijďte studovat do nejmodernějšího
vědecko-výzkumného areálu v naší zemi.“**

**„V éře masovosti vzdělávání je pro nás
prioritou osobní přístup ke studentům.“**

Doc. RNDr. Jaromír Leichmann, Dr.,
děkan Přírodovědecké fakulty MU

Navštivte dny otevřených dveří:

čtvrtek 15. 9. 2016, 9⁰⁰-13⁰⁰

sobota 21. 1. 2017, 9⁰⁰-13⁰⁰

úterý 24. 1. 2017, 9⁰⁰-13⁰⁰

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta



- ❖ **Přírodovědecká fakulta** Univerzity Palackého v Olomouci je výzkumně zaměřená fakulta poskytující bakalářské, magisterské i doktorské vzdělání v různých odvětvích matematiky a informatiky, fyziky, chemie a biochemie, biologie a ekologie, geografie a geologie a jim příbuzných oborech.
- ❖ **Biologická pracoviště** nabízí studentům kvalitní studijní zázemí, individuální přístup, moderně vybavené laboratoře, možnost aktivně se zapojit do řešení výzkumných projektů již od bakalářského studia, možnost vycestovat do zahraničí na studijní pobyty a vědeckovýzkumné stáže, a také přátelské prostředí umožňující všestranný rozvoj osobnosti.
- ❖ **Bakalářské studium biologie** je reprezentováno čtyřmi jednooborovými studijními programy - *Biologie a ekologie*, *Experimentální biologie*, *Molekulární a buněčná biologie*, *Ekologie a ochrana životního prostředí*; a dvouoborovým (učitelským) studiem *Biologie a Biologie a environmentální výchova*.
- ❖ **Magisterské Navazující studium** nabízí pokračující programy - *Botanika*, *Experimentální biologie*, *Experimentální biologie rostlin*, *Hydrobiologie*, *Molekulární a buněčná biologie*, *Zoologie*, *Ochrana a tvorba krajiny*, *Ekologie a ochrana životního prostředí*, a *Biologie a Biologie a environmentální výchova (učitelství)*.
- ❖ Absolventi mohou pokračovat ve studiu i v následných Doktorandských (Ph.D.) programech.
- ❖ **Podrobné informace** o všech 42 bakalářských, 44 navazujících studijních oborech PŘF UP a aktuální podmínky přijímacího řízení jsou dostupné na <http://www.prf.upol.cz>



Hledáš opravdu dobré vzdělání?

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

Více informací ke studiu a přihláškám najdeš na webových stránkách.



Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích
University of South Bohemia
in České Budějovice

www.jcu.cz



Česká zemědělská univerzita v Praze

**Fakulta lesnická
a dřevařská**

FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ!

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

Víceúčelové vzdělávání.

Možnost studia bakalářských, magisterských a doktorských programů v prezenční i kombinované formě.

Příjemná lokalita.

Fakulta se nachází v klidné části Prahy, avšak centrum je vzdáleno pouze 20 minut městskou dopravou.

Výuka probíhá pod vedením **špičkových odborníků**.

Stipendijní program.

Studenti mají možnost využít nebo získat zajímavý stipendijní program (stipendium prospěchové, pro mladé vědecké pracovníky, pro úspěšné řešitele středoškolských olympiád, pro vynikající maturanty, ubytovací, sociální a další).

Praxe přímo v terénu.

Na této části výuky se významně podílí fakultní arboretum a Školní lesní podnik v Kostelci nad Černými lesy. Díky praktické části studia si mohou studenti ověřit teoretické znalosti a získat tolik potřebný pohled i z druhé strany.

Studentský život.

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

Studium v zahraničí.

Možnost stáže v rámci programu Erasmus+ nebo Double-Degree dohod na mnoha zahraničních univerzitách, možnost studijních pobytů, praxí a letních škol.

Více informací:

www.fld.czu.cz

Sledujte nás na:

[facebook.com/fld.czu.cz](https://www.facebook.com/fld.czu.cz)





Lesnická a dřevařská fakulta patří k hlavním institucím univerzitní výuky, výzkumu, vývoje a expertní činnosti v oblastech lesnictví, krajinářství, arboristiky, lesnické a dřevařské technologie, zpracování a využití dřeva, nábytkářství a designu nábytku. Naším posláním je svobodná vzdělávací, vědecko-výzkumná, tvůrčí a osvětová činnost, podporující vztah široké veřejnosti ke krajině, lesu, dřevu a interiéru s důrazem na ekologické a estetické cítění. Naše fakulta je součástí Mendelovy univerzity v Brně, jejíž tradice veřejně vysoké školy sahá až do roku 1919.



BAKALÁŽSKÉ STUDIJNÍ PROGRAMY (titul Bc.)

DŘEVAŘSTVÍ • KRAJINÁŘSTVÍ • LESNICTVÍ • ARBORISTIKA •
NÁBYTEK • DESIGN NÁBYTKU • STAVBY NA BÁZI DŘEVA •

MAGISTERSKÉ STUDIJNÍ PROGRAMY (titul Ing.)

DŘEVAŘSKÉ INŽENÝRSTVÍ • EUROPEAN FORESTRY •
KRAJINNÉ INŽENÝRSTVÍ • LESNÍ INŽENÝRSTVÍ • NÁBYTKOVÉ
INŽENÝRSTVÍ • DESIGN NÁBYTKU •
STAVBY NA BÁZI DŘEVA •

.....proč právě LDF?

Uplatnitelnost – studujte pro praxi • ŠLP Křtiny 10 000 ha vlastního lesa • Studentský časopis LEF – možnost sebe prezentace • Spolek posluchačů LDF – kvalitně strávený volný čas • Trubači LDF – největší a nejlepší hudební těleso v ČR • Tvůrčí činnost – vlastní dílny • Rozvinutá mezinárodní spolupráce – více než 70 univerzit na celém světě • Získání praktických zkušeností v rozvojovém světě – off shore campy v Jemenu, Nikaragui, Zambii

Den otevřených dveří 2. 12. 2016 a 27. 1. 2017

NEZAPOMENĚT se nikde a rychle si podej přihlášku <http://is.mendelu.cz/prihlaska/>

Termín podání přihlášek: do 31. 3. 2017

Přijímací zkoušky: 25. 5. – 8. 6. 2017

Elektronická přihláška: ANO

Podrobné informace o možnostech studia lze získat na www.ldf.mendelu.cz nebo www.ldftoleti.cz

adresa Zemědělská 3, 613 00 Brno, telefon 545 134 006 e-mail studpri@mendelu.cz



Tradice v teorii i praxi

Přetvoř svůj zájem o přírodu v praktické dovednosti...

Možnost studijních pobytů v zahraničí (Erasmus)

Vlastní farma, statek, lesy, arboretum, moderní kampus

Bakalářské studijní obory:



Agronomická fakulta

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



Provozně ekonomická fakulta

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



Lesnická a dřevařská fakulta

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



Zahradnická fakulta

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



Fakulta regionálního rozvoje a mezinárodních

- Socioekonomický a environmentální rozvoj regionů
- Mezinárodní rozvojová studia



AGENTURA OCHRANY
PŘÍRODY A KRAJINY
ČESKÉ REPUBLIKY

AGENTURA OCHRANY PŘÍRODY A KRAJINY ČR

- kvalifikovaně pečujeme o naši přírodu
- usměrňujeme činnosti, které by ji mohly poškodit

SPRAVUJEME

- 25 chráněných krajinných oblastí
- zhruba 800 maloplošných chráněných území

SLEDUJEME

- co u nás žije a roste
- jak se naše příroda mění

PŘIPRAVUJEME

- plány péče o jednotlivá chráněná území
- záchranné programy ohrožených rostlin a živočichů

POMÁHÁME

- obnovovat tůně a mokřady
- sázet v krajině stromy a keře
- revitalizovat potoky
- udržovat krajinu, aby nezarůstala
- obnovovat přirozenou skladbu lesů

UKAZUJEME

- krásy přírody veřejnosti (naučné stezky, pozorovatelný, povalové chodníky, žebříky, časopis Ochrana přírody)

POSKYTUJEME

- odbornou podporu veřejné správě
- informace a konzultace

PROVOZUJEME

- digitální registr Ústředního seznamu ochrany přírody
- Nálezovou databázi ochrany přírody s více než 16 miliony údajů
- veřejnou knihovnu

SPOLUPRACUJEME

- s veřejnou správou
- s akademickou sférou
- se zahraničními odbornými institucemi



WWW.NATURE.CZ

OLYMPUS

Your Vision, Our Future



ŠKOLNÍ

mikroskopy a stereomikroskopy

Nový standard pro školy a univerzity

Kompaktní a odolná konstrukce

Jednoduchý transport

Ergonomie

Olympus CX23

laboratorní mikroskop pro výuku a vzdělávání

Olympus SZ51/61

univerzální stereomikroskopy s možností spodního i horního osvětlení

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

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

www.olympus.cz



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

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

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

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

Těšíme se!



Studium na Fakultě životního prostředí ČZU v Praze



Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí

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 volit z 5 bakalářských, 9 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) – 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, K), **Krajinné inženýrství** (P), **Krajinné a pozemkové úpravy** (P), **Environmentální modelování** (P), **Regionální environmentální správa** (P, K), **Voda v krajině** (P), dále také v oborech vyučovaných v anglickém jazyce: **Land and Water Management, Nature Conservation, Landscape Planning a Environmental Geosciences.**



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 konzultačních období za semestr a klade větší důraz na samostudium. 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 oborů nalezneš na www.fzp.czu.cz v sekci Studium.

VŠECHNY ZÁJEMCE SRDEČNĚ ZVEME NA DEN OTEVŘENÝCH DVEŘÍ KTERÝ SE KAŽDOROČNĚ KONÁ KONCEM LEDNA

www.fzp.czu.cz

Kontakt na studijní oddělení:

Fakulta životního prostředí
Česká zemědělská univerzita
Kamýcká 1176, 165 21 Praha 6 - Suchbát



Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí

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



Budiž světlo!

Biologická olympiáda 2016–2017, 51. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

RNDr. Zdeňka Bendová, Ph.D. (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

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

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

Albert Damaška (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

doc. Mgr. Karel Kleisner, Ph.D. (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. MUDr. Tereza Nedvědová (1. lékařská fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

RNDr. Jaroslav Nunvář, Ph.D. (2. lékařská fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Ing. Mgr. Jana Pilátová (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Juraj Sekereš (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Mgr. Marie Smyčková

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

Mgr. Ondřej Zemek (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze)

Editor Marie Smyčková

Ilustrace Anna Vosolobě

Jazyková úprava Hana Nůsková

Grafická úprava Kateřina Medková, Jana Pilátová

Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze,

Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchbátka

Vytiskla Tiskárna FLORA, s. r. o.,

Štěrboholská 44, 102 00 Praha 10

Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,

Špálova 23, 162 00 Praha 6

Vydání první, náklad 5 500 kusů

Vydáno roku 2016

Neprodejně

ISBN 978-80-213-2684-2