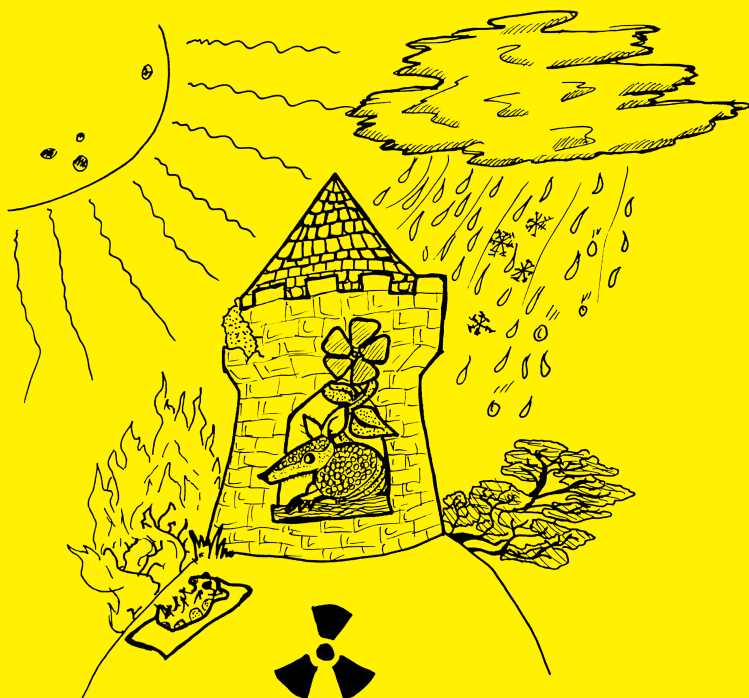


Biologická olympiáda 2022–2023, 57. ročník,
přípravný text pro kategorie A, B

Život není fér!

aneb

jak se organismy vyrovnávají s abiotickým zlem prostředí



Kateřina Bezányiová, Ivan Čepička, Jan Černý, Albert František Damaška,
Eliška Havlíčková, Jakub Hradečný, Zuzana Konvičková, Jaroslav Nunvář,
Tereza Schimerová, Jan Toman, Radek Vítek, Šimon Zeman

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Ústřední komise Biologické olympiády

Poděkování za odborné komentáře:

prof. RNDr. Adam Petrušek, Ph.D.

Mgr. Lukáš Falteisek, Ph.D.

doc. RNDr. František Půta, CSc.

Mgr. Marie Smyčková

Poděkování za pedagogické připomínky:

RNDr. Jana Dobroruková

RNDr. Milan Dundr, CSc.

RNDr. PhDr. Ivo Králíček, Ph.D.

Poděkování za spolupráci:

Mgr. Karel Kodejš

Biologická olympiáda 2022–2023, 57. ročník,
přípravný text pro kategorie A, B

Život není fér!

aneb

jak se organismy vyrovnávají s abiotickým zlem prostředí

Kateřina Bezányiová, Ivan Čepička, Jan Černý, Albert František Damaška,
Eliška Havlíčková, Jakub Hradečný, Zuzana Konvičková, Jaroslav Nunvář,
Tereza Schimerová, Jan Toman, Radek Vítek, Šimon Zeman

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2022

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

www.biologicka-olympiada.cz

OBSAH

CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A & B?	1
ÚVOD	4
1 ABIOTICKÉ PODMÍNKY NA ZEMI A JEJICH EXTRÉMY.	7
1.1 Základní meteorologické a klimatické jevy (<i>A. F. Damaška</i>)	7
1.2 Abiotické faktory vodního prostředí (<i>J. Hradečný</i>)	22
2 ROZMANITOST A ABIOTICKÉ PODMÍNKY SVĚTOVÝCH EKOSYSTÉMŮ	33
2.1 Suchozemské ekosystémy (<i>A. F. Damaška</i>)	33
2.2 Vodní ekosystémy (<i>J. Hradečný</i>)	42
3 JAK SE ŽIVOČICHOVÉ VYPOŘÁDÁVAJÍ S ABIOTICKÝM ZLEM	
(<i>K. Bezányiová, Z. Konvičková, Š. Zeman</i>)	51
3.1 Teplotní extrémy	51
3.2 Sucho, zasolení a chemické znečištění	68
3.3 Ochrana organismů před nebezpečným zářením	77
3.4 Život v hlubokém moři	82
4 JAK PROTI ZLU BOJUJÍ ROSTLINY (<i>E. Havlíčková, R. Vítek</i>)	88
4.1 Stresová reakce rostlin	89
4.2 Jak se vyhnout stresu?	92
5 ORGANISMY V EXTRÉMNÍCH PODMÍNKÁCH	115
5.1 Extremofilní prokaryota (<i>J. Nunvář</i>)	115
5.2 Extremofilní eukaryotické organismy (<i>I. Čepička</i>)	132
5.3 Astrobiologie (<i>J. Toman</i>)	140
6 JAK SE S EXTRÉMY PROSTŘEDÍ VYROVNÁVÁ LIDSKÉ TĚLO	
(<i>T. Schimerová</i>)	145
6.1 Působení extrémních teplot na člověka	145
6.2 Nedostatek kyslíku (hypoxie)	147
6.3 Nedostatek vody (dehydratace)	149
6.4 Působení vyššího tlaku ve vodě	151
7 „ZLO“ NA ÚROVNI BUNĚK A MOLEKUL (<i>J. Černý</i>)	152
7.1 Proteiny	152
7.2 DNA	155
7.3 Extrémní prostředí v těle	159

7.4 Nádory	161
DOPORUČENÁ LITERATURA	169
ZDROJE OBRÁZKŮ	171

CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A & B?

„Biologická olympiáda je předmětová soutěž z přírodopisu a biologie,“ hlásí oficiální definice této soutěže. Co od ní však čekat? Z čeho budou úkoly – a co v nich naopak nenajdete? Přinášíme zde souhrn toho nejdůležitějšího, co byste jako soutěžící měli vědět, pokud přicházíte do BiO AB poprvé. Čtěte pozorně tuto příbalovou informaci.

1) Jak funguje BiO AB a kam lze postoupit?

V kategorii **BiO B** soutěží studenti 1. a 2. ročníků čtyřletého (a odpovídajících ročníků víceletého) středoškolského studia, v kategorii **BiO A** studenti 3. a 4. ročníků čtyřletého (a odpovídajících) ročníků. Mladší studenti si mohou zvolit, že budou soutěžit ve vyšší kategorii (např. přeskočit z kategorie C do B, případně do A), současně s tím se ale musí vzdát soutěže ve své původní kategorii. Biologická olympiáda se v kategoriích A a B skládá ze školního a krajského kola, v kategorii A pak následuje i ústřední kolo (celostátní), ze kterého je možné postoupit na Mezinárodní biologickou olympiádu (IBO). Do krajského kola postupuje zpravidla jeden, v případě velkých bodových zisků i více nejlepších řešitelů školních kol z každé školy. Do ústředního kola v kategorii A postupují vždy dva nejlepší řešitelé krajského kola, další dva mohou postoupit v případě, že mají velký bodový zisk ve srovnání se všemi ostatními soutěžícími z celé republiky. Z kraje tedy mohou do ústředního kola postoupit maximálně 4 soutěžící. Vítěz ústředního kola automaticky postupuje na IBO, zbývající tři členové české výpravy a jeden náhradník jsou vybráni na přípravném soustředění k mezinárodní BiO. Toto přípravné soustředění (někdy označované jako „nalejvárna“) se koná po ústředním kole a postupuje do něho 12 nejlepších soutěžících z ústředního kola. V kategoriích A i B je také možné z krajského kola postoupit na Letní odborné soustředění v Běstvině. Tam postupují v kategorii B vždy dva nejlepší soutěžící krajského kola a v kategorii A všichni účastníci ústředního kola (do vyčerpání kapacity), kteří daný rok nematurují, jakož i členové výpravy na IBO s náhradníkem.

2) Z čeho se skládá vlastní soutěž?

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

3) O čem jsou úkoly v BiO?

Každý rok má Biologická olympiáda dané téma, které většinou volíme tak, aby pokrývalo široké spektrum biologických fenoménů. Proto zpravidla není tématem BiO nějaká konkrétní skupina organismů (třeba obratlovci) nebo jeden konkrétní obor (třeba imunologie). Cílem BiO je především rozvíjet středoškolské učivo biologie o další zajímavá témata, a představit biologii jako obor. To je také důvod, proč se Biologická olympiáda zpravidla **nezabývá lékařstvím** a medicínská témata jsou v ní vždy představována v kontextu biologickém, nikoli klinickém. Stejným způsobem BiO přistupuje také k dalším aplikovaným oborům (např. **zemědělství**). BiO také neslouží jako příprava k přijímacím zkouškám na vysoké školy, přestože zejména u přijímacích zkoušek na přírodovědné obory může účast v BiO napomoci a úspěšní řešitelé mohou být na mnoho škol přijati bez přijímaček. **Úlohy** ve všech kolech BiO vycházejí z **přípravného textu (této brožury)** a týkají se tématu daného ročníku. To však neznamená, že k jejich kompletnímu splnění je třeba naučit se brožuru nazpaměť. Tematicky z ní sice vycházejí, avšak je u nich třeba zapojit též vlastní myšlení, praktické schopnosti a další znalosti na úrovni středoškolského učiva biologie. Naopak **test všeobecných biologických znalostí** obsahuje otázky ze všech oblastí biologie a z přípravného textu **nevychází**.

4) Jak jsou úkoly v BiO hodnoceny?

Test všeobecných biologických znalostí.

Test sestává z uzavřených otázek s výběrem z pěti možností. Ve školních kolech je v testu správná vždy pouze jedna možnost. Výběrem chybné možnosti či výběrem více možností nezíská soutěžící za otázku žádný bod. V krajských kolech a v ústředním kole může být u každé otázky v testu správně jedna, anebo dvě možnosti. Výběrem jakékoli chybné možnosti soutěžící nezíská žádný bod. Výběrem pouze jedné ze dvou správných možností získá soutěžící 0,5 bodu.

Příklad hodnocení testu krajského/ústředního kola:

1. Vyberte organismus/organismy patřící mezi savce.

- a) čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*)
- b) prase divoké (*Sus scrofa*)
- c) rejsec vodní (*Neomys fodiens*)
- d) okoun říční (*Perca fluviatilis*)
- e) výr velký (*Bubo bubo*)

Výběr možností: B,C = 1 bod; C = 0,5 bodu; B = 0,5 bodu; A,B = 0 bodů, A = 0 bodů.

Poznávkačka.

Poznávkačka organismů se skládá z položek, vybraných ze Seznamu přírodnin pro poznávkačku BiO AB (dostupný online na webu BiO, dále jen Seznam). V krajských

kolech je navíc možná odchylka od Seznamu v rozsahu 10 % poznávačky, v ústředním kole pak v poznávačce můžete najít až 20 % organismů mimo Seznam. Někdy budete mít za úkol uvést jen rodové jméno, případně jméno čeledi, řádu nebo kmene organismu. To je u daného objektu vždy viditelně uvedeno. Do soutěžního archu můžete uvést české nebo vědecké jméno organismu. Uznávány jsou platné varianty jmen, tedy platné vědecké jméno a platná česká jména. Pokud má organismus více používaných českých jmen, než je uvedeno v Seznamu, uznává komise zpravidla varianty uvedené v taxonomické databázi BioLib. Pokud uvedete správně rodové, ale chybně druhové jméno, anebo uvedete jen jméno rodové, získáte 0,5 bodu. Přesný způsob hodnocení poznávačky a příklad užití najdete v předmluvě Seznamu.

Úlohy, terénní úloha a speciální poznávačka.

Ostatní části olympiády se skládají z kombinace praktických úkolů, otevřených i uzavřených úloh, jejichž bodové hodnocení je vždy uvedeno v soutěžním archu (v případě speciální poznávačky je to vždy maximální zisk 1 bodu za otázku, otevřenou i uzavřenou). Hodnocení těchto úkolů záleží na příslušné komisi. Na konci každé soutěže obvykle probíhá autorské řešení, kdy se všichni studenti dozvědí správné odpovědi. Na konci soutěžního dne je zároveň obvykle možná i diskuse studentů s komisí.

5) Distribuce brožur.

Brožury jsou každý rok distribuovány do všech krajů a následně do jednotlivých škol. Přebytky brožur jsou pak skladovány na Sekretariátu Biologické olympiády, Přírodovědecké fakulty, Univerzity Karlovy. Pokud se k vám nebo k někomu z vašich známých vytisknutá brožura nedostala a měli byste o ni zájem, můžete si ji buď stáhnout na webových stránkách Biologické olympiády (www.biologicka-olympiada.cz).

Případně napište email na tereza.matejkova@natur.cuni.cz s vaší adresou a počtem požadovaných kusů a brožura vám bude zaslána poštou na dobírku.

ÚVOD

Když jsme připravovali přípravný text pro Biologickou olympiádu vloni, činili jsme tak v pohnuté a zlé době pandemie koronaviru. Kdo by to byl jen řekl, v jaké době bude brožura vznikat letos. Zatímco chystáme texty pro ročník s tématem „Zlo“, řeší naše společnost další náročné zkoušky – útok na nedaleký evropský stát, rostoucí ceny, energetickou krizi. I v takové době je však potřeba odhlédnout od zpráv a aktualit a věnovat se činnostem jiným, a my doufáme, že pro vás, řešitele olympiády, to jako každoročně bude biologie. Letošní téma Zlo určitým způsobem navazuje na nedávné téma 54. ročníku BiO, kterým byla Obrana. Tehdy jsme se zaměřili na obranu organismů před útokem jiných – před jinými organismy. V přírodě však organismy musejí čelit i jiným nástrahám, než jsou jedovaté bodce, ostré zuby nebo ruské minomety. Však i neúspěch invazních vojsk na Ukrajině v první fázi války byl vedle houževnatosti obránců v některých dnech způsoben také oteplením, které vedlo k rozmrznutí kluzké sprašové půdy ve stepích, takže tanky zapadly do bahna. Na tomto místě, stejně jako každý den v životě každého organismu, se ukázala nutnost neustále se vyrovnávat s vnějšími podmínkami prostředí. V letošním ročníku Biologické olympiády se tedy zaměříme na strategie, jakými se organismy snaží vypořádat s nepřízní abiotického prostředí – extrémními podmínkami podnebí, počasí, ale také s toxickou kontaminací, vysokým tlakem v hlubokých mořích, nebo třeba radioaktivním zářením. Abychom téma odlišili od nedávné „Obrany“, zaměřené na interakce mezi organismy, zvolili jsme pro letošní brožuru metaforicky označení tématu slovem „zlo“. To bylo samo o sobě trochu kontroverzní, když někteří recenzenti označení abiotické nepřízně prostředí za zlo odmítli. Např. Lukáš Falteisek nás přímo požádal, abychom u jeho jména uvedli, že s označením abiotické nepřízně prostředí za „zlo“ nesouhlasí, což zde na jeho přání i činíme – protože jinak byla mezi autory i většinou recenzentů nad názvem široká shoda, v brožuře jsme nakonec výraz „zlo“ ponechali. O čem tedy letošní brožura je? Na začátku brožury si ukážeme, jakou rozmanitost abiotických podmínek vlastně na Zemi najdeme, přiblížíme si rozmanitost a extrémy pozemských ekosystémů a podíváme se, jak nejrůznější rozmary počasí a podnebí vznikají. Pak přesuneme svoji pozornost na strategie, jakými se organismy s běžnými podmínkami prostředí vyrovnávají, aby se jim třeba jen drobná změna teploty či tlaku nestala osudnou. Zaměříme se nejprve na živočichy, a pak se podíváme i na stresové reakce a strategie u rostlin. Organismy ale nemusí řešit jen běžné rozmary okolního prostředí. Tam, kde podmínky pro většinu organismů představují zlo neslučitelné s přežitím, prosperují extremofilové. Pro ty je zlem naopak prostředí, ve kterém žijeme my. Proto se v další kapitole vydáme právě za extremofily a podíváme se, jak zvládají život v podmínkách, které jsou pro běžné organismy zlem, avšak pro ně nikoli. Mnoho z nich žije v podmínkách, kde život naráží na samotné hranice možností své existence. S tím úzce souvisí i hledání života na jiných vesmírných tělesech, proto nezapomeneme ani na téma astrobiologie a podíváme se, jak vědci v dnešní

době pátrají po známkách života na jiných světech. Na konci brožury si pak na své přijdou molekulární biologové a zájemci o biologii člověka, neboť si zde představíme přesné molekulární a fyziologické mechanismy, které v tkáních živočichů pomáhají vyrovnávat se s extrémní prostředí.

Jako každý rok, i letos pomněte, jakým způsobem je text brožury členěn. Pro obě kategorie a všechna soutěžní kola je zde připraven text psaný černým písmem. V brožurě ale naleznete i text psaný šedivým písmem. Ten je určen pro vyšší kola kategorie A a rozhodně z něj nebudou vycházet úlohy školních kol, ani úlohy kategorie B. Brožura také neslouží k tomu, abyste se ji naučili nazpaměť. Je tu především jako zajímavý učební text, který vám pomůže otevřít nové obzory v biologických znalostech směrem, kterým se letos ubírá téma Biologické olympiády. Pokud jste ostatně v olympiádě noví, nebo si chcete ujasnit, jak celá soutěž funguje, přidali jsme letos na začátek brožury jakýsi „příbalový leták k BiO“, kde najdete na jednom místě všechny potřebné informace.

Příjemné čtení brožury a hodně štěstí při soutěži vám přeji autoři.

1. ABIOTICKÉ PODMÍNKY NA ZEMI A JEJICH EXTRÉMY.

Planeta Země je jediným doposud známým místem ve vesmíru, kde existují diverzifikované životní formy. Proč tomu tak je, jakož i jaké jsou možnosti hledání života i na jiných světech, se více dozvíte v kapitole 5.3. Co však určuje možnosti a strategie života na naší planetě? Jedním z hlavních faktorů jsou samozřejmě abiotické podmínky prostředí. Vedle chemického složení Země hraje významnou roli především fyzikální jevy, které určují klíčové parametry pozemského prostředí – **podnebí** neboli **klima**. Pojem klimatu je v dnešním veřejném prostoru pohříchu zprofanován – debata o globálních změnách klimatu či jeho dynamice vládne jednáním světových lídrů, mnohé oblasti světa pak čím dál častěji ohrožují klimatické extrémní či rozmary počasí (jihomoravští by po loňské zkušenosti s tornádem mohli vyprávět). Jaké jsou však základní parametry, které klima různých částí světa určují? Podívejme se v této úvodní kapitole společně na různá pozemská prostředí a na základní klimatické mechanismy, které zde pozorujeme. Jejich znalost je užitečná nejen k pochopení dynamiky ekosystémů a biogeografie organismů, ale i mnoha dalších globálních fenoménů, včetně dynamiky lidského osídlení a civilizačních problémů současného světa. Vydejme se tedy na krátkou exkurzi klimatickými podmínkami Země.

Předně si řekněme, že obšírné rozebírání meteorologie a klimatologie je nad rámec této brožury – přeci jen, je určena k biologické olympiádě. Meteorologické jevy jsou však zcela zásadními činiteli, které určují stav podnebí, přímo ovlivňují krajinu i organismy a představují jeden z hlavních způsobů, jakými abiotický svět může na organismy sesílat své zlo – nepřízeň prostředí. V této kapitole si proto rozebereme základní složky počasí, se kterými se v krajině setkáváme, jakož i globální klimatické procesy, které stojí za rozmístěním ekosystémů na Zemi. Poté si představíme jednotlivé suchozemské i vodní ekosystémy a přiblížíme si jejich základní abiotické charakteristiky s ohledem na extrémní, kterým tamní organismy musí čelit.

1.1 Základní meteorologické a klimatické jevy

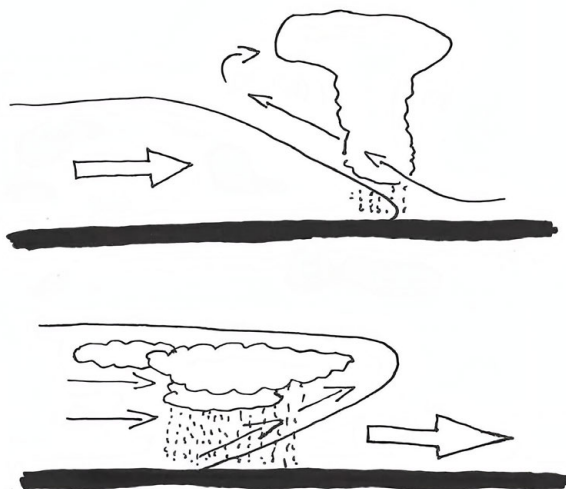
Už základní školské učebnice nám předkládají známé definice základních pojmů, týkajících se fyzikálních podmínek pozemského prostředí – podnebí a počasí. **Počasí** představuje krátkodobý, aktuální stav povětrnostních podmínek na některém místě světa. Zjednodušeně řečeno, počasí popisujeme daty z meteorologické budky: jaká je teplota vzduchu, vlhkost vzduchu, zda dopadají srážky, zda je mlha, jak vysoká je sněhová pokrývka či kolik procent oblohy je pokryto oblačností. Počasí se dynamicky mění každou minutou, a pokud kvalitně popíšeme aktuální stav počasí na dostatečně velkém území, můžeme za použití robustních **meteorologických modelů** počasí celkem přesně předpovědět. Na opačném konci škály popisu podmínek na Zemi leží **podnebí** (klima). Představuje popis stálého stavu podmínek na daném místě, ohraničuje extrémní a definuje průměrné hodnoty různých parametrů počasí pro různé části roku. Podnebí tedy rozumíme jakousi „sadu počasí“ typickou pro některé místo.

Učebnice nám také předkládají zjednodušený popis podnebí napříč planetou Zemí – její rozdělení do **podnebných pásů**. Nejspíše je všichni umíte vyjmenovat a znáte i jejich základní klimatické charakteristiky. V podnebném pásu **polárním**, který se vyskytuje poblíž pólů, v nejvyšších zeměpisných šířkách, převládá zima a existují zde rozsáhlé oblasti krajiny pokryté ledovci. V menší míře totéž platí i pro navazující pás **subpolární**. V **mírném (temperátním)** podnebném páse dochází k výraznému střídání podmínek během roku, které se projevuje dynamikou **ročních období** s teplem létem a mrazivou zimou. V **subtropickém** pásu je léto velmi dlouhé, často suché a horké, zatímco zima se vyznačuje spíše mírnými podmínkami, kdy mrzne jen zřídka. Mezi obratníky pak nalezneme **tropický** pás, kde se roční období také střídají, ale namísto střídání léta a zimy dochází zpravidla ke střídání období sucha a období dešťů (jakým způsobem k tomu dochází, si zkráceně vysvětlíme v dalším textu). Přímou kolem rovníku pak často sezonalita mizí docela a počasí je po celý rok stále – teplo a velmi vlhko. Takovému klimatu říkáme **rovníkové (ekvatoriální)** a vyskytuje se pouze v některých rovníkových oblastech. Toto pravidlo ostatně platí i pro ostatní typy klimatu. Nezáleží pouze na tom, v jaké zeměpisné šířce daná oblast je, klima zcela zásadně určují i další parametry, jako je například přítomnost pohoří, nadmořská výška, vzdálenost od moře či jiné vodní plochy, anebo třeba přítomnost studených či teplých mořských proudů. V následujícím textu se k tomu ještě vrátíme. Jaké jsou tedy základní parametry určující jak počasí, tak podnebí? Podívejme se na některé z nich.

Vzdušné proudění a teplota vzduchu

„Zítra bude polojasno až oblačno, místy přeháňky, ojediněle i bouřky. Od západu se k nám bude od středy postupně nasouvat brázda nízkého tlaku vzduchu, za kterou přijde studená fronta. ČHMÚ vydal na středu a čtvrtek varování před silnými bouřkami s krupobitím, vítr může v nárazech dosáhnout síly vichřice.“ Předpověď počasí vysílají všechny hlavní televizní stanice každý den a hlasatelé zde přímo srší odbornými termíny. Studená fronta, brázda nízkého tlaku vzduchu, rosný bod, tlaková tendence, synoptická mapa a snímky z družice Meteosat. Je pozoruhodné, že je odborná meteorologická terminologie tak notorickou součástí veřejného prostoru, přestože nejspíše jen naprostá menšina diváků tuší, co daná slova znamenají. O čem to tam povídají, než přepnou slide a objeví se dobře známé piktogramy sluníčka, mráčka a kapek?

Prostředím, kde se odehrávají všechny meteorologické jevy, je **atmosféra**, tedy plynná část planety Země, která obaluje její pevný povrch. Složení atmosféry jistě znáte ze školy – většinu (asi 78 %) tvoří dusík, dalších asi 21 % tvoří kyslík, zbytek pak tvoří hlavně vzácné plyny a oxid uhličitý, stopově jsou zastoupeny v různých vrstvách atmosféry i další plyny, třeba methan či ozon. Plynné směsi, tvořící většinu atmosféry a skládající se z dusíku, kyslíku, oxidu uhličitého, vodní páry a vzácných plynů, říkáme **vzduch**. Atmosféra má pro organismy na Zemi řadu zcela nenahraditelných funkcí. Díky svým vlastnostem dovede (spolu s účinky dalších fyzikálních



Obr. 1.1: Studená a teplá fronta. Čelo studené fronty (obrázek nahoře) se drží u země a teplý vzduch podél něj stoupá vzhůru, čímž vznikají silné bouřky. Při příchodu teplé fronty (obrázek dole) je studený vzduch vytlačován pryč a srážky vznikají až za čelem fronty.

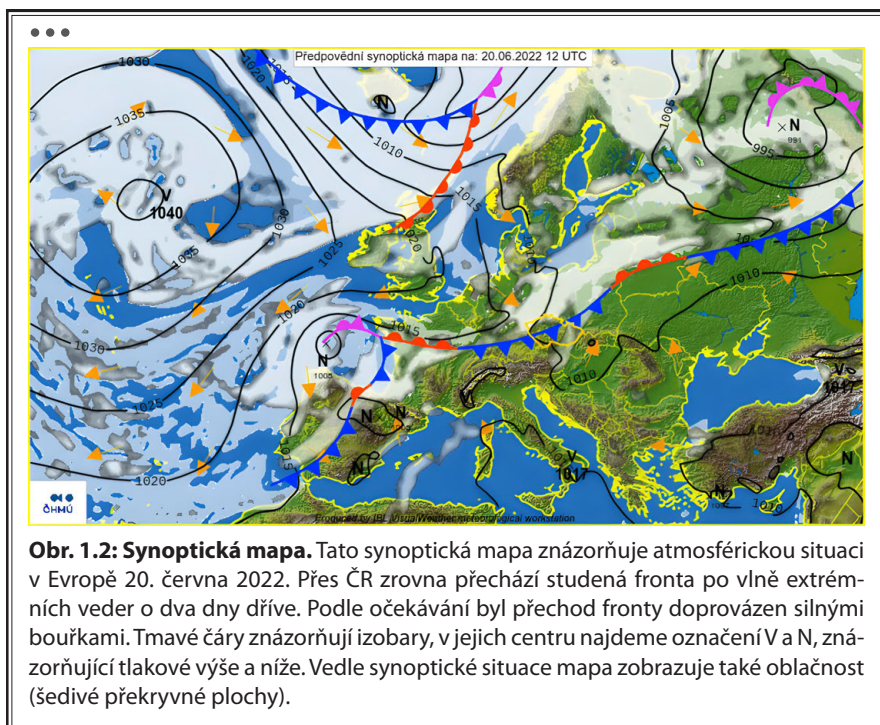
jevů, např. magnetického pole země) pohlcovat či odrážet významnou část vnějšího záření, které je nebezpečné pro život – kosmického záření, jakož i sluneční radiace (včetně části UV záření). Život může na Zemi existovat i díky tlaku atmosféry, který umožňuje udržet těla organismů pohromadě a vodu v kapalném skupenství. Stejně důležitou vlastností je i tepelná kapacita atmosféry, díky které se na Zemi udržují relativně stabilní teploty ve dne i v noci. Na vesmírných tělesech bez atmosféry se povrch mnohem rychleji ohřívá, a zároveň mnohem rychleji chladne. Třeba na Měsíci dosahuje povrch na osluněné straně teplot přes 120 °C, zatímco strana neosluněná se může ochladit i na –240 °C. Nesmíme samozřejmě zapomenout i na složení atmosféry, které je pro život taktéž mimořádně důležité, neboť většinu tvoří dusík, který v plynné podobě není skoro vůbec chemicky reaktivní; kyslík pak zase umožňuje většině organismů provozovat aerobní metabolismus (o organismech, které kyslík k dýchání nevyužívají, se více dočtete v kapitole 5).

Atmosféra je samozřejmě velmi dynamický celoplanetární systém a počasí je hlavním projevem této dynamiky. Vzduch v atmosféře se neustále ohřívá, chladne a proudí. Horizontální proudění vzduchu při povrchu Země ostatně pocítujeme jako **vítr**. Pro intenzitu i směr vzdušného proudění existuje několik zásadních určujících faktorů. Tím hlavním je **různý tlak vzduchu** v různých oblastech atmosféry. Nad povrchem Země můžeme neustále pozorovat pohybující se vzdušné masy, přičemž v některých těchto vzdušných masách je relativně vyšší atmosférický tlak, zatímco v jiných zase relativně nižší. Oblasti vyššího tlaku vzduchu označujeme jako **tlakové**

1.A Předpověď počasí. Předpověď počasí v dnešní době pracuje s velmi složitými **matematickými modely**, které neustále zpracovávají extrémní množství dat z mnoha set meteorologických stanic (v našich končinách je dobře znám třeba numerický model ALADIN používaný Českým hydrometeorologickým ústavem, jakož i matematický model norského serveru yr.no). Matematické modely umožňují krátkodobou velmi přesnou předpověď počasí, jakož i mlhavější dlouhodobý výhled do několika dalších dnů či týdnů. Vedle meteostanic jsou dalším významným zdrojem dat pro matematické modely také **meteorologické družice** (jako jsou známé NOAA, Eumetsat či Meteosat), které snímají stav počasí z vesmíru, a také **meteorologické radary**, snímající oblačnost, srážky a bouřkovou aktivitu. V Česku jsou dva meteorologické radary (jeden je v Brdech, druhý v Drahanské vrchovině), které pokrývají celé území ČR. Na snímky z těchto radarů se nejspíše často díváte ve svých chytrých telefonech, když vyrážíte na výlet či plánujete terénní práci a potřebujete rychlou předpověď počasí pro příští hodiny. Je mimochodem zajímavé, že meteorologické radary nezaznamenávají jen oblaka a srážky, ale i další významné akumulace materiálu v atmosféře, totiž velká hejna migrujících ptáků, případně mračna létajícího hmyzu – aeroplankton. Radary jsou také rušeny signály z WiFi sítí. Vedle snímků z radarů a z meteorologických družic se pak dále v předpovědích počasí setkáváme i s takzvanou **synoptickou mapou**, což je, zjednodušeně řečeno, mapa tlaku vzduchu a směru pohybu frontálních systémů. Na synoptické mapě tedy jednak nalezneme zakreslené jednotlivé fronty (studená se značí modře se špičatými hroty, teplá červeně se zaoblenými značkami, směsná, tzv. okluzní fronta, fialově s oběma typy značek), a jednak zde nalezneme zakresleny tzv. izobary. Izobary jsou jakýmsi analogem vrstevnic v turistické mapě, ovšem nezaznamenávají linie o stejné nadmořské výšce, ale linie o stejném atmosférickém tlaku. V centru izobar následně v synoptické mapě bývá zapsané písmeno V, značící tlakovou výši, nebo N, značící tlakovou níž. V minulosti, kdy přesné předpovědi počasí neexistovaly, si lidé krátkodobě pomáhali v předpovědi počasí na následující hodiny různými pomůckami. Přicházející frontu, označující změnu počasí, tak lidé odvozovali ze vzdušného proudění, z oblačnosti i z chování živočichů. Užitečnou pomůckou dříve býval také barometr, měřící tlak vzduchu – když ukazuje nízký tlak, lze očekávat déšť, když ukazuje vysoký tlak, lze očekávat spíše hezké počasí.

...

výše (anticyklóny) a jde o místa, kde vzduch klesá k povrchu země dolů a rozlévá se do stran. V tlakových výších proto v našich podmínkách bývá zpravidla hezké počasí, neboť z horních vrstev atmosféry nesestupuje žádná oblačnost ani srážky. Opačným případem jsou **tlakové níže (cyklóny)**, kde je naopak vzduch z širokého okolí nasáván a stoupá směrem vzhůru. Vedle tlakových výší a níží existují mezi vzdušnými



masami také významné rozdíly v teplotě vzduchu (způsobené například tím, jestli vzduch zrovna přichází ze studené či teplé oblasti). Pokud se na některé území nasouvá ostře ohraničená oblast teplejšího vzduchu, než který zde zrovna je, hovoříme o **teplé frontě**. Tu často doprovází vznik déletrvajících mírnějších srážek. Protože teplejší vzduch stoupá do vyšších vrstev atmosféry, má čelo teplé fronty tvar zkosený k zemi proti směru pohybu (**obr. 1.1**). Nasouvá se tedy na území nejprve ve svrchní, a pak až ve spodní vrstvě atmosféry. Proto ji nejprve doprovází oblaka ve vysokých vrstvách atmosféry (řasovitá oblačnost) – známá to předzvěst blížícího se deštivého počasí. Opačný efekt nastává, když do oblasti relativně teplejšího vzduchu přichází ostře ohraničená studenější vzdušná masa. Takové pohybuující se ostré hranici říkáme **studená fronta**. Protože se studený vzduch drží při zemi, je studená fronta zkosená ve směru pohybu a na území se nasouvá nejprve při zemi. Podél hranice studeného vzduchu je teplý vzduch vytlačován výše a vznikají tak bouřky (viz dále).

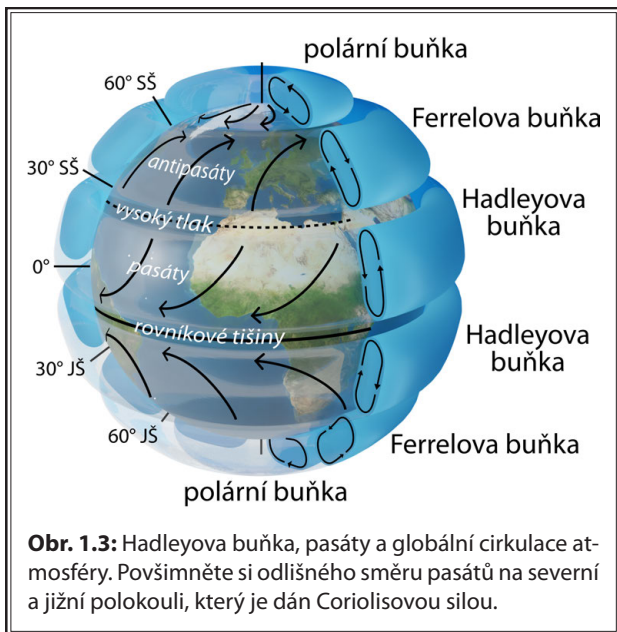
Jedním z hlavních parametrů atmosféry je tedy tlak vzduchu, a pak také teplota vzduchu. Čím může být teplota vzduchu určena? Mechanismů, jak může být regulována, je samozřejmě celá řada. Mezi ty hlavní samozřejmě patří **intenzita slunečního záření**, daná jak délkou dne, tak úhlem, pod jakým v dané části roku sluneční paprsky na povrch dopadají. Ve vyšších zeměpisných šířkách se oba tyto parametry během roku dynamicky mění kvůli změně **sklonu zemské osy vůči Slunci**. Tento jev může

za střídání ročních období ve vyšších zeměpisných šířkách. V době přelomu roku je vlivem zkosení zemské osy Slunci více exponována jižní polokoule. Na severní polokouli tedy dopadají sluneční paprsky pod nízkým úhlem a po kratší dobu během dne, proto je zde zima. Naopak na jižní polokouli je tou dobou den dlouhý a slunce stojí vysoko, proto je zde léto. Ve druhé polovině roku je celá situace naopak. Na severní polokouli je léto, zatímco na té jižní je zima, neboť ke Slunci je více přikloněna severní polokoule. Dynamika ročních období naopak nesouvisí se vzdáleností Země od Slunce. Ta se během roku také mění, ale na střídání ročních období to vliv nemá.

Při povrchu Země dále pozorujeme velmi dobře známý trend – čím menší je nadmořská výška, respektive čím blíže jsme zemskému povrchu, tím vyšší je teplota vzduchu. Vzduch se totiž při zemském povrchu ohřívá teplem, které zemský povrch akumuloval ze slunečního záření. Velmi při tom záleží na složení zemského povrchu v příslušném místě. Různé materiály mají totiž různou měrnou tepelnou kapacitu – různě snadno akumulují teplo. Některé materiály teplo akumulují rychle (snadno se zahřejí), avšak když zdroj tepla zmizí (např. v noci, kdy slunce zapadne), rychle se ochladí. To je důvodem rychlého střídání denního horka a zimního chladu v pouštích. Jiné materiály, například voda, naopak teplotní extrém mezi dnem a nocí spíše vyrovnávají – ve dne voda vzduch ochlazuje, neboť se masa vody ohřívá výrazně pomaleji než vzduch, v noci je naopak vzduch vodou ohříván, protože se z vody pomalu uvolňuje přes den naakumulované teplo. Tento trend však nemusí fungovat jen mezi dnem a nocí – může být důležitým faktorem, který ovlivňuje stabilitu teplot i během roku.

Představme si velký světadíl (třeba ten největší – Eurasii). Největší vlhko (nejvíce vody v atmosféře) je samozřejmě při pobřeží, kam od moří a oceánů přichází teplý vzduch, obohacený o spoustu vodní páry. Hodně zde proto prší. Zároveň je zde ale také teplotně relativně stabilní klima, neboť oceánská voda pufruje (vyrovnává) svojí vysokou měrnou tepelnou kapacitou teplotu vzduchu během celého roku – v létě chladný oceán brání extrémním vedrům, v zimě naopak díky naakumulovanému teplu zamezuje vzniku silných mrazů. Takovému klimatu, které je díky přítomnosti velké vodní plochy vlhké a teplotně relativně stálé, říkáme **klima oceanické** a je typické například pro atlantické pobřeží Evropy s Velkou Británií jako charakteristickým příkladem (vzpomeňme na Seifertův Deštník z Piccadilly, zakoupený ve věčně deštivém Londýně). Čím více se vydáme do vnitrozemí a budeme se vzdalovat od oceánu, tím více se začnou objevovat klimatické extrémny. Do centrálních oblastí kontinentů se už moc srážek nedostane, protože vlhkost od oceánu se cestou sem z atmosféry vyprší – vzduch tedy do centra kontinentu dorazí suchý. Zároveň zde nablízku není ani žádná velká vodní plocha, která by vyrovnávala teplotní extrémny během roku. Proto zde v létě bude nejen sucho, ale i vedro; v zimě naopak přijdou silné mrazy. Takovému klimatu, které je pro vzdálenost od moře a nedostupnost srážek suché a drsné, s velkými rozdíly teplot během roku, říkáme **klima kontinentální** a je typické právě pro jádrové oblasti kontinentů, jako jsou pouštní regiony střední

Asie (Gobi, Taklamakan atd.) či severoamerické Velké pláně. Mezi těmito dvěma extrémny existuje napříč kontinenty postupný **gradient kontinentality**, který je na měření průměrných teplot a srážek během roku pozorovatelný i na menší škále, jakou je například Česká republika, kde na průměrných hodnotách srážek můžeme slabě pozorovat gradient kontinentality od západu na východ.



Vzdušné proudění ovšem někdy nezávisí jen na lokálním tlaku jednotlivých vzdušných mas. Na celé Zemi existují také ustálené systémy trvalého vzdušného proudění, které probíhá neustále a určuje komplexní charakter klimatu v některých zeměpisných šířkách. Týká se to především tropických a subtropických oblastí, neboť mezi obratníky a rovníkem probíhá neustále stálý systém vzdušného proudění, známý jako **Hadleyova**

buňka. Její fungování si popíšeme třeba od místa, kde je nejvíce vlhko a teplo – od rovníku. Kolem rovníku existuje v podstatě trvalá tlaková níže. Vlhký a teplý vzduch zde stoupá vzhůru (to si ještě znovu popíšeme v příští kapitole), při tomto výstupu vzduchu do vyšších vrstev atmosféry se vzduch ochlazuje, a tím zde kondenzuje voda a padají srážky. Výsledkem takového proudění jsou masy vzduchu ve velké výšce, které odtud proudí směrem k severu trvalým vzdušným prouděním, které se nazývá **antipasát**. Antipasátové proudění je také jedním z důvodů, proč trvá letadlu cesta směrem k rovníku delší dobu, než cesta z tropů zpět do našich zeměpisných šířek – zatímco tam letí letadlo proti větru, zpátky je unášeno antipasátem. Vzduch z tropů se ve vyšších vrstvách atmosféry dostává až do oblastí kolem obratníků. Zde jsou pro změnu neustálé tlakové výše – studený vzduch z velkých výšek zde klesá zpět k zemskému povrchu. Jeho nízká teplota zde ale nezpůsobuje zimu – vzhledem k tomu, že oblasti jsou hodně exponované slunečním paprskům, je povrch kontinentů v oblastech obratníků dostatečně vyhřátý na to, aby zde nebyla zima, nýbrž teplo. Důležité však je, že vzduch je suchý – neobsahuje skoro žádnou vodní páru, protože většina vypršela při stoupání vzduchové masy vzhůru v tropické tlakové níži. Proto

1.B Proč je v tímě ve městě špatný vzduch. V základním textu jsme si vysvětlili, že vzduch při povrchu Země je teplejší než výše v atmosféře. Tím je poháněno konvekční proudění i vznik oblak výše v atmosféře, odkud následně prší. Občas se ale stane, že se celý systém poněkud převrátí. Typicky k tomu dochází v zimě, kdy při nedostatečném větrném proudění a špatných rozptylových podmínkách dochází ke stékání studeného vzduchu o nízké hustotě z hor po svazích do údolí. V nízkých nadmořských výškách se následně akumuluje studený vzduch, který se od vychladlého povrchu nemůže ohřát. Vlivem nízké teploty zde dojde ke kondenzaci vodních par a vznikají mlhy a nízká oblačnost, čímž je zabráněno průniku slunečních paprsků, které by mohly povrch ohřát, naopak nad vrstvu studeného vzduchu se nasune teplejší vzduch v o něco vyšší vrstvě atmosféry (třeba 500 metrů nebo 1 kilometr). Tím se tragicky zastaví konvekční proudění – studený vzduch a cokoliv, co je v něm, nemá kam proudit, kam uniknout, neboť nad ním je vrstva teplejšího vzduchu. Vzniká tak dobře známá **teplotní inverze**, tolik charakteristická pro zimní období v nižších polohách. Zatímco na horách je mírně nad nulou a nádherně slunečné počasí, dole v nížině je mlha, případně zatíženo nízkou oblačností bez srážek. Ve městech je zlo teplotní inverze ještě navýšeno tím, že kvůli zastavenému konvekčnímu proudění se zde jako pod víkem drží veškerý prach, smog a zplodiny. Ve dnech inverzního počasí proto může být pro některé lidi (např. astmatiky) i nebezpečné vycházet kvůli špatnému vzduchu. Extrémním případem takové situace byl roku 1952 tzv. **Velký smog** v Londýně, katastrofálně špatná smogová situace vlivem extrémního spalování uhlí v Londýně, která vedla ke smrti několika tisíců lidí.

jsou velmi suché i oblasti kolem obratníků, kam tento vzduch klesá. Vznikají zde tedy široké pásy **pouští**, jako je například Sahara, Arabská poušť nebo polopouštní oblasti Mexika. Z oblastí kolem obratníků následně vzduch proudí blízko zemského povrchu zase zpět k rovníku, cestou nabírá vodu z odparu od zemského povrchu, a u rovníku, kde je již velmi teplý a nasycený vlhkostí, stoupá vzhůru a cyklus se opakuje. Na rozdíl od proudění ve velké výšce, které je poznatelné a dosažitelné jen při cestování letadlem, znali stále větrné proudění směrem k rovníku už staří mořeplavci, kteří jej s oblibou využívali při svých cestách a nazývali jej *trade wind* – „obchodní vítr“. V českém prostředí se tomuto stálému větrnému proudění obvykle říká **pasát**. Stejně tak byly ale noční můrou mořeplavců, snažících se třeba obeplout Afriku na cestě do Indie, oblasti neustálé tlakové níže kolem rovníku, které se velmi špatně překonávají plachetnicemi, neboť zde skoro žádný vítr nefouká – rozkládají se tu takzvané **rovníkové tíšiny**.

Vzdušná vlhkost a srážky.

V atmosféře Země je významnou měrou zastoupen ještě jeden plyn, který jsme dosud vedle vzduchu a jeho příměsí nejmenovali – je jím **voda**, přesněji řečeno vodní pára. Množství vodní páry ve vzduchu je také důležitým parametrem pro počasí, podnebí i ekosystém – již při zběžném pohledu víme, že je opravdu velký rozdíl mezi ekosystémy, kde je sucho, a ekosystémy, kde je vlhko. Obsah vodní páry ve vzduchu lze vyjádřit hned několika způsoby, z nichž se velmi často setkáte především s parametrem **vlhkosti vzduchu**. Tzv. **absolutní vlhkost vzduchu** nám udává hmotnost vodní páry na jednotku objemu vzduchu (zpravidla v gramech na metr krychlový). Vodní páry ve vzduchu může být ale pouze omezené množství, které se navíc velmi dynamicky mění s dalšími parametry, a to jednak s tlakem, ale především teplotou vzduchu. Proto je velmi užitečnou hodnotou také **relativní vlhkost vzduchu**, která udává právě míru nasycenosti vzduchu vodními parami (poměr mezi aktuálním množstvím vodní páry ve vzduchu a maximálním možným množstvím vodní páry, které by se za daných podmínek do vzduchu „vešlo“). Relativní vlhkost vzduchu se stejně jako jiné relativní veličiny udává v procentech. Pokud se tedy setkáte s údajem, že byla někde 90% vlhkost vzduchu, jde vždy o vlhkost relativní. Ve chvíli, kdy je dosaženo kritické hranice, kdy je vzduch vodou zcela nasycen (tj. relativní vlhkost vzduchu je 100 %), začíná voda kondenzovat (měnit se v kapalinu) a vznikají srážky. Jak jsme si už řekli, záleží tento jev jednak na tlaku vzduchu, ale především na jeho teplotě. Relativní vlhkost vzduchu se totiž může velmi rychle měnit s měnící se teplotou – tedy při konstantní absolutní vlhkosti vzduchu. Zjednodušeně řečeno – do vzduchu se za určité teploty vejde nějaké množství vodní páry. Když teplota klesne, sníží se množství vodní páry, které se ve vzduchu může udržet v plynném skupenství. Pokud je jí ve vzduchu více, nadbytečná voda už nemůže v plynném stavu existovat a kondenzuje. Díky tomu dochází k mnoha známým meteorologickým jevům, jako je například tvorba oblačnosti na rozhraní oblastí různě teplého vzduchu, anebo vznik ranních mlh. Čím vyšší je teplota vzduchu, tím více páry se v něm může udržet, aniž by zkondenzovala – proto je ostatně možné, aby byla v tropických oblastech (nebo ve skleníku) tak vysoká vlhkost vzduchu. Teplotě, při které za dané absolutní vlhkosti vzduchu dochází ke kondenzaci par, říkáme **rosný bod** – pokud je teplota vzduchu menší, než je pro danou absolutní vlhkost vzduchu teplota rosného bodu, vznikají kondenzací vodních par oblaka, případně srážky. Pokud je teplota vzduchu vyšší než rosný bod, voda zůstává ve vzduchu ve formě plynu.

Kondenzace vodních par při teplotách pod úroveň rosného bodu se ale netýká jen vzduchu jako takového. I když je vzduch dost teplý, aby v něm voda zůstávala ve formě plynu, mohou se pod úroveň rosného bodu ochladit různé pevné předměty. Voda poté kondenzuje na nich. Takovými předměty mohou být například listy rostlin, na kterých takto vzniká rosa. Příkladem stejného jevu, který jistě mnozí znáte, je pak zamlžení brýlí v zimě při vstupu do místnosti. Brýle se totiž venku ochladí na velmi nízkou teplotu, která je po vstupu do vytopené místnosti hluboko pod úroveň rosného bodu. Proto se po vstupu do místnosti brýle zamlží – kondenzuje na nich vzdušná vlh-



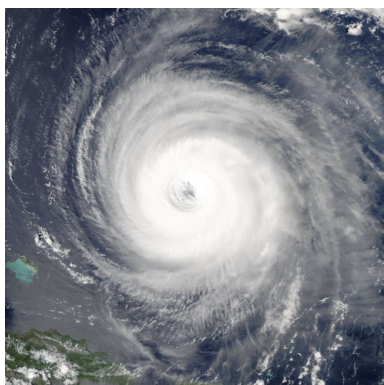
Obr. 1.4: Srážkový stín a vznik srážek na svazích pohoří. Vlhký a teplý vzduch od moře vane směrem na pevninu a naráží na svah pohoří, podél kterého stoupá vzhůru. Vlivem nižších teplot ve vyšších nadmořských výškách jeho teplota klesá pod úroveň rosného bodu a vznikají oblaka a srážky na návětrné straně pohoří. Na odvrácenou stranu hor se již dostává suchý chladný vzduch, takže za pohořím je sucho (srážkový stín).

kost¹. Jakmile se povrch brýlí zahřeje na teplotu vzduchu v místnosti, voda se znovu odpaří. Kondenzaci vodních par na površích pevných předmětů říkáme **horizontální srážky**. V širším kontextu je pak možné k horizontálním srážkám řadit i kondenzující mlhu, tedy oblaka vznikající při zemském povrchu. Zcela zásadní roli hrají tyto horizontální srážky v některých extrémně vlhkých ekosystémech (jako třeba v tropických mlžných lesích), ale také naopak v ekosystémech extrémně suchých (hlavně v tzv. mlžných pouštích) – viz následující kapitolu.

Druhým, všem dobře známým typem srážek, jsou pak **vertikální srážky** – tedy především déšť a sněžení. K jejich vzniku jsou zapotřebí především **oblaka**, proto si nejprve představíme právě je. Oblaka jsou atmosférické struktury tvořené velkým množstvím drobných kapek vody, případně drobných ledových krystalků. Nejsou tedy v pravém slova smyslu tvořena plynem, nýbrž právě kondenzovanou vodou, jejíž částičky (kapky či krystaly) nejsou dost velké na to, aby dopadly na zemský povrch ve formě srážek. Místo toho se vznášejí ve vzduchu podobně jako třeba zrnka prachu. Vlhkost potřebná pro tvorbu oblak se do atmosféry samozřejmě dostává od zemského povrchu, kde se vodní pára odpařuje z vodních ploch, z krajiny i z organismů. Vzduch při zemi je ve srovnání s vyššími vrstvami atmosféry teplejší, neboť se (i se svou vodní parou) ohřívá od zemského povrchu. Teplý vzduch má menší hustotu než vzduch studený, proto **stoupá od zemského povrchu**, nasycen vodní parou. Tomuto pohybu vzdušných mas od povrchu vzhůru říkáme v meteorologii **termická konvekce**. Výše v atmosféře se s klesajícím tlakem a teplotou vodní pára sráží, a tím vznikají oblaka. Ke vzniku oblak je v atmosféře zapotřebí jednak teplota pod úrovní rosného bodu (což není příliš těžké, neboť výše v atmosféře je velmi chladno), a jednak dostatek vodní páry. Dále je nutné, zejména v nižších vrstvách atmosféry, aby byla ve vzduchu přítomna také nějaká **kondenzační jádra** – drobné částice, kolem kterých začne voda

¹ Dalším, o poznání nepřijemnějším příkladem tohoto jevu, je kondenzace vody v útrobních elektronických zařízeních, která může způsobit jejich poškození.

kondenzovat. Jako kondenzační jádra tak mohou posloužit třeba zrnka prachu, ale také molekuly některých chemikálií. Některé chemické látky jsou navíc velmi **hygro-****skopické** (jejich molekuly k sobě rády přitahují molekuly vody). Mezi globálně nejvýznamnější chemikálie zodpovědné za kondenzaci oblak proto patří například velmi hygroskopická látka – kyselina sírová. Ta v atmosféře ve velkém vzniká nad oceány díky činnosti organismů, konkrétně některých skupin fytoplanktonu. Při jejich smrti se do okolního prostředí z jejich buněk uvolňuje látka dimethylsulfopropionát, která se v prostředí mění na dimethylsulfid (DMS). Ten uniká do atmosféry, kde se oxiduje na kyselinu sírovou a další látky na bázi síry, jejichž molekuly fungují jako kondenzační jádra pro oblaka. Více se o tomto významném procesu ovlivňujícím globální klima dočtete v brožuře 52. ročníku BiO, str. 29–32.



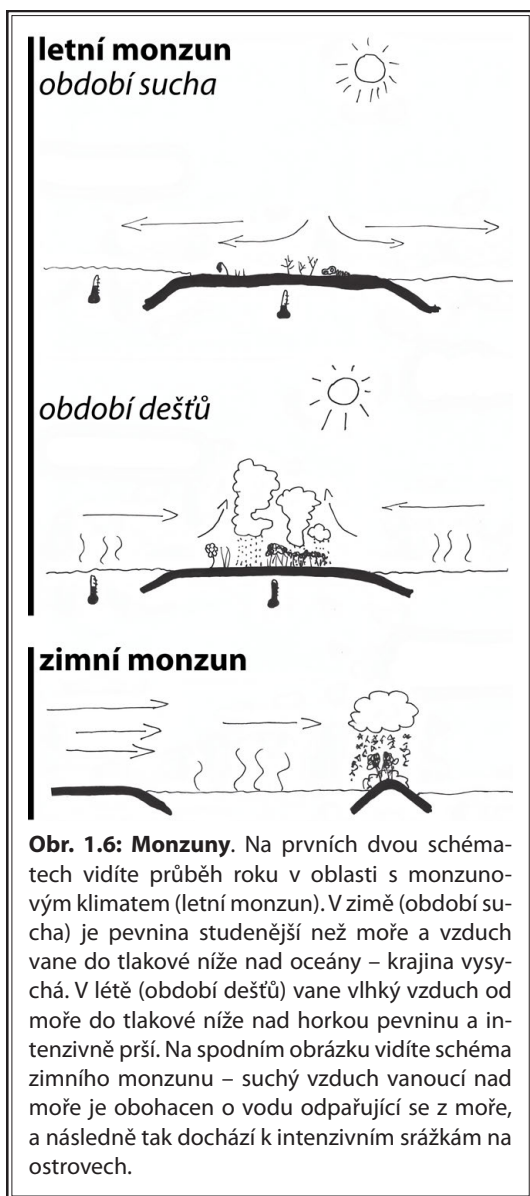
Obr. 1.5: Hurikán Isabelle severně od ostrovů Hispaniola a Portoriko. Příklad extrémně silné tropické bouře.

Oblaků je mnoho typů, liší se svým tvarem, výškou, ve které se nacházejí, složením a dalšími faktory, které si zde nebudeme podrobněji představovat. Pro naše účely nyní postačí vědět, že některá oblaka jsou dost blízko země, a jsou zároveň dost nasycená, takže z nich mohou vznikat srážky. K těm zjednodušeně řečeno dochází tak, že se kapky vody nebo krystalky ledu v oblaku zvětší natolik, že už se nemohou udržet ve vzduchu a padají k zemi ve formě vertikálních srážek – deště nebo sněhu. Vertikální srážky mohou vznikat za různých okolností. Někdy k nim dochází samovolně v oblačnosti vlivem vysokého odparu či změny teploty. Srážky se mohou uvolnit i z oblak, která

jsou tak nízko, že se srazí se zemským povrchem – s úbočím nějakého pohoří. Zcela typicky se tak děje u pásemných pohoří, ke kterým přichází vlhký vzduch jen z jedné strany, jako je například Himálaj, ale třeba také Krušné hory. Vlhký vzduch přicházející například od moře stoupá podél pohoří, což vede k formaci oblačnosti a vzniku srážek. Tím se vzdušné proudění zbaví většiny vody na jednom místě a hory jsou tak velmi vlhké a deštivé (na návětrné straně Himálaje například díky tomu rostou hluboké, velmi deštné lesy). Na druhou stranu pohoří se však už vlhkost skoro nedostane, všechna se totiž vypršela v horách. Proto je krajina na druhé straně hor velmi suchá. Tomuto jevu říkáme **srážkový stín** a jde o jeden z velice významných klimatických fenoménů, který stojí za vznikem extrémně vlhkých i extrémně suchých oblastí. Vlivem srážkového stínu tak na kontinentální straně Himálaje najdeme extrémně suché pouště, jako je poušť Taklamakan či Gobi, a také stepi. Podobně se na německé straně Krušných hor zachytávají a vyprší oblaka přicházející od Atlantského oceánu. Srážkový stín Krušných hor v Česku samozřejmě není tak silný, ale i přesto je oblast

Žatecka a západní část Českého středohoří jednou z nejsušších u nás, o čemž svědčí i výskyt reliktních stepí z dob ledových, jako je například step na vrchu Raná.

Velmi specifickým případem meteorologického zla, kdy vznikají silné srážky (jako i další extrémní projevy počasí, jako je krupobití nebo tornádo), je **bouřka**. Bouřky vznikají různými způsoby – často k nim dochází například na čele postupující studené fronty, v letních měsících pak vznikají samovolně z horka. Konkrétní mechanismus si nyní vysvětlíme. Vzniku bouřky zpravidla předchází velmi teplé počasí. Je-li krajina dostatečně vlhká, vede horko k výraznému odparu vody a k masivnímu růstu absolutní vzdušné vlhkosti. Vlhký a ohřátý vzduch stoupá vzhůru – čím vlhčí a teplejší je, tím rychleji. Touto masivní konvekcí dochází k charakteristickému silnému snížení tlaku vzduchu – vzniku lokální tlakové níže. Rychle proudící vzduch se dostává až do vyšších vrstev atmosféry (třeba do výšky okolo 15 kilometrů) a postupně z něj kondenzuje vodní pára. Jakmile se silná bouřková konvekce nastartuje, začne se navíc do stále se zrychlujícího sloupce vertikálního proudění nasávat i vzduch z okolí – vzniklé proudění tedy neustále sílí. V nejvyšších vrstvách bouřkového oblaku vzdušná vlhkost v nízkém tlaku i teplotě vymrzá a horní část bouřkového oblaku je tak tvořena ledovými krystalky. Podél hranice stratosféry, tzv. tropopauzy, se pak konvekce zastavuje a oblak se zde rozšiřuje – proto mají bouřkové oblaky tvar charakteristické kovádliny. Nasátím velkého množství vlhkého vzduchu do konvečního proudění tedy postupně vzniká charakteristický, mnoho kilometrů vysoký bouřkový mrak, kterému se říká **cumulonimbus**. Zatímco neustále stoupající vzduch v něm vytváří extrémně silný proud konvekce směřující směrem vzhůru, po dostatečném nasycení oblaku začne také něco směřovat zpět dolů – kondenzující srážky, případně kroupy, vznikající v mrazivých vyšších vrstvách atmosféry, v horní části oblaku. V bouřkovém mraku tak probíhá paralelně proudění oběma směry v takzvané **bouřkové buňce**. Třením a srážkami různých částic uvnitř bouřkového mraku pak vzniká elektrický náboj – příčina vzniku blesků. Vedle vzniku z horka mohou bouřky vznikat i všude tam, kde je nějak indukováno silné proudění vlhkého vzduchu směrem vzhůru. Proto bouřky vznikají, jak jsme již zmínili, také na čele studené fronty, kdy se studený vzduch postupně podsouvá pod oblasti s teplým vzduchem, což způsobuje proudění teplého vzduchu podél hranice fronty směrem nahoru. Takové proudění bývá velmi intenzivní a bouřky vzniklé z postupující studené fronty velmi silné. Dalším speciálním případem jsou pak velké **tropické bouře**, vznikající nad oceánem v tropických oblastech nízkého tlaku vzduchu. Pokud se oceán ohřeje na dostatečnou teplotu, dochází k extrémnímu výparu vody. Z takového velmi vlhkého a teplého vzduchu pak mohou vzniknout velmi silné, obrovské bouřkové systémy. Je pro ně typická rotace podél vertikální osy, kdy vzduch stoupá po spirále, jejíž směr určuje Coriolisova síla (typický tvar hurikánu jistě všichni znáte) a sílu získávají, dokud jsou nad oceánem, ze stále nové vlhkosti, odpařující se z oceánu. Takové tropické bouře (hurikány, cyklony a tajfuny) mohou mít proto devastující účinky pro obyvatele ostrovů a pobřežních oblastí. Nad pevninou, kde již není tak silný odpar vody, však rychle ztrácejí sílu a rozpadají se.



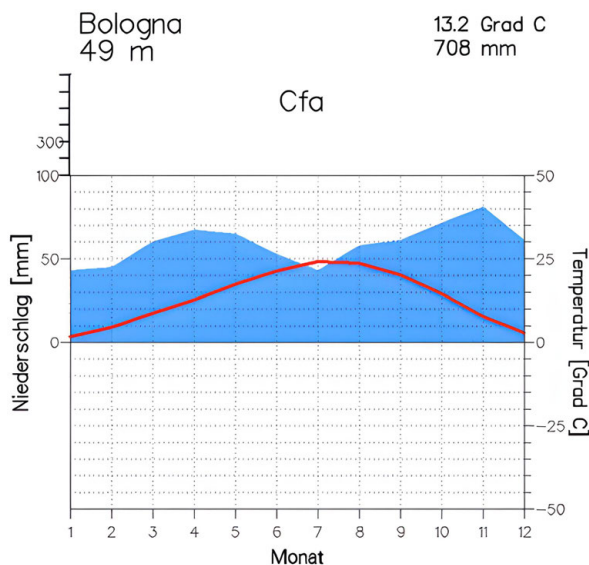
Obr. 1.6: Monzuny. Na prvních dvou schématech vidíte průběh roku v oblasti s monzunovým klimatem (letní monzun). V zimě (období sucha) je pevnina studenější než moře a vzduch vane do tlakové níže nad oceány – krajina vysychá. V létě (období dešťů) vane vlhký vzduch od moře do tlakové níže nad horkou pevninu a intenzivně prší. Na spodním obrázku vidíte schéma zimního monzunu – suchý vzduch vanoucí nad moře je obohaten o vodu odpařující se z moře, a následně tak dochází k intenzivním srážkám na ostrovech.

změnu ochladí na teplotu nižší než okolní oceán. Tím vzniká tlaková níže naopak nad oceánem – a vysává suchý vzduch z pevniny. V druhé polovině roku je tak v Indii velké sucho (proto se zde ostatně hojně vyskytují savany či tropické opadavé lesy). Monzunové klima je tak typické velmi nerovnoměrným rozložením srážek během

Tlaková níže, nasávající vlhký vzduch za vzniku prudkých dešťů, může vznikat ještě jedním významným způsobem, který znovu souvisí s rozdílnou tepelnou kapacitou pevniny a oceánů. V některých oblastech světa (nejvýznamnější se to děje v Indii) vznikají tlakové níže proto, že v letních horkých měsících se pevnina zahřeje rychleji než oceán. Teplý vzduch nad pevninou proto stoupá vzhůru a vzniká tlaková níže, do které se nasává vzduch z okolí. Indie je široký poloostrov, ze všech stran kromě jedné je obklopena mořem. Proto se do tlakové níže nad Indií nasává velmi vlhký vzduch od oceánu, ze kterého nad pevninou kondenzují srážky a prší. Hodně prší – vlastně na některých místech i nejvíc na světě. Toto pravidelné vzdušné proudění označujeme jako **letní monzun** a má zcela zásadní význam pro dynamiku indické krajiny, neboť po část roku přináší velké množství vláhy, umožňující rozpuštění vegetace. Problémem však je, že letní monzun od moře nefouká celoročně. Intenzita slunečního záření totiž v Indii, která není úplně na rovníku, přeci jen poklesá v zimním období, kdy se pevnina pro

roku. Nevyskytuje se samozřejmě pouze v Indii, monzuny ovlivňují klima po celém světě, hlavně v teplejších oblastech. V Indii je však celý proces nejvýraznější, mimo jiné i proto, že silná konvekce monzunových vzdušných mas je nad pevninou ještě umocněna přítomností nejvyššího pohoří světa – Himálaje, o které se oblaka zarazí a vyprší se (viz odstavec o srážkovém stínu). Je velmi zajímavé, že vedle letního monzunu ovlivňuje klima některých oblastí světa i onen opačný proud vzduchu, vznikající v zimním období (z pevniny nad oceány). Při vzniku tlakové níže nad oceánem je sem nasáván suchý vzduch z pevniny, i to však může vést paradoxně ke vzniku srážek. Poté, co suchý vzduch opustí pevninu, vane totiž dále nad mořem a znovu se může obohatit o vodní páru – dříve, než se dostane dále nad oceán do tlakové níže. Výsledkem pak mohou být zimní srážky na ostrovech, přes které na své cestě nad mořem tento vzduch proudí. Typickou oblastí, kde se tento tzv. **zimní monzun** projevuje, jsou Japonské ostrovy, hlavně Hokkaidó, kde je zimní monzun z pevniny zodpovědný za silné sněhové srážky v zimních měsících.

1.C Jak stručně popsat podnebí. Jak jsme si řekli v základním textu, podnebí lze popsat pomocí souhrnu průměrných hodnot základních meteorologických ukazatelů. Průměrná roční teplota či průměrný roční srážkový úhrn jsou však do značné míry nicneříkající údaje, protože nám neukazují rozmístění srážek ani teplot během roku. Třeba průměrná teplota v Praze je nějakých 8,5 °C. Dnů, kdy je v Praze takové počasí, ale během roku moc není – v létě dosahují teploty běžně hodnot nad 30 °C, v zimě naopak běžně klesají pod nulu. Hodí se proto nějaký standardizovaný způsob, jak snadno popsat průměrný vývoj teplot a srážek během roku. Nejlepším způsobem, jak zhruba představit klima nějaké oblasti, je tak klimatický graf – klimadiagram, který vidíte na obrázku. Klimadiagram má dvě osy Y – na jedné jsou vyneseny hodnoty teplot, na druhé srážek. Na ose X jsou zapsány měsíce roku. Aby byly klimadiagramy sezónně srovnatelné (vlevo se začínalo jarem, vpravo končilo zimou), jsou u klimadiagramů oblastí na jižní polokouli měsíce zapsány od poloviny roku (prosinec a leden jsou uprostřed). Linka v grafu ukazuje vývoj průměrných teplot během roku, barevná plocha znázorňuje vývoj srážek. Na obr. X v kapitole 2.1 pak vidíte celou řadu klimadiagramů, které popisují různé typy podnebí.



Obr. 1.7: Klimadiagram italské Boloni. Modrá plocha znázorňuje průběh srážek během roku, škála pro odečet je na levé ose Y grafu. Červená křivka představuje roční průběh teplot a škála pro odečet je na pravé ose Y grafu. Měsíce jsou znázorněny na ose X. V pravém horním rohu jsou pak uvedeny průměrné roční hodnoty obou veličin.

1.2 Abiotické faktory vodního prostředí

Až doposud jsme se zabývali takřka výhradně suchozemským prostředím a zlu, kterému jsou vystaveny suchozemské organismy. Nejinak je tomu ve vodním prostředí, kde na organismy číhá celá řada nepříznivých podmínek, se kterými se musí vyrovnat. V následujících odstavcích si nejprve přiblížíme jednotlivé abiotické činitele formující vodní prostředí, a poté se podíváme také na konkrétní biomy.

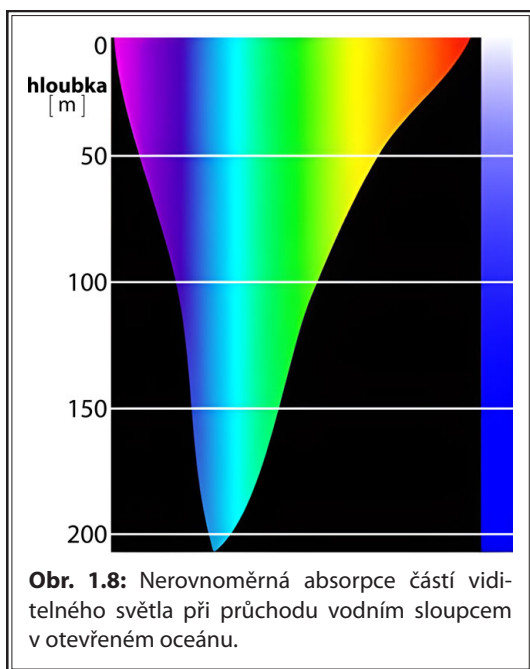
Světlo

Dopadající sluneční záření je zásadním zdrojem energie pro většinu živých organismů, a to jak ve vodě, tak na souši. Sluneční energii umí některé organismy transformovat při fotosyntéze a ukládat ji v podobě cukrů, k jejichž výrobě tyto organismy čerpají ze svého okolí oxid uhličitý. Formálně opačným procesem je **dýchání**, při kterém je štěpením organických látek uvolňována energie k dalšímu použití a jako vedlejší produkt je uvolňován oxid uhličitý. O organismech, které ovládají fotosyntézu a jako svůj zdroj uhlíku používají oxid uhličitý, říkáme, že jsou to organismy **fotoautotrofní**, a představují zásadní primární producenty v drtivé většině suchozemských, sladkovodních i mořských ekosystémů. Na zachycení a transformaci sluneční energie primárními producenty je dále navázána většina ostatních nefotosyntetizujících organismů. Kromě fotoautotrofů využívajících k tvorbě organických látek energii slunečního záření však existují také producenti, kteří se ziskem energie oxidují různé chemické substráty. V tom případě hovoříme o organismech chemoautotrofních, které obvykle tvoří spíše menší část celkově vyprodukované organické hmoty, i když existují ekosystémy, ve kterých chemoautotrofové zcela dominují – viz dále. Takové organismy, které fotosyntézu (ani žádnou chemosyntézu) samy neovládají, označujeme jako organismy **heterotrofní**. Vzhledem k tomu, že heterotrofní organismy nemají žádné mechanismy jak fixovat energii, je jejich existence zcela závislá na primární produkci autotrofů.

Typickými fotoautotrofy suchozemských ekosystémů jsou mnohobuněčné zelené rostliny, které se tvarem svého těla přizpůsobují lokálním klimatickým podmínkám, zejména dostupnosti světla a srážek. Světelná energie je na Zemi rozprostřena nerovnoměrně, jak již bylo vysvětleno v předchozím textu. Pokud se tedy rostlina nachází ve vhodné zeměpisné šířce, její největší starostí je boj o světlo s ostatními rostlinami, které se navzájem snaží jedna druhou přerůst a tím zastínit.

Ve vodním prostředí je však situace odlišná. Drtivou většinu primární fotosyntetické produkce ve vodních ekosystémech totiž zajišťují **jednobuněčné organismy**, především rozsivky, obrněnky, sinice a další². Tyto organismy se vznášejí volně ve vodním sloupci nebo porůstají pevné povrchy ponořených předmětů a jsou vystaveny zásadní zlé vlastnosti vody, kterou je **omezená propustnost vody pro světlo**. Jak to organismy omezuje a ovlivňuje? Pojďme se nyní podívat na tuto vlastnost vody blíže.

²Výjimku představují velmi specifické vodní ekosystémy, jako jsou některé mělké sladkovodní nádrže, kde dominují cévnaté rostliny (tzv. vodní makrofyty) nebo tzv. chaluhové lesy – porosty velkých mořských chaluž.



Součástí slunečního záření dopadajícího na Zemi je mimo jiné viditelné světlo (detailněji najdete jednotlivé typy slunečního záření popsané v kap. 3.4), které je přibližně shodné s rozsahem vlnových délek využitelných fotoautotrofními organismy. Při dopadu slunečních paprsků na hladinu se část záření odrazí zpět do atmosféry, což je závislé na úhlu dopadu a na případných dalších vlastnostech hladiny (vlny, přítomnost ledu apod.). Zbývající část paprsků proniká pod vodní hladinu. Při průniku světla do hlubších vrstev pak dochází k jeho **absorpci**, tedy postupné přeměně světelné energie zejména na energii tepelnou. Absorpce světla vodou

však není stejná pro všechny vlnové délky, jak je vidět na obrázku **obr. 1.8**. Zatímco záření s vlnovou délkou odpovídající infračervenému záření je absorbováno v rámci prvních decimetrů vodního sloupce, část spektra odpovídající ultrafialovému záření je absorbována v závislosti na rozpuštěných organických látkách a rozptýlených částicích, a ve velmi čistých vodách může dosáhnout až několika desítek metrů hluboko. Oproti tomu modrá sekce viditelného světla může v extrémně čisté vodě proniknout až do hloubky 1000 metrů. Tato nerovnoměrná absorpce světla představuje problém pro fotosyntetizující organismy, neboť jejich barviva (molekuly, které jsou schopné zachytit energii záření, která je poté uložena do energeticky bohatých chemických vazeb) mají poměrně úzce omezené spektrum vlnových délek, které dokáží absorbovat. Pokud se tedy například organismus s barvivy absorbujícími žluté světlo dostane do hloubky 150 metrů, má velký problém – do takové hloubky se již žlutá část spektra nedostane.

Jednotlivá vodní tělesa, ať už se jedná o rybníky, jezera či volné moře, se ve schopnosti absorpce liší. Propustnost světla vodním sloupcem je výrazně snižována přítomností částic vznášejících se ve vodním sloupci, ať už se jedná o částice abiotické (například zvířené bahno v rybníce) či biotické (planktonní organismy). Samozřejmě i v rámci planktonních jednobuněčných společenstev probíhá souboj o světlo, a v případě enormního nárůstu buněk v horních vrstvách blíže k hladině může dojít k zastínění jedinců nacházejících se hlouběji. Zároveň je však pro fotoautotrofy nevýhodné

být těsně u hladiny, neboť tam dochází k tzv. **fotoinhibici**, kdy z důvodu přílišné intenzity ozáření a kvůli negativnímu působení ultrafialového záření dochází k poklesu fotosyntetické produkce. Rychlost produkce, vyjádřená jako množství uhlíku vázaného fotosyntézou za jednotku času, dosahuje tedy nejvyšších hodnot v té hloubce pod hladinou, kam dopadne maximum světla, ale kde již zároveň nedochází k fotoinhibici. Dále s přibývajícím hloubkou dochází k absorpci světla, a tedy ke zpomalení fotosyntetické produkce. Vzhledem k tomu, že i fotoautotrofové potřebují kyslík k vlastnímu dýchání, je z biologického hlediska poté nejzajímavějším parametrem tzv. **kompenzační bod**, což je hloubka, ve které jsou fotosyntetizující organismy schopné svojí vlastní fotosyntetickou produkcí kompenzovat ztráty způsobené dýcháním. Tato hloubka se může lišit mezi skupinami organismů podle toho, jaké pigmenty používají, a velmi výrazně se liší mezi jednotlivými vodními tělesy. Kompenzační bod většiny fotoautotrofů v otevřeném oceánu může být při maximální sluneční intenzitě až v řádu vyšších desítek metrů (u extrémně čistých nádrží i stovky metrů), zatímco v létě v českém rybníce může být většina záření absorbována již v rámci prvních jednotek či desítek centimetrů pod hladinou.

Teplota

S dopadajícím slunečním zářením úzce souvisí také teplota a její distribuce ve vodním prostředí. Jak bylo napsáno výše, část záření, zejména infračerveného, které není odražené a proniká pod vodní hladinu, se během absorpce přeměňuje na tepelnou energii. K ohřívání vodních těles tedy nedochází rovnoměrně v celém objemu, ale jsou zahřívána odshora. Důležitou vlastností vody je také již dříve zmíněná vysoká měrná tepelná kapacita. Ta se projevuje tím způsobem, že je potřeba poměrně velké množství energie k ohřátí daného objemu vody (v porovnání se stejně velkým objemem jiných látek, např. kamene, kovu, ale i třeba suchého vzduchu), ale jakmile je tento objem ohřátý, své teplo vyzařuje do okolí jen pomalu. Díky tomu dochází pohybem vody k transportu tepla a udržování tepelné stability, a to jak na úrovni malých vodních nádrží, tak na globální úrovni oceánského proudění. Ze stejného důvodu je voda používána například u ústředním topení – v kamnech ji ohřejeme a v trubkách je rozvedena po celém domě, kde své teplo pomalu vyzařuje.

Další velmi specifickou vlastností vody, která zásadně ovlivňuje teploty ve sladkovodních tělesech, je **teplotní anomálie vody**. U většiny látek platí, že nejvyšší hustoty dosahují v pevném skupenství – když například vhodíme kus pevného olova do misky s roztaveným olovem, ponoří se na dno. U vody je ale situace odlišná. Nejvyšší hustotu má totiž při cca 3,98 °C³. Při této teplotě je voda nejenže kapalná, ale navíc je poměrně výrazně teplejší, než při jaké teplotě mrzne. Voda o takové teplotě tedy klesá na dno, zatímco teplejší i studenější voda je umístěna nad ní. Díky tomu zamrzají vodní tělesa odshora, nikoli odspodu; pokud jsou navíc dostatečně hluboká, udržuje se ve

³V mořské vodě je však toto neplatí. Vlivem vysoké salinity teplotní anomálie zaniká a voda se chová v kapalném stavu tak, jak bychom od správné kapaliny očekávali. Zásadním faktorem ovlivňující stratifikaci mořské vody je však salinita, neboli obsah rozpuštěných solí.

1.D Ochrana proti sedimentaci. Sedimentace je jeden z klíčových problémů, se kterým se musí vypořádávat všechny planktonní organismy, a zejména pak ty, které ke svému životu přímo potřebují dostatek slunečního záření. Všechny objekty s hustotou vyšší než voda postupně klesají na dno. Rychlost, jakou dané těleso sedimentuje je (podle Stokesova zákona) dáno jednak rozdílem mezi hustotou tělesa a vody, ale také viskozitou vody a odporem, který brání klesání. Planktonní organismy s hustotou vody a její viskozitou nic nenadělají, a proto se jí musely nějakým způsobem přizpůsobit, a to zejména změnami ve zbývajících dvou zmíněných parametrech.

Prvním způsobem tedy může být snížení hustoty buněk, kolonií či těla tak, aby hustota byla srovnatelná či vyšší nežli je hustota vody, což umožní planktonu vznášet se ve vodním sloupci. Mezi méně efektivní způsoby, kterými mohou buňky omezeně snížit svou hustotu je například akumulace lipidů uvnitř buněk, nebo například sekrece slizových obalů (nadměrná sekrece slizu však naopak sedimentaci zvyšuje). Asi nejefektivnějším způsobem svou hustotu snižují sinice, které mají ve svých buňkách přítomné specializované organely, tzv. aerotopy. Jedná se o „plynové vakuoly“, které mají stěnu propustnou většinu plynů rozpuštěných ve vodě. Aerotopy lze tedy připodobnit k měchýřkům, které slouží sinicím k regulaci vztlaku a tím pomáhají sinicím měnit polohu ve vodním sloupci na základě jejich potřeby.

Druhým způsobem, jakým mohou planktonní organismy snižovat rychlost sedimentace je navýšení tvarového odporu. Tvar, který má tento odpor nejmenší a tudíž sedimentuje nejrychleji je tvar „slzy“, velmi rychle také sedimentují tělesa tvaru koule. Jakákoli tělesa jiného tvaru budou poté ve vodě sedimentovat pomaleji. Vodní organismy proto přišly s řadou různých tvarových přizpůsobení, pomocí kterých se snaží bránit klesání. Obecně mají vyšší tvarový odpor složitější útvary (samotná buňka může odpor snížit například pomocí bičíků, nebo různých trnů a jejich uspořádáním). U planktonních živočichů se zase setkáváme s různě protaženými končetinami či jinými tělními přívesky.

vyšších hloubkách neustále voda o stabilní teplotě. Je očividné, že pro existenci života tak, jak ho známe dnes, je teplotní anomálie vody zcela klíčová – jen si představte, jak by ve vodě přeživaly organismy, když by led klesal ke dnu, kde by se kumuloval a kde by nemohlo dojít k jeho roztání vlivem slunečního záření.

Jak jsme již řekli, vodní plochy jsou zahřívány sluncem nerovnoměrně, odshora. Při vytrvalém ohřevu dochází postupně k jevu, kterému se říká **stratifikace**, tedy k oddělení jednotlivých vrstev vody o různé teplotě (z důvodu rozdílné hustoty). V rámci vodních mas navíc neustále dochází k pohybu, víření a míchání, které je poháněno zejména pohybem vzdušných mas – větrem. Pokud však dojde k rozvrstvení vodního sloupce, tak dochází k míchání vody v rámci povrchové vrstvy, ale již jen velmi

omezené mezi povrchovou vrstvou a vrstvou ležící pod ní. Vlivem neustálého promíchávání je teplota vody v rámci povrchové vrstvy stejná, avšak při přechodu do nižší vrstvy dochází ke skokovému ochlazení. Jistě jste si to již sami ozkoušeli na vlastní kůži při letním koupání v rybníce – voda u hladiny je příjemně teplá, jen občas zanoříte nohu hlouběji, kde je najednou hrozná zima (i když reálný rozdíl teplot nemusí být až tak dramatický, jak se nám v tu chvíli zdá). Hlouběji ležící vrstvy ale nejsou v kontaktu s pohyblivým vzduchem, a proto je v rámci jejich objemu promíchávání pouze zanedbatelné a jejich teplota není stejná v celém objemu, ale postupně klesá.

Rozdělení do vrstev o různé hustotě má zásadní důsledky pro vodní organismy. Jedním z nich je například schopnost pohybu organismů, neboť voda o různé teplotě má odlišnou viskozitu (zjednodušeně to, jak moc brzdí pohyblivé organismy). Jistě si dobře dokážete představit, že v hustší (viskóznější) kapalině je pohyb organismů obtížnější než v kapalině řidší. V teplejší vodě (která má nižší viskozitu, je řidší) se tedy organismy mohou pohybovat snáze ve srovnání s pohybem ve studenější vodě. Tyto rozdíly nejsou až tak významné pro větší organismy (např. ryby), mohou být však zásadní pro růst a vývoj planktonních společenstev – řas a bezobratlých živočichů. Viskozita totiž neovlivňuje pouze aktivní pohyb, ale také pasivní klesání ke dnu neboli **sedimentaci (viz box: Ochrana proti sedimentaci)**. Zejména pro fotoautotrofní organismy je poté důležitá hloubka vrchní, teplé míchané vrstvy. Na rozhraní dvou vrstev totiž vlivem rozdílu v hustotě zpomaluje sedimentace. Pod spodní hranicí míchané vrstvy tedy může docházet k hromadění organismů, mrtvých organismů, ale také rozkládajících bakterií. Může se zde tedy uvolňovat velké množství živin. Tyto živiny však nejsou dostupné fotosyntetizujícím organismům, neboť se nacházejí pod míchanou vrstvou. Jsou však dosažitelné pro heterotrofní bičíkovce, kteří je mohou ze spodní vrstvy vynést (viz dále) O důležitosti hloubky vrchní míchané vrstvy si ještě povíme dále v podkapitole o vodních biomech.

Teplota vody je také úzce spjata s dostupností plynů rozpuštěných ve vodě. Obecně platí nepřímá úměra, tedy že s rostoucí teplotou vody klesá množství plynů, které je možné v ní rozpustit (viz **obr. 1.9**). To platí i pro dva plyny, které jsou zásadní pro dýchání a pro fotosyntézu, tedy pro kyslík a pro oxid uhličitý. Právě na rozpuštěné plyny ve vodě se podíváme v následujícím textu.

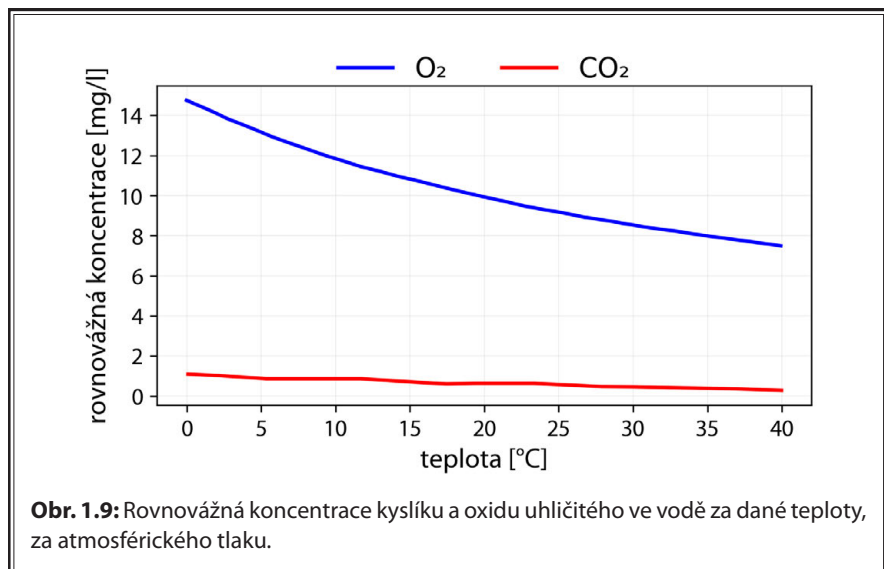
Dostupnost kyslíku

Kyslík je zcela zásadním plynem, který většina živých organismů využívá k dýchání (o organismech, které to nedělají, se dovíte více v kapitole 5). Jednotlivé druhy organismů mohou mít velmi variabilní potřeby, co se dostupnosti kyslíku týče. Některé organismy vyžadují silně prokysličené vody (například vranky či larvy pošvatek), jiným stačí vody na kyslík chudé, případně dokonce vody **anoxické**, tedy bez kyslíku (např. nitěnky nebo larvy pestřenek). Kyslík se do vody obvykle může dostat dvěma způsoby. Prvním způsobem je **difuze** z atmosféry skrze vodní hladinu. Tímto způsobem může dojít k dobrému prokysličení například v bystřinném úseku potoků a řek, kde je

množství peřejí a vodopádů. V takovém prostředí je voda obvykle **100% saturovaná** (množství rozpuštěného kyslíku v rovnováze s atmosférou, více ho voda o dané teplotě a za daného atmosférického tlaku prostou difuzí nepojme). K difuzi skrze vodní hladinu dochází samozřejmě také v případě stojatých vod, ale oproti prudce tekoucím vodám je tento přísun mnohem pomalejší a je silně závislý na aktuálních povětrnostních podmínkách. Okysličování vody pomocí difuze zná jistě i každý akvarista, který v akváriu využívá vzduchovací motorek.

Druhým způsobem, jakým se může kyslík dostat do vody, je činnost fotoautotrofních organismů. Během fotosyntézy dochází k uvolňování kyslíku jako odpadního produktu, který může být dále buď využit k dýchání, anebo je vypouštěn do okolního prostředí. Na rozdíl od přísunu difuzí, který je v čase relativně neměnný, je produkce kyslíku fotosyntézou závislá na dopadajícím záření (které ovlivňuje fotosyntetickou aktivitu). Množství kyslíku ve vodě se tedy může měnit v průběhu střídání dne a noci, s minimem za časných ranních hodin za rozbřesku a s maximem v průběhu odpoledne.

Stejně jako teplo, ani rozpuštěný kyslík není ve vodě distribuován rovnoměrně. Vzhledem k tomu, že k přísunu může docházet buď skrze hladinu nebo skrze fotoautotrofní organismy, je prokysličená obvykle vyšší ve vrchních vrstvách vody. Za teplého letního slunného a bezvětrného dne může vlivem fotosyntetické produkce dojít snadno k přesycení, tedy že je do vody rozpuštěno více kyslíku, nežli by bylo možné za daných podmínek pouhou difuzí. Ve spodních vrstvách, kde již nedochází k fotosyntetické produkci, je kyslík pouze spotřebováván heterotrofními organismy. Přísun kyslíku do větších hloubek je zcela závislý na promíchávání vodních mas mezi se-



bou. V případě, že se vodní těleso promíchává v celém objemu, je kyslík dopravován i do spodních vrstev. Pokud však dojde ke stratifikaci, tak zároveň dojde k omezení přísunu kyslíku do spodních vrstev. Heterotrofní organismy ale kyslík dále spotřebovávají, takže může u dna dojít k jeho totálnímu spotřebování – anoxii. Anoxické oblasti pak v některých případech mohou zůstat prakticky bez makroskopického života.

Zajímavým fenoménem je přítomnost kyslíku v hlubinách oceánu. Hlubokomořské vody zpravidla obsahují velké množství rozpuštěného kyslíku, což je způsobeno oceánskou cirkulací. K propojení povrchové a hlubinné cirkulace oceánu totiž dochází sestupnými proudy, které se nachází v polárních oblastech (konkrétně u pobřeží Grónska, nedaleko Špicberk, a také u pobřeží Antarktidy). Vzhledem k velmi nízkým teplotám v těchto oblastech je v zanořující se vodě velké množství rozpuštěného kyslíku (ten se ve studené vodě ochotně rozpouští) a tato prokyslišená voda poté klesá do hlubin.

Kyslík však není důležitý pouze pro dýchání živých organismů, ale hraje také velmi důležitou roli v chemických vlastnostech a složení vody. Na své okolí totiž působí jako oxidační činidlo, a pokud je ve vodě přítomen, udržuje ostatní komponenty v oxidovaném stavu. V případě, kdy kyslík ve vodě chybí, objevují se zde naopak redukované formy některých prvků a jejich sloučenin, které mohou ovlivňovat zde žijící organismy. Typickým příkladem je **dusík**, který je v přítomnosti kyslíku v drtivé většině přítomen v oxidované formě (zejména dusičnany, NO_3^-). K oxidaci dochází skrze specializované bakterie, které využívají energii uvolňující se během oxidace k tvorbě organických látek. V případě nedostatku kyslíku k této oxidaci nedochází, a dusík se tak nachází ve formě amonných kationtů (NH_4^+).

Zajímavá je v tomto ohledu také **síra**. Ta se jako makroelement nachází v prostředí ve formě síranů (SO_4^{2-}), které jsou stabilní jak v oxickém, tak v anoxickém prostředí. V případě nedostatku kyslíku však může dojít k biologické redukcí za vzniku sulfanu (sirovodíku), H_2S , který je velmi toxický pro většinu živých organismů. Sirovodík navíc může vznikat také jako produkt při anaerobním rozkladu proteinů v sedimentech. Pokud se sulfan dostane do kontaktu s kyslíkem, je velmi rychle oxidován zpět na síran. Pakliže tedy v přírodě detekujete přítomnost sirovodíku (a to poznáte, každý chemik dobře ví, že „ H_2S smrdí jako pes“), můžete si být jisti, že vychází z místa, které je zcela bez kyslíku.

Živiny

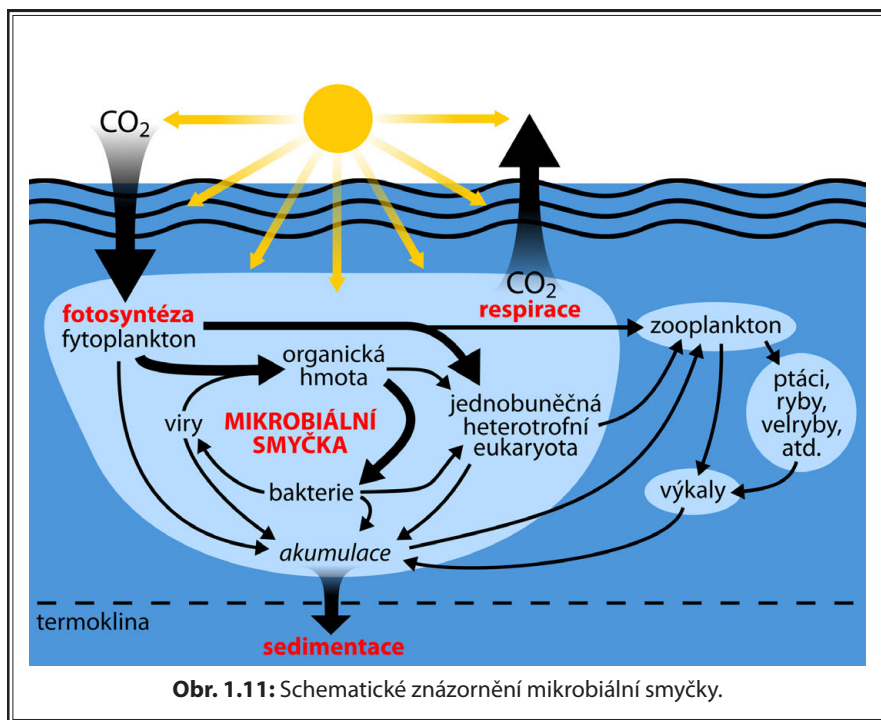
Stejně jako na suché zemi, i ve vodě je primární produkce limitována dostupností a distribucí živin, které jsou nutné pro růst a rozmnožování. Dvěma základními živinami (rozuměj prvky a jejich sloučeniny), které jsou zcela nezbytné pro růst a vývoj organismů a zároveň jsou velmi často limitující jak v suchozemském, tak ve vodním prostředí, jsou **dusík a fosfor**. Nejprve si u obou těchto živin řekneme, jak a v jakých formách se ve vodě vyskytují, a poté se podíváme na to, jakým způsobem může množství živin ovlivňovat charakter vodního prostředí.

prostředí. Ke zpětnému odbourání a vyvázání dusíku z vody je nezbytná přítomnost anoxického prostředí. V případě absence kyslíku umí specifické **denitrifikační bakterie** postupně redukovat dusičnany, které bakteriím slouží jako akceptory elektronu během oxidace vhodných organických substrátů. Dusičnany jsou postupně redukovány až na elementární dusík (N_2) či oxid dusný (N_2O), které se pak vrací do atmosféry. Uvolňování oxidu dusného je však problematické, neboť se jedná o významný skleníkový plyn. Kromě toho oxid dusný v atmosféře reaguje s ozonem, a tudíž jeho zvýšená produkce může vést k zeslabení ozonové vrstvy.

Typickým místem, kde v přírodě probíhá denitrifikace, jsou zamokřené nivy či písčité říční sedimenty. V dnešní krajině však vlivem regulace toků a limitace povodní velmi ubylo vhodných stanovišť, kde by mohlo docházet k denitrifikaci, což má za následek zvýšení transportu dusičnanů a jejich kumulaci v oceánech.

Druhou klíčovou živinou pro živé organismy je **fosfor** a jeho sloučeniny, zejména fosforečnany (neboli fosfáty). V přírodě se fosfor nachází pouze jako minerální přírůstek v horninách a uvolňován je díky jejich zvětrávání, v elementární podobě se fosfor přirozeně nevyskytuje. Mezi minerály obsahující fosfor patří zejména apatit, fosforit či fluoroapatit. Pro organismy je fosfor dostupný ve formě orthofosforečnanů, tedy solí či esterů kyseliny fosforečné, které obsahují jediný fosfátový anion PO_4^{3-} . Zatímco v půdě může být jeho koncentrace ojediněle relativně vysoká v závislosti na geologickém charakteru podloží, ve vodě bývají koncentrace fosforu obvykle velmi nízké, a to z důvodu reakce orthofosforečnanů s dalšími rozpuštěnými látkami, například s kovy. Vzniklé sloučeniny se následně vysrážejí a sedimentují na dno, kde jsou ve formě nerozpustných solí pro naprostou většinu organismů nedostupné. Fosfor, který není rozpuštěn v anorganické podobě, může být vázán v organických molekulách v rámci buněk a tkání živých organismů. Fosfor je důležitý například pro tvorbu nukleových kyselin, stavbu cytoplazmatické membrány, či syntézu ATP. Na úrovni tkání u obratlovců je fosfor významný např. při tvorbě kostí a zubů. Organicky vázaný fosfor si poté organismy mohou předávat skrze potravní řetězec, anebo také může docházet k jeho sedimentaci v podobě mrtvé organické hmoty.

V porovnání s dusíkem, který je v rámci planety distribuován rovnoměrně, je dostupnost fosforu velmi nerovnoměrná a jeho přísun do vodních ekosystémů je určen splachem a odnosem z pevniny. Hlavním rozdílem je skutečnost, že fosfor ani jeho sloučeniny nemají v rámci svého globálního cyklu plynnou fázi, a nalezneme je tedy pouze v pevné či kapalně podobě. Vlivem srážení a sedimentace navíc dochází k trvalému odlivu fosforu na dno oceánů, tj. pryč z dosahu drtivé většiny organismů, které jsou poté závislé na přísunu nového fosforu splachem z okolní krajiny. V přirozeném stavu je tedy primární produkce limitována dostupností fosforu, o který mezi sebou organismy zápasí. Stejně jako v případě dusíku, i fosfor je přidáván uměle do krajiny v podobě průmyslových hnojiv, čímž se samozřejmě navyšuje i množství fosfátů splavených do vodních toků a dále do nádrží či do moře.



V případě, že ve vodě dojde k výraznému nadbytku fosforu, přestávají jím být producenti limitováni. Jejich biomasa tak může růst, dokud nenarazí na další limitaci, což může být například dostupnost dusíku. Pokud je i dusíku ve vodě dostatek, popřípadě pokud ve vodě dominují takové skupiny producentů, které dokáží fixovat vzdušný dusík (některé rody sinic), může dojít k velmi rychlému růstu těchto primárních producentů. Pokud tyto primární producenty nezačne limitovat koncentrace jiných živin, může dojít až k limitaci světlem z důvodu samozastínění. Vyprodukovaná biomasa ale není trvale udržitelná a v průběhu času její velká část také odumírá. To představuje přísun potravy pro kolonie bakteriálních rozkladačů a na ně navázaných heterotrofních jednobuněčných eukaryotických organismů. Tuto část ekosystému nazýváme **mikrobiální smyčka**. Jedná se o velmi důležitou součást vodního ekosystému, která může navracet živiny „zpět do oběhu“. Skrze „mikroby“ dochází znovu k zabudování živin z mrtvé hmoty do živé biomasy, která může dále sloužit jako potrava pro další organismy. Z hydrochemického pohledu je důležité, že celá mikrobiální smyčka je heterotrofním systémem. Čím více organické hmoty je totiž u hladiny vytvořeno, tím více mrtvé hmoty sedimentuje a je rozkládáno heterotrofními mikroby, které pro svou aktivitu potřebují dýchat kyslík. Ten tím pádem z okolního prostředí mizí. Vlivem vysokého přísunu živin primárními producentům tak může dojít k velmi prudkému poklesu kyslíku směrem do větších hloubek a u dna mohou

být až podmínky anoxické (které, jak jsme již zmínili, mohou být doprovázeny například přítomností sulfanu, H_2S , který inhibuje komplex IV dýchacího řetězce a je tedy pro aerobní organismy vysoce toxický). Vody bohaté na živiny označujeme jako vody **eutrofní**. K eutrofizaci, neboli obohacování o živiny, dochází samozřejmě přirozeně, například pokud se vodní těleso nachází na podloží bohatém na fosfáty, ale ve valné většině vodních ploch trpících v současné době eutrofizací je na vině nadměrné používání průmyslově vyráběných hnojiv.

Opačným příkladem jsou vody **oligotrofní**, které jsou naopak velmi chudé na živiny. Typicky se jedná například o horská jezera, která mají jen velmi malé povodí, a nedostává se do nich tedy příliš mnoho živin. Vlivem nedostatku živin je primární produkce v jezerech velmi malá, a tím pádem je voda průzračná (nejsou zde žádné organické partikule, které by bránily v průhlednosti). Z důvodu nedostatku vyprodukované biomasy samozřejmě ani nemůže docházet k jejímu zpracování mikroby (neboť kde nic není, tam ani smrt nebere). Oligotrofní vody jsou tím pádem typické tím, že směrem do hloubky nedochází k prodýchávání kyslíku rozkladem organické hmoty, ale naopak dochází k mírnému nárůstu koncentrace kyslíku směrem do větších hloubek z důvodu klesající teploty (a tím pádem snazšího rozpouštění kyslíku).

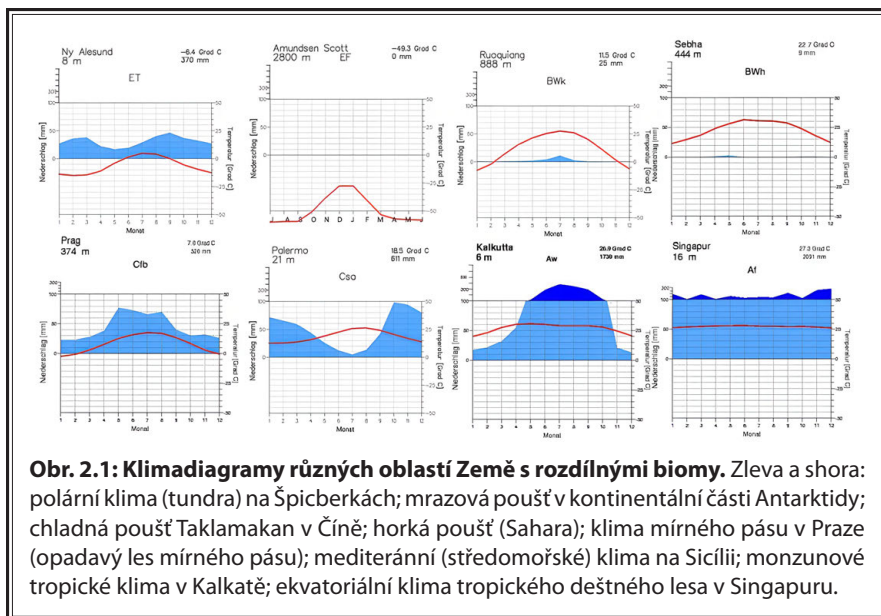
2. ROZMANITOST A ABIOTICKÉ PODMÍNKY SVĚTOVÝCH EKOSYSTÉMŮ

Prostředí, ve kterých mohou na Zemi žít organismy, lze rozdělit podle základních fyzikálních, chemických a prostorových vlastností na několik typů. Celkem snadno si lze odvodit, které to jsou – organismy si, zjednodušeně řečeno, mohou vybrat, zda žít **na souši**, nebo **ve vodě** – přičemž zcela zásadním rozdílem pro ně je, zda obývají vodu sladkou, nebo slanou. Protože většina (nebo alespoň pravděpodobně většina) organismů na světě obývá jeden z těchto krajinných celků, říkáme, že je biosféra země rozdělena do tří **biocyklů**, kterými jsou právě souš, sladká a slaná voda. Jistě vás ale napadne spousta organismů, které takto jednoduše do biocyklu zařadit nelze. Některé organismy například potřebují k životu víc biocyklů (třeba obojživelníci nebo komáři). Životní strategie mnoha druhů pak neurčuje zcela to, zda žijí na souši či ve vodě, ale svoji roli hrají jiná specifika. Takovými organismy jsou především **paraziti**, kteří cizopasí uvnitř svých hostitelů, a mají podobné vlastnosti bez ohledu na to, zda mají hostitele suchozemské či vodní. Někdy se proto o světě parazitů („parazitoféře“) hovoří jako o čtvrtém biocyklu. Organismy také mohou obývat řadu extrémních prostředí, které se z charakteristik biocyklů vymykají. Mohou například žít v extrémně slané, anebo jinak chemicky kontaminované vodě, jakož i hluboko v litosféře v horninách, mohou žít v anoxických bahnech či v ložiscích ropy, a některé organismy dokonce úspěšně žijí i v atmosféře, relativně daleko od zemského povrchu. V našem textu se dostaneme i k adaptacím organismů na život v těchto podivných, často extrémních podmínkách.

2.1 Suchozemské ekosystémy

Rozmanitost suchozemských organismů je ve srovnání s mořskými velmi dobře popsána – už jen proto, že v suchozemském biocyklu žijeme i my lidé. Zároveň je ale krajinná členitost a diverzita suchozemských ekosystémů také velmi dobře popsatelná a její základní charakteristiky lze pozorovat už z vesmíru.

Při pohledu na pozemské kontinenty z vesmíru na první pohled zaujme pozorovatele, že různé plochy souše jsou různě barevné. Důvodem jsou samozřejmě různé typy krajiny a ekosystémů, které se na nich nacházejí. Zpravidla se stejné barvy povrchu Země vyskytují na různých kontinentech všude tam, kde jsou podobné podmínky – zeměpisná šířka, vzdálenost od moře nebo třeba přítomnost pohoří. Klimatické podmínky tedy způsobují, že na světě existuje několik základních typů krajiny, kterým říkáme **biomy**. To, jaký biotop se v dané oblasti nachází, je určeno především kombinací teploty a srážek během roku. Jaký biotop najdeme na daném kontinentu při konkrétní kombinaci fyzikálních podmínek je tedy možno vyjádřit i v grafu, který vidíte na **obr. 2.1**. Vydejme se společně nyní na rychlou procházku zemským povrchem, abychom si představili různé biomy, a podívejme se, jaké čekají ve kterém biomu na organismy nepřizpůsobivé vlivy prostředí – zlo.



Začneme v polárních oblastech, kde je zla pro organismy skoro nejvíce ze všech biomů. Kolem pólů, kam dopadá nejméně slunečního záření a je zde největší zima, panují vpravdě extrémní podmínky, které vedou ke vzniku **polárních pustin**. Velmi specifický je zde už režim světla a tmy – vzhledem ke zkosení zemské osy zde téměř neprobíhá standardní střídání dne a noci. Místo toho je zde **polární den**, kdy slunce nezapadá třeba i několik měsíců, a po krátkém přechodu následuje zase období dlouhé tmy – **polární noc**. Během tmavé části roku navíc přichází zima a teploty klesají do opravdu extrémně nízkých hodnot, desítky stupňů pod bod mrazu. Charakteristickou vlastností polárních pustin však není jen zima a zvláštní střídání světla a tmy, ale také **sucho**. To je charakteristické hlavně pro Antarktidu. Antarktida je kontinent, který se rozkládá v celé jižní polární oblasti. Extrémní chlad tohoto světadílu nezpůsobuje pouze jeho poloha na pólu, ale také **cirkumantarktický mořský proud**, který odděluje moře kolem Antarktidy (Jižní oceán) od zbytku světového oceánu a zabraňuje přísunu teplé mořské vody z tropů (která výrazně ohřívá některé severní polární oblasti, např. Golským proudem). Spolu s teplou vodou se k Antarktidě nedostává ani vlhký vzduch, a centrální oblasti kontinentu, kde nalezneme mimo jiné i velmi vysoká pohoří a hluboká horská údolí, jsou navíc extrémně kontinentální. Výsledkem je, že na většině území Antarktidy nepadají skoro žádné srážky a většina vody vázané v ledovcích zde jen minimálně taje. Proto takovým oblastem někdy říkáme též **mrazové pouště**. Není proto divu, že v polárních pustinách je velmi nízká biologická diverzita. Z kompletně suchozemských makroskopických organismů zde žijí zpravidla lišejníky a mechy, velmi odolné cévnaté rostliny (na Antarktidě rostou původní

cévnaté rostliny jen dvě) a drobní členovci. V letním období zde ale hnízdí řada létajících mořských ptáků a na obou stranách planety zde žije i mnoho dalších obratlovců vázaných na moře, jako jsou ploutvonožci, tučňáci na polokouli jižní a lední medvědi na severní.

Vydáme-li se z oblasti polárních pustin na jih, s ústupem ledovců začne pomalu přibývat rostlinstva a objevují se rozsáhlé oblasti porostlé nízkou vegetací. Takovému biomu říkáme **tundra**. Tundra je zajímavá hned několika fenomény. Tím prvním je přítomnost **trvale zmrzlé půdy**, tzv. **permafrostu**. Půda v tundře v zimě celá promrzá, v létě ale rozmrzá pouze její svrchní vrstva. V hloubce kolem dvou metrů už půda zůstává trvale zmrzlou po celý rok. Mocnost takové věčně zmrzlé vrstvy půdy a hornin může být překvapivě velká, nejhlubší známé permafrosty sahají i do více než kilometrových hloubek pod povrchem. Na povrchu v letním období vznikají zpravidla rozsáhlé plochy podmáčené až mokřadní krajiny. Rostliny v tundře se tedy musí vyrovnat s velmi bizarním problémem – v letním období rostou ve velmi zamokřeném prostředí, zatímco v zimě, když tundra zmrzne, čelí velkému suchu, protože kapalná voda přestává být k dispozici. Tundra hostí poměrně málo specializovaných druhů živočichů. Na severní polokouli jsou to například hlodavci lumíci (*Lemmini*), liška polární (*Vulpes lagopus*) nebo velcí kopytníci sob polární (*Rangifer tarandus*) a pižmoň severní (*Ovibos moschatus*).

Boreální (chladné) oblasti, kde už však může růst les, pokrývají rozsáhlé porosty **boreálního lesa**, zvaného též **tajga**. V tajze platí do značné míry podobná pravidla jako v tundře – i zde se rostliny musí potýkat s dlouhým obdobím sucha, způsobeným mrazem, a s letním obdobím podmáčené půdy. Rozdíly v teplotách během roku jsou navíc ještě větší než v tundře – krom třesnutých mrazů v zimě se v tundře často projevují i krátká, ale poměrně teplá léta. Typickými dřevinami tajgy jsou neopadavé jehličnaté stromy, na severní polokouli zejména smrk (*Picea abies*), ale také modřín (*Larix*) a borovice (*Pinus*).

Pokud se posuneme dál blíže k rovníku, dostaneme se do **mírného podnebného pásu**. Ten je charakteristický velmi dynamickým sezonním klimatem – v létě je přiměřeně teplo a slunečního záření je dost na to, aby zde byla velmi efektivní fotosyntéza. V zimě je však i zde mráz, takže rostliny i živočichové musí být schopni zimu přečkat. V mírném podnebném pásu najdeme hned tři různé biomy, které se od sebe odlišují především množstvím srážek. Významnou roli zde tedy hraje zejména už zmíněný gradient kontinentality, a také případný srážkový stín pohoří. V oblastech s dostatkem srážek rostou **opadavé lesy mírného pásu**. Tento biom důvěrně znáte, protože v něm leží i celé území České republiky. Gradient kontinentality lze ale pozorovat i v rámci tohoto biomu napříč Evropou – zatímco třeba na východě Polska nalezneme suché doubravy přecházející v lesostep, na pobřeží Atlantiku v Irsku a Británii rostou mlžné dešivé lesy s množstvím epifytických mechů a lišejníků. Opadavý les mírného pásu ve střední Evropě je typický nejen relativně velkým množstvím srážek, ale také jejich rozdělením během roku – prší hlavně na přelomu jara a léta, a také na podzim –

naopak v druhé polovině zimy a léta je sucho. Tam, kde je klima výrazně oceaničtější (například v západní Evropě), hodně prší celoročně a zimy jsou velmi mírné, deštivé s minimem mrazivých dnů. V Severní Americe a Japonsku jsou zase velmi typickým jevem bohaté sněhové srážky během zimy. S narůstající kontinentalitou se prohlubují teplotní extrémy během roku a ubývá srážek. Časem už je deště příliš málo a teplotní rozdíly jsou příliš velké, aby v regionu rostl souvislý les. Místo toho zde vznikají poměrně suché a klimaticky drsné oblasti bezlesých plání, kde vegetačně zcela dominují trávy. Takovému biomu říkáme **step**. Organismy rozšířené ve stepích se musí potýkat s relativně třeskatými mrazy během zimy a suchým podnebím. Zlo působí organismům ve stepi také silný vítr a časté prachové bouře. Stepní rostliny jsou však zpravidla schopny vítr využít ve svůj prospěch. Například některé byliny, jako je třeba máčka ladní (*Eryngium campestre*) nebo velká brukev katrán tatarský (*Crambe tatarica*) patří mezi tzv. **stepní běžce**. Stepní běžci vytvářejí bohatě rozvětvené kulovité lodyhy s množstvím květů či květenství. Na podzim, když uzrají plody, se celá uschlá lodyha u země odlomí a hnána větrem se kutálí po povrchu stepi. Cestou z ní postupně vypadávají semena, takže celá strategie umožňuje velmi efektivní šíření na dlouhé vzdálenosti. Mnoho stepních rostlin má také plody schopné pasivního letu, zejména různé ochmýřené nažky a obilky. **Kavyly (Stipa)**, jedny z dominantních trav eurasijských stepí, mají na svých obilkách osinu s dlouhým chmýrem, která umožňuje transport větrem na dlouhé vzdálenosti. Krom toho dovede ale obilka kavylu využít i nedostatkové srážky. Když je navlhčena vodou, začne se poměrně rychle osina stáčet do tvaru šroubovice. Obilka se tak zavrtá mezi vegetací do stepní půdy, aby mohla ve vzácné chvíli deště zakořenit a vyklíčit. Život ve stepi je tedy drsný a náročný. Trávy a další byliny však pod sebou po tisíce let existence stepí tvořily zlatý poklad pro zemědělce – bohaté vrstvy úrodné půdy, černozemě. Skvěle se na ní daří obilí, které není samo o sobě ničím jiným, než značně vyšlechtěnou stepní trávou. Proto jsou stepi v současné době jedním z nejhroženějších biotů a v některých zemích (například na Ukrajině) byly prakticky zcela přeměněny na zemědělskou půdu.

Jsou ale oblasti v mírném podnebném pásu, které jsou tak kontinentální, že tam skoro žádné srážky od pobřeží nedosáhnou. Proto zde už neroste ani step a vznikají tu **chladné pouště a polopouště**. Zcela charakteristický je tento biot pro kontinentální oblasti střední Asie, například v Uzbekistánu, Afghánistánu nebo Mongolsku. Zlo extrémních podmínek je v této oblasti často ještě navýšeno několika dalšími faktory. V první řadě je to **srážkový stín** velkých asijských pohoří, jako je Himálaj, Pamír nebo Ťan-šan. Efekt srážkového stínu je velmi výrazně poznat hlavně v suchých oblastech Číny a Mongolska, kde jsou výsledkem jeho působení nejsušší místa eurasijské pevniny – chladné pouště, jako jsou Gobi a Taklamakan. V těchto oblastech nejsou skoro žádné srážky – když už se nějaké objeví, zpravidla jde o srážky sněhové. Těch zde využívají divoké populace velbloudů dvouhrbých (*Camelus bactrianus*), kteří jsou schopni sníh sbírat a konzumovat. V západnějších oblastech střední Asie jsou pak místní polopouště a pouště zase často značně zasolené. Jednak se zde vyskytuje celá řada minerálních pramenišť, a jednak je zde sůl často pozůstatkem re-



Obr. 2.2: Příklady hlavních biotů Země. Zleva a shora: Polární pustiny s pevninským ledovcem v Grónsku; tundra na Islandu; březová, v pozadí pak jehličnatá tajga na Sibiři; opadavý les mírného pásu na Balkáně; step v Gruzii (na vhodných místech přeměněná v pole, typické to ohrožení stepního biotů); mediteránní keřová vegetace („fynbos“) v Kapsku; horká kamenitá poušť (hamada) v Tunisku; mezotermní les v Číně; savana v Keni; tropický opadavý sucholes (to samé místo v období dešťů a v období sucha) v Ekvádoru; tropický deštný les v Malajsii; tropický horský mlžný les v Malajsii.

lativně mělkého moře Paratethys, které zde existovalo koncem druhohor a v třetihorách. Kromě slaných polopouští zde po něm samozřejmě zůstaly i velké vodní plochy, jako jsou slaná jezera Aral a Kaspické moře, a také Černé moře, které se po poslední době ledové znovu spojilo se světovým oceánem.

Sucho a extrémní podmínky se nás však na naší cestě biotů budou držet i nadále, když se posuneme do subtropického podnebného pásu. Právě zde totiž k zemi klesá suchý a chladný vzduch z Hadleyovy buňky vzdušného proudění, kterou jsme si představili v předchozí kapitole. Zároveň je ale subtropický pás velmi teplý – do oblastí kolem obratníků dopadá opravdu hodně slunečního záření. Na rozhraní mezi mír-

ným a subtropickým klimatem proto nalezneme velmi bohatý (a pro lidskou civilizaci mimořádně pohostinný) **středomořský (mediteránní) biom**. Jméno tento biom získal podle oblasti kolem Středozemního moře, ale vyskytuje se na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy, a všude se na první pohled pozná zcela nezaměnitelným, naprosto typickým vzorcem klimatu. Teploty jsou v zimě mírné, jen velmi vzácně mrzne, v létě je pak velmi teplo (často tepleji než v tropech). Krom horka je ve středomořském létě také extrémní sucho – v některých oblastech nezaznamenají v letních měsících skoro žádné srážky. O to více však v mediteránu prší v chladném období. Srážek je zde totiž obvykle velmi podobně jako v biomu opadavého lesa mírného pásu. Skoro všechny ale spadnou na podzim, v zimě a na jaře, s totálním maximem na přelomu podzimu a zimy, kdy přicházejí silné bouře s přívalovými dešti a bleskové záplavy. Schválně si to zkuste a vydejte se koncem října do Chorvatska nebo Itálie, pokud ovšem máte dobrou pláštěnku. Středomořské oblasti vynikají extrémně vysokou diverzitou cévnatých rostlin a velkým množstvím endemitů – zcela jedinečná flóra je v tomto ohledu vedle vlastního Středomoří zejména v jihoafrickém Kapsku. Navzdory občasným extrémům je tedy mediteránní klima velmi přívětivé pro organismy (včetně člověka, který zde vytvořil jedny z prvních úspěšných civilizací). Celá věc má ale drobný háček – v létě celá krajina na několik měsíců totálně vyschne. Kdo chce přežít, musí být schopen suché a horké léto překonat.

V teplejších subtropických oblastech, blíže k rovníku, pak nacházíme naopak znovu oblasti biodiverzitou spíš chudé, neboť jsou zde znovu extrémní klimatické podmínky. Vznikají zde totiž **horké pouště**, z nichž zcela typickými příklady jsou Sahara a Arabská poušť. V horkých pouštích už nebývají významné rozdíly teplot během roku – už se zde moc nestřídá léto a zima. Větší rozdíly teplot než během roku jsou zde ale během dne. Suchá krajina se totiž snadno ohřeje, ale stejně snadno i ochladí, takže v horké poušti může být ve dne 40 °C, ale v noci třeba jen 10 °C. Většina živočichů zde proto aktivuje právě za soumraku a v noci, zatímco období denního žáru přečkávají zahrábáni hluboko v norách, v písku či v puklinách skal. Takové pouště vznikají kolem obratníků přirozeně vlivem atmosférického proudění Hadleyovy buňky. Horké pouště ale vznikají ještě jiným způsobem, a to vlivem oceánského proudění. Jedná se dokonce o ty nejextrémnější z pouští – místa, kde téměř nikdy, nebo dokonce vůbec nikdy neprší. Svou vinu na vzniku takových extrémně nehostinných oblastí mají studené mořské proudy, které v některých oblastech Afriky a Jižní Ameriky přinášejí k pobřeží studenou vodu z polárních oblastí. V oblastech vznikají studené tlakové níže, které do sebe nasávají vzduch z blízkých pevnin. Na nich dochází k naprostému vysušení krajiny. V těchto pobřežních regionech pak vznikají takzvané **mlžné pouště**. Pojmenování „mlžné“ si vysloužily podle jediného zdroje vody, který do nich přichází – ranní mlhy od moře. Na příjem této vody jsou zde specializovány i mnohé organismy. Například někteří potemníci nebo pitoreskní ještěř moloch ostnitý (*Moloch horridus*) dovedou sbírat vodu z mlhy tak, že na vrcholcích písečných dun zdvihají zadeček. Kondenzující voda jim pak stéká po těle přímo do úst. Mlžné pouště v této

podobě se na světě vyskytují pouze ve dvou oblastech – jednak jde o poušť Namib v jihozápadní Africe, a jednak o poušť Atacama v Jižní Americe.

Z dosavadního textu by to mohlo vypadat, že v subtropických oblastech nenajdeme žádný opravdu vlhký biot. Skutečně – většina plochy subtropických oblastí je na světě spíše aridní, což je dáno už tolikrát zmíněným prouděním Hadleyovy buňky. O to zajímavější (a na biodiverzitu bohatší) jsou ale subtropické oblasti, kde celoročně vytrvale prší. Jde zpravidla o velmi oceanické regiony, navazující na již zmíněné oceanické oblasti mírného pásu. Od mírného pásu až k tropům se zde táhnou oblasti zvláštního biotu – **mezotermního lesa**, kterému se také někdy nepřilíš správně říká „deštný les mírného pásu“. Mezotermní lesy představují velmi vlhké, klimaticky mírné prostředí – v severnějších polohách zde v zimě trochu mrzne (objevují se i sněhové srážky), ovšem v jižnějších oblastech zde nemrzne prakticky vůbec. Ani v létě však není moc horko – teploty se zpravidla (někdy i celoročně) drží okolo 20 °C. Mezotermní klima je proto veřejnosti známé také jako podnebí „věčného jara“, tedy trvale přívětivých teplot. Ze všech biotů tedy v mezotermním lese najdeme nejméně teplotních extrémů – není zde ani horko, ani zima. Jediným extrémem jsou zde silné a celoroční srážky, a to jak klasické (déšť), tak horizontální (tedy mlha). V okolí Evropy bychom biot podobný mezotermnímu lesu našli v oblasti Černého a Kaspického moře, hlavně v Gruzii a Íránu (pocházejí odtud třeba oblíbené zahradní pěnišníky *Rhododendron ponticum*). Za zcela typickým „klimatem věčného jara“ se ale musíme vydat na ostrovy v Atlantiku – Kanárské, Azorské a na Madeiru. Dále pak vlhké mezotermní lesy najdeme ve východní Asii, na Novém Zélandu či v Jižní Americe. Podobně jako v mediteránu, i v mezotermním klimatu se dobře daří lidem a vznikly v něm úspěšné starověké civilizace – především v Číně, jediné oblasti světa, kde jsou mezotermní lesy zastoupeny na skutečně velké ploše.

Naši pouť bioty Země zakončíme v oblasti s největší biologickou diverzitou – v tropech. Svou roli na tom, jaký biot se ve které tropické oblasti vyskytuje, hraje jak gradient kontinentality, tak významné srážkové stíny pohoří. Velmi důležitým určujícím faktorem klimatu jsou zde pak také mořské proudy, a to především ty studené, z polárních oblastí. V rovníkových oblastech je zpravidla klima stabilní, s celoročně vysokými srážkovými úhrny a konstantní průměrnou teplotou okolo 30 °C. V takových oblastech roste zpravidla **tropický deštný les**⁴. Abiotické faktory jsou v tropech obecně poměrně příznivé, v tropickém deštném lese umožňují organismům dokonce takový rozpuk, až se zde život stává složitým kvůli obrovské míře konkurence. Složitě podmínky pro život zde tedy mnohým organismům vytvářejí především jiné organismy – třeba právě stromy, dominantní složka ekosystému. Stromy v tropickém lese jsou vysoké a je pod nimi velká tma – v pralesním stínu proto vydrží jen málo

⁴Významnou výjimku tvoří oblast východní Afriky, kde kolem rovníku najdeme místo deštných pralesů rozlehlé savany (včetně známých plání Serengeti). Důvodem je přítomnost letního monzunu (tolik charakteristického pro oblast Indického oceánu). Monzunové klima zde sice není tak silné jako v Indii, přesto však vede k silné sezonalitě a k tomu, že zde není tropický deštný les. Ve stejných zeměpisných šířkách na západním pobřeží Afriky naopak deštné pralesy rostou.

2.A Místo bez života. Jedny z naprosto nejextrémnějších podmínek, jaké lze na světě najít, panují v horských oblastech Antarktidy tam, kde na povrchu nejsou ledovce. Ledovce sice pokrývají většinu plochy kontinentu, ale mnohá pohoří ledovcovou krustu prorážejí a vyčnívají z ledového povrchu ven. Taková pohoří označujeme jako tzv. **nunataky** a někdy mohou být oázami života v ledové krajině (hlavně na severní polokouli, v době ledové na nich dokonce mohl růst i les). Pohoří v centrální Antarktidě jsou ale pravým opakem oáz. Na úbočích těchto hor musí organismy krom extrémních teplot a sucha čelit během roku také mimořádně silným dávkám UV záření. Nad Antarktidou je navíc také známá ozonová díra, expozice UV záření je tu tak ještě větší než v severních polárních oblastech. V hlubokých horských údolích, kam nedosahují ledovce, musí zase organismy čelit vůbec nejnižším naměřeným teplotám na zemském povrchu – okolo $-90\text{ }^{\circ}\text{C}$. Není proto divu, že jde o oblasti s vůbec nejnižší známou biodiverzitou. Nedávné studie prokázaly, že na některých plochách centrálního Transantarktického pohoří nežijí žádné makroskopické organismy – podmínky jsou tak extrémní, že ani houby, lišejníky nebo vláknité řasy zde nepřežijí. Chudá je zde i rozmanitost organismů mikroskopických, a to včetně bakterií. Mnoho zkoumaných půd z Transantarktického pohoří bylo výrazně ochuzeno o bakteriální mikroflóru a v některých vzorcích dokonce nebyla nalezena žádná. Přestože takové výsledky je ještě nutno ověřit dalšími výzkumy, je možné, že kvůli kombinaci mnoha extrémních faktorů najednou se v Transantarktickém pohoří mohou nacházet možná jediné části zemského povrchu (s výjimkou horkého magmatu a podobných extrémů), kde trvale nežijí vůbec žádné organismy.

menších rostlin – bylin a keřů. Hlavním abiotickým zlem pro jiné rostliny než vzrostlé dřeviny je tedy v deštném pralesě hlavně nedostatek živin (všechny jsou už vázány v jiných organismech, hlavně ve dřevě stromů), a především pak nedostatek světla. Proto volí mnoho pralesních rostlin různé strategie, jak se dostat ke světlu, které dopadá do korun stromů. Jednoduchou strategií je například možnost stát se liánou – popínavou rostlinou, která rychle vyroste podél kmene stromu vzhůru za světlem. Mnohé rostliny šly ale ještě dál a staly se z nich **epifyty** – nerostou v půdě, nýbrž na větvích stromů, vysoko, tam, kde je světla dost. Takové rostliny ale vyměnily zlo nedostatku světla za jinou abiotickou nepříjemnost, a to v deštném lese velmi paradoxní – sucho. Voda se totiž na větvích stromů nemá kde udržet a steče dolů. Epifytické rostliny proto musí tento problém řešit a vytvořily mnoho strategií, jak vodu zadržovat. Jihoamerické **bromélie** a některé epifytické kapradiny vytvářejí z listových růžic nádržky (tzv. fytotelmata), ve kterých se voda udržuje. Na tyto nádržky je pak vázána celá řada dalších organismů, včetně specializovaných stromových krabů a žab, kterým slouží jako místa k vyvedení potomstva. Mnoho epifytů je také sukulentní nebo mají pro zadržování vody ve svých pletivech speciální buňky.

2.B A co nadmořská výška? V textu o suchozemských biomech jsme, jak jste si jistě všimli, hovořili jenom o biomech **zonálních**. To jsou, zjednodušeně řečeno, biomy, které se vyskytují na daném místě vlivem zeměpisné šířky a vzdálenosti od pobřeží. Naprosto zásadním faktorem pro přítomnost nějakého typu prostředí je však ještě **nadmořská výška**. Každý, kdo byl někdy na horách, ví, že se vzrůstající nadmořskou výškou klesá teplota vzduchu. Ve vyšších nadmořských výškách se tedy setkáme s prostředím, které je typické pro vyšší zeměpisné šířky. V mírném pásu je to nejprve boreální les, poté tundra, a nakonec ledovce. Vlastnosti těchto tzv. **azonálních biomů** jsou ale v mnoha faktorech od jejich zonálních ekvivalentů hodně odlišné. „Tundra“ v horách na mnoha místech není podmáčená, je často dokonce suchá, protože leží ve většině případů ve svahu. Spíše než s termínem „horská tundra“ se tedy ve většině případů setkáme s označením „alpínské bezlesí“. Organismy v horách navíc musí řešit i další problémy související s nadmořskou výškou – řídký vzduch, případně vyšší dávky UV záření. Hory jsou také často výrazně vlhčí než okolní krajina. Podél horských svahů totiž stoupá z nížin vzduch, který ve vyšších polohách chladne a sráží se z něj vzdušná vlhkost. Velmi specifická situace díky tomu nastává u vysokých pohoří v tropických oblastech, kde je vzduch v nížinách velmi vlhký a po ochlazení vlivem stoupání podél svahu pohoří se z něj uvolňuje velké množství horizontálních srážek. Zde ve vyšších polohách nenajdeme žádný ekvivalent „tajgy“, ale velmi specifický ekosystém – **tropický horský mlžný les** (*cloud forest*). Horské mlžné lesy jsou typické množstvím mechů, epifytických rostlin, a vůbec jde v rámci tropů o místa s jednou z nejvyšších biodiverzit. Místní klima je do značné míry podobné klimatu mezotermního lesa – celoročně zde bývá stabilní teplota, která je však dosti nízká (třeba okolo 18 °C). Zároveň jsou mlžné lesy značně ohrožené, neboť se vyskytují na malé ploše, pouze v horách, kde je však i vhodné klima k pěstování řady zemědělských plodin, které jinak v tropech nerostou (například zeleniny). Tvrdou ránu jim také, hlavně v Jižní Americe, zasazuje produkce kokainu, který se extrahuje z listů koky (*Erythroxylum coca*), což je keř, který nejlépe roste právě v tropických horách – centrech světové biodiverzity. Není proto bez zajímavosti, že užíváním kokainu lidé neškodí jen sobě, ale také biodiverzitě a životnímu prostředí. Nad hranicí lesa se pak i v tropech setkáváme s alpínským bezlesím (v Jižní Americe, kde je ho nejvíce, se nazývá *páramo*) a ledovci. Horské oblasti jsou zajímavé i biogeograficky. Místní ekosystémy jsou často značně nepodobné ekosystémům v okolní krajině, takže zde žijí úplně jiné organismy. Vysoká pohoří se tak v krajině chovají podobně jako ostrovy v oceánu – v biogeografii se proto často používá označení *sky islands*, v doslovném překladu „ostrovy oblohy“ (česky se zpravidla říká „horské ostrovy“). V tropech jsou horské ostrovy místy vel-

•••

•••

kého endemismu a zajímavých evolučních příběhů. V mírném pásu severní polokoule k tomu navíc často představují i jakési „předsunutě mise“ neda-
lekých boreálních biotů. Žijí zde totiž organismy, které mají centrum výskytu
na severu – v Krkonoších je to třeba ostružiník moruška (*Rubus chamaemo-
rus*). Pokud jde o druhy vázané na tundru a alpské bezlesí, označujeme je
zpravidla jako **arkto-alpínské prvky**, druhy vázané na tajgu a horské temper-
rátní lesy pak nazýváme **boreo-montánní prvky**. Hory jsou zkrátka zajímavé
a jedinečné, a proto stojí za to tam chodit – a ideálně také dbát na to, aby je
různí politici, obchodníci, sportovci, zemědělci či developoři nezlikvidovali.

V oblastech, kde je tropických dešťů méně (například tam, kde je srážkový stín či
monzunové klima) nahrazují deštný prales buď **tropické střídavě vlhké lesy**, nebo
případně takzvané **sucholesy**. Setkáme se s nimi například v Indii, ale také ve vý-
chodní Africe a v Jižní Americe. Tyto porosty se vyznačují charakteristikami, které
plně odpovídají jejich názvu – jde o tropické lesy, kde je po část roku sucho. Rozdíl
mezi nimi spočívá především v míře vyschnutí krajiny – zatímco v tropických střídavě
vlhkých lesech zůstávají například celoročně tekoucí vodní toky a roste zde velká část
neopadavých dřevin, tropické sucholesy jsou z většiny opadavé – v období sucha při-
pomínají na pohled naše střeoevropské listnaté lesy v zimě, zatímco v období dešťů
na první pohled nejsou k rozeznání od deštného pralesa. V takových porostech musí
organismy bojovat se sezonní dynamikou dešťů podobně, jako například ve středo-
mořském biotě, často se zde tedy objevují sukulenty či rostliny s hlízkami a cibulemi.
V sušších oblastech s chudšími půdami či s výraznou aktivitou velkých savců se pak
krajina střídavě vlhkých lesů otevírá a vznikají **savany**. Savana na první pohled připomíná
step, ovšem odlišuje se od ní několika významnými rozdíly. Především – pravá
zonální step není závislá na činnosti býložravců a v případě vymření velkých kopyt-
níků nezaroste (nebo alespoň ne úplně) lesem. Tropické savany jsou naproti tomu
býložravci udržovány daleko více – tam, kde býložravci vymírají, dochází k zarůstání
savan a vzniku střídavě vlhkých lesů. Velcí savci však nejsou to jediné, co savany udržuje –
velkou roli zde hrají také pravidelné **požáry**.

2.2 Vodní ekosystémy

Dosud jsme si představovali základní rozmanitost krajiny v suchozemském biocyklu
– bioty souše. Jak tomu ale je ve vodních ekosystémech? Na následujících řádkách si
stručně představíme jednotlivé vodní „bioty“, a vysvětlíme si, čím se od sebe odlišují
a čím jsou specifické. Nejdříve se budeme věnovat tekoucím vodám, následovaných
stojatými vodami, a na závěr si představíme ekosystémy moří a oceánů.

Tekoucí vody

Jednotlivé vodní toky mohou být navzájem velmi odlišné. Výrazné rozdíly mohou být
mezi řekami v různých zeměpisných šířkách či mezi řekami vytékajícími z rozdílného
geologického podloží. Protože rozmanitost řek je na světě skutečně extrémní,

ve stručnosti si nyní shrneme, jaké jsou obvyklé abiotické charakteristiky toků nacházejících se v podmínkách střední Evropy. Na většinu evropských řek by se dané charakteristiky daly aplikovat také, směrem do vyšších či nižších šířek se však vlivem klimatických rozdílů pochopitelně liší.

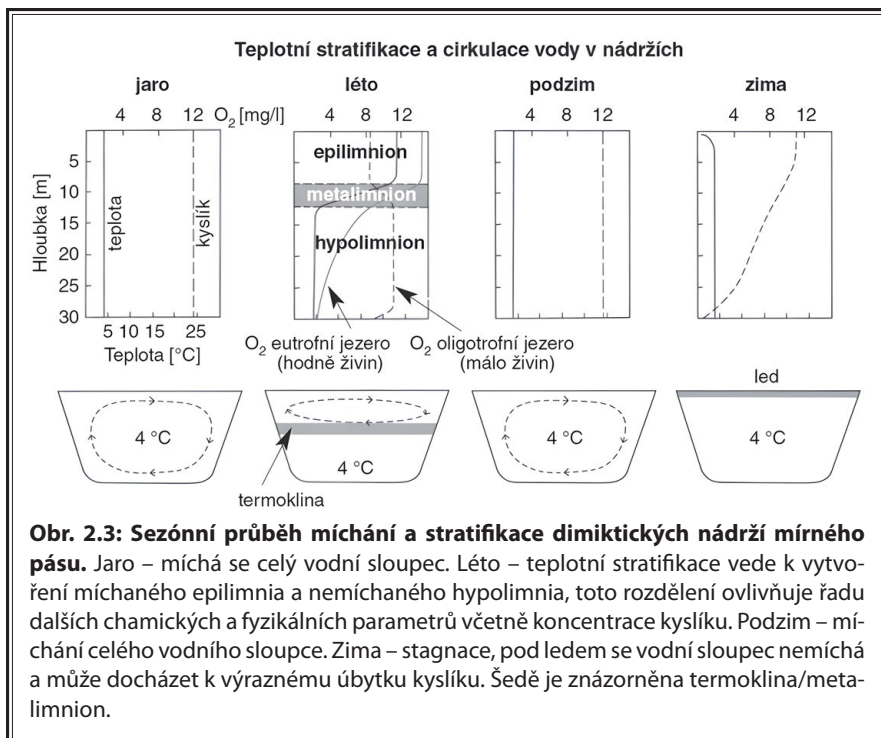
Voda prýstící ze země má obvykle konstantní teplotu odpovídající celoročnímu průměru místní teploty vzduchu. Velmi brzy však dochází k vyrovnání teploty potoka s aktuální teplotou okolí a teplota může vykazovat značné výkyvy i v průběhu jednoho dne v závislosti na aktuálních podmínkách. V horní části toku je voda obvykle velmi dobře prokysličená, což je dáno nízkou teplotou (viz výše), vyšším spádem terénu a častými peřejemi či vodopády, takže je velký povrch vody v kontaktu s atmosférou. Mezi primární producenty v těchto oblastech patří zejména biofilmy pokrývající pevné substráty, vláknité řasy či mechy, a jen v menší míře se jedná o velké vodní rostliny. Primární produkce je však často limitována světlem, neboť horní úseky toků jsou (na našem území) většinou obklopeny hustým porostem a heterotrofní organismy žijící v těchto částech toku jsou tedy závislé zejména na produkci z okolních ekosystémů (na spadu listů a jiného organického materiálu ze stromů apod.), tedy na **alochtonní** produkci.

Směrem níže po proudu se řeka dostává do středního toku. Její sklon již není tak prudký a rychlost proudění je tudíž mírnější, prokysličení však zůstává na vysoké úrovni, neboť jsou stále v rámci toku přítomny občasné peřeje. V této části řeky již zvládají kořenit vodní rostliny zajišťující část místní, **autochtonní** produkce, ale celý ekosystém je stále z větší části závislý na organickém materiálu unášeném z horní části toku. Světelné podmínky ve středním toku se zhoršují vlivem plavených jemných částic. Teplotně je střední tok již vyrovnaný a nedochází k výrazným změnám mezi dnem a nocí.

S přechodem do dolního toku se začíná snižovat množství dostupného kyslíku. Vlivem nízkého spádu je tok obvykle klidnější a vyrovnanější, což podporuje rozvoj fytoplanktonních společenstev, která jsou do toku naplavována ze stojatých vod ležících výše v povodí. Naopak vodní makrofyty postupně z toku mizí, vlivem hloubky a nedostatku světla (ať už v důsledku suspendovaných částic sedimentu nebo množství planktonních řas a sinic). V této části toku se již také může projevit eutrofizace vedoucí k prudkému rozvoji fytoplanktonu. Pro ekosystém je také velmi důležitá komunikace s okolní říční nivou. Během každoročních více či méně silných **povodňových pulzů** dochází k proplachování nivy, do které je nanesen materiál z horních částí toků, a naopak jsou odsud vyplaveny rozpuštěné živiny, které podporují produkci ve vodním toku. Povodňové pulzy jsou však v dnešní době redukovány pomocí **říční regulace** (jezy, přehrad) a protipovodňových ochranných opatření, čímž je pozmeněna ekologie dolních toků a nížinných říčních niv, u kterých tím pádem dochází k postupné degradaci.

Stojaté vody

Charakteristika stojatých vod závisí zejména na ročních změnách v promíchávání celého objemu, a tedy na změnách dostupnosti živin, světla a tepla primárním pro-



ducentům. Pro naše klimatické podmínky je typický scénář znázorněný na obrázku **obr. 2.3** odpovídající **dimiktickému**, neboli dvakrát míchanému jezeru či jiné nádrži. Na jaře, kdy dochází k roztátí ledu na povrchu vlivem postupného ohřívání, dosáhne teplota celého objemu $4^{\circ}C$, a nic tedy nebrání kompletnímu promíchávání celého vodního sloupce jezera větrem (pokud není extrémně hluboké nebo dobře chráněné před větrem). Spolu s cirkulující vodou se do větších hloubek dostává kyslík, a naopak ze dna se k hladině mohou dopravovat živiny a organické zbytky. S přibývajícím teplotou vzduchu se však nerovnoměrně od hladiny zahřívá také jezero. V tomto období sehrává klíčovou roli vítr. Pokud dostatečně dlouho nefouká, tak se prohřeje vrchní vrstvička vody a oddělí se od ostatních, chladnějších vrstev, čímž započne proces teplotní stratifikace vodního sloupce. Pokud by však celý rok bez ustání foukal vítr, tak by ke stratifikaci nedocházelo a prohřál by se celý objem vodní nádrže.

Pokud předpokládáme situaci, při které dochází ke stratifikaci, tak dochází k postupnému oddělování teplejší vrstvy vody. Stále je však v celém objemu dostatek kyslíku a živin, což podporuje rozvoj fytoplanktonu. S příchodem léta stratifikace sílí. Horní vrstva teplé vody (epilimnion) se dále ohřívá, postupně prohlubuje a je silně oddělena od spodní, studené vrstvy (hypolimnion). Kyslíkové poměry v hlubších vrstvách jsou v tuto chvíli závislé na trofii jezera. Je-li eutrofní, zákonitě dochází k postup-

nému poklesu kyslíku, což může vést dokonce až k anoxii, neboť velké množství biomasy vyprodukované u hladiny klesá ke dnu a je rozkládáno mikroorganismy v rámci mikrobiální smyčky, které dostupný kyslík postupně vydýchávají (viz výše). V oligotrofním jezeře či nádrži zůstává v chladné hlubinné vodě dostatek kyslíku po celé léto, neboť rozkladné procesy zde probíhají jen pomalu. V horních vrstvách (epilimniu) se během léta postupně vyčerpávají živiny, které sem byly dopraveny během jarního míchání. Na podzim přichází opět ochlazení vzduchu a s ním postupné chladnutí nádrže. Epilimnon chladne a rychle se prohlubuje, teplotní rozdíly mezi hladinou a hlubšími vrstvami se postupně stírají, až se stratifikace vytratí úplně, čímž opět dojde k promíchávání celého objemu nádrže. Vzhledem k nedostatku světla však již nový nárůst koncentrace živin u hladiny nevede k novému rozvoji fytoplanktonu. S nástupem zimy dochází k dalšímu ochlazení a povrch jezera začíná zamrzat. Horní vrstvy vody tak mají teploty blízké nule, směrem ke dnu teplota roste. Primární produkce v průběhu zimy téměř neprobíhá, a pokud, tak je silně závislá na konkrétních podmínkách (v případě že je led čistý a zcela průhledný, pak může fotosyntéza probíhat, pokud je led pokrytý sněhem, tak se pod něj dostane záření jen minimum a produkce není).

Výše popsané změny v průběhu roku neplatí pro všechna jezera, vlivem klimatických rozdílů mohou být jezera například trvale míchaná od podzimu do jara, nezamrzající, s obdobím stratifikace přes léto (monomiktická), či může docházet k míchání mnohokrát do roka (polymiktická). Trvale zamrzlá jezera pod kontinentálními ledovci se zase nemíchají vůbec (amiktická). Koneckončů, jako „jezera“ s polymiktickým charakterem lze označit i většinu českých rybníků. Vzhledem k velmi malé hloubce (většina rybníků je v nejhlubším místě u stavidla hluboká cca 3 metry) dochází při bezvětří k „mikrostratifikaci“, při které se výrazněji prohřeje svrchní vrstvička vody. Malá hloubka nádrží však brání tomu, aby byla stratifikace stabilní, a v případě že začne silněji foukat vítr, tak dojde k promíchání celého vodního sloupce. V případě našich rybníků je navíc obzvláště velmi dobře vidět problém eutrofizace, kdy vlivem velmi vysokého přísunu živin dochází k extrémní produkci biomasy, která se ukládá na dno v podobě bahna (produkce vysoce převyšuje možnosti dekompozice). S postupem času je proto nutné rybník vypustit a bahno vyhrabat, jinak by došlo k jeho zazemnění.⁵

Biomy moří a oceánů

Mořské ekosystémy se mohou na první pohled zdát dosti uniformní. Jednotlivé biomy zde nevytvářejí tak markantní rozdíly, jaké vidíme v prostředí terestrickém. Podobně jako na souši, kde se ekosystémy mění v závislosti na zeměpisné šířce, vzdálenosti od pobřeží a nadmořské výšce, se i v moři liší ekosystémy nejenom v rámci zeměpisných šířek, ale také s přibývajícím hloubkou a vzdáleností od pevniny. Nejprve

⁵Část bahna v rybníce může mít samozřejmě také abiotický původ, a do nádrže se může dostávat splavováním z okolní krajiny. Vlivem splavování a nedokonalé dekompozice tak postupně dojde k zazemnění u každého jezera, ale u eutrofních nádrží je tento proces výrazně rychlejší, než u jezer oligotrofních.

si tedy představíme, jakým způsobem se se zeměpisnou šířkou mění jednotlivé oceánské biomy v osluněné (fotické) části vodního sloupce, a na závěr této kapitoly se podíváme i na biomy hlubokomořské.

Podobně jako u terestrických ekosystémů, i v moři jsou zásadním prvkem určujícím rozdělení jednotlivých biomů pohyby vzdušných mas, které byly popsány v předcházející části. Jak již bylo řečeno, vlivem dopadající sluneční energie je v rovníkové oblasti trvalá brázda nízkého tlaku vzduchu. Vlivem tohoto nízkého tlaku a vzestupného proudění je v oblasti rovníku pozorován podobný trend. Voda z hlubších vrstev je v oblasti rovníku vynášena vzhůru, a vlivem rotace Země je hnána směrem k západu. Vodní masy stoupající ode dna jsou obvykle bohaté na živiny, které se na dno dostaly postupnou sedimentací. Z toho důvodu je v rovníkových oblastech zvýšená produktivita planktonu.

S přechodem do subtropických oblastí se i v moři velmi silně projevuje subtropická tlaková výše. Vlivem vysoké míry dopadajícího slunečního záření a nevýrazné teplotní sezonality se jedná o velké části oceánů, které jsou po celý rok trvale stratifikované a jsou velmi chudé na živiny. De facto tak můžeme hovořit o oceánských pouštích, neboť je zde velmi nízká produktivita, kterou navíc zprostředkovávají velmi malé kokální sinice (typicky rody *Synechococcus* či *Prochlorococcus*), které díky své malé velikosti zvládají růst i v takto extrémně neúživných podmínkách.

Směrem do vyšších zeměpisných šířek se vytrácí trvalá stratifikace a dochází k ročním cyklickým změnám podmínek. V zásadě se jedná o podobný cyklus, jaký jsme popsali v případě monomiktického jezera, ačkoli samozřejmě s několika podstatnými rozdíly. V případě otevřeného oceánu s hloubkou v řádu kilometrů rozhodně nemůžeme mluvit o promíchávání celého objemu (ani silný vítr nepromíchá vodní sloupec hlouběji než cca 200 m), hloubka promíchávané vrstvy vody se ale mezi ročními obdobími výrazně mění, a proto dochází k pravidelnému návratu limitujících živin k hladině. V zimních měsících je růst fytoplanktonu limitován zejména nedostatkem světla, a to jak obecně z důvodu kratšího a méně intenzivního ozáření, tak také vlivem hlubokého promíchávání, které může být hlubší, nežli je kompenzační bod fytoplanktonního společenstva (viz kap. 1.2). Takové společenstvo se poté nemůže rozvinout, neboť při zanoření do příliš velkých hloubek nezvládá kompenzovat fotosyntetickou produkcí ani svou respiraci, natož aby docházelo k růstu. S příchodem jara však dochází k postupnému ohřívání vodní masy a tím pádem ke ztenčování míchané vrstvy. Zároveň se také kompenzační bod posouvá do větších hloubek vlivem vyšší sluneční radiace, a ve chvíli, kdy se míchaná vrstva ocitne nad úrovní kompenzačního bodu, může dojít k prudkému nárůstu fytoplanktonu, který může mít v pobřežních vodách dokonce podobu vegetačního zákalu (na otevřeném oceánu také „prude“ stoupá produkce, ale stále se drží na hodnotách podobných oligotrofnímu jezeru, neboť v moři je živin obecně málo, oproti sladkým či pobřežním vodám) způsobenému vysokým nárůstem fytoplanktonu. Tento zákal je způsobený tím, že jsou společenstvu dostupné živiny, které jsou vyneseny z větších hloubek během zim-

ního promíchávání. S příchodem léta však i zde dochází k dočasné stratifikaci, která vede k poklesu množství živin v horních vrstvách a k útlumu produkce. Ke druhému vegetačnímu zákalu může dojít také na podzim, ve chvíli, kdy se opět prohloubí míchaná vrstva vody a vynese na povrch živiny, ale tento zákal je postupně limitován nedostatkem světla, a proto obvykle nebývá tak silný. S postupným prohlubováním míchané vrstvy vody na podzim se snižuje produktivita, až dojde k jejímu úplnému útlumu v zimních měsících. Ačkoli tedy zvýšená produkce neprobíhá po celý rok a je velmi omezena nedostatkem světla v zimních měsících, tak je v mírných podnebných šířkách nejvyšší z celého oceánu. Z hlediska živin jsou obvykle i mořské ekosystémy (resp. jejich primární producenti) limitovány dostupností dusíku, popřípadě fosforu. Nemusí tomu tak ale být vždy. Například vody Jižního oceánu či severního Pacifiku jsou relativě bohaté jak na dusík, tak na fosfor, ale koncentrace fytoplanktonu množství živin zdaleka neodpovídá. Zdejší vody totiž trpí nedostatkem železa, které je jako stopový prvek důležitý pro většinu organismů a stává se zde omezujícím faktorem fytoplanktonní produkce.

Velmi zajímavým fenoménem jsou mořské polární biomy, které se musejí vypořádávat se zlem nejzlejšším, tedy s kombinací zimy a tmy. Vzhledem k nízkým teplotám je v polárních oblastech velká část hladiny oceánů pokryta ledovou krustou. Nedostatek slunečního záření pak způsobuje, že zde v zimních měsících prakticky neprobíhá primární produkce. Organismy se proto musely vypořádat s nedostatečným přísunem potravy během části roku, což řeší buď hibernací a omezeným růstem, popřípadě predací jiných organismů či sezónní migrací. S příchodem jara se však i v polárních oblastech situace mění. Led, který postupně odtává, již není kompaktní, ale objevují se v něm praskliny a otvory, které jsou velmi rychle porůstány vláknitými řasami. Kromě řas se v této komplexní struktuře vyskytuje také velké množství koryšů, mnohoštětinatých kroužkoců apod. S dalším táním ledu se pak uvolňují nárosty řas, klesají ke dnu a odumírají, čímž slouží jako zdroj potravy bentickým rozkladačům.

Výše zmíněné vody jižního oceánu a severního Pacifiku či Atlantiku jsou z hlediska produkce velmi zajímavé. Během polární noci totiž dochází k intenzivnímu promíchávání a vyplavení velkého množství živin (ovšem s limitovaným množstvím železa, viz výše). S příchodem polárního dne dochází k masivnímu nárůstu fytoplanktonu, který až do vyčerpání železa není limitován živinami a téměř vůbec není limitován světlem, což umožňuje extrémní produkci. Tento velký nárůst fytoplanktonu (hlavně rozsivek) je hnacím motorem jak rozsáhlého ekosystému bentických filtrátorů (zejména houbovců či mnohoštětinatců) tak pelagických filtrátorů v podobě koryšů. Tito koryši díky tomu mohou tvořit obří hejna známá jako krill, které slouží jako cenný zdroj potravy kytovců.

Doposud jsme se věnovali biomům otevřeného moře (tzv. pelagickým oblastem), které jsou určeny zeměpisnou šířkou a jejím vlivem na produktivitu. Zcela jsme však zatím opomenuli pobřežní a bentické ekosystémy, na které se krátce podíváme nyní.

Jak jsme již zmínili, tropické a subtropické části oceánu jsou velmi málo produktivní. I když díky tropickému vzestupnému proudění dochází k navýšení produkce v oblasti rovníku, je tato produkce i tak velmi nízká v porovnání s mírnými zeměpisnými šířkami. V tomto velmi neproduktivním prostředí však nalezneme ekosystémy s velmi vysokou biodiverzitou, tedy **korálové útesy**. Klíčem k této vysoké diverzitě je skutečnost, že se primární producenti „ukrylí“ do tkání svých hostitelů, a tudíž vyprodukované látky plynule přechází z producenta na jeho hostitele. Tito producenti – symbiotické obrněnky zooxantely rodu⁶ *Symbiodinium* pomocí symbiocy se žahavci z třídy Anthozoa (korálnatci) unikají zlu, které pro ně představuje nestálost pobytu ve vodním sloupci. Ve chvíli, kdy je řasa ukotvena ve tkáni, může si dovolit přesně nastavit množství a výkon jednotlivých fotosyntetických pigmentů na hloubku, ve které se nachází, neboť tato hloubka je neměnná. To je luxus, který si volně unášený plankton nemůže dovolit. Navíc je symbiont v těle hostitele chráněn před predací, za což platí omezením možnosti reprodukce. Koráli pak slouží jako **ekosystémoví inženýři** a v komplexním prostoru vytvořeném svými koloniemi poskytují úkryt všem na ně navázaným organismům. Distribuce korálů je však limitována teplotou, a korálové útesy tohoto typu se tedy nevyskytují tam, kde teplota vody klesá pod 20 °C.

2.C Neptunovy koule. V základním textu jste se dočetli o mořských loukách tvořených porosty „mořských trav“, jejichž listy lze najít vyplavené na břehu. U středozemní „mořské trávy“ posidonie mořské (*Posidonia oceanica*) se listy rozpadají a zbydou z nich jen tuhé cévní svazky. Ty však nejsou na pobřeží vyplaveny jako jednotlivá vlákna. Místo toho je vlnobití „sbalí“ do úhledných, jakoby plstěných kuliček, a teprve ty jsou následně vyplaveny na břeh. Jak tyto „Neptunovy koule“ vznikají, bylo dlouho záhadou. Jednou z teorií bylo v minulosti dokonce i to, že jde o trus velbloudů, který se do moře dostal u afrického pobřeží. Až později se ukázalo, že jde o pozůstatky „mořské trávy“. Rod posidonie je ale zajímavý i v dalších ohledech. Vedle posidonie mořské, která roste ve Středozemním moři, existuje ještě několik dalších druhů, které ale všechny najdeme pouze při pobřeží Austrálie. Jak takový podivný areál rodu mohl vzniknout? Pro odpověď musíme nahlédnout daleko do minulosti. V období druhohor byla Austrálie coby součást prakontinentu Gondwany stále relativně blízko severním světadílům – Laurasii. Mezi oběma kontinenty tehdy existoval dnes již zaniklý oceán Tethys, podél jehož břehů rostly i tehdy mořské louky s posidonie. Časem se kontinenty oddálily a na mnoha místech podlehly posidonie větším vymíráním, nebo tam pro ně nebyly vhodné podmínky. Udržely se ale ve Středomoří a v Austrálii, jako svědkové dávno zapomenutého pravěkého oceánu.

⁶Do rodu *Symbiodinium* jsou řazeny druhy na základě jejich ekologické a morfologické podobnosti, ale podle genetických studií mohou být jednotlivé druhy či linie natolik rozdílné, že by mohly být rozeznávány jako samostatné rody.

2.D Mangrovy. Specifickým společenstvem ležícím na pomezí terestrických a mořských ekosystémů jsou mangrovy. Jedná se o porosty stromů či keřů, které rostou v oblasti pravidelně zaplavované přílivem, a tedy exponované vysoké salinitě. I přesto, že se pro rostliny používá jednotný termín „mangrovník“ či „mangrove“, je ekosystém tvořen pestrou skupinou navzájem nepříbuzných rostlin, které nezávisle na sobě vyvinuly mechanismy, jak zabránit zhoubnému působení mořské vody. Hlavním přizpůsobením je filtrace mořské vody skrze polopropustné vrstvy na kořenech, které jsou extrémně odolné proti působení osmotického tlaku. Proti tomuto tlaku působí evapotranspirační sání, které vtažuje přefiltrovanou vodu dovnitř kořene. Tento způsob filtrace však není zcela dokonalý, a proto se rostliny musely přizpůsobit také dalšími mechanismy. Jedním z nich je například vylučování krystalků solí na listech, které poté i se solí opadávají. Mezi „mangrovníky“ je také rozšířená sukulence, která jednak chrání rostliny před ztrátami těžce přefiltrované vody, a také jim umožňuje koncentrovat proniklé soli do vakuol a tím bránit škodlivým interakcím s ostatními molekulami. Mangrovové porosty se vyskytují ve všech tropických oblastech světa a představují jeden z nejtypičtějším tropických ekosystémů, na který je vázána řada specializovaných organismů – jak suchozemských, tak vodních.

V mělkých vodách od subpolárních oblastí po tropy se lze setkat s dalším zajímavým ekosystémem, a tím jsou **mořské louky**. Dominantním organismem a hlavním primárním producentem jsou zde mořské „trávy“, což jsou cévnaté rostliny patřící do více čeledí, například vochovitých (Zosteraceae) a posidoniovitých (Posidoniaceae) z řádu žabníkotvarých (Alismatales). Tyto rostliny druhotně přešly pod mořskou hladinu. Vzhledem ke své velikosti (jsou to normální rostliny podobné těm, jaké známe ze suchozemských luk) jsou závislé na bohatém přísunu živin, což v pobřežních oblastech, které obývají, není až takový problém, zároveň však vyžadují velmi čistou vodu, protože jinak by nebyly schopné fotosyntézy. Mořské trávy bývají významným útočištěm mladých (juvenilních) jedinců ryb, které v dospělosti tento ekosystém opouštějí a přemísťují se například na korálový útes. Samozřejmě, i mořské trávy jsou v zimě limitovány množstvím dopadajícího záření, a i u nich proto dochází k opadu listů, které od podzimu do jara mohou vytvářet na pobřeží i několik desítek centimetrů vysoké nánosy.

Kromě mořských trav a korálů jsou zásadními primárními producenty u hladiny i velké zelené řasy. Jejich výskyt je silně ovlivněn dostupností živin a v mnoha pobřežních oblastech se právě na populacích zelených řas projevuje neblahý důsledek eutrofizace. V případě nadbytku živin jsou totiž některé zelené řasy (například rody *Ulva* či *Caulerpa*) schopné extrémního růstu, a dokáží tak velice snadno kompetičně vyloučit slabší ruduchy či hnědé řasy. Tato situace se však mění s postupem do větších hloubek, z důvodu absorpce části vlnových délek dopadajícího světla při prů-

chodu vodním sloupcem (viz výše). Zelené řasy používají k zachycení světla zelené pigmenty (chlorofyl), které absorbují zejména tmavě modrou, červenou a oranžovou část spektra. S přibývajícím hloubkou jsou právě tyto části světla eliminovány jako první, a proto s přibývajícím hloubkou zelené řasy již nezvládají svým fotosyntetickým aparátem obstát v konkurenci s ruduchami. Ruduchy totiž k zachycení světla používají mimo jiné červené pigmenty (např. fykocyanin a fykoerytrin), schopné absorbovat zelené a modré spektrum, byť s nižší účinností. Ruduchy neboli červené řasy se tedy s přibývajícím hloubkou stávají dominantními.

Až doteď jsme se zabývali ekosystémy nacházejícími se v malých hloubkách moří a oceánů. Velká část organismů se však nachází v hlubině, a téměř 50 % zemského povrchu je tvořeno právě dnem hlubokého oceánu. Zde se nacházejí tzv. **abysální plošiny**, gigantické pláně pokryté jemným sedimentem, které jsou obývány malým množstvím extrémně adaptovaných organismů. Organismy žijící ve velkých hloubkách jsou zpravidla heterotrofní, neboť sem nedopadá žádné světlo, které by mohli fotoautotrofové využít k fotosyntetické produkci. Většina zde žijících živočichů je tedy zcela odkázána na to, co jim dolů spadne shora a hlavními životními strategiemi jsou filtrace, predace a rozkládání mrtvé hmoty (třeba mrtvých těl velkých mořských živočichů či ze souše zaneseného dřeva). Kromě tmy je v hlubokém oceánu také zima a šetrivé organismy proto neplýtvají vzácnou energií na zbytečnou činnost metabolismu, veškerý život je tu proto velmi zpomalený. Kromě všech dříve jmenovaných abiotických stresorů se navíc v hluboké vodě přidává další problém, a tím je velmi vysoký tlak. Tlak sám o sobě nemusí organismům příliš vadit, pokud setrvávají celý život ve stejné hloubce, popřípadě pokud jejich tělo neobsahuje žádné dutiny vyplněné plynem. Tlak však způsobuje problém rybám s plynovým měchýřem, které potřebují překonávat rychle velké tlakové rozdíly, popřípadě velrybám a dalším mořským savcům, kteří se od hladiny zanořují do několikasetmetrové hloubky. Se zajímavým způsobem přišly paryby, které místo plynového měchýře používají k regulování vztlaku tuky uložené v játrech. Díky tomu udržují stále stejný vztlak a nijak je neovlivňuje změna okolního tlaku. Velmi specifickou součástí fauny hlubokomořských organismů pak představují druhy závislé na místních bakteriálních autotrofech. Ti samozřejmě nemohou využívat světlo (které zde není), využívají ale jiné, chemické zdroje energie, hlavně látky vyvěrající z tzv. černých a bílých kuřáků. Jde tedy o tzv. **chemoautotrofy** a více se o nic dozvíte v kapitole 5.1.

3. JAK SE ŽIVOČICHOVÉ VYPOŘÁDÁVAJÍ S ABIOTICKÝM ZLEM

Potřeba vyrovnávat se s abiotickými vlivy prostředí, připravenými v kterémkoli momentě navýšit entropii každého jedince směrem k jeho smrti, představuje jeden z nejdůležitějších evolučních tlaků, které na organismy působí. V naší brožuře samozřejmě není prostor pro vysvětlení, jak organismy pracují s každým abiotickým vlivem – podíváme se zde však na některé nejdůležitější podmínky a jejich extrémy, se kterými se běžně organismy setkávají. Vysvětlíme si, jak organismy čelí vysokým a nízkým teplotám, aby udržely ve svém těle podmínky umožňující metabolismus či pohyb. Ukážeme si, jak organismy udržují ve svých tělech vodu, nezbytné prostředí pro konání všech chemických dějů umožňujících život, a jak se brání toxickým účinkům okolního prostředí. Kromě chemických toxinů může navíc organismy ohrožovat také různé elektromagnetické záření, jako je UV či radioaktivita – i těm však mnohé organismy dovedou úspěšně čelit. Na závěr se pak podíváme na organismy, které dovedou přežít v prostředí s nedostatkem kyslíku, přestože kyslík potřebují k dýchání. O organismech, které jsou schopny přežít bez kyslíku, jakož i o dalších extremofilních organismech, se pak dočtete v příští kapitole.

3.1 Teplotní extrémy

S teploměrem jsme se všichni jistě setkali. Málokdo z nás si však uvědomil, že název teploměr vlastně nedává smysl – a nikoliv proto, že měří nejen v teple, ale i v zimě. Ne, důvodem je to, že teploměr žádné teplo přímo neměří. Měří teplotu. (Název teploměr by však působil dosti krkolomně.) A jak se liší teplota a teplo?

Pokud jste ve fyzice probírali termodynamiku, tak již víte, že, zjednodušeně řečeno, **teplota** vychází z míry pohybu částic hmoty, přičemž nárůst rychlosti pohybu částic dané látky se projeví nárůstem teploty. Zvýšení teploty nějaké látky tedy znamená zvýšení rychlosti jejích molekul. Při tzv. absolutní nule ($0\text{ K} = -273,15\text{ }^{\circ}\text{C}$, této hodnoty však reálně dosáhnout zřejmě nelze) pohyb částic ustává. **Teplo** je veličina popisující změnu vnitřní energie systému, která nastává ve chvíli, kdy spolu reagují objekty s různou teplotou. Teplo je tedy tou energií, kterou předává teplejší těleso chladnějšimu a jejíž dodání urychlí pohyb částic, a tedy zvýší teplotu chladnějšiho tělesa. Nemusíte se děsit, hlouběji do fyziky zde nepůjdeme. S těmito veličinami se nicméně budeme v celé této kapitole setkávat.

Jak jste se dozvěděli již v úvodu brožury, teplota je jedním z faktorů prostředí, které definují rozšíření organismů na Zemi. Teplota ovlivňuje průběh chemických reakcí, tuhost a tekutost membrán, skupenství a rychlost pohybu částic rozpouštědla (a tedy i intracelulárních a extracelulárních tekutin), což obratem ovlivňuje konformaci a aktivitu proteinů a nukleových kyselin. Toto ovlivnění může být jak pozitivní – např. nárůst aktivity enzymu s rostoucí teplotou, tak negativní – např. denaturace proteinů po překročení určité teploty, kdy prudký pohyb částic destabilizuje a rozbije nekovalentní vazby udržující tvar proteinu. Zdá se, že toto může být jedním z důvodů,

proč je u endotermních savců a ptáků (vysvětlení tohoto termínu viz dále) navýšeno množství GC párů v DNA. Guanin (G) páruje při klasickém Watson-Crickovském párování s cytosinem (C) třemi vodíkovými můstky, spojení GC páru je tedy silnější než v případě spojení adeninu (A) s thyminem (T), kdy adenin páruje s thyminem pouhými dvěma vodíkovými můstky. Vazba cytosinu a guaninu tak vyžaduje vyšší teplotu k disociaci. DNA bohatší na GC páry je tedy stabilnější i při vyšších teplotách, což je mj. nutné uvažovat při nastavení optimálního průběhu PCR reakce (viz **obr. 5.7** na straně 125), kde je procentuální obsah GC párů jedním z úzkostlivě hlídáných parametrů. Toto tvrzení však nelze zobecňovat na všechny organismy fungující při vyšších teplotách, např. termofilní bakterie. Složení sekvence (AT/GC) také není jediným faktorem, který stabilitu DNA ovlivňuje.

Není tedy divu, že je pro organismy důležité udržet své buňky v rozsahu teplot příznivých pro život. Pokud tělesná teplota organismu kopíruje teplotu (nebo jakoukoliv jinou vlastnost) prostředí, označujeme tento organismus jako **konformera**, pokud svou tělesnou teplotu reguluje tak, aby ji udržel okolo dané hodnoty bez ohledu na změny prostředí, označujeme jej jako **regulátora**. Konformeri a regulátoři jsou pouze extrémní celého spektra reakcí na změny prostředí, ve většině případů se setkáváme s přechodnými typy kombinujícími tyto strategie. V souvislosti s tělesnou teplotou živočichů se můžete setkat také s pojmy **endoterm** a **ektoterm**, **homoioterm** (homeoterm) a **poikiloterm**, případně s nepřesným označením založeným na „teplotkrevnosti“ a „studenkrevnosti“.

Endotermie a ektotermie se týkají dominantního zdroje tepla, které organismus využívá k udržení tělesné teploty. Endotermové spoléhají zejména na teplo vznikající coby odpadní produkt metabolických reakcí uvnitř organismu, ektotermové teplo získávají z okolí (sluněním, z podkladu atp.). Homoiotermie a poikilotermie se týkají stálosti tělesné teploty. Homoiotermové mají stálou tělesnou teplotu, poikilotermové proměnlivou. Mohlo by se zdát, že je rozlišování tolika kategorií vlastně zbytečné, když si většina endotermů udržuje stálou tělesnou teplotu a tělesná teplota ektotermů v závislosti na prostředí kolísá. Problém je, že z tohoto pravidla existují výjimky. Řada výjimek.

Podívejme se například na roupa (*Enterobius vermicularis*) ve střevě člověka. Aktivní metabolismus sice má, nicméně tepla příliš neprodukuje. Je tedy ektotermní. Jenže se krouží ve střevě člověka, který je endotermní a jehož tělesná teplota kolísá poměrně málo. Tělesná teplota roupa tedy bude odpovídat tělesné teplotě člověka. Podobně jsou homoiotermními ektotermi polární ryby žijící v chladných vodách s poměrně stabilní teplotou, které navíc při výkyvech teplot hynou. Jak již bylo zmíněno výše, savci a ptáci patří mezi endotermi, ačkoliv i zde nalézáme výjimky – ektotermním savcem je eusociální hlodavec rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*). S nedostatečně vyvinutou termoregulací, jež vyžaduje kompenzaci v podobě slunění a zahřívání se navzájem, se setkáváme také u damanů (Hyracoidea), malých savců ze skupiny Afrotheria. Ač mohou vzhledem připomínat morče, jde o blízké příbuzné slonů

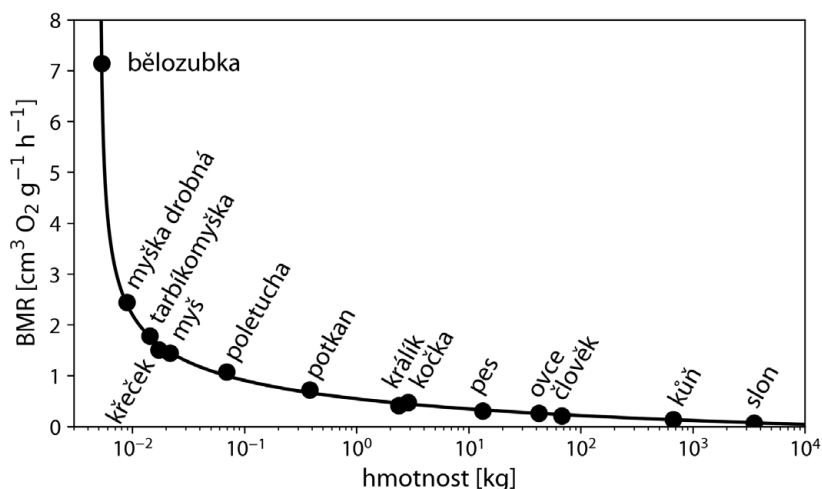
a sirén. Navíc mohou existovat i poikilotermní endotermové (někdy označováni jako heterotermové), např. někteří letouni či kolibříci, kteří budou probráni později v souvislosti s torporem.

Velkou roli v tepelné bilanci organismu hraje také velikost těla. Obecně lze říci, že ač mají větší živočichové vyšší absolutní metabolický obrat (tj. spotřebují více energie), relativně je to opačně. Slon tedy spotřebuje na 1 kg své hmotnosti méně potravy než myš (**obr. 3.1**). Navíc tělesná velikost ovlivňuje také ztráty tepla. Objem těla, ve kterém probíhají reakce zodpovědné za produkci metabolického tepla, se při izometrickém růstu⁷ těla zvětšuje se třetí mocninou. Povrch těla, přes který je teplo vyzařováno, však při stejném škálování vzrůstá pouze s druhou mocninou. (Nevěříte-li, zkuste si spočítat objem a povrch krychle o délce strany 1 m a 2 m a porovnejte.) Zkombinujeme-li tento fakt se znalostí relativního metabolického obratu, zjistíme, že být malým endotermem je poměrně nevýhodné. Nejen, že rychle ztrácíte naakumulované teplo, ale ještě musíte hodně žrát, abyste si požadovanou tělesnou teplotu udrželi. Větší živočich ztrácí teplo pomaleji než menší živočich, u opravdu velkých zvířat se proto můžeme setkat s tím, že ač jsou ektotermní, jejich velikost způsobí, že jejich tělesná teplota kolísá poměrně málo a měli bychom je tedy chtít nechtě označit za homoiotermní. (Tento typ homoiotermie se též označuje jako gigantotermie.) Velikost těla kromě ztrát tepla u endotermů ovlivňuje i řadu dalších ekofyziologických jevů včetně populačního růstu, délky života či rychlosti krevního oběhu, detailní popis těchto dějů a konkrétních matematických modelů této problematiky je však nad rámec této brožury.

Gigantotermie se pravděpodobně vyskytovala u některých velkých dinosaurů a dalších gigantických plazů. Podobně u některých dinosaurů (pomineme-li ptáky) pravděpodobně existovala endotermie, jak napovídá histologická stavba jejich kostí ukazující na rychlý růst. Endotermii těchto dinosaurů podporuje také malý počet predátorů v nálezech v porovnání s herbivory. Být endotermem totiž znamená zhruba desetkrát vyšší metabolické nároky než být ektotermem. (Tato hodnota platí pro endoterma v **termoneutrální zóně**, rozpětí teplot, při kterém nemusí vydávat energii na ohřev či chlazení svého těla. Při těchto teplotách se u endotermů v klidovém stavu také měří tzv. **bazální metabolický obrat**.) Z tohoto důvodu vyžaduje endoterm více potravy, aby se uživil – na stádu herbivorů se tedy užíví menší počet endotermů než ektotermů. Je také dobré si uvědomit, že v situacích, kdy je metabolismus ektotermů poháněn vysokou teplotou prostředí, je ektotermie energeticky výhodnější než endotermie. V tropických mořích se proto daří lépe ektotermním žralokům než endotermním delfinům, kteří potřebují ve stejných podmínkách spotřebovat více potravy. Naopak v polárních vodách mohou jasně dominovat delfíni a těžít z místní hojné rybeny a dalších zdrojů.

⁷Tedy hypotetický růst, kdy všechny části těla rostou ve stejném poměru. Opakem je allometrický růst, při kterém se mění poměr velikosti různých tělních částí. Typicky např. změny poměru velikosti hlavy a trupu u řady mláďat obratlovců (včetně těch lidských).

Hodí se zmínit, že při vyjmenovávání výjimek výše došlo k mírnému zjednodušení. Většina ektotermů, alespoň těch obratlovčích, totiž není zcela poikiloternní v tom smyslu, že by jejich tělesná teplota přesně kolísala s výkyvy teploty prostředí. Demonstrujme si to na plazech. Teplota jejich vajec či teplota plaza, kterému by bylo zabráněno v pohybu, by opravdu kopírovala teplotu prostředí. Problém je, že běžný plaz nehybně nesedí celý den někde na kameni. Ne, takový plaz se může natáčet ke zdroji či od zdroje tepla, přitisknout se k vyhřátému podkladu či se naopak snažit se ho nedotýkat, měnit své zbarvení tak, aby více pohlcoval či odrážel světlo, roztahovat a stahovat kožní řasy a límce, přebíhat ze stínu na slunce nebo do podzemí, případně vyhledávat koupel ve vodě. Uvědomíme-li si navíc, že tělo plaza má určitou tepelnou kapacitu, a tedy chvíli trvá, než se ohřeje či ochladí, není těžké si představit, že i relativně malý plaz pomocí této setrvačnosti dokáže dosáhnout toho, že jeho tělesná teplota bude kolísat poměrně málo okolo určité optimální hodnoty. Máme zde tedy krásnou ukázkou toho, že tělesná teplota nemusí být regulována pouze skrz fyziologické adaptace (svalový třes, netřesovou termogenezi využívající produkci tepla skrz hnědý a béžový tuk, pocení, načechrání peří atd.), ale také pomocí chování. Mluvíme poté o **behaviorální termoregulaci**. (Tu pochopitelně umí využívat i endotermové.) Změna chování za účelem termoregulace s sebou ale zpravidla přináší mnohé svízele. Pokud se zvíře musí za nepříznivých teplot schovat, přichází tak o řadu příležitostí, ať už k lovu či namlouvání partnera – v ekonomii bychom použili označení „ušlý zisk“.

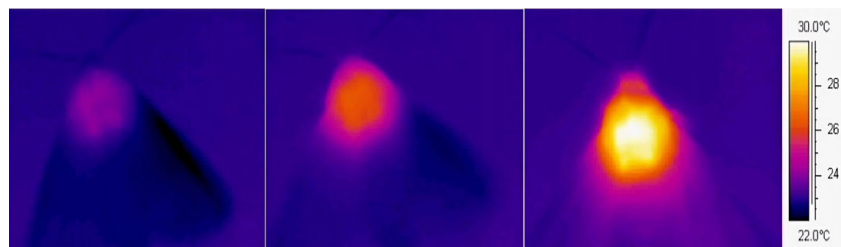


Obr. 3.1: Graf závislosti relativního metabolismu v závislosti na tělesné hmotnosti. Relativní metabolismus je vyjádřen jako bazální metabolický obrat (*basal metabolic rate*, BMR) vypočítaný coby objem prodýchaného kyslíku za hodinu vztahený na hmotnost těla. Osa x je logaritmická, proto se vám může zdát poněkud zvláštní.

A naopak, pokud se živočich musí za nepříznivých podmínek vystavovat na slunci a zahřívát se, čelí tak většímu riziku, že ho něco sežere. Vzniká zde tedy jakýsi trade-off – zvíře musí najít správnou rovnováhu mezi „nebýt sežrán“ a „neumrznout“. Příkladně se s touto situací vypořádali šoupálci krátkoprstí (*Certhia brachydactyla*) ve španělských horských lesích. Většinu života tráví na kůře stromů, kde preferují stinnou část kmene, neboť na osluněné jsou lépe viditelní a představují pro případného predátora snadnou kořist. Problém nastává při nižších teplotách, kdy se sluncem zalité kmeny jeví býti o dost lákavější alternativou. Šoupálci proto s klesající teplotou tráví více a více času na osluněné straně stromu, ale pokud jim to počasi jen trochu dovolí, přesunou se na bezpečnější, zastíněnou stranu kmene.

Na závěr této úvodní sekce podáme stručný přehled výskytu endotermie v rámci živočišné říše. Jak již bylo zmíněno, endotermní je valná většina savců a ptáci. Učebnicový výčet u těchto skupin také končí. Z obratlovců však mají tuto schopnost i další živočichové. V rámci plazů se endotermie po část roku vyskytuje u ještěra teju pruhovaného (*Salvator merianae*), známá je též fakultativní endotermie samic některých krait (krajta tygrovitá, *Python molurus*; krajta kobercová, *Morelia spilota*), které třesem svalů zahřívají snůšku vajec. Endotermní obojživelníci momentálně nejsou známi, nicméně u ryb a paryb se s touto strategií setkáváme v několika skupinách. Papskoploutvá ryba leskyně skvrnitá (*Lampris guttatus*) je schopná udržovat vyšší teplotu celého tělesného jádra nad hodnotou teploty okolní vody díky teplu produkovanému svaly prsních ploutví, izolaci v podobě tuku a specificky uspořádaným cévám v žábřácích, jež brání nadměrným tepelným ztrátám. Podobný mechanismus, avšak méně dokonalý, využívají tuňáci a některé paryby. U makrely *Gasterochisma melampus*, mečounů (Xiphiidae) a plachetníků (Istiophoridae) najdeme částečnou endotermii, kdy je využíváno upravených okohybných svalů k zahřívání očí a mozku ke zlepšení efektivity lovu i v chladných hlubokých vodách.

S fakultativní endotermií se můžeme setkat také u řady zástupců hmyzu (Insecta). Teplu je zde produkováno chvěním letových svalů „naprázdno“, kdy můžeme slyšet, že hmyz bzučí, ale křídla má složená. Je to dáno tím, že u hmyzu skupiny Neoptera (tj. křídlatý hmyz kromě vážek /Odonata/ a jepic /Ephemeroptera/) nejsou svaly napojeny přímo ke křídélům, ale ke kutikule hrudi, jejíž pohyb následně ovlivňuje pohyb křídel. Není tedy problém křídla jinými svaly zamknout a trást pouze letovými svaly, slyšitelné bzučení je vydáváno rychlými oscilacemi kutikuly. Nejnápadnější je tato schopnost u včel, zejména čmeláků, a u lišajů (**obr. 3.2**), tedy relativně velkých zvířat s tělem hustě pokrytým jemnými chloupky, sítami. Tato zvířata proto mohou být aktivní i za chladného počasí nebo v noci. Některé poddruhy včel rodu *Apis* umí produkci tepla využít i k obraně – pokud jim vnikne do hnízda sršeň, včely ji obalí a začnou produkovat teplo. V ideálním případě včely samy snesou vyšší teplotu než sršeň, která se přehřeje a zahyne. U štihlipasých blanokřídých (Apocrita) navíc umožňuje úzká stopka napojující zadeček k hrudi regulovat teplo, které může být buď zadržováno v hrudi (při letu) nebo může být zahřátá hemolymfa ve větší míře přepuštěna do



Obr. 3.2: Pohled na lišaje zahřívajícího letové svaly v hrudi na provozní teplotu. Zvýšení teploty je zaznamenáno infračervenou termokamerou.

zadečku, odkud je teplo následně vyzářeno (viz **ráměček 3.A** o čmelácích a jejich výměníku). Někteří čmeláci mohou toto vyzařování využít i k zahřívání vajíček či larev.

Nyní již k problémům, kterým živočichové čelí při extrémních teplotách. Nejprve se zaměříme na obecné principy, které mohou pomoci v obou extrémech, poté se podíváme na adaptace zaměřené na vyšší teploty, následně na chlad a celé téma uzavřeme specifickými adaptacemi v podobě letargie (hibernace, estivace).

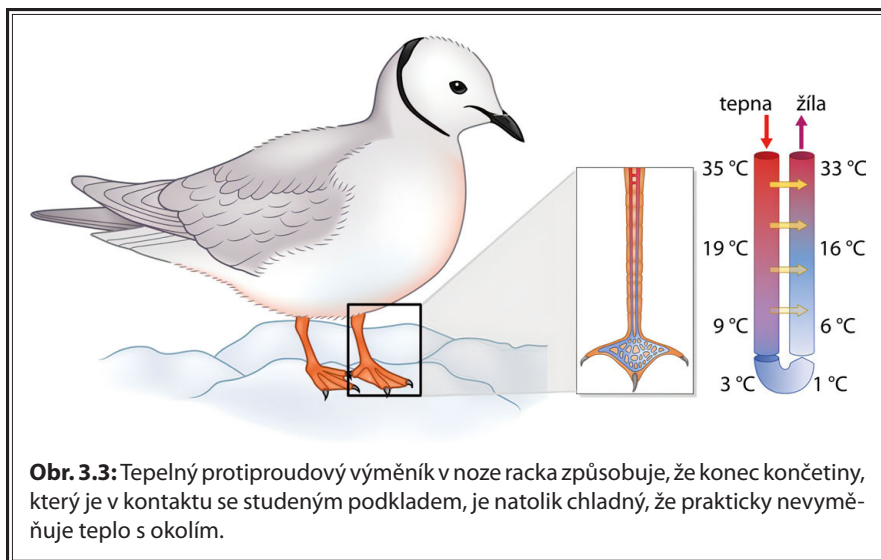
Některé adaptace na teplo a chlad se v podstatě neliší. Jde zejména o adaptace, jejichž cílem je udržet velký rozdíl teplot mezi okolním prostředím a tělním jádrem živočicha. První takovou adaptací je vytvořit si dostatečně silnou **izolační vrstvu** srsti či peří, případně podkožního tuku či obojího. (Tuk se však uplatňuje zejména v při-

3.A Čmeláci a termální okna. Termální okna využívají i čmeláci. Po většinu času se snaží uchovat co nejvíce tepla v hrudi, aby mohli pohybovat létacími svaly i za nízkých okolních teplot. K tomu jim slouží výše popisovaný tepelný výměník ve stopce zadečku. Hemolymfa proudící ze zadečku do hrudi je ohřívána hemolymfou směřující opačným směrem, a tak se ke svalům dostává alespoň částečně zahřátá. Aby při tomto procesu unikalo co nejméně tepla, je celé tělo čmeláka pokryto hustými chloupky. Problém nastává při vysokých teplotách, kdy čmelák naopak potřebuje hemolymfu v hrudi zchladit. Tehdy přichází na řadu termální okna – lysé plošky na spodu zadečku, kde není povrch těla izolován chloupky a kde dochází ke snižování teploty hemolymfy. Tepelný výměník ve stopce by ovšem v takové situaci konal medvědí službu – ochlazenou tekutinu ze zadečku by zbytečně ohříval. Čmeláci jsou proto schopni synchronizací stahů srdce a dalších svalů tepelný výměník „vypnout“. Zatímco za normálních okolností proudí skrze stopku hemolymfa v obou směrech, při vysokých teplotách propouští čmelák hemolymfu po částech vždy jen jedním směrem, takže se ochlazená tekutina ze zadečku nedostane ve stopce do styku s teplou hemolymfou z hrudi, a tak může efektivněji ochladit létací svaly.

padě adaptací na chlad, nikoliv adaptací na vyšší teploty.) Srst a peří fungují tak, že zadržují velké množství vzduchu, podobně jako polystyrenová izolace budov. Molekuly vzduchu jsou od sebe daleko, proto do sebe i při rychlejším pohybu tolik nenarážejí a díky tomu špatně vedou teplo. Když už se vzduchem teplo předává, děje se tak zejména prouděním vzduchu, kdy se molekuly s vyšší energií snáze dostanou do kontaktu povrchem, jenž následně ohřeje. Srst či peří izoluje organismus od proudění okolního vzduchu a zároveň vytváří složitý systém propojených komůrek, ve kterých vzduch proudit může, ale relativně pomalu. Dlouhá zvlněná či kudrnatá srst, která dokáže zadržet velký vzduchový polštář, pokud se do sebe chlupy zamotají, je tedy velmi efektivní izolací. U některých severských sudokopytníků (sob, los, vidloroh) jsou navíc jednotlivé chlupy vyplněny rozšířenými vzduchovými dutinami. Toto uspořádání srsti umožňuje udržet rozdíl teplot až 70 °C (tj. tělesná teplota živočicha 40 °C, teplota okolí –30 °C). S hustou srstí se setkáváme také u velbloudů, kterým pomáhá jako izolace před teplem. Můžete si všimnout, že zde diskutovaná zvířata jsou pouze velcí kopytníci. Malí savci zde opět doplácí na svou velikost, která jim znemožňuje se obalit silnou vrstvou dlouhé srsti. Vyhledávají proto izolaci v podobě nor a hnízd či se stahují pod sněh, stáčí se do klubička a balí se do křídel, případně jsou schopni upravit svůj poměr povrch:objem a hlavně energetickou spotřebu vratnou redukcí některých orgánů včetně mozku. Tato redukce je známá jako tzv. Dehnelův fenomén u rejsek a rejsců (Soricinae). Dle nových poznatků zřejmě tento fenomén nastává i u lasice hranostaje (*Mustela erminea*) a kolčavy (*M. nivalis*). Kromě moci srsti může hrát roli i její barva (a případně míra, v jaké srst světlo odráží), nicméně zbarvení srsti podléhá i jiným evolučním tlakům.

Barva tělního pokryvu pravděpodobně hraje roli při termoregulaci také u bezobratlých. Pouštní potměnící rodu *Onymacris* mají bílé či černé krovky, přičemž druhy s bílými krovkami mají zadeček v průměru o několik stupňů chladnější. Ulity páskovek hajních (*Cepaea nemoralis*) mohou být zbarvené od žluté až po tmavě hnědou, tmavé ulity se zahřívají lépe než ty světlé. Opravdu se ale zbarvení významným způsobem podílí na termoregulaci životních pochodů daného organismu? V případě páskovek by tomu nasvědčovaly biotopové preference jednotlivých barevných morf – jedinci s tmavou ulitou se vyskytují spíše na zastíněných a chladných stanovištích. V Nizozemí se zase za posledních 43 let navýšil podíl světlých morf, což koreluje s globálním oteplováním klimatu. Cikády *Cacama valvata*, žijící v pouštních oblastech Severní Ameriky, mění pozici těla v závislosti na teplotě. Zrána, když jsou teploty nízké, nastavují směrem ke slunci svrchní, černou část těla, aby se rychleji zahřály a mohly začít zpívat. Když teplota začne stoupat, cikády se přesunou na druhou stranu stonku a nasměrují směrem ke slunci spodní, bílou část těla. S blížícím se polednem přestávají zpívat a hledají si úkryt ve stínu.

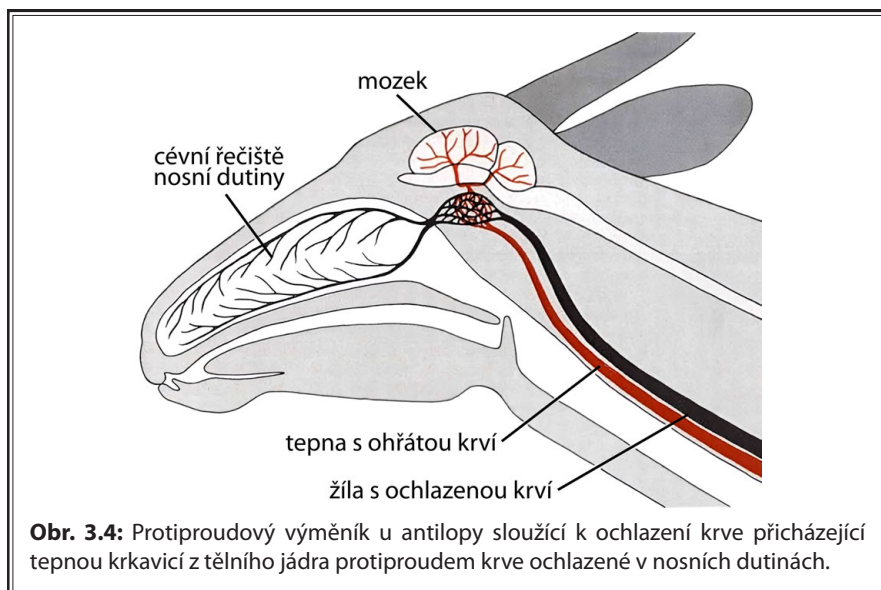
Barvu těla k termoregulaci nejspíše využívají i někteří motýli. Žluťáci se zpravidla sluní se zavřenými křídly, bokem ke slunci, a nastavují tak slunečnímu záření spodní stranu zadního křídla. Protože křídlo špatně vede teplo, má na zahřívání vlast-



Obr. 3.3: Tepelný protiproudový výměník v noze racka způsobuje, že konec končetiny, který je v kontaktu se studeným podkladem, je natolik chladný, že prakticky nevyměňuje teplo s okolím.

ního těla motýla vliv pouze ta oblast křídla, která se napojuje na hrud'. A opravdu, tato část podléhá poměrně značné variabilitě v závislosti na parametrech životního prostředí motýla. V chladnějších oblastech (či v chladnějších obdobích) je část křídla napojená na hrud' tmavěji zbarvena, aby mohla lépe absorbovat teplo a efektivněji motýla zahřívát. Bělásci se sluní odlišným způsobem. Při vyhřívání mají křídla lehce pootvěřená a nastavují jejich svrchní, bílou část směrem ke slunci. Sluneční záření dopadá na svrchní plochu křídel šikmo a odráží se tak směrem do prostoru mezi křídly, nikoliv pryč od motýla. Takto zachycené záření se postupně odráží i od druhého křídla, a nakonec skončí na tmavé hrudi, která teplo absorbuje a motýla zahřeje.

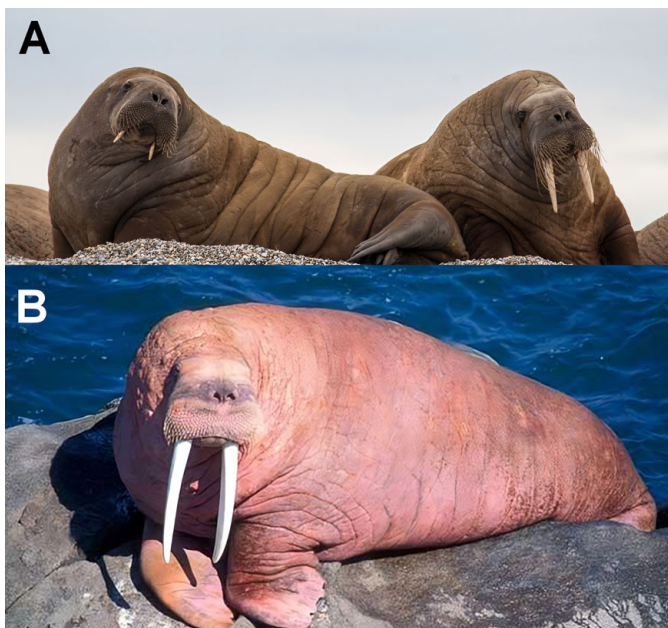
Dalším mechanismem regulace teploty je využití **protiproudového výměníku**. S tímto systémem se nesetkáváme pouze při regulaci teploty, ale kdekoli, kde je potřeba efektivně předávat energii či rozpuštěné látky mezi dvěma proudícími tekutinami. Tento systém proto nacházíme i v zábrách ryb, v kryptonefridiích hmyzu (bližší popis a vysvětlení funkce kryptonefridií v podkapitole o suchu na straně 72), ledvinách savců (vasa recta a Henleova klička) či v supraorbitální žláze mořských ptáků sloužící k vylučování přebytečné soli. Ve zkratce funguje tepelný výměník tak, že se k sobě přikládají dvě cévy, jež vedou tekutiny rozdílných teplot opačným směrem. Kvůli těsnému kontaktu postupně chladnější céva přebírá teplo od cévy teplejší. Trik spočívá v tom, že teplejší trubice je po celé své délce vždy teplejší než trubice studená, dokáže tedy teplo předávat po celou dobu kontaktu obou trubic. Nejteplejší tekutina je totiž v kontaktu s tekutinou poměrně ohřátou, ale stále chladnější. Podobně tekutina na konci teplé cévy, která již část svého tepla ztratila, je v kontaktu s nejchladnější tekutinou na začátku druhé cévy (**obr. 3.3**). Teplo tak může být udrženo v tělním jádře a není transportováno až na periferii končetiny, kde by bylo ztraceno do prostředí.



Obr. 3.4: Protiproudový výměník u antilopy sloužící k ochlazení krve přicházející tepnou krkavici z tělního jádra protiproudem krve ochlazené v nosních dutinách.

S tepelnými protiproudovými výměníky tvořenými párem cév či hustou sítí cév (*rete mirabile*, doslova zázračná síť) se můžeme setkat u (částečně) endotermních ryb či ve stopce štíhlipasých probíraných výše. Dále je najdeme v končetinách zvířat vystavených chladnému prostředí – vodní ptáci, některé severské šelmy, ploutvonožci a kytovci. Kromě těchto případů, kdy je existence výměníku celkem nasnadě (zabraňování tepelných ztrát do chladného prostředí skrz končetiny, ochrana před omrzlinami), však najdeme tepelný výměník i tam, kde bychom ho nečekali – například v končetinách lenochodů. Důvod je prostý; když na lenochoda začne pršet a foukat, tak utéct nemůže. Nezbyvá mu tedy nic jiného, než promočený viset v chladném větru. S tepelným protiproudovým výměníkem se můžeme setkat také u řady dalších savců, například antilop, kde krev ochlazená evapotranspirací v nosních dutinách prochází žilou přiléhající ke krkavici zásobující mozek (**obr. 3.4**). Teplá krev přicházející z tělního jádra, jehož teplota může za námahy stoupat ke značně vysokým hodnotám, je tak před vstupem do mozku ochlazená i o několik stupňů.

Kromě udržování končetin a případně povrchu těla v podchlazeném (**hypotermním**) stavu se protiproudové výměníky mohou uplatňovat i v opačném procesu, tedy vyzařování tepla. K vyzařování tepla obecně slouží části těla, které jsou málo osrstěné či opeřené (končetiny ptáků, u savců třísla, šourek, uši, ...). Tyto části jsou udržovány málo prokrvené a hypotermní a až ve chvíli, kdy je potřeba vydat přebytečné teplo, dojde k jejich prokrvení. Teplo skrz ně poté může unikat do prostředí. Tyto části označujeme jako termální okna. Specifickým typem termálních oken jsou neosrstěné (či méně osrstěné) části těl semiakvatických (tj. polovodních) savců, typicky ocasy bobra, ondatry či nutrie, které obsahují dobře vyvinutý proti-



Obr. 3.5: A – šedohnědé zbarvení mrože (*Odobenus rosmarus*) při vazokonstrikci, B – růžové zbarvení při vazodilataci.

proudový výměník. Hustá nesmáčivá srst těchto savců zadržuje značné množství vzduchu a funguje jako dobrá izolace, zároveň však zadržuje teplo uvnitř organismu. Neosrstěný ocas tedy funguje jako ventil, který umožňuje upustit přebytečné teplo. U semiakvatických savců s lysou kůží, jako je mrož (*Odobenus rosmarus*), slouží jako termální okno celý povrch těla. Rozšíření cév v kůži (vazodilatace) vedoucí ke zvýšenému výdeji tepla je u mrože doprovázené pozorovatelnou změnou barvy kůže ze šedohnědé na růžovou vlivem prokrvení (**obr. 3.5**). Akvatictí savci mohou využít také prosté vypnutí protiproudového výměníku, kdy roztažení centrální tepny utlačí a uzavře k ní přiléhající žíly. Krev je poté nucena protékat vzdálenějšími žilami, které vedou těsně pod povrchem ploutve. Nejlépe je tento systém prostudován v ploutvích delfínů.

Pouště jsou jedním z nejdrsnějších prostředí na Zemi, jaké si člověk běžně vybaví. Samozřejmě existují místa pro život ještě nehostinnější, ale stereotypní představa nekonečných žhavých písčitých dun táhnoucích se až za obzor dělá z pouští cosi kouzelného a děsivého zároveň. Jsou také ideálním místem, kde najdeme živočichy adaptované na extrémně vysoké teploty i výkyvy teplot mezi chladnou nocí a horkým dnem.

Některé dopady vysokých teplot na úrovni buněk byly nastíněny v úvodu této kapitoly. Přesuneme-li se na úroveň celých mnohobuněčných organismů, zjistíme, že

dalším dopadem vyšších teplot je zejména zahuštění tělních tekutin vlivem odparu vody z těla. V případě rostlin, které udržují v dřevní části cévních svazků (xylému) značný podtlak, mohou vyšší teploty způsobit var vody a vznik bublinek, které následně přeruší proud vody. (Snížení tlaku vede ke snížení teploty varu.) Tato vzduchová embolie představuje problém i v případě živočichů, příčiny jejího vzniku se však liší.

První možností, jak se s vysokými teplotami vypořádat, je nevystřkovat nos, dokud trvají. Většina menších obratlých i bezobratlých obyvatel pouští a polopouští proto vykazuje noční či soumravnou aktivitu a žije přímo v písku či půdě, puklinách v terénu či podzemních norách, které si vyhrabali sami nebo které jsou dílem někoho jiného. Mezi obyvatele nor patří i americká sovička sýček trpasličí (*Athene cunicularia*), kterou by člověk v podzemí asi nečekal. Výhodou pobytu v podzemí je nejen nižší a relativně stálá teplota v porovnání s okolním terénem, ale také vyšší vlhkost.

Za dne může povrch pouště dosáhnout teplot 60–70 °C. Většina živočichů se proto snaží držet většinu svého těla od rozžhaveného povrchu co nejdál, a ještě s ním být v kontaktu co nejkratší dobu. Drobnější pouštní živočichové se proto vyznačují dlouhými končetinami směřujícími spíše pod tělo než do stran, jež dokáží tělo udržet vysoko nad povrchem půdy. (Samozřejmě toto platí za předpokladu, že daný živočich končetiny má, pouštní hadi mají smůlu a musí kontakt s podkladem snižovat specifickým stylem plazení.) Pro příklad takových dlouhonohých živočichů jmenujme ještě *Meroles anchietae*, pouštní tarbíky (Dipodidae), tarbíkomysi a tarbíkomysky (Dipodomysinae) nebo pouštní potemníky (Tenebrionidae).

Velcí pouštní a polopouštní savci (velbloudi, antilopy, např. rody *Oryx*, *Gazella*) se však do nor nevejdou a musí tedy spoléhat na jiné adaptace. Podobně jsou na tom někteří zajíci, např. zajíc tmavoocasý (*Lepus californicus*), kteří nevyužívají nory a největší vedra přečkávají v mělkých důlcích v půdě. Tato zvířata se vyznačují schopností kumulovat teplo a snášet poměrně značné výkyvy tělesné teploty (prudší výkyvy obvykle v dehydrovaném stavu), teplo je poté se zpožděním vydáváno do okolí, když se prostředí ochladí. Výhodou této strategie je, že akumulace tepla a opožděné ochlazení vyžaduje méně energie a vody než průběžné chlazení. Mimo jiné proto, že zvýšení tělesné teploty zmenší rozdíl teplot mezi tělem a prostředím. I tato strategie však má své meze. Ve chvíli, kdy tělesná teplota těchto zvířat překročí určitou hranici, se začnou ochlazovat pocením a dalšími mechanismy využívajícími odpar vody.

Využití odparu vody k ochlazení je založeno na vysoké měrné tepelné kapacitě vody (množství energie, tj. tepla, kterou musí absorbovat 1 kg vody, aby se ohřál o 1 °C) a vysokém měrném skupenském teple vypařování (množství energie, kterou musí absorbovat 1 kg vody, aby se přeměnil v páru). Odpar vody z těla tedy odebrá přebytečné teplo. Tento mechanismus se uplatňuje při pocení, psi, kteří se potit neumí, jej k ochlazení využívají při zrychleném mělkém dýchání s vyplazeným jazykem, tzv. **polypnoe**. Polypnoe se vyskytuje u řady živočišných skupin, u ptáků se můžeme setkat s analogickým principem anglicky nazývaným *gular flutter*. Někteří savci (psi,

kočky, někteří kopytníci) mají navíc v nosní dutině žlázu vylučující vodu, aby jí zde byl dostatek k odpařování. Obvykle je na „psí“ způsob chlazení nahlíženo jako na něco primitivního v porovnání s naším pocením, je však dobré si uvědomit, že polypnoe má i své výhody – na rozdíl od pocení neznamená ztrátu solí.

Třetím mechanismem chlazení je využití tělních tekutin k pokrytí nějaké části těla. Čápi či kondori si za tímto účelem pouštějí své tekuté exkrementy na nohy, někteří ploutvonožci si močí na zadní ploutve. Řada savců si také slintá na některé části těla, které poté exponuje do větru. Různé metody ochlazování se mohou kombinovat (např. pocení a namáčení srsti slinami u některých vačnatců) a není výjimkou, že u poměrně blízce příbuzných taxonů se vyskytují různé mechanismy chlazení či tyto mechanismy chybí. Např. letouni se běžně chladí pomocí slin, pocení či ovívání křídly, upír obecný (*Desmodus rotundus*) však termoregulovat téměř neumí a při vyšších teplotách umírá.

Odpar vody dokáží využívat k ochlazení i mnozí bezobratlí. Přisedlí mlži (Bivalvia) či svjionožci (Cirripedia), kteří se ocitnou za odlivu na suchu, mohou v případě potřeby otevřít svou schránku a na chvíli odhalit vlhký povrch těla. Podobně plži přílipky mohou na chvíli zvednout z povrchu svou schránku a vytvořit jakousi houbičku s odhalenou nohou. Hmyz často využívá vyloučení kapičky vody (nektaru, medovice) ze zadečku či z ústního ústrojí a její následné přidržení. Odpar této kapičky pak pomáhá chlazení zadečku či hlavy. Komáři rodu *Anopheles* dokonce plývají kapkou krve, aby se při sání na endotermech nepřehřáli oni sami či jejich střevní symbionti (a bohužel to ocení i paraziti jako *Plasmodium*, tedy původce malárie). Odpar kapiček vody využívá také včela medonosná (*Apis mellifera*) k ochlazení vnitřních prostor úlu. Některé druhy hmyzu se dovedou i „potit“. Pouštní druhy cikád, jako je například *Okanagodes gracilis*, mají svrchní část hrudi a zadečku pokrytou malíčkými póry, kterými dokážou při vyšších teplotách odpařovat vodu. Díky tomu mohou aktivovat i při teplotách nad 40 °C, kdy ostatní bezobratlí buďto hynou, nebo zalézají do úkrytů. Taková adaptace s sebou však přináší zásadní problém, a to ohromné ztráty vody – po dvou hodinách při 46 °C přichází *Okanagodes gracilis* téměř o 30 % své hmotnosti! Cikády jsou naštěstí jedna z mála skupin hmyzu, která si s tímto hlavu lámat nemusí – živí se totiž sáním rostlinných xylémových šťáv, jež jsou z většiny tvořeny vodou, které se cikády stejně zbavují. *Okanagodes gracilis* si tak z přebytečné vody vytvořila důmyslné chladicí zařízení.

Odpar vody je bezesporu efektivní způsob chlazení, problém však nastává v aridních oblastech, kde panují nejen vysoké teploty, ale také nedostatek vody. Adaptace na vysoké teploty proto často jdou ruku v ruce s adaptacemi na sucho. (Jak uvidíme níže, to samé platí i o některých adaptacích na nízké teploty.) Jednou z možností, jak se s tímto problémem vypořádat, je upravit svůj metabolismus tak, aby při spalování různých látek produkoval jako vedlejší produkt velké množství tzv. **metabolické vody** (odtud tvrzení, že velbloud má ve svých hrbech zásoby vody, když jsou tyto ve skutečnosti vyplněny tukem). Podobně vylučování kyseliny močové (urikotelie), známé

u ptáků a řady plazů i bezobratlých, vyžaduje minimum vody (pro bližší popis šetřením vodou při vylučování viz **brožuru 52. ročníku BiO**). U savců pomáhá v omezení vylučování také dlouhá Henleova klička nefronů, jež zajišťuje produkci hyperosmotické moči. Pomáhá samozřejmě také příjem potravy bohaté na vodu – včetně opakovaného příjmu už jednou zpracované potravy, tedy koprofágie, kterou provozuje např. řada pouštních hlodavců. V neposlední řadě se hodí, aby většina vašeho tělního povrchu byla nepropustná pro vodu. Členovci se svou nepropustnou kutikulou a obratlovci ze skupiny Amniota (tj. savci a plazi včetně ptáků) se svou nepropustnou kůží a šupinami s tímto problémem nemají, pouštní žáby to řeší mj. zesílením kůže.

Další možností, jak nevyschnout, je vysávat vodu z okolí, ačkoliv zde voda na první pohled není. S touto strategií se setkáme u ještěřů molocha ostnitého (*Moloch horridus*) a ropušníka trnohlavého (*Phrynosoma cornutum*), kteří mají v šupinách jemné drážky a dutiny, jež do sebe umí kapilárně vtahovat vodu z mokrého písku a za deště či rosy z mokrého povrchu těla. Voda je pak sváděna do koutku úst, kde zvíře vodu vypije. Někteří pouštní potemníci z pouště Namib zmiňovaní výše využívají podobnou taktiku, kdy zvednou zadeček a nechají na sobě vysrážet rosu či mlhu. Kapky vody jim poté stékají k ústnímu ústrojí. Rosnička rosnice siná (*Litoria caerulea*) v suché australské buši tento problém řeší tak, že hopsá venku za chladných nocí a poté se vrátí do vyhráté nory, kde jí voda zkondenzuje na povrchu těla. Jde o stejný princip, jako když v zoologické či botanické zahradě vejdete do pavilonu tropů a zapotí se vám brýle nebo fotoaparát.

Co se stane, pokud se ocitnete v prostředí, které je příliš chladné na to, abyste v něm přežili? První možnost je, že umřete. Druhá, že utečete. Únikem zde můžeme rozumět i vyhledání úkrytu, kde je udržována vyšší nekolíšající teplota a kde se často jedinci zahřívají navzájem, jak je tomu u některých hibernujících hlodavců, sociálních blanokřídlých nebo naší zmije obecné (*Vipera berus*). Pak je tu třetí možnost: máte-li příhodné adaptace, zvládnete přežít. Otázka však je, jaký to bude život – moc jiných organismů ke konzumaci nenajdete, bojovat budete nejspíš i s nedostatkem vody. Většina vody v okolí totiž bude zamrzlá a její získání bude podmíněno vydáním většího množství energie. Mráz navíc bude vaše tělo soustavně vysoušet.

Větší endotermní savci a ptáci se s výzvami, jež chladné prostředí představuje, umí vypořádat z velké části díky svému metabolickému nastavení, silné vrstvě izolace a behaviorálním adaptacím. Za potravou se často vydávají do moře, kde panují podmínky výrazně mírnější, případně dokáží dlouho žít z tukových nebo nasrádaných zásob. Nicméně za polárním kruhem a ve vyšších nadmořských výškách nacházíme i řadu ektotermních živočichů, kteří si podobný komfort nemohou dovolit⁸, a přesto zde zvládnou přežít. Zmíňme např. chvostoskoka *Hypogastrura tullbergi*, který dokázal přežít ve špicberském permafrostu udržovaném při $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ po dobu 4 let a po

⁸Většinou. V Himalájích nebo na některých polárních ostrovech se můžeme setkat se čmeláky, jejichž husté ochlupení a schopnost zahřát se chvěním letových svalů jim umožňuje přežít i za nízkých teplot, které jiní opylovači nezvládají.

experimentálním rozmrazení povstat v poměrně hojných číslech. Podobně se vedlo i některým hlísticím ve stejném pokusu, přežít dokázalo i několik málo dalších chvosťoskoků, roztočů a roupic.

Teplota $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ se může zdát jako nic v porovnání se schopností přežít po krátkou dobu při téměř absolutní nule (hypotetická hodnota $-273,15\text{ }^{\circ}\text{C}$) v otevřeném vesmíru či v laboratoři v tekutém heliu, jako to umí známé želvušky (*Tardigrada*), některé hlístice (*Nematoda*), vířníci (*Rotifera*) či larva pakomára *Polypedilum vanderplanki*. Slyšeli jste-li o některém z těchto organismů, asi tušíte, že umí snášet i řadu dalších nepříznivých vlivů prostředí včetně vysokých dávek radiace, varu či dlouhodobého sucha, a to díky schopnosti kryptobiózy, „vypnutí“ organismu v důsledku řízeného vysušení tkání (podobný mechanismus využívají též endosporulující bakterie, viz kap. 5.1). Není tedy divu, že těmto živočichům mráz příliš neublíží. Když v sobě nemáte vodu, tak příliš nehrozí, že vám v buňkách vzniknou krystalky ledu, které záhy roztrhají buněčné membrány, nebo že vlivem ztuhnutí vody mimo buňky dojde v extracelulárním prostředí ke zvýšení koncentrace rozpuštěných látek a k osmotickému pohybu vody z buněk do těchto prostor.

Mnoho ektotermů, zejména z řad obratlovců, však schopnost kryptobiózy prostrádá. S výše zmíněnými problémy se tedy musí vypořádat jiným způsobem. Princip je v zásadě dvojitý – naplnit si buňky nebo mezibuněčné prostory **kryoprotektanty** fungujícími analogicky k nemrznoucí směsi v automobilech. Často jde o různé sacharidy, alkoholy či tzv. *antifreeze proteiny* (AFPs), které zabráňují tvorbě či růstu krystalků ledu nebo snižují teplotu tuhnutí tělních tekutin (**obr. 3.6**). Navíc jde o látky osmoticky aktivní, jež pomáhají udržovat buňky hydratované. Druhou možností je cíleně vyvolat krystalizaci ledu mimo buňky, typicky pomocí specializovaných proteinů sloužících jako krystalizační jádra. Oba mechanismy se mohou v jednom organismu i kombinovat, ne však na stejném místě – cílené zamrznutí nemrznoucí směsí úplně nefunguje.

Mezi obratlovci dokázali tuto kombinaci nejlépe využít pamloci rodu *Salamandrella* z čeledi pamlokovitých (*Hynobiidae*): pamlok sibiřský (*Salamandrella keyserlingii*) a kryptický druh *Salamandrella schrenckii* (syn. *S. tridactyla*, bez českého názvu). Jejich areál sahá od evropské části Ruska až po Sachalin, Kamčatku a Kurily, a od Sibíře po Mongolsko a severní Čínu, přičemž překračuje polární kruh. Oba pamloci dokáží dlouhodobě snášet teploty až do $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$, zejména mladší jedinci po kratší dobu i teploty nižší než $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Jediným dalším obojživelníkem přežívajícím zmrazení na podobné teploty je rosníčka japonská (*Hyla japonica* syn. *Dryophytes japonicus*) snášející teploty $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$. Z dalších obojživelníků se těmto hodnotám blíží jen skokan lesní (*Lithobates sylvaticus*) z Aljašky, kde zvládá až $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$, a z plazů čerstvě vylíhlá mláďata želvy *Malaclemys terrapin* (až $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$).

Příčinou odolnosti rodu *Salamandrella* se zdá být vysoká koncentrace glycerolu ve tkáních zimujících zvířat, ve svalectech v cca 18% koncentraci. Méně odolní obojživelníci obvykle používají jako kryoprotektant glukosu, případně opět glycerol, ale ve

výrazně nižších koncentracích. Pamloci mají i schopnost kontrolovaného zamrznutí, při kterém se ve spodní části tělní dutiny vytvoří kompaktní vrstva ledu, jež však nepokrývá většinu orgánů. V přežití krutých zim jim pomáhá také výběr vhodného vlhkého substrátu k zimování, kde zmrzlým zvířatům hrozí menší nebezpečí vyschnutí. Řada bezobratlých přečkává mrazy podobným způsobem.

Schopnost přežít ochlazení pod bod mrazu najdeme i u jednoho savce, arktického sysla Parryova (*Urocitellus parryii*) obývajícího východ Sibíře, Aljašku a severozápadní část Kanady. V porovnání s ektotermními přeborníky však zvládá při hibernaci podchlazení tělesného jádra na pouhé -3 °C. Jeho mrazuvzdornost je dána schopností odstranit z tělních tekutin látky, které mohou sloužit jako krystalizační jádra ledu.

Mezi paprskoploutvými rybami polárních vod najdeme také řadu taxonů (např. ledovky, Notothenioidei; některé tresky) využívajících kryoprotektanty, zejména antifreeze proteiny a glykoproteiny, a zvýšenou koncentraci rozpuštěných solí v krvi. Vzhledem ke stálosti a relativně vysoké teplotě jejich životního prostředí blízké bodu mrazu (-2 °C pro mořskou vodu)⁹ se jejich mrazuvzdornost se suchozemskými ektotermny nedá srovnávat. Na druhou stranu musí tyto ryby v podobných teplotách fungovat po celý rok a nemohou tedy s utlumeným metabolismem čekat na příznivější podmínky. Jejich fosfolipidy nesou v odpověď na chladné prostředí více nenasycených mastných kyselin, které udržují membrány v tekutém stavu. Jejich enzymy mají optimum své aktivity posunuté do chladnějších teplot. Zřejmě to funguje natolik dobře, že ledařky (Channichthyidae) z Notothenioidei si mohly dovolit ztratit hemoglobin a nyní poměrně neefektivně spoléhají pouze na kyslíkem prosycené antarktické vody a rozpustnost tohoto plynu ve svých tělních tekutinách.

Výjimečnou odolností vůči chladu vyniká i brook lesák *Cucujus clavipes*, obývající mrazivé lesy Aljašky. Při teplotách pod -58 °C dochází v jeho buňkách za účasti značného množství kryoprotektantů k jevu zvanému vitifikace. Vodě je tak dlouho zabráněno ve vytvoření ledových krystalků, až se z ní stane sklo – tedy pevná amorfní látka, která ovšem nesestává z krystalů, a tudíž nepoškozuje buňky. Díky této adaptaci může lesák přežít i absurdně nízké teploty (až -100 °C), se kterými se ve svém přirozeném prostředí pochopitelně nikdy neseťká.

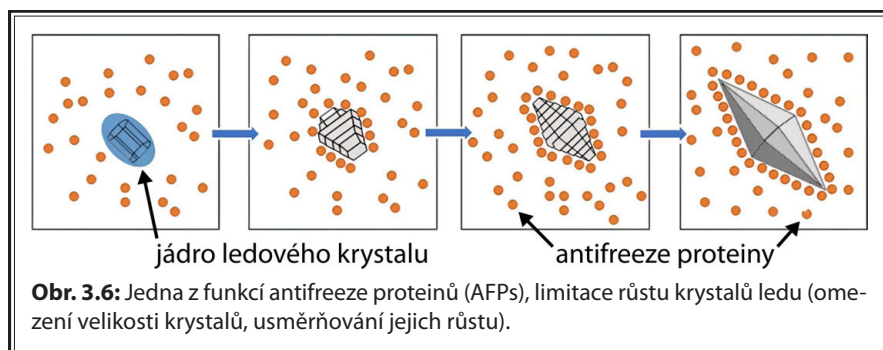
Na závěr se zaměříme na specifický způsob přežívání nepříznivě vysokých či nízkých teplot a období s nedostatkem potravy – **letargii** či **torpor**, zahrnující také **hibernaci** (u ektotermů někdy označovanou specifickými pojmy jako je brumace) a **estivaci**. Jde o letargické stavy různé délky charakterizované zejména snížením metabolického obratu a tělesné teploty.

⁹Pro srovnání: Nejchladnější místo severní polokoule, tzv. pól chladu, je jakutská vesnice Oymyakon s teplotním rekordem $-71,2$ °C z roku 1924. Jednou se zde prý povedlo naměřit teplotu ještě nižší, ale nikomu se nechtělo předělávat hodnoty na oslavných pomnicích. V létě zde naopak teploty mohou stoupat i ke 30 °C.

Denní letargie či torpor se vyskytuje u řady endotermních živočichů, jako jsou letouni, hlodavci či kolibřici, ale také někteří lemuři. Slouží většinou ke snížení energetického výdeje v nepříznivé části dne. Můžeme se setkat i s vícedenní variantou. U lelka amerického (*Phalaenoptilus nuttallii*) může tento letargický stav trvat i v řádu týdnů. Do důsledku tedy jde o ptáka, který hibernuje.

Hibernace a estivace se tedy od torporu liší vlastně jen délkou trvání a od sebe navzájem teplotou, při které nastávají (reakce na vysoké teploty – estivace, reakce na nízké teploty – hibernace). Některá zvířata s širokými areály, např. sýsle páskovaný (*Ictidomys tridecemlineatus*) vyskytující se od jihu USA po Kanadu má populace, které estivují, hibernují i takové, které do letargie vůbec neupadají. Podobně žije-li živočich v podmínkách s výraznými výkyvy teplot, může na sebe estivace a hibernace navazovat, jako je tomu u některých sýslů a údajně u ježury australské (*Tachyglossus aculeatus*).

Upadnutí do letargie může a nemusí být řízeno cirkanuálními rytmy (tj. rytmy o délce zhruba jednoho roku). Typicky není takto řízena denní letargie, která je spuštěna kdykoliv, když nastanou určité podmínky, např. teplota poklesne pod určitou mez. Hibernace a estivace obvykle vyžadují dlouhodobější přípravu (nashromáždění zásob, např. u našich hrabošů a křečka polního; tloustnutí). Vlastní letargie může být poté spuštěna jedním nebo více externími faktory (teplota, množství nashromážděných zásob atd.) nebo se zapínat sezónně vlivem endogenních faktorů, jež jsou obvykle upravovány externími stimuly (teplota, fotoperioda, ale také potravní nabídka – u plcha zahradního *Eliomys quercinus*/ hraje roli nedostatek proteinů v potravě. Změny složení potravy spouští hibernaci i u některých bezobratlých – například u mšic, které sají pod zemí na kořenech rostlin, a tak jako podněty pro zahájení přezimování nemohou použít změny teploty ani fotoperiody.) Vlastní hibernace savců se poté skládá z delších hibernačních period – jejichž délka může záviset na externích faktorech – přerušovaných krátkými probuzeními. Podobná probuzení byla pozorována také u některých hibernujících plazů. Ukončení hibernace bývá dáno podobnými externími a endogenními stimuly jako její indukce, obvykle však bývá rychlejší.



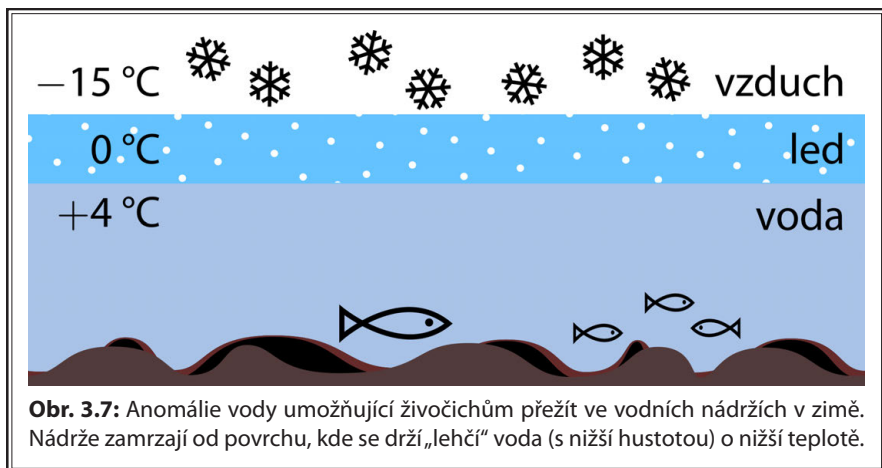
Při hibernaci je výrazně snížena teplota tělního jádra, často se pohybuje blízko teploty prostředí. U estivace také nastává snížení teploty, vzhledem k podmínkám prostředí však není tak výrazné.

U některých šelem jako je medvěd (*Ursus*), jezevci (*Meles, Taxidea*) či skunk (*Mephitis*) se setkáváme se specifickou formou letargie, při které je metabolismus tlumen jen málo, teplota těla klesá jen o několik stupňů a zvířata se v této době mohou věnovat i jiným záležitostem než spánku; medvědice v této době rodí mláďata.

Na závěr ještě několik poznámek o hibernaci a estivaci ektotermů. Naši obojživelníci mohou přežívat zimu zahrabaní v půdě nebo na dně stojatých vod. V rámci jednoho druhu se mohou vyskytovat obě strategie, jejichž využití se může lišit mezi pohlavími. Např. u skokana štíhlého (*Rana dalmatina*) zimují samci převážně ve vodě, samice na souši. Živočichové zimující ve vodě využívají jednu z anomálií vody. Ostatní kapaliny s klesající teplotou zvyšují svou hustotu. Voda to dělá také, avšak pouze do teploty 4 °C, poté její hustota opět klesá. Voda o nejvyšší hustotě, která má 4 °C, tedy klesá ke dnu a brání promrznutí hlubších nádrží až ke dnu (**obr. 3.7**).

Podobně zimují i sladkovodní želvy, které zpomalí svůj metabolismus a potřebný kyslík z vody získávají přes výstelku střeva. Pokud kyslík dojde, umí přepnout na anaerobní metabolismus, který vydrží však jen poměrně krátkou dobu. Želva ozdobná (*Chrysemys picta*) si s úskalím anaerobního metabolismu, tedy hlavně s produkcí kyseliny mléčné (to je ta, kvůli které vás po námaze bolí svaly), dokázala poradit. Z krunýře uvolňované ionty Ca^{2+} a CO_3^{2-} (a produkty jejich reakcí v tělních tekutinách) dokáží neutralizovat účinky této kyseliny, navíc část kyseliny je možno v krunýři přímo vázat.

Zajímavý příklad estivace nabízejí nejbližší žijící příbuzní čtvernožců (Tetrapoda), dvojdyšní (Dipnoi), také známí jako bahníci. Zatímco bahník australský (*Neoceratodus forsteri*) je vcelku normální svaloploutvá ryba, která žije ve vodě a vy-



Obr. 3.7: Anomálie vody umožňující živočichům přežít ve vodních nádržích v zimě. Nádrže zamrzají od povrchu, kde se drží „lehčí“ voda (s nižší hustotou) o nižší teplotě.

drží jen několikadenní pobyt ve vlhku mimo vodu, jeho afričtí (rod *Protopterus*) a jeden jihoamerický (*Lepidosiren paradoxa*) příbuzní obývají mělké vody, které pravidelně vysychají. Pobyt na vzduchu vzhledem k jejich plicním vakům pro tyto ryby není problém, horší je to s vysycháním. Hloubí si proto vlhké nory a případně se balí do slizových kokonů, které brání jejich vyschnutí. V tomto stavu také nevylučují moč a veškerou vodu zadržují v sobě. Hromadění močovin, která lehce denaturuje proteiny, navíc omezí aktivitu metabolismu bahníků. Bahník západoafrický (*Protopterus annectens*) může v tomto stavu vydržet i několik let. Může se tedy stát, že pokud si v Africe postavíte chýši z vyschlého bahna, tak na vás při prvním větším dešti vypadne ze zdi probuzená metrová ryba.

3.2 Sucho, zasolení a chemické znečištění

Udržení vody v těle (a tedy boj s vysycháním těla) je klíčovou výzvou pro všechny organismy, které žijí na souši. Život vznikl ve vodě a veškeré procesy, které umožňují metabolismus či pohyb organismu se mohou odehrávat pouze ve vodě, respektive ve vodném roztoku. Roztok obsažený v organismech má samozřejmě poněkud jiné složení než voda běžně přítomná v krajině, ovšem voda je zcela základní složkou těla organismů – a všude jinde, než ve vodním prostředí, je jí nedostatek.

Nebezpečí vyschnutí je pro organismy na souši tak velké, že makroskopický život velmi dlouho existoval pouze ve vodě – teprve v období před asi 360 miliony lety se začal postupně z vodního prostředí dostávat na souš první organismy. I ty se však zprvu vyskytovaly hlavně v bažinách a jiných mokřadních ekosystémech – schopnost trvale existovat na souši zkrátka vyžadovala značné množství adaptací. Podívejme se nyní na to, jak organismy řeší na souši nedostatek vody.

Když se lidé pohybují v prostředí, kde nemohou běžně vydržet (třeba ve vesmíru), musí si obléci skafandr, ve kterém je lokálně, kolem těla, udržováno vhodné prostředí, ve kterém může člověk přežít. Je zajímavé, že pro organismy zvyklé na vodní prostředí je častou a jednoduchou strategií průniku na souš něco velmi podobného – vodu si zkrátka v těsném okolí svého těla „nosí s sebou“ – a proti vyschnutí svého těla bojují tak, že jsou neustále obklopeny vrstvou vody. Voda však na souši vysychá velmi rychle – i když žijete ve velmi vlhkém prostředí (třeba v mokřém mechu), je třeba nějak zajistit, abyste kolem sebe měli vody dostatek a v případě náhlého sucha v okolním prostředí jste nevyschli také. Proto se vodu na svém těle hodí nějakým způsobem chemicky pozměnit tak, aby se neztrácela příliš rychle. Běžným způsobem, jak to organismy dělají, je tvorba různých gelovitých látek, neboli slizů. Sliz, navzdory svému nepříliš vábnému vzhledu, není nic jiného, než voda – ve které jsou ovšem rozpuštěny organické látky (zpravidla všemožné polysacharidy či proteiny), které způsobují onu „slizkost“ – tedy vysokou viskozitu. Takto upravená voda vysychá mnohem pomaleji, a navíc je jí zapotřebí poměrně malé množství, protože z těla jen tak neodteče pryč. Typickým příkladem živočichů, kteří zvolili tuto strategii, jsou obojživelníci. Najdeme ji ale i u mnoha suchozemských bezobratlých, jako jsou například suchozemské ploštěnky nebo pásnice, které se na rozdíl od vodních zástupců vyskytují hlavně ve vlhké

půdě či mechu. Zajímavým způsobem přistoupili ke strategii „slizkého těla“ další notoricky známí živočichové – suchozemští plži. Ti využívají sliz nejen k ochraně před vyschnutím, ale je pro ně naprosto nezbytný i při pohybu. Vrstvu slizu vylučují ze své svalnaté nohy, a pohybují se tak, že po této vrstvě kloužou – se samotným podkladem nepřicházejí tedy prakticky do styku. Plži navíc dovedli svou strategii hospodaření s vodou do dokonalosti i dalším vynálezem – schránkou, která jim umožňuje část tělesné vody úplně uchránit před odparem. V případě zcela nepříznivých podmínek se navíc mnozí suchozemští plži dovedou zcela do schránky uzavřít vápenatým víčkem, a přečkat tak období sucha bez výraznějších ztrát vody. Díky tomu mohou suchozemští plži i za využití své strategie produkce slizu přežít v extrémně aridním prostředí, jako jsou například suché skály a pouště. Pouštní ulitnatí plži (jako např. *Otala lactea* či *Sphincterochila boissieri*) zabraňují nadbytečnému odpařování vody pomocí silnější schránky, silnějšího víčka a menšího ústí (tj. otvoru, kterým šnek vylézá z ulity). Pro představu, jak mohou být tato opatření účinná – hlemýžď zahradní, lezoucí po suchém substrátu, může za hodinu ztratit množství vody odpovídající až 8 % jeho hmotnosti. Naopak *Sphincterochila boissieri*, uzavřená v ulité víčkem a přisedlá k podkladu, přijde za hodinu pouze o množství vody odpovídající 0,001 % její celkové hmotnosti! Slimáci a plzáci mají v tomto ohledu obtížnější životy – protože nedisponují ulitou, jsou u nich ztráty vody mnohem větší. Avšak díky svému protáhlému tělu, které není omezeno rigidní schránkou, mohou v suchých měsících využívat širší škálu vhodných úkrytů, kde nepříznivé období přečkávají.

K životu na suchu se přizpůsobili i někteří stejnonozí korýši – stínky (*Oniscoidae*). Hned zraje musely vyřešit problém se ztrátami vody při respiraci. Bazální skupiny (u nás například stínka mokřadní (*Ligidium hypnorum*) dýchají pomocí lupínkovitě rozšířené části zadečkových končetin (tzv. exopodity), které jsou na spodní straně vrásčité a pokryté pouze tenkou kutikulou, skrz kterou mohou procházet dýchací plyny – fungují tedy jako klasické žábry. Avšak takové respirační zařízení je pro stínky limitující – obnažená dýchací plocha velmi rychle vysychá, a tak musí být neustále udržována ve vlhku. Proto žijí stínky s tímto typem exopoditů ve velmi vlhkém prostředí, jako jsou mokřady, okraje potoků, jeskyně či tropické deštné lesy. Některé druhy, např. naše stínka zední (*Oniscus asellus*), vyřešily tento problém přesunutím dýchací plochy na vrchní stranu lupínkovitých exopoditů, která směřuje do zadečkové dutiny. Díky tomu není vystavena přímo vnějšímu okolí a lépe uchovává vlhkost. Další krok v řešení této svízele učinily stínky (např. stínka obecná /*Porcellio scaber*/ či svinka obecná /*Armadillidium vulgare*/), u kterých se dýchací povrch zanořil přímo do vlastních exopoditů a vytvořil zde systém trubiček, skrz které je přijímán kyslík. Otvory vedoucí do systému trubiček jsou malé, a tudíž zde dochází k ještě menším ztrátám vody. Pouštní druhy stínek zašly ještě dál – jsou schopny tyto otvory uzavřít, mají je částečně uzavřené či osázené šupinkami, aby zabránily ztrátám vody.

Dalším problémem, se kterým se stínky musely při přechodu na souš popasovat, bylo vylučování. Stejně jako jejich vodní příbuzní produkují dusíkaté odpadní látky

ve formě amoniaku. Pro vodní organismy je amoniak jako odpadní látka ideální – produkovat jej není energeticky náročné a jeho vylučování nepůsobí žádné problémy, jednoduše celým povrchem těla difunduje do okolního prostředí, případně ho mohou organismy vylučovat rozpuštěný v libovolném množství vody, o kterou není nouze. Je však toxický i při nízkých koncentracích, a tak ho v sobě organismy nemohou v této podobě uchovávat – a potřebují velké množství vody na jeho naředění. Zde nastávají potíže pro suchozemské organismy, které si nemohou dovolit plýtvat vodou. Stínky si pro vylučování amoniaku (a nejen k tomuto účelu) vyvinuly speciální paralelní kanálky na kutikule, vedoucí od úst až k rektu a spojující se příčnými spojkami vedoucími přes svrchní část těla. Skrz tyto kanálky protéká směrem k rektu tekutina, vyfiltrovaná v maxilárních žlázách (vylučovací ústroje stejnonožců, ústící na hlavě) a obsahující velké množství amoniaku. Při průtoku kanálky se filtrát dostává do styku se vzduchem, přičemž amoniak vytéká pryč a k rektu se dostává již pročištěná voda, která je zde opět absorbována a uchována. Některé druhy stínek (například rodu *Ligia*, žijící na pobřeží moří) mají systém kanálek vedený i přes zadní končetiny. Pomocí nich pak mohou stínky dokonce i přijímat vodu, která je kanálky na namočených nohou vedena kapilárními silami nahoru.

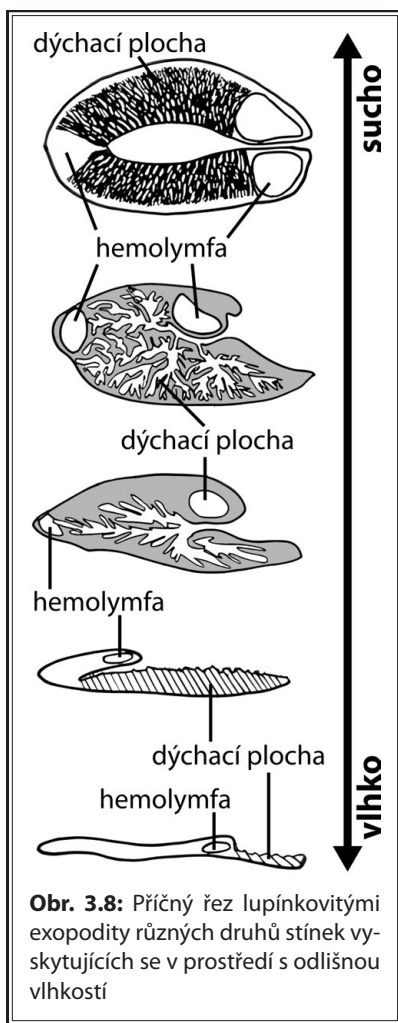
Podobné zařízení na získávání vody z okolního prostředí se vyvinulo u chvostoskoků (Collembola). Jedná se o vychlípitelný orgán na spodní straně zadečku (tzv. ventrální tubus), který pravděpodobně vznikl splynutím přívěsků prvního zadečkového článku. Pomocí dvou vychlípitelných váček na jeho konci jsou chvostoskoci schopni vykonávat řadu činností. Snad nejdůležitější je právě získávání vody a osmoregulace. Pokud se chvostoskok nachází na vlhkém povrchu, vychlípí ventrální tubus a díky papilóznímu povrchu vychlípitelných váček začne nasávat vodu. Přitom dochází také k přijímání Na^+ a Cl^- iontů. Vylučován je naopak amoniak, podobně jako je tomu u stínek. Na tomto místě je třeba zmínit, že chvostoskoci nemají Malpighiovy trubice, které většinou druhů hmyzu slouží mimo jiné k vylučování dusíkatých odpadů, a tak se musí chvostoskoci s odpadními produkty vypořádat jiným způsobem. K tomu kromě ventrálního tubusu využívají i ukládání dusíkatých látek v epitelu střeva, který se při každém svleku obnoví (na rozdíl od většiny hmyzu se chvostoskoci svlékají i po dosažení dospělosti). K těmto dvěma adaptacím přistupují ještě labiální nefridie – orgány v oblasti hlavy, které z hemolymfy chvostoskoka odebírají odpadní látky. Vzniklá přefiltrovaná tekutina teče poté kanálkem na spodní straně těla (podobně jako u stínek) až k ventrálnímu tubusu, kde jsou potřebné ionty a voda absorbovány zpět. Během cesty od hlavy k tubusu je přefiltrovaná tekutina v přímém kontaktu se vzduchem, takže dusíkaté odpadní látky v podobě amoniaku vytékají pryč.

U chvostoskoků podrepek (Sminthuridae) dosahují vychlípitelné váčky ventrálního tubusu značné délky, a mohou tak být využity i k jiným účelům než osmoregulaci. Podrepyky se s nimi například mohou přichytit k povrchu a stabilizovat tělo po doskoku, očišťovat jimi svůj tělní povrch či si podávat kapky vody přímo do úst.

Další krok k životu v prostředí bez vody učinil hmyz. Pomocí Malpighiových trubic vylučuje odpadní látky ve formě kyseliny močové, což značně šetří vodu – amoniaku je možné se zbavovat pouze spolu s velkým množstvím této drahocenné tekutiny, na vyloučení kyseliny močové je potřeba vody jen poměrně málo. (Vzpomeňme hustou krystalickou moč a exkrementy vylučované ptáky, kteří též vylučují dusíkaté odpady zejména ve formě kyseliny močové.) Odolnost vůči vysychání zajišťuje hmyzu tenká vrstvička na povrchu těla, tzv. epikutikula, obzvláště její lipidová vrstva (o stavbě a funkci hmyzí kutikuly více v **brožuře 54. ročníku BiO, kap. 2.1**). Pokud je narušena, hrozí hmyzimu nebožákovi vyschnutí a smrt. Toho se využívá i při boji s našimi případnými nevtanými spolubydlícími, štěnicemi. Do míst jejich obvyklých úkrytů se aplikuje velmi jemná křemelina, která při kontaktu naruší kutikulu štěnice a ta následně hyne v důsledku vyschnutí.

Vyjma pouští, o jejichž obyvatelích jsme se již zmínili v kapitole o teplotě, existuje ještě jeden biotop, kde sucho představuje důležitý limitující faktor. Možná trochu neintuitivně jsou jím naše spižirny, šatníky a sklady všemožných rostlinných či zvířecích produktů. Abychom zabránili bujení plísní, udržujeme v těchto prostorech velmi nízkou vlhkost, což spousta druhů hmyzu špatně nese (pokud k tomu přidáme ještě časté větrání, představuje to pro většinu druhů konečnou). Bylo by ale bláhové doufat, že se tím hmyzích souputníků zbavíme zcela. Mnoho tzv. skladištních škůdců disponuje adaptacemi, které jim umožňují prosperovat i v tak nehostinném prostředí, jako je sáček sušeného koření či pytel mouky.

Velmi častým způsobem získávání vláhy je produkce metabolické vody. V principu se jedná o oxidaci tuků, proteinů či cukrů za vzniku CO_2 a H_2O . Metabolická voda vzniká ve všech organismech, avšak u organismů, které nemusí řešit nadměrné sucho či odpar, většinou nejde o hlavní zdroj vody v organismu. Tuto strategii využí-



Obr. 3.8: Příčný řez lupínkovitými exopodity různých druhů stínek vyskytujících se v prostředí s odlišnou vlhkostí

vají například někteří potemníci, zavíječi či kožojedi, tedy typičtí nezvaní hosté našich domácností. Pozoruhodným způsobem získávají metabolickou vodu moli. Aby si mohli pochutnávat na vašem norkovém kožichu po prababičce, musí být vybaveni na trávení keratinu, což není jednoduchá záležitost. Nejprve je třeba ve střední části střeva rozložit S – S vazby, kterých je díky vysokému obsahu cysteinu v keratinu značné množství. (Proto také vlasy, další srst a tkáň obsahující keratin vydávají při spálení nepříjemný zápach způsobený SO₂ vznikajícím při oxidaci síry z cysteinu.) Pro takovou reakci je však potřeba mít ve střevě silně redukční prostředí. V zadní části střeva je naopak prostředí oxidační – a je možné, že právě zde dochází k vytváření metabolické vody. Rozpojené S–S můstky, teď v podobě cysteinů s SH skupinou, se pravděpodobně za přítomnosti kyslíku opět spojují do podoby cystinu (tedy dvou cysteinů spojených S – S můstkem) a přitom uvolňují dva vodíky, které spolu s kyslíkem vytvoří molekulu vody.

Další oblíbenou strategií získávání vody je kondenzace vzdušné vlhkosti. O některých mechanismech jsme psali již v kapitole o termoregulaci (pouštní potemníci), ale touto schopností disponují i dobře známí obyvatelé našich domácností – pisivky (Psocoptera). Ty mají k tomuto účelu speciálně uzpůsobené ústní ústrojí. Pod spodním patrem (tzv. hypopharynx) mají zasunuty dva speciální hladké útvary, které jsou při zvýšené vzdušné vlhkosti vychlípeny mezi horní a dolní pysk. Předtím na ně ze slinných žláz pisivky nanesou hygroskopickou tekutinu, která při styku s okolním vzduchem začne absorbovat vodu. Prostředkem skleritů probíhá mělká rýha, která se napojuje na trubičku vedoucí skrz hypopharynx až do ústní dutiny – tou se získaná voda dostává do trávicího traktu pisivky. K pumpování vody kanálkem do úst slouží tzv. cibariální pumpa, osvalený výběžek kutikuly v ústní dutině, který při zatažení vyvolá podtlak a vodu nasaje. Velice podobné ústrojí najdeme i u všenek (Amblycera a Ischnocera), parazitů ptáků a savců, jež se živí převážně perím a srstí. Takové zjištění není ve světle nových fylogenetických analýz překvapivé, neboť vši a všenky jsou ve skutečnosti specializovanou skupinou pisivek. U vši ale tento aparát nenalzáme – snad kvůli dalekosáhle pozměněnému ústnímu ústrojí a dostatku vody z příjmu savčí krve.

Důležitým orgánem pro šetření vodou jsou tzv. kryptonefridie. Jedná se o speciální uspořádání Malpighiových trubic, které jsou těsně přiloženy k zadnímu střevu. Vzniká zde ale úzký prostor mezi trubicemi a vnější stěnou střeva, ve kterém se nalzá hemolymfa. Malpighiovy trubice aktivně pumpují ionty pryč z prostoru vyplněného hemolymfou, což má za následek silný osmotický tlak, který vytáhne vodu z lumenu zadního střeva. Dochází tak k efektivnějšímu vysušení tráveniny a uspoření většího množství vody. Kryptonefridie jsou důležité také pro osmoregulaci a disponují jimi brouci a housenky motýlů.

Dosud jsme zde mluvili o organismech suchozemských. Ale co vodní organismy? Na první pohled by se mohlo zdát, že vodní organismy mají život o poznání jednodušší, jelikož problémy s nedostatkem vody řešit nemusí. Jak by mohl žít nebo vy-

sychat organismus trvale ponořený do vody? Zkušený přírodovědec však již tuší, že při bližším ohledání se věci většinou jeví jinak a že vodní živočichové pravděpodobně také čelí výzvám ohledně hospodaření s vodou a solemi. Pojďme nyní společně prozkoumat, jak se vodní živočichové popasovali s udržením osmotické rovnováhy.

Jak již bylo řečeno výše, „není voda jako voda“ – přesněji řečeno „není roztok jako roztok“, neboť voda samotná je chemicky stále stejnou látkou, ale v zastoupení látek rozpuštěných v ní bývají značné rozdíly. Z hlediska hospodaření s vodou je rozhodující koncentrace osmoticky aktivních látek ve vodě, což jsou ve vnějším prostředí zejména soli. Z vlastní zkušenosti většina z nás ví, že například v moři je takových osmoticky aktivních látek podstatně více než v našem českém rybníčku. V těle živočicha jsou kromě solí přítomné i další osmoticky aktivní látky – například glukóza nebo bílkoviny. Koncentrace všech osmoticky aktivních látek v těle je přísně kontrolována – pokud by si živočich neudržel osmoticky stálé vnitřní prostředí, přestala by fungovat řada fyziologických dějů (u některých by se dokonce mohl obrátit směr, kterým probíhají!) a konečným důsledkem by byla smrt.

Z principu fungování osmotických jevů (viz **rámček 3.B**) je zřejmé, že osmotické trable pro vodního živočicha vyvstávají pouze v případě, že se koncentrace osmoticky aktivních látek v prostředí a uvnitř jeho těla liší. Většina mořských bezobratlých tedy na osmotickou rovnováhu „vyzrála“ tak, že jejich tělo má stejnou osmotickou koncentraci jako mořská voda, ve které žijí (tzn. je izotonické). Stejnou strategii zvolily sliznatky (Myxini), přičemž v rámci obratlovců je tento stav považován za původní (pleziomorfní) – předpokládá se, že předek obratlovců se s osmotickou rovnováhou vypořádával právě takto. Některé paryby dosahují izotonického stavu udržováním vysoké koncentrace močoviny v krvi. U mihulí a ryb, které se na rozdíl od sliznatek zabydly i ve sladké vodě, však došlo ke změně fyziologické koncentrace osmoticky aktivních látek uvnitř těla. Tyto organismy jsou ve slané vodě hypotonické (obsahují méně osmoticky aktivních látek než slaná voda) a ve sladké vodě naopak hypertonické (osmotických látek obsahují více). Ze zákonitostí osmotických jevů snadno vyvodíme, že zatímco mořské ryby jsou slanou vodou neustále vysušovány (voda z jejich těla uniká ve snaze „naředit moře“), sladkovodní ryby se naopak musí vypořádat s pasivním vnikáním vody do těla a ztrátami solí. Dá se říci, že kdyby se vodní organismy osmotickým jevům vůbec nebránily, mořské ryby by ztratily vodu jako posolená okurka a sladkovodní ryby by praskly jako třešně po dešti. Představa je to docela děsivá a krásně ilustruje, že osmotickou rovnováhu nelze brát na lehkou váhu. Jak se lze těmto apokalyptickým scénářům vyhnout?

Na **obr. 3.10** vidíte, že mořské ryby neustále ztrácejí vodu povrchem kůže a žaber, což řeší tak, že neustále pijí. Mají však k dispozici pouze slanou vodu, a tak zároveň s vytouženou vodou přijímají i vysoké koncentrace nechtěných iontů. Zatímco jiní obratlovci by mořskou vodou žízeň neuhasili a nakonec by zemřeli, mořské ryby se dokáží přebytečných solí z vody po celý život efektivně zbavovat. Soli jsou nepřetržitě odstraňovány z těla nejen ledvinami, kde vzniká moč s vysokou koncentrací iontů,

ale i žábrami, jež jsou pro ryby významným vylučovacím orgánem. V epitelu žaber se nachází specializované buňky – **chloridové buňky** neboli **ionocyty**. Různé typy ionocytů dovedou ionty z těla buďto aktivně vylučovat, nebo je naopak vstřebávat, a to vždy tak, aby byla udržena iontová rovnováha. V žábrách mořských ryb tedy najdeme ionocyty, které tělo neustále zbavují chloridových iontů. Neustálý aktivní transport iontů je energeticky velmi náročný, samotné ionocyty obsahují velké množství mitochondrií, jež vytvářejí pro pohánění celého procesu dostatek ATP. Funkce žaber v hospodaření s ionty je natolik významná, že bývají považovány za hlavní osmoregulační orgán ryb. U suchozemských obratlovců jsou hlavním osmoregulačním orgánem ledviny. Pro úplnost ještě dodejme, že část solí z těla odchází i s trusem.

3.B Osmotické jevy. Osmotické jevy pozorujeme, pokud jsou dva roztoky s různou koncentrací rozpuštěných látek odděleny polopropustnou (semi-permeabilní) membránou. Polopropustnou membránou mohou procházet molekuly rozpouštědla (např. vody), ne už však molekuly rozpuštěných látek (např. solí). Jelikož i cytoplazmatická membrána je polopropustná, můžeme osmotické jevy často pozorovat v kontextu živých buněk, potažmo pak organismů.

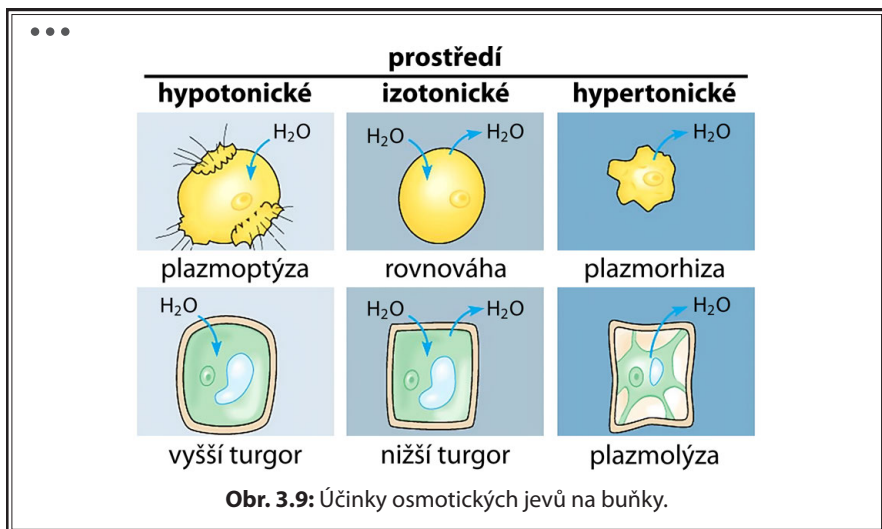
Je-li koncentrace roztoků oddělených polopropustnou (např. cytoplazmatickou) membránou odlišná, má rozpouštědlo tendenci pronikat přes membránu do koncentrovanějšího roztoku a ředit jej. Jak velký je tento tlak toku rozpouštědla bychom zjistili, kdybychom začali působit mechanickým tlakem na koncentrovanější roztok (tedy na ten, do něhož rozpouštědlo proniká). Právě tak je totiž definován **osmotický tlak** – jako tlak, který musí působit na koncentrovanější roztok, aby se zastavil pohyb rozpouštědla. Jde o jednu z hlavních sil působící na živé buňky.

Umístíme-li buňku do **hypertonického roztoku** (koncentrovanějšího, než je cytoplazma buňky), působí osmotický tlak směrem ven z buňky, voda z buňky uniká ve snaze roztok ředit. Pokud jde o buňku bez buněčné stěny, celá buňka se v důsledku odvodňování smršťuje – probíhá plazmorhiza. Jde-li o buňku s buněčnou stěnou, smršťuje se pouze protoplast ohraničený cytoplazmatickou membránou, která se tímto odděluje od buněčné stěny – probíhá plazmolýza. Naopak umístíme-li buňku do **hypotonického roztoku** (méně koncentrovaného než cytoplazma), osmotický tlak působí směrem do buňky a roztok má tendenci ředit cytoplazmu. V takovém případě se zvětšuje objem buňky, buňky s buněčnou stěnou začínají na tuto stěnu tlačit zevnitř (zvyšuje se turgor), u buněk bez buněčné stěny může dojít až k jejich prasknutí (plazmoptýze). Umístíme-li však buňku do **izotonického roztoku**, jehož koncentrace odpovídá koncentraci cytoplazmy, osmotický tlak nepůsobí ani jedním směrem a žádný z výše zmíněných osmotických jevů neprobíhá.

...

U sladkovodních ryb je situace zcela opačná. Voda kůží a žábry do těla neustále proniká, a proto nikdy nepotřebují pít. V ledvinách vzniká velmi řídká moč, jelikož neprobíhá žádná zpětná reabsorpce vody – cílem je co nejvíce vody vyloučit. Velmi důkladná je však reabsorpce iontů, zejména sodných a chloridových, které mají tendenci tělo ryby opustit s vodou. Reabsorpce samotná však nestačí – nikdy se totiž nepodaří zpětně vychytat úplně všechny ionty. Jelikož řídká moč vzniká neustále a ztráty iontů jsou značné, ani příjem potravou nedokáže ionty plně nahradit. I v žaberním epitelu sladkovodních ryb se proto nacházejí ionocyty, jde ovšem o jiný typ ionocytů než u ryb mořských – tyto aktivně transportují ionty z vnějšího prostředí proti koncentračnímu gradientu do těla. Kladné ionty, zejména Na^+ , jsou vyměňovány za H^+ , který je vyloučen z těla, záporně nabitý iont Cl^- je vstřebáván výměnou za HCO_3^- , viz obr. 3.11.

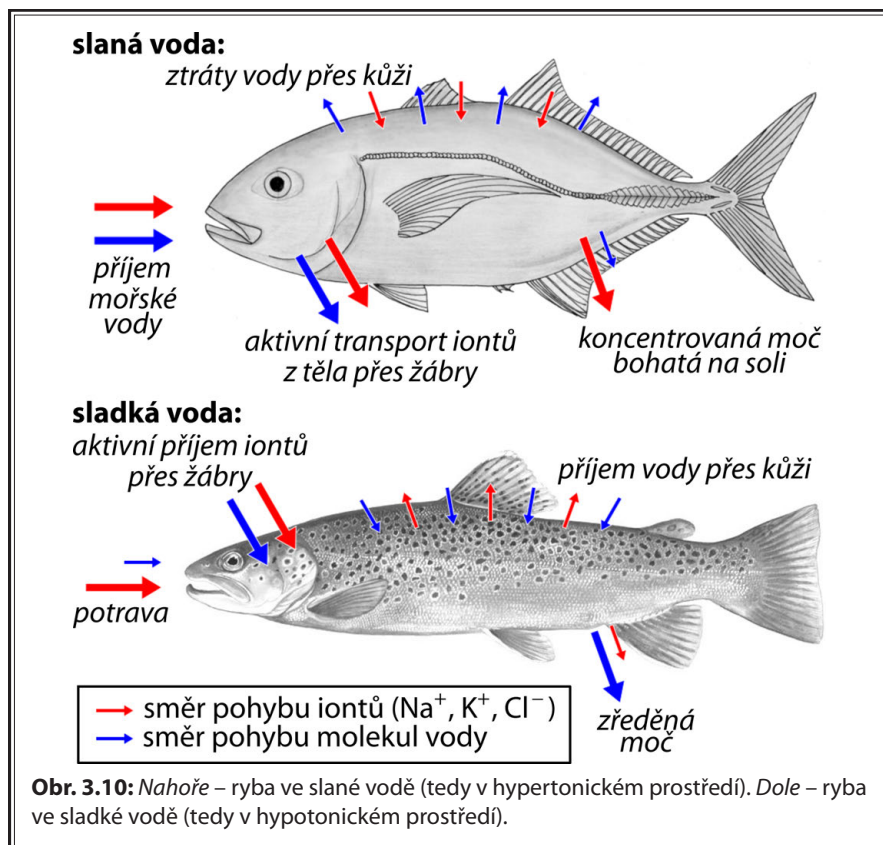
Vzhledem ke složitosti problému osmoregulace není překvapivé, že většina druhů ryb je stenohalinní – přežijí jen ve vodě s takovou koncentrací solí, na níž jsou adaptovány. Existují však i druhy obývající brakické vody v ústí řek, které dokáží změny salinity relativně rychle kompenzovat, např. platýs bradavičnatý (*Platichthys flesus*) nebo hlaváč černoústý (*Neogobius melanostomus*). Takové druhy nazýváme euryhalinní. Často mají v žábách více typů ionocytů a jsou schopny aktivovat ty, které jsou právě potřeba. Zcela zvláštní skupinu pak tvoří druhy migrující mezi slanou a sladkou vodou, jež by se daly označit za cyklicky euryhalinní. Zcela typickými zástupci jsou ryby z čeledi lososovitých (Salmonidae). Tyto ryby tráví delší úseky svého života střídavě ve sladké a slané vodě. V průběhu těchto období mají vyvinuta fyziologická přizpůsobení srovnatelná s ostatními sladkovodními, respektive mořskými rybami. V období přechodu mezi slanou a sladkou vodou dojde v těle k výrazným hormonálním změnám (mění se hladina thyroidních hormonů, prolaktinu, růstového



Obr. 3.9: Účinky osmotických jevů na buňky.

hormonu a kortizolu), které vedou mimo jiné k přestavbě epitelu žaber. V zábrách se z progenitorových buněk vyvinou nové typy ionocytů, které rybě umožní vstoupit do vody s odlišnou salinitou. Tato náročná přestavba těla se odehrává v deltách řek a zpravidla trvá několik týdnů (přesné období fyziologických změn je ovšem obtížné vymežit a změřit).

Mezi bezobratlými jsou z hlediska přežívání v nehostinných zasolených vodách velmi dobře prozkoumány žábřonožky rodu *Artemia*. Žijí ve slaných jezerech, někdy i v desetkrát slanější vodě než v mořské. V takto nehostinném prostředí není jednoduché přežít – kromě vysoké salinity mohou jezera často vysychat a obsah soli se může měnit. Žábřonožky jsou schopny produkovat buďto nesmírně odolné cysty, které velmi dobře odolávají vysychání, nebo přímo volně pohyblivé larvy, které naopak vynikají v extrémně efektivní osmoregulaci. Na ní se podílí z velké části solná žláza, pomocí které jsou nauplia schopna odčerpávat pryč nadbytečné ionty a zachovat si tak hypoosmotickou hemolymfu. K přenosu iontů slouží hlavně ionocyty obsahující sodno-draselné pumpy, spotřebovávající ATP k vypumpování Na^+ iontů ven



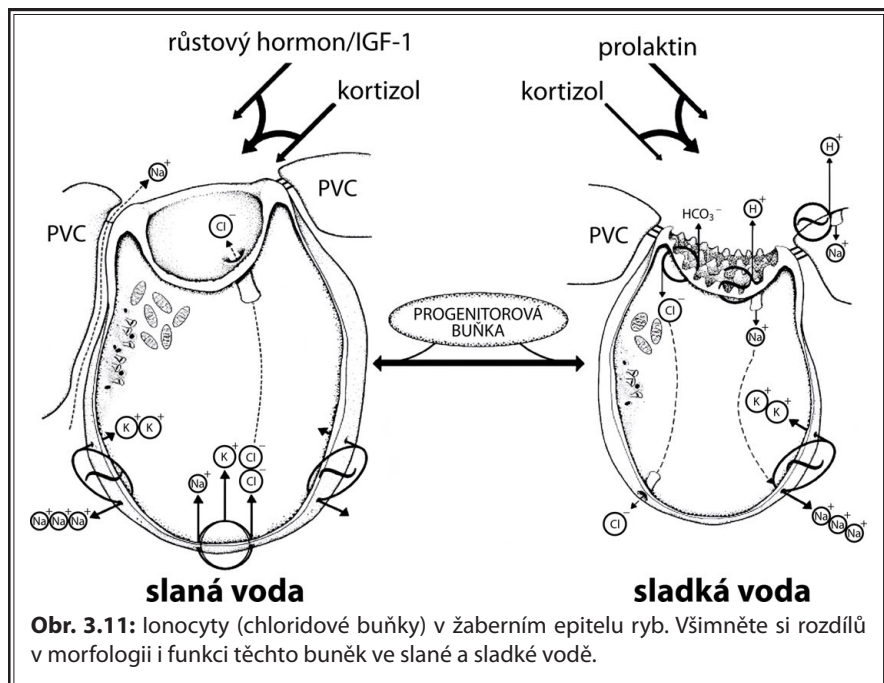
z těla. Na podobném principu funguje i osmoregulace dospělců, ionocyty obsahující Na^+/K^+ pumpy jsou však umístěny na hrudních končetinách. Zajímavé je, že množství Na^+/K^+ pump u dospělých jedinců (na rozdíl od naupliů) závisí silně na okolních podmínkách – dospělci totiž žijí delší dobu než nauplie, a tak musí být připraveni na značné výkyvy v salinitě prostředí.

3.3 Ochrana organismů před nebezpečným zářením

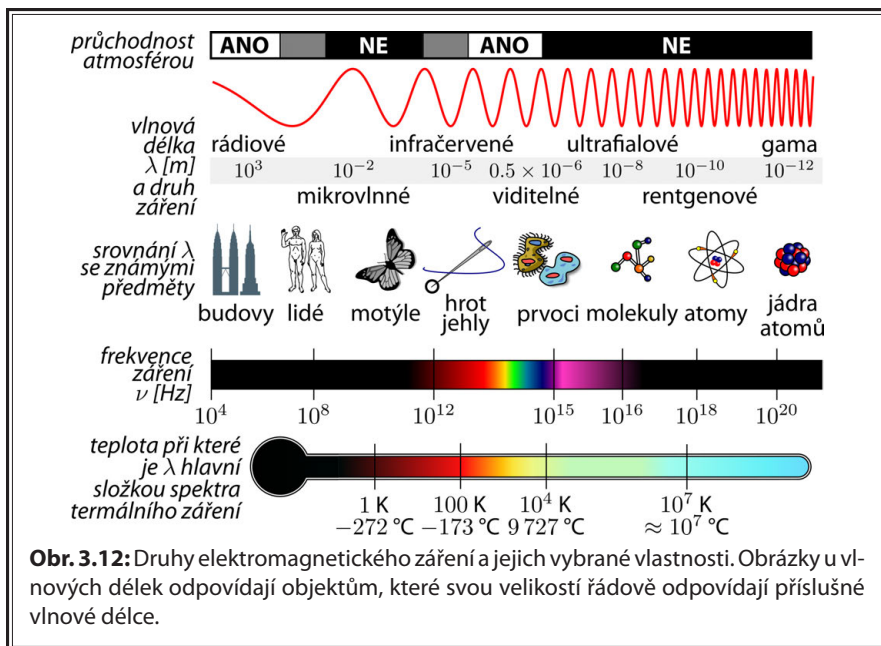
Každý z nás si umí představit záři Slunce a dalších hvězd. Říkáme také, že topení nebo rozžhavená plotna sporáku vyzařuje teplo. V porovnání s předchozím příkladem ale tepelné záření nemůžeme pouhým okem vidět, pokud k tomu nemáme speciální vybavení (termokameru). Kdyby však tuto brožuru psal chřestýš nebo krajta, tak by tato část naopak začínala tím, že všichni přece víme, jak v našich termoreceptorech září kořist.

Co to tedy je **záření**? Je to specifický typ energie představovaný vlněním nebo proudem částic. Z hlediska kvantové fyziky jde o to samé, každá částice (např. elektron či foton) je totiž **duálního charakteru** a kromě hmotné povahy se umí chovat i jako vlna.

Řada záření, se kterými se setkáváme, spadá mezi záření elektromagnetické. Detailní popis všech druhů elektromagnetického záření je nad rámec této brožury, pro jejich přehled viz **obr. 3.12**. Zmíňme jen, že částicí elektromagnetického záření je fo-



Obr. 3.11: Ionocyty (chloridové buňky) v žaberním epitelu ryb. Všimněte si rozdílů v morfologii i funkci těchto buněk ve slané a sladké vodě.



Obr. 3.12: Druhy elektromagnetického záření a jejich vybrané vlastnosti. Obrázky u vlnových délek odpovídají objektům, které svou velikostí řádově odpovídají příslušné vlnové délce.

ton a za normálních okolností se elektromagnetické záření šíří rychlostí světla. Jako každé jiné vlnění je také možné elektromagnetické vlny charakterizovat vlnovou délkou (λ). Ta je nepřímo úměrná energii, kterou dané záření nese. Fotony fialového světla s kratší vlnovou délkou (cca 380–430 nm) tedy nesou více energie než fotony červeného světla, které mají delší vlnovou délku (cca 625–740 nm). Kromě elektromagnetických záření se můžeme setkat také s dalšími typy záření, o kterých jste se možná již učili v chemii nebo fyzice, a to se zářeními α (proud dvakrát ionizovaných jader helia) nebo β (proud elektronů nebo pozitronů) vznikajících při jaderných reakcích.

Z výzev, které záření pro organismy na Zemi představuje, se zaměříme zejména na neionizující účinky **UV záření** a poté na různá **záření ionizující** (záření α , β , γ , rentgenové, neutronové). Ne, že by další záření nemohla organismům ubližovat za určitých podmínek – hypotetický mokřý psík, kterého nerozumná panička umístila do mikrovlnné trouby, aby ho usušila, o tom jistě může vykládat své ...či spíše už nemůže – ale v běžných podmínkách se s tímto zářením organismy nesesetkají.

Na okraj také zmiňme, že záření, které je běžně neškodné, může za určitých podmínek způsobovat poměrně nepříjemné problémy. Například v některých rostlinách (bolševník velkolepý, *Heracleum mantegazzianum*; třemdava bílá, *Dictamnus albus*) jsou obsaženy látky, které mohou na kůži působit fototoxicky a při ozáření zasaženého místa světlem tvořit nepříjemné puchýře. Podobně účinkuje také hypericin obsažený v třezalce (*Hypericum*).

UV záření je elektromagnetické záření o vlnové délce cca 100–400 nm.¹⁰ Jeho přirozeným zdrojem je sluneční záření, uměle jde vyrábět různými lasery, výbojkami a zářivkami (solárium, zářivky či tzv. horské slunce využívané k dezinfekci místností atd.). UV záření se dá dále rozdělit na UVA (315–400 nm), UVB (280–315 nm) a UVC (100–280 nm). Nejškodlivější UVC, a částečně i UVB, je pohlcováno ozonovou vrstvou atmosféry. Změny tloušťky ozonové vrstvy ovlivňují pouze pohlcování UVB. Mechanismus pohlcování UV ozonovou vrstvou je dvojitý – záření o vlnové délce pod 240 nm interaguje s kyslíkem za tvorby ozonu, naopak záření v rozmezí vlnových délek 280–315 nm interaguje s ozonem a rozbíjí ho.

Negativní účinky UV záření se týkají zejména poškození DNA. UVB a UVC působí na DNA přímo a způsobují vznik **pyrimidinových dimerů**, tedy spojení dvou sousedících thyminů, cytosinů či thyminu a cytosinu kovalentní vazbou (viz kapitola 7.2). Někdy se takto mohou spojovat i purinové báze (adenin, guanin) a vznikat zlomy v DNA. Zejména UVA způsobuje tvorbu **reaktivních forem kyslíku** (*reactive oxygen species*, ROS, patří sem peroxidy, superoxidy, radikály, singletový kyslík atd.), jež následně reagují s nukleovými kyselinami, proteiny a lipidy, a tím je poškozují. Na makroskopické úrovni se pak nadměrná expozice různým typům UV záření projevuje spálením kůže a poškozením očí – při nižších dávkách jde zejména o záněty rohovky a spojivky, při vyšších dávkách může dojít k poškození sítnice a rozvoji šedého zákalu. Dále má UV záření také imunosupresivní účinky.

Roli v míře ozáření hraje také místo, kde se živočich vyskytuje. Ve vyšších nadmořských výškách dopadá více UV záření. Sníh může v porovnání s jinými substráty odrazet až osmkrát více UV záření. Není proto divu, že v polárních oblastech a zejména v zasněžených vysokých horách hrozí tzv. sněžná slepota, tj. poškození rohovky a spojivky. Účinná obrana před ní jsou speciální brýle, domorodé obyvatelstvo těchto oblastí někdy používá části paroží s úzkou podélnou štěrbinou sloužící jako průzor. Pomáhá také omezení pohybu ve venkovním prostředí na dobu mimo poledne, kdy na Zemi proniká nejvíce UVB zodpovědného za oční problémy.

Hlavní obranou proti UV záření je u živočichů tvorba pigmentů, které UV záření pohlcují. Jde zejména o **melaniny**, které mohou být černé nebo hnědé (eumelaniny) a žluté až červené (feomelaniny). Hroši (*Hippopotamus amphibius*) a hrošici (*Choeropsis liberiensis*) navíc na kůži produkují načervenalou tekutinu zvanou „krvavý pot“. S krví ani potem však nemá kromě povrchního vzhledu nic společného, zbarvení této tekutině dodává červená kyselina hipposudorová a oranžová kyselina norhipposudorová. Obě jsou schopny absorbovat UV i světlo delších vlnových délek (200–600 nm) a fungují tedy jako přirozený opalovací krém, kromě toho mají i dezinfekční účinky. Želvušky rodu *Paramacrobiotus* zase využívají „fluorescenční štít“ v podobě pigmentů, které pohltní UV záření a přijatou energii následně vyzáří jako neškodné modré světlo.

¹⁰Přesné vymezení se může lišit, nedivte se proto, že rozsah částečně zasahuje do intervalu fialového světla uvedeného výše.

Nelze však říci, že účinky UV jsou pouze negativní. Naopak, nebýt UV záření, konkrétně UVB (někdy v tomto kontextu též zvané Dornovo záření), netvoří se nám v těle důležitý **vitamin D**. K vytvoření dostatečné dávky stačí poměrně krátká expozice kůži tomuto záření, problém však je, že UVB neproniká skrz oblačnost a odráží se od ozonové vrstvy, pokud je Slunce pod nízkým úhlem. Ráno a večer či v některých měsících k nám toto záření tedy vůbec nedopadá. UVA záření prochází i v této době, můžete se tedy opalovat nebo i spálit, ale vitamín D se vám v těle žádný nevytvoří. UVB dokáže pronikat i vodou do několikametrové hloubky, ryby jsou tedy s tvorbou vitamínu D „v suchu“ a nemusí řešit vystupování na souš za účelem jeho získání.

Živočichové, kteří vidí UV (typicky ptáci, hmyz, někteří savci) jsou také schopni podle nám neviditelných značek rozpoznávat partnery, vejce, květy k opylení nebo například stopovat kořist (moč některých hlodavců svítí pod UV). Jak již bylo zmíněno výše, germicidní zářivky produkující UVC se používají k dezinfekci místností. UV je možné využít i při lokální fototerapii některých onemocnění (např. psoriáza, vitiligo).

Ionizujícím zářením nazýváme záření, jehož částice nesou tolik energie, že mohou vyřázet elektrony z atomů zasažené látky, a tuto látku tedy ionizovat. Může se tak dít přímo, přičemž záření schopné takové ionizace musí nést náboj. Takto tedy účinkuje α nebo β záření, naopak elektromagnetické záření sestávající z fotonů, které náboj nenesou, látku přímo ionizovat nemůže. Druhou možností je, že k ionizaci dojde nepřímo, kdy je energie předána látce, a ta se ionizuje až v důsledku reakcí svých částic mezi sebou. Takto účinkuje gama (γ), rentgenové a neutronové záření, které je složené v prvních dvou případech z fotonů, v posledním z neutronů. Účinky ionizujícího záření zahrnují zejména produkci radikálů a reaktivních forem kyslíku interakcemi s vodou (tzv. **radiolýza vody**). Radikály a ROS poté reagují s DNA a dalšími molekulami. Záření může také přímo indukovat zlomy v DNA a měnit její chemickou strukturu (tj. ovlivňovat báze či vytvářet cross-linky, jakési pevné propojky, mezi vlákny DNA). Ozáření může vést k nekróze buněk či k jejich apoptóze v důsledku poškození DNA. Buňky, které ozáření přežijí, s velkou pravděpodobností ponесou mutace vyvolané zářením. Nejvíce radiosensitivní (citlivé na ozáření) jsou buňky, které se hojně dělí a jsou málo diferencované. To se nám na jednu stranu hodí v medicínských aplikacích, kde jsou nádory citlivější než řada okolních tkání, na druhou stranu to znamená, že na ozáření reagují citlivě poměrně podstatné tkáně, jako je kostní dřev či řada epitelů.

Účinky se také liší mezi konkrétními zářeními. α záření je poměrně málo pronikavé, ve vodě či tkáni se zastaví již zhruba po 0,1 mm. Na kůži, kde si neseme „brnění“ z mrtvých buněk, toho tedy tolik neudělá, pokud však dojde k ozáření sliznic (např. požitím radioizotopů), může zde vzniknout nádorové bujení. Elektronové β záření proniká o něco hlouběji. Problémem u něj také je, že energie brzdících elektronů musí někam odejít. Podobně jako prudce brzdící automobil za sebou zanechává stopy zahřátých pneumatik, prudce zabrzděné záření uvolňuje tzv. **brzdné záření**,

které může být samo poměrně nebezpečné. Proto se například při práci s radioizotopy fosforu uvolňujícími β záření raději pracuje s ochranou bariérou v podobě silnějšího plexiskla než s bariérou z olova, která by β záření zastavila rychleji a zároveň vyprodukovala více brzdného záření.

Účinky záření také můžeme rozdělit na stochastické – takové, které se mohou projevit po jednotkách či desítkách let (nebo vůbec), bát se jich musí tedy zejména jedinci ozáření v mladším věku – a deterministické, které nastanou téměř vždy při dané dávce ozáření. Deterministické účinky jsou většinou charakterizovány absorbovanou dávkou energie na jednotku hmoty, jednotkou této dávky je Gray (Gy). Pro představu: dávky v rozmezí 3–8 Gy poškozují zejména kostní dřev, nad 10 Gy nastává poškození střevních epitelů, při desítkách až stovkách Gy je poškozena nervová soustava, a to přímo či v důsledku hypoxie vyvolané poškozením cév.

Můžete se setkat také s jednotkou Sievert (Sv) označující tzv. efektivní či ekvivalentní dávku v souvislosti se sledováním radiační zátěže organismu v určitém prostředí. Opět pro představu: spíte-li jednu noc vedle někoho, získáte od něj dávku 0,05 μ Sv. Dvojnásobnou dávku (0,1 μ Sv) do sebe dostanete, sníte-li jeden banán. Rentgenové vyšetření jedné paže odpovídá deseti takovým banánům (1 μ Sv). Vyšetření mamografem znamená dávku až 3 mSv. Dávka, při které se začnou projevovat příznaky nemoci z ozáření je individuálně variabilní, ale odpovídá zhruba 400 mSv nashromážděným v krátkém čase. Člověk žijící v ČR obdrží průměrnou roční dávku záření asi 2,6 mSv (toto číslo má velký rozptyl, mimo jiné se to může dost lišit podle geologického podloží, např. na žulách je ozáření větší než na sedimentárních horninách). Okolo 90 % této dávky pochází z přírodních zdrojů, většina z těch zbývajících 10 % z lékařských vyšetření a jen naprosté minimum z ostatních antropogenních zdrojů, například různých havárií nebo těžby uranu. Nejmenší dávka, která vyvolává stochastické účinky (tedy malé, ale statisticky už prokazatelné zvýšení rizika např. zhoubného nádoru), je kolem 100 mSv nasbíraných navíc k pozadí (tj. k těm 2,6 mSv krát dožitý věk). Kumulativní dávka „navíc“, která je nižší než 100 mSv, je naopak zdraví prospěšná. Má hlavně protizánětlivé účinky, což účinně tlumí bolesti kloubů a z dlouhodobého hlediska může vést i ke snížení rizika některých životu nebezpečných chorob, pro které je chronický zánět rizikovým faktorem (např. nádory, cévní choroby). Tomuto jevu se říká radiační hormeze. Zajímavé je, že i nedostatek ionizujícího záření může škodit. Experimenty s chovem myší v prostředí s uměle eliminovanou radiací (chovy bez radonu a stíněné proti záření z okolí, potrava upravená tak, aby ze všech nezbytných prvků obsahovala pouze stabilní a nikoliv radiogenní izotopy) ukázaly jejich kratší dožití proti myším vystaveným normálnímu přírodnímu radiačnímu pozadí.

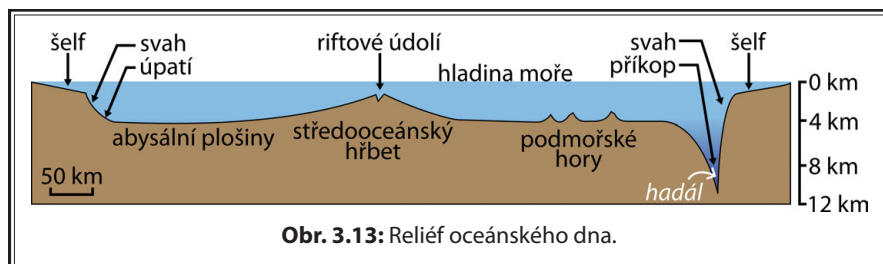
Jak jste si již bezesporu všimli, radiace je všudypřítomná. Ionizační záření se k nám dostává z vesmíru v podobě kosmického záření, které může dopadat na zemský povrch nebo interagovat s atmosférou za vzniku sekundárního záření. Radionuklidy vznikají také jadernými přeměnami a reakcemi v některých typech podloží, odkud se

následně dostávají do půdy, vody a vzduchu, a odtud i do organismů. Např. výše zmíněná dávka z banánů je způsobena vysokým obsahem draslíku v tomto ovoci, zlomek tohoto obsahu představují radioizotopy. Podobně jste se mohli setkat s tím, že v některých oblastech, kde uniká radon, je nařízeno monitorovat množství tohoto plynu v budovách a případně tyto specificky odvětrávat. V regionu Oklo v africkém Gabonu je dokonce znám i přírodní jaderný reaktor, kde zhruba před 1,7 miliardami let probíhaly stejné štěpné reakce jako dnes v Temelíně.

Co se týče obrany organismu proti ionizujícímu záření, adaptace chránící organismy před tímto zářením jako takovým nejsou známy. V buňkách samozřejmě najdeme řadu mechanismů opravujících poškození DNA a dalších částí buněk, ale to je řešení důsledku, ne příčiny. Důvodem absence „anti-radiačních“ adaptací může být fakt, že vysoká radiace zřejmě nikdy nebyla dostatečně silným a dlouhotrvajícím selekčním tlakem. Organismy se nicméně liší v tom, jakou dávku radiace snesou. Největšími přeborníky v tomto ohledu jsou extremofilní prokaryota, a také již zmiňované organismy schopné kryptobiózy jako jsou želvušky. Odolnost proti radiaci v tomto stavu je tedy vedlejším produktem vysušení organismu, kdy absence většiny molekul vody znamená podstatně méně příležitostí pro radiolýzu. Specifická ochrana DNA a proteinů před poškozením suchem také může napomáhat chránit tyto molekuly před přímými účinky záření.

3.4 Život v hlubokém moři

Již v kapitole 2.2 jsme si popsali rozmanitost ekosystémů v mořských hlubinách. Asi 80 % mořského dna tvoří abysální plošiny, které se nachází v hloubce 4–6 km. V oblasti oceánských příkopů se mořské dno může dále propadat až do hloubky 11 km. Přestože oceánské příkopy zabírají jen asi 0,25 % plochy oceánu, díky jejich značné hloubce má toto prostředí zvané **hadál** nezanedbatelný objem. Jelikož světlo využitelné k fotosyntéze (a tedy k autotrofní výživě) proniká v moři maximálně do hloubky 200 m a poslední paprsky světla využitelné k vidění se vytrácí v hloubce 1 000 m, je většina objemu oceánu ponořena ve věčné tmě. Připočteme-li k tomu ještě neustálou zimu a s hloubkou rostoucí tlak a klesající dostupnost potravy, vidíme, že nejrozsáhlejší prostředí na Zemi bychom mohli bez nadsázky označit jako „životu nesvědčící“ nebo dokonce „extrémní“. Prostor hlubokých moří je dokonce tak špatně dostupné lidské technice, že je méně prozkoumané než povrch Měsíce! O obyvatelích těchto



Obr. 3.13: Reliéf oceánského dna.



Obr. 3.14: Hrujovka oceánská, (*Abyssobrotula galathea*) nehlouběji nalezená ryba na světě.

hlubin toho proto stále ještě mnoho nevíme. Podívejme se nyní společně na to, co již bylo vybadáno. Jak se organismy z hloubek vyrovnávají se svým nelehkým životním údělem?

Jelikož s každými 10 m hloubky narůstá tlak vody o 1 atmosféru (0,1 MPa), jsou adaptace pro odolání obrovskému tlaku pro přežití zcela nezbytné. Pokud se navíc živočich pohybuje ve vodním sloupci nahoru a dolů v řádu stovek metrů (jako je tomu např. u ryb hlubinovek /Myctophiformes/), musí se umět přizpůsobit rozdílům tlaku v řádu několika desítek atmosfér. U ryb pronikajících do hloubek tak bývá nahrazen vzduch v plynovém měchýři tukem, který je pro podobné manévry mnohem vhodnější. Vzduch totiž výrazně mění objem v závislosti na vnějším tlaku, což není žádoucí. Jistě jste již slyšeli příběhy o rybách, které po rychlém vytažení z hloubky „praskly“, neboť nedokázaly včas vypustit plyn z plynového měchýře, a ten se s rychlým poklesem vnějšího tlaku prudce rozepjal. S tukem vyplněným plynovým měchýřem podobně nebezpečí nehrozí, ovšem k proniknutí do největších hlubin ani takové přizpůsobení nestačí. Ryby, které dokázaly osídlit hadál až do hloubky kolem 8 km, zvolily velice zajímavou strategii, jak odolat ohromnému tlaku. Jejich těla připomínají

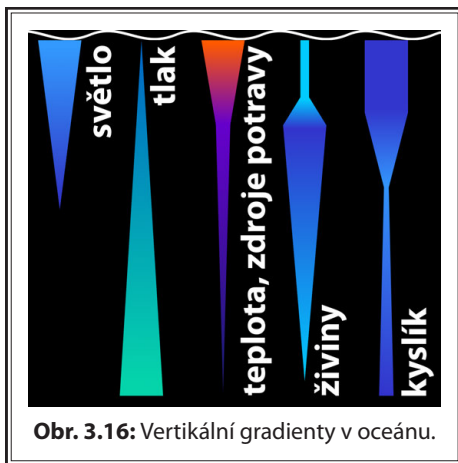


Obr. 3.15: Tlustohlavec (*Psychrolutes*) v přirozeném prostředí (alespoň 1 km pod hladinou) a po vytažení z moře.

pytlíky naplněné vodou – mají podobné vlastnosti jako okolní prostředí, a to je tudíž nerozdrťí. Právě naopak – extrémní tlak okolního prostředí jejich tělo ze všech stran „podpírá“ a umožňuje redukci oporných struktur. Po vytažení z hloubky ovšem tyto ryby nedokáží udržet tvar svého těla a jako pytlík s vodou se také „rozplácnou“. (viz **obr. 3.15**) Ohromný tlak působí nejen na tělo jako celek, ale i na všechny buňky a molekuly v něm. U hlubokomořských ryb proto nacházíme přizpůsobení i na molekulární úrovni – u proteinů byly vyselektovány hůře stlačitelné konformace a stabilitu proteinů ve svalech udržuje trimethylaminoxid (TMAO). Bylo vypočítáno, že TMAO dokáže proteiny udržet funkční až do hloubky 8 400 m. Jelikož nejhluběji ulovená ryba hrujovka oceánská (*Abyssoprotula galathea*, viz **obr. 3.14**) byla nalezena v hloubce 8 370 m, zdá se, že v nejhlubším hadálu ryby pravděpodobně nežijí.

Prohlédnete-li si obrázky hlubokomořských ryb, spatříte, že většina z nich má nějakým způsobem vyvinuté oči, a to navzdory faktu, že žijí ve věčné tmě. Jak je to možné, když například u jeskynních organismů dochází opakovaně ke ztrátám očí, jež jsou v absolutní tmě nepotřebné? Odpovědí na tuto otázku je bioluminiscence. V nikdy nekončící tmě oceánu se ukázalo být evolučně výhodné svítit, a tak řada organismů včetně ryb buď světlo samostatně produkuje, nebo má alespoň symbiotické svítící bakterie (jak přesně bioluminiscence v oceánech funguje, se můžete dočíst v **brožuře 51. ročníku BiO, kap. 13**).

Bioluminiscence má nejrůznější účely, od komunikace přes lákání a osvětlování kořisti až po maskování či vylekání predátora náhlým zábleskem. V hlubinách se tak odehrávají skutečné světelné války a závody ve zbrojení. Krom známých dasů (Lophiiformes, hlubokomořské čeledi jsou sdruženy ve skupině Ceratioidei), kteří využívají přeměněný 1. paprsek hřbetní ploutve (tzv. esca neboli illicium) k lákání kořisti, mají velice pokročilou bioluminiscenci i další řady ryb. Jde například o výše zmíněnou hlubinovku (Myctophiformes), jimž světélka na břišní straně těla zajišťují maskování¹¹, svítící skvrny za skřelemi slouží k mezidruhovému rozpoznávání a velká skvrna na čele osvětluje kořist. Dalšími světelnými přeborníky jsou ryby z řady velkoustí (Stomiiformes, syn. Stomiiformes), a to zejména čeled s přílehlavým názvem světlonošovití (Stomiidae), známá též pod anglickým jménem *dragonfishes*. Tyto ryby produ-



Obr. 3.16: Vertikální gradienty v oceánu.

¹¹ Jak může světlo ve tmě sloužit k maskování? Někteří predátoři hledají kořist v mořských hlubinách zrakem tak, že se dívají nad sebe a hledají stín proti světlu přicházejícímu z hladiny. To jde i tam, kde už skoro žádná neproniká. Organismy, které mají na břiše slabá světélka, mohou napodobit světlo přicházející z hladiny a stín tak není pro predátora vidět.



Obr. 3.17: Terčovkovití (Liparidae) – ryby, které přežijí i více než 8 km pod hladinou.



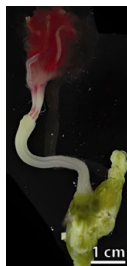
Obr. 3.18: Vychlípitelné čelisti zubatky *Chauliodus danae*. Vidíte, že lebka je pevně připojena pouze na hřbetní straně u páteře a čelisti se mohou dalece vychlípit. Tato zubatka má navíc pro efektivní lov vyvinuty abnormálně dlouhé zuby – vůbec nejdelší v poměru k lebce mezi všemi rybami.

kují nejen světlo modrobílé, jako převážná většina bioluminiscentních organismů, ale i červené, které většina obyvatel hlubokého moře nevidí. Sami světlonoši jej ale vidět dokáží. Na nebohou nic netušící kořist si tak svítí svou soukromou červenou bakterkou. Není bez zajímavosti, že právě skupiny ryb s pokročilou bioluminiscencí patří v hlubokomořském prostředí k těm nejúspěšnějším. Zatímco hlubinovky tvoří 65 % biomasy ryb v hlubokém moři a jsou rozrůzněny do více než 250 druhů, mezi světlo-nošovitě zase patří druhy s největší abundancí (početností) mezi obratlovci (druhů je sice méně, ale jsou zastoupeny obrovským počtem jedinců). Do skupiny hlubokomořských čašů Ceratioidei pak řadíme celých 11 řádů. Zdá se tedy, že schopnost svítit si ve tmě je v moři klíčem k evolučnímu úspěchu.

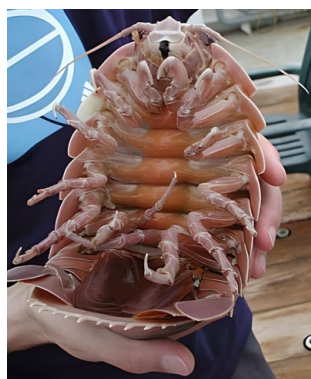
Vypořádá-li se hlubokomořský živočich s extrémním tlakem a okolní tmou, stále má před sebou výzvu těžko představitelné rozlehlosti a s ní spojené pustoty oceánu. Zdroje jsou velmi omezené a tenčí se s rostoucí hloubkou, protože krom vzácných oáz černých a bílých kuřáků s chemolitotrofními bakteriemi (viz kap. 5.1) je jediným přísunem živin do ekosystému to, co shora napadá (tzv. „mořský sníh“). V takových podmínkách živočichům do určité míry nahrává nízká teplota (okolo 2 °C). Žijí pomalým životem s velmi redukováným metabolismem, malou spotřebou potravy a pomalým růstem. Běžná jsou přizpůsobení k pozření abnormálně velkých soust – když už živočich nějakou potravu potká, musí ji co nejlépe využít. Jako příklad si můžeme uvést již zmíněný řád velkoústí, jehož český název se tak krásně vysvětluje (viz obr. 3.18). Velmi důležité jsou také olfaktorické (čichové) orgány. Zejména jejich citlivost totiž rozhoduje o tom, na jakou vzdálenost jedinec rozpozná přítomnost po-



Obr. 3.19: Samice ďasa *Haplophryne mollis* se dvěma přirostlými samci na spodní straně těla.



Obr. 3.20: Kostířerka *Osedax rubiplumus*



Obr. 3.21: Hlubokomořský gigantismus u stejnonožce *Bathynomus giganteus*, který obývá hloubky přes 5 000 m.

travy. Rčení „kdo dřív přijde, ten dřív bere“ v moři platí dvojnásob – k jakékoli mršíně se okamžitě stáhnou strážníci z širokého okolí a na opozdilce už nic nezůstane.

V rozlehlém 3D prostoru oceánu však není problémem jen nalezení potravy, ale i nalezení partnera. S touto výzvou se obzvlášť vynalézavě popasovali ďasové z čeledi Linophryniidae. Samice těchto ďasů vypouštějí feromon, přičemž využívají toho, že voda v moři je uspořádána do vrstev s mírně odlišnou teplotou, které se vertikálně nemísí. Samice dokáže velmi přesně detekovat tlak a díky tomu plavat stále ve stejné vrstvě. Feromon se pak také šíří jen v této vrstvě vody. Samečci těchto ďasů jsou mnohem menší než samice a mají výrazně zvětšené oči a olfaktorické orgány, neboť jejich jediným úkolem je co nejrychleji najít samičku. Pohybují se ve vodním sloupci stále nahoru a dolů, dokud v některé z vrstev vody nenarazí na feromon. Jakmile feromon ucítí, začínají pátrat po samičce pouze v této jedné vrstvě. Úkol tak mají značně zjednodušen, neboť již nehledají ve 3D, ale ve 2D prostoru. Naleznou-li samici, přichytí se na její tělo a časem s ní srostou. Ze samečka se tak stane jakýsi přívěsek na těle samice, ovšem oba jedinci mají už natrvalo zajištěnou produkci potomstva (viz obr. 3.19).

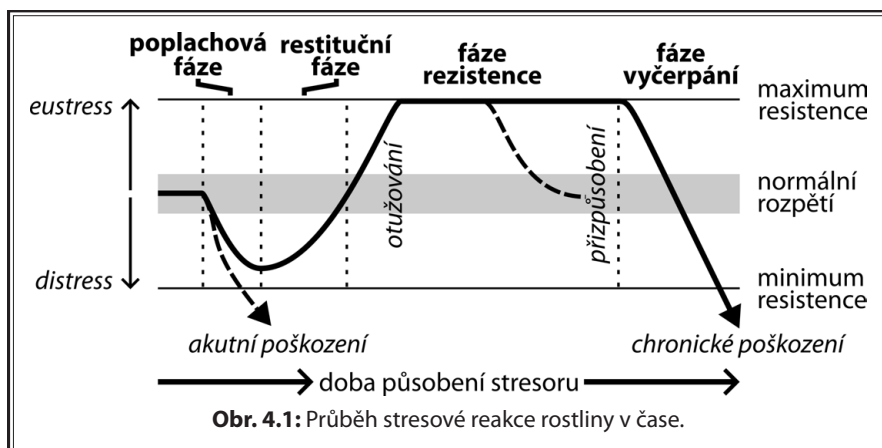
Kromě ryb se v hlubokém moři vyskytuje i mnoho druhů bezobratlých živočichů, z nichž někteří dokázali osídlit i nejhlubší oceánské příkopy. Tito živočichové jsou většinou vázání na mořské dno a jednotlivé příkopy s extrémním prostředím pro ně představují izolované ostrovy, mezi kterými se nemohou přesunovat. Každý hlubokomořský příkop má tedy svou vlastní endemickou faunu bezobratlých, která často zahrnuje i celé endemické rody. Zajímavé je, že i druhově chudší pelagická fauna bezobratlých vykazuje vysoký stupeň endemismu.

Nejpočetnějšími živočichy v hlubinách jsou sumýši (Holothuroidea), kteří byli nalezeni i v hloubce 10 km. Velmi početní jsou také kroužkovci, zejména vláknonošci (Pogonophora), kteří jsou ovšem často asociováni s již zmíněnými ekosystémy v okolí černých a bílých kuřáků, o nichž se dozvíte více v kapitole 5.1. Mezi vláknonošce patří i kostižerky (*Osedax*), které vrůstají do kostí mrtvých živočichů (zejména velryb), jež dopadnou na mořské dno, a živí se tukem z nich (viz **obr. 3.20**). V anglické literatuře je najdete po názvem „*zombie worms*“ a svou strategií krásně ilustrují, že v hlubinách žádný potenciální zdroj energie nepřijde nazmar. V hlubokomořských příkopech byste však kostižerky hledali marně – zasahují „pouze“ do hloubky 4 km a obývají tedy abysální plošiny s dostatečným přísunem kostí. Významnou součástí hlubokomořské fauny jsou také korýši, a to zejména stejnonožci (Isopoda). Stejnonožci vykazují výrazný hlubokomořský gigantismus – s rostoucí hloubkou dosahují větší tělesné velikosti, největší zástupci přesahují i 50 cm délky – na živočichy z příbuzenstva stínek to je doopravdy hodně (viz **obr. 3.21**). Hlubokomořský gigantismus byl popsán i u jiných skupin živočichů, jako je třeba dobře známá krakatice obrovská (*Architeuthis dux*), ovšem u stejnonožců jde o trend obecně platný a dobře zdokumentovaný.

4. JAK PROTI ZLU BOJUJÍ ROSTLINY

Stejně jako na vše, i na rostliny během jejich života působí „zlé“ faktory prostředí. Na rozdíl od většiny živočichů však musí řadu problémů řešit úplně jinak, protože nikam neutečou – jsou totiž až na naprosté výjimky **přisedlé (sesilní)**. S tím souvisí i jejich styl obrany, rostlinám nezbyvá než „sedět a čekat“ až se podmínky zaselepší. Ideální je samozřejmě růst tam, kde je působení negativních vnějších vlivů minimální. K výrazným změnám prostředí ale může dojít i během ještě kratší doby, vzpomeňte například na bouřky či jiné rozmary počasí (viz kap. 1). V průběhu evoluce si tak rostliny musely vyvinout řadu adaptací, které jim pomáhají nepříznivé podmínky nejen překonat, ale i dlouhodobě tolerovat a přežívat v nich. Dalším způsobem, jakým se rostliny se zlem prostředí mohou vyrovnat, může také být rychlý nástup reprodukce a tvorba semen. Tím se rostliny mohou přesunout jak v prostoru, tak v čase. Jedná se v základu o genetické změny, od kterých se odvíjí přizpůsobení fyziologické, morfológico-anatomické i ekologické.

Můžeme se setkat s řadou definic stresu, obecně se dá ale říct, že jde o situaci, kdy je rostlina vystavena působení vnějších podmínek, které způsobují zátěž. Mají tedy dopad na funkce organismu a způsobují změny ve fyziologických pochodech. Konkrétní stresový faktor se pak nazývá **stresor**. Všechny faktory působící na rostlinu mohou při určité míře nebo době působení vyvolat stres. Odpovědí rostliny je pak stresová reakce jejímž cílem je udržení homeostáze. Stres nemusí vždy způsobit poškození. Pokud je míra stresu pod hranicí škodlivosti, může naopak působit stimulačně, tedy mít pozitivní účinek na vývoj a přežití. Příkladem může být otužování předpěstovaných sazenic před výsadbou, postupné snižování teploty na podzim nebo zvyšování intenzity světla na jaře.



4.1 Stresová reakce rostlin

Poplachová fáze

Na obrázku 4.1 vidíte průběh běžné stresové reakce rostliny. Pokud dojde k vychýlení podmínek z normálních mezí a začnou působit jako stresor, rostlina to rozpozná a spustí se **poplachová fáze**. Mění se třeba množství dostupné vody v rostlině (klesá turgor v buňkách, přerušuje se transpirační proud, uzavírají se průduchy), vychyluje se iontová rovnováha a kolísají hladiny fytohormonů. Tvoří se také reaktivní formy kyslíku, které poškozují jednotlivé části buněk (např. proteiny, membrány, nukleové kyseliny apod.). Buňka disponuje mnoha receptory, které rozeznávají právě tyto změny a spouští příslušné reakce. Poplachová fáze je tedy doba, kdy vnější podmínky způsobí změny vnitřního prostředí a rostlina to následně rozpozná.

V membránách rostlinných buněk se nachází mechanosenzitivní iontové kanály, které se umí otevřít změnou tvaru v reakci na mechanický signál, například na změny v hydrostatickém a osmotickém tlaku. Ovlivňuje je tenze (napětí) plazmatické membrány (buňky i jednotlivých organel) a cytoskeletu, množství iontů, ale i elektrický náboj membrány. Uplatňují se tudíž, pokud dochází ke změně iontové rovnováhy a dostupnosti vody. I samotná iontová rovnováha, tedy fyziologické zastoupení jednotlivých iontů v buňce/rostlině, je důležitý faktor. Změna koncentrace iontů ovlivňuje osmotické děje, pH a elektrický náboj na membráně. Například draslík se podílí na řízení vodního režimu a uzavírání průduchů. Důležitý je také vápník, ač je jeho koncentrace v cytoplazmě velice nízká. Je koncentrovaný naopak v apoplastu (mezibuněčném prostoru), vakuole a v menší míře v dalších organelách. Při rozpoznání stresu se uplatňuje jako druhý posel¹² a má za úkol rychlé šíření signálu napříč buňkou. Když dojde k aktivaci příslušných receptorů dochází k otevření Ca^{2+} kanálů ve vakuole. Vápenaté ionty se díky tomu uvolní do cytoplazmy, a tím vyšlou signál k rychlé aktivaci celé řady dalších proteinů a signálních drah.

Při narušení fotosyntézy a respirace vznikají už zmíněné nebezpečné reaktivní formy kyslíku, které oxidují lipidy v membránách, proteiny a další buněčné struktury. Rostlina vnímá jak samotné reaktivní formy kyslíku, tak i nově vzniklé, netypické molekuly po jejich reakci s buněčnými součástmi. Poškození proteinů se projevuje změnou jejich konformace, odhalením nepolárních částí, rozpadem polymerních struktur nebo naopak jejich agregací. Takové poškozené proteiny jsou rozeznány proteiny tepelného šoku (HSP – *Heat Shock Proteins*), označovanými také jako **chaperony** (výsl. „šaperony“, z franc. chaperone – gardedáma, doprovod). Původně byly HSP pozorovány v buňkách poškozených vysokými teplotami, ale nyní se ukazuje, že se HSP uplatňují v reakcích na celou řadu stresových podmínek jako je již zmíněná vy-

¹²Druhý posel je označení pro malé signální molekuly, jejichž koncentrace v cytoplazmě je za normálních podmínek velice nízká. Po navázání příslušného ligandu (první posel) na receptor, dojde k prudkému nárůstu molekul druhých poslů. Může to být vylití již zmíněného vápníku, nebo tvorba molekul pomocí aktivace příslušných enzymů (např. cAMP – cyklický adenosinmonofosfát). Díky malé velikosti se mohou rychle šířit.

soká teplota, nedostatek vody nebo iontová nerovnováha. Můžeme je nalézt v cytoplazmě, jádře, plastidech i mitochondriích. HSP se za normálních podmínek účastní správného skládání, translokace a degradace proteinů. Při stresových podmínkách je důležité to, že umí rozeznávat poškozené nebo nesprávně sbalené proteiny. HSP se na špatně sbalené proteiny navážou, a pomáhají s jejich správným sbalením. Pokud správné sbalení není možné, nasměrují poškozený protein k degradaci.

Podobných příkladů bychom našli celou řadu a budou uvedeny u jednotlivých typů stresů. Je dobré si uvědomit, že různé stresové podmínky mohou na buněčné úrovni způsobovat stejné problémy, např. při osmotickém stresu i mrazu dochází k omezení příjmu vody (protože je vázána v ledu, nebo v zasolené půdě). Důležité je tak rozpoznání konkrétního stresového faktoru, po kterém musí dojít k aktivaci různých receptorů (membránových i cytosolických). Nakonec dojde k přenosu signálu do jádra, a tím k aktivaci obranných mechanismů změnou v genové expresi. V rámci buňky tento přenos signálu z membrány do jádra zajišťují celé řady tzv. signálních kaskád. Jejich výsledkem může být aktivace konkrétního transkripčního faktoru, což je obecný název pro protein, který se dovede navázat v jádře na DNA, čímž změní genovou expresi odpovídajících genů. V signalizaci uvnitř buňky se uplatňuje i výše zmíněný vápenatý kationt jako druhý posel. Pro signalizaci v rámci celé rostliny jsou pak důležité fytohormony, například kyselina abscisová nebo ethylen.

Restituční fáze

Po poplachové fázi musí dojít k nastartování obranných mechanismů, aby rostlina zabránila nadměrnému poškození. Jak už bylo řečeno, rostliny jsou neschopné pohybu a musí akutní nepříznivé podmínky přečkat. Základem je zajištění homeostáze, čehož může být dosaženo např. zpomalením metabolismu, aktivací alternativních drah získávání energie, uzavřením průduchů, aby se zamezilo ztrátám vody, tvorbou ochranných látek apod. Rostlina tak přechází do **restituční fáze (obr. 4.1)**. Pokud míra stresu překročí možnosti rostlin ji zvládnout, dochází k akutnímu poškození. Příkladem může být poškození pozdními mrazy na jaře, kdy hned vidíme změnu na listech (černání, vadnutí a usychání orgánů), poškození rostlin kroupami a další.

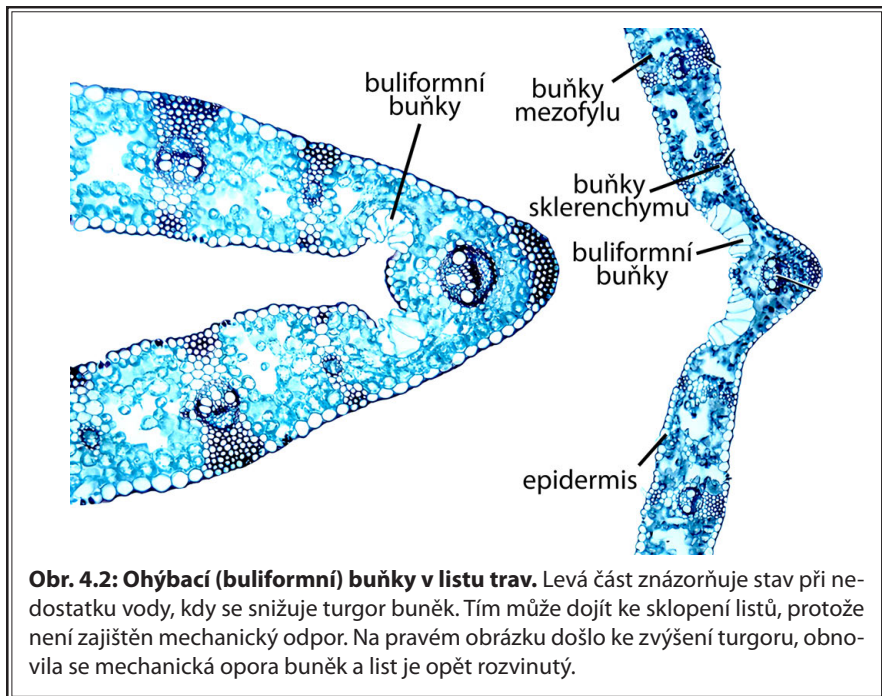
Změnou genové exprese se během restituční fáze začíná tvořit množství ochranných látek. Některé se vyskytují i za normálních podmínek a mají svou fyziologickou funkci, ale nyní dochází k jejich hromadění. Jsou to různé zhášče kyslíkových radikálů, osmoprotektanty, ochranné pigmenty apod. Jiné se tvoří nově jako reakce na stres. Při nečekaném zaplavení zase nastává problém s nedostatkem kyslíku hlavně pro kořeny. Tím, že kořeny nejsou zelené, nedovedou energii získávat z fotosyntézy, a tak je jejich jediným zdrojem „obživy“ respirace, pro jejíž průběh je kyslík nezbytný. energii tak buňky kořenů v zaplaveném bezkyslíkatém prostředí získávají glykolýzou a anaerobní fermentací (mléčné a ethanolové kvašení), což je možné jen po omezeně dlouhou dobu, jak určitě víte, pokud se vám už povedlo nějakou pokojovou rostlinu důkladně přelít. Dochází také k morfologicko-anatomickým změnám. Rostliny umí různě naklánět, stáčet nebo rolovat listy, aby se vyhnuly poškození světlem nebo

ztrátě vody. K tomu mají v listech specializované buňky, např. ohýbací (buliformní) buňky v listech trav (viz **obr. 4.2**). V rámci buněk zase umí přemístit chloroplasty podle intenzity světla (viz **obr. 4.9, dole**).

Fáze rezistence

Po rozpoznání stresu a nastartování obranných reakcí se rostlina začíná otužovat, zvládá se stresem aktivně bojovat, a přechází tedy do **fáze rezistence (obr. 4.1)**. Během ní se rostlina už dostatečně přizpůsobila na působení stresu. Následně však může dojít ke dvěma scénářům. Pokud stresové podmínky odezní, rostlina se vrátí do normálního stavu. Přestane produkovat obranné látky, protože už to pro ni není výhodné, naopak tím zbytečně ztrácí energii. Jestliže ale nepříznivé podmínky stále přetrvávají, rostlina se dostává do fáze vyčerpání a dochází ke chronickému poškození. Příkladem může být dlouhotrvající sucho, kdy začnou postupně vadnout a žloutnout starší listy a voda s živinami přechází do mladších listů a vrcholového meristému, aby se zachovaly co nejméně poškozené. Pokud ale stresové podmínky překročí únosnou mez, dochází ke smrti.

Problém s úbytkem žádaných sekundárních metabolitů může být nepříjemný při kultivaci rostlin *in vitro*. Jedná se o metodu, kdy jsou v aseptických a maximálně kontrolovaných podmínkách pěstovány celé rostliny, nebo konkrétní orgány či buňky. Místo půdy jsou pěstovány v přesně definovaném tekutém médiu, které může být



Obr. 4.2: Ohýbací (buliformní) buňky v listu trav. Levá část znázorňuje stav při nedostatku vody, kdy se snižuje turgor buněk. Tím může dojít ke sklopení listů, protože není zajištěn mechanický odpor. Na pravém obrázku došlo ke zvýšení turgoru, obnovila se mechanická opora buněk a list je opět rozvinutý.

zpevněné agarem. Díky tomu jsou rostliny umístěny v téměř ideálních podmínkách, kdy je míra stresových faktorů minimální. Když jsou rostliny v takových podmínkách, nenutí je to vytvářet obranné látky, které jsou ale často významné pro medicínu. Jedná se např. o taxol pro léčbu nádorových onemocnění (z tisu červeného, *Taxus baccata*), nebo artemisinin (z pelyňku ročního, *Artemisia annua*) pro léčbu malárie. K této metodě se přistupuje, protože některé rostliny rostou buď hodně pomalu nebo je látka obsažena v malém množství. Na běžnou kultivaci by tak byly potřeba ohromné produkční plochy, které by spotřebu pokryly. Pro zvýšení obsahu těchto látek se pak využívá tzv. elicítace, tedy ošetření nějakým elicitem (podmět stimulující tvorbu jiných sloučenin), který nastartuje příslušné obranné reakce vedoucí ke zvýšení obsahu konkrétního metabolitu. Elicitor může být abiotického původu (vyšší teplota, UV záření, osmotický stres, ultrazvuk apod.) nebo biotického původu (chitosan – polysacharid vyráběný z chitinu, bakteriální lipopolysacharidy, frakce mycelia apod.).

4.2 Jak se vyhnout stresu?

Jaké možnosti tedy rostliny mají, aby se stresu vyhnuly? Je dobré si uvědomit, že stres je nedílnou součástí života (nejen) rostlin, podobně jako dýchání nebo rozmnožování. Vyhnout se stresu úplně jde tedy jen tak, že rostlina zemře. Tomu se ale z principu každý jedinec snaží zabránit, minimálně před tím, než se rozmnoží. Možností jak to udělat je být rezistentní (odolný), v případě abiotických stresových faktorů je ale vhodnější říkat tomu **tolerantní**. Protože se jedná o vnější faktory, které rostlina nemá jak ovlivnit, nemůže dojít k úplné rezistenci. Rostlina sice má mechanismy, které jí pomáhají nepříznivé podmínky prostředí překonat, ale po jejich akutním dlouhodobém a intenzivním působení nakonec zpravidla dojde k vyčerpání a smrti. Ve stresové fyziologii rostlin a fytopatologii se setkáváme s odolností v celé škále, kterou si zvláště fytopatologové pro přehlednost dělí do několika oblastí. Pojmem **náchylnost** označujeme stav, kdy rostlina není schopna vyvinout vůči stresu žádný odpor a plně se projevuje poškození. Může to být řada známých chorob, jako plíseň bramborová na rajčatech, nebo působení mrazu na tropické druhy rostlin. Pojmem **tolerance** označujeme stav, kdy rostlina špatné podmínky snáší, ale nedokáže potlačit plně následky jejich působení. Snižuje se růst a rostlina nedokáže investovat obvyklé množství energie do rozmnožování¹³, je to tedy nejnižší stupeň rezistence. **Imunita** se týká biotických faktorů, jako choroby a škůdci. Rostlina je schopna je potlačit, nebo nedovolí jejich rozvoj a množení. Tím nejvíce žádné známky poškození a ztrát. Imunita je tedy nejvyšší stupeň rezistence. Jedná se např. o odrůdy pšenice odolné vůči rzi travní.

Druhou možností je vyvinout si obranu na špatné podmínky, která sníží jejich negativní účinky. Na úrovni jedince může docházet k **aklimatizaci**, rychlé změně jako reakci na stresový faktor, jako je například fialovění listů paprik a jiných rostlin po intenzivním ozáření. Jedná se o rychlé přizpůsobení se aktuálním podmínkám

¹³V některých případech strádající rostlina naopak veškeré zbylé síly soustředí na produkci potomstva jakožto poslední zoufalý pokus. Tento jev je využíván u ovocných stromů, kde např. velkým ořezáním může být zvýšena úroda.

v rámci ontogeneze. V delším časovém měřítku a na úrovni celé populace, nebo dokonce druhu, pak dochází k **adaptaci**, tedy dědičným změnám na genetické úrovni organismu vyvolaným dlouhodobě působícím tlakem prostředí. Jedná se tak o evoluční změnu, která zcela změní strategii rostliny (typickým příkladem je vznik sukulentů u kaktusů).

4.2.1 Abiotické stresory rostlin

Stres u rostlin se dělí na biotický a abiotický. Biotický stres je vyvolaný jinými živými organismy jako např. patogeny (houby, bakterie a viry), škůdci (hmyz, roztoči). Dokonce může jít i o jiné rostliny v rámci konkurenčních vztahů. Nás budou ale zajímat faktory abiotické, tedy všechny možné podmínky prostředí, které na rostliny působí. Je dobré si uvědomit, že působení biotických a abiotických faktorů je spolu provázané. Oslabení nebo poškození rostlin způsobené abiotickými faktory často vede ke vzniku ideální příležitosti pro již zmíněné patogeny a škůdce. Naopak příznivé abiotické podmínky jsou obvykle příznivé i pro konkurenční rostlinné druhy, ale i pro herbivory a podobně.

Z abiotických faktorů má pro rostliny nejzásadnější dopady nedostatek vody. Voda funguje jako médium pro veškeré metabolické reakce, transport látek, a přes turgor zprostředkovává i mechanickou oporu buněk a orgánů. Navíc zajišťuje ochlazování těla i okolí rostlin. Ztrátě vody se dá nejnáze zabránit uzavřením průduchů. Tím se ale zabrání vstupu CO_2 nezbytnému pro fotosyntézu. Může tak dojít k jejímu narušení, změně toku elektronů a růstu koncentrace reaktivních forem kyslíku. Zamezení ztrátě vody a ochrana fotosyntetického aparátu jsou tedy pro rostliny hlavní priority v rámci různých stresových situací.

Nedostatek vody

Voda je pro rostliny zásadní a sucho je považováno za nejvýznamnější faktor omezující produktivitu rostlin. Vodní deficit je obecné označení pro stav, kdy je pro rostlinu nedostupná voda. Příčin nedostatku vody může být vícero – nízké srážky, zasolení půdy, zmrzlá půda nebo třeba neschopnost půdy vodu zadržet. Příčina může být i na straně rostliny, například neschopnost vybudovat dostatečný kořenový systém pro příjem vody. Dlouhodobý vodní deficit je snadno poznatelný ztrátou turgoru buněk, rostlina uvadá a je pozastaven růst. Problém s nedostatkem se projevuje již na buněčné úrovni. Pokles vodního potenciálu snižuje chemickou aktivitu vody a může být narušen hydratační obal a prostředí kolem proteinů, což může vést k omezení jejich funkce.

K velkému výdaji vody dochází u rostlin při transpiraci, tedy při odparu z nadzemních částí. Rozlišujeme transpiraci **stomatální** (výdej přes průduchy, regulovatelný) a **kutikulární** (odpar přes epidermis, neregulovatelný). Za podmínek standardního osvětlení transpirace přes průduchy zpravidla mnohonásobně převyšuje transpiraci kutikulární. Při nedostatku vody se rostlina snaží šetřit aktuální zásoby vody, sklápí listy a zavírá průduchy, aby se snížil odpar. Signál pro uzavření průduchů vychází z kořenů

přes xylem do nadzemní části rostlin pomocí fytohormonu kyseliny abscisové (ABA). Příjem signálu způsobí zvýšení toku draselných iontů ven ze svěracích buněk průduchů, čímž se ještě více sníží turgor svěracích buněk a dojde k zavření průduchů. Průduchy reagují rychle a citlivě na zvýšení koncentrace ABA, již v rámci minut. Proto ke snížení transpirace dochází ještě před vadnutím. Snížením transpirace je ovšem ztlumeno ochlazování a rostlina se pak potýká s přehříváním, navíc je přerušen přísun oxidu uhličitého, takže je utlumena fotosyntéza a rostlina hladoví.

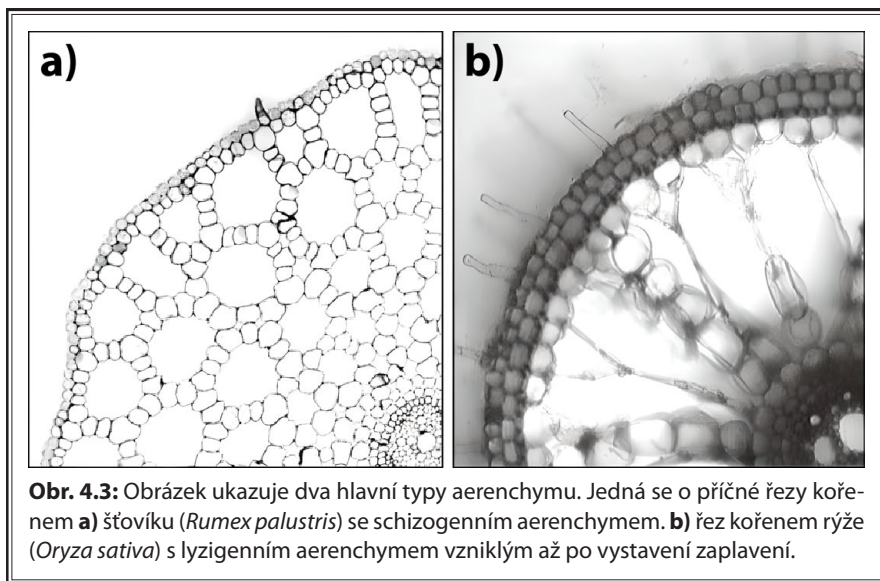
Z morfologických přizpůsobení si můžeme zmínit tvorbu kutikuly (snížení odparu) a zmenšení transpirační plochy listů či jejich úplnou redukci (fotosyntetickou funkci pak přebírá stonk, např. celá skupina kaktusovitých *Cactaceae*). Některé teplomilné rostliny, např. réva vinná (*Vitis vinifera*), si vytvářejí extrémně dlouhé kořeny (10–30 m), kterými se snaží nalézt spodní vodu. Kaktusy naopak zvolily strategii, kdy v době dostatku vody využijí rozsáhlý kořenový systém umístěný v nejsvrchnější vrstvě a absorbují srážky a vysráženou vodu. K překonání nepříznivého období lze využít i zásobní orgány. Takovými orgány mohou být různé hlízy, bulvy, či třeba cibule. Jiným příkladem šetření vodou, známým dobře z našich zeměpisných šířek, je opad listů na zimní období, kdy rostlina snižuje plochu odparu. Existují také rostliny, které jsou schopné tolerovat úplné vyschnutí. Jsou to například mechy, ale také některé cévnaté rostliny. V Evropě mezi ně patří podivné rostliny rodu ramondie (*Ramonda*) a haberlea rodopská (*Haberlea rhodopensis*) z čeledi podpětovitých (*Gesneriaceae*), které rostou na vysýchavých vápencových skalách na Balkáně.

Před nedostatkem vody lze také uniknout tak, že rostlina aktivuje pouze v příznivém období, na které může čekat i roky. Typickou ukázkou úniku před suchem jsou tak rozkvetlé pouště. Semena pouštních rostlin, jakož i cibule a hlízy, čekají mnoho let na vhodné podmínky. Když se objeví vláha, semena okamžitě vyklíčí a rostliny rychle provedou celý životní cyklus. Znovu pak vyprodukují semena, která opět čekají na svou příležitost i mnoho let. Z fyziologických přizpůsobení se pak rostliny nedostatku vody brání třeba produkcí osmoticky aktivních látek (sacharidy, prolin).

Nadbytek vody

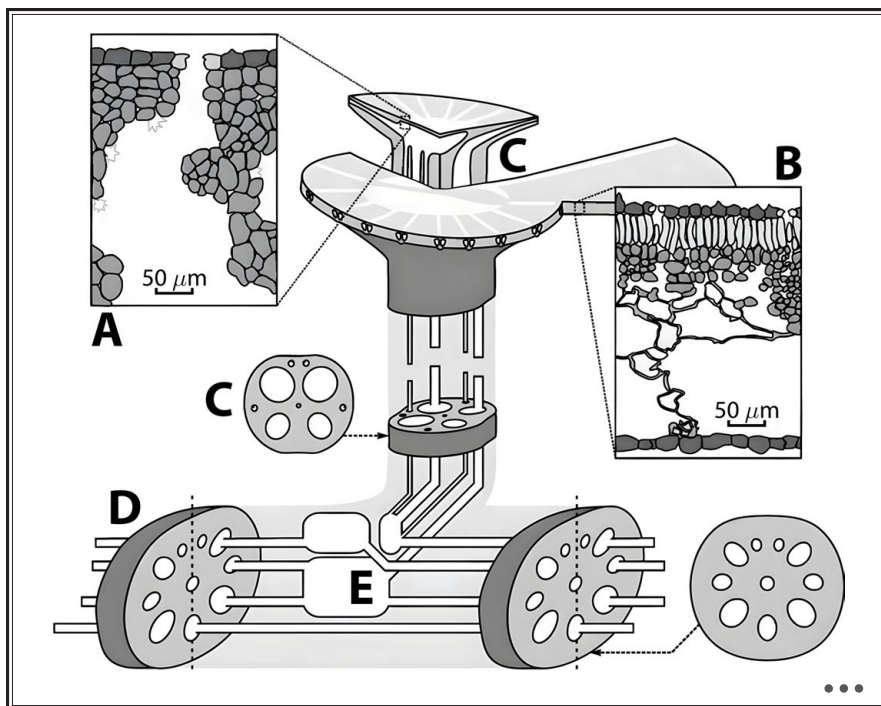
Z předchozího textu je zjevné, že nedostatečné zamokření pro rostliny není snadné přežít. Co se ale děje, když má rostlina v půdě vody nadbytek? Může způsobovat přímé (poléhání porostů, poškození od tekoucí vody apod.) i nepřímé poškození (následný nedostatek kyslíku, rozvoj houbových a bakteriálních chorob apod.). Samozřejmě najdeme i lokality, kde je nadbytek vody přirozený a vznikají tak unikátní ekosystémy, jako například rašelinště, slatiny, vlhké louky, mokřady, mangrove nebo rákosiny. Tamní rostliny jsou ale nadbytku vody speciálně přizpůsobeny a běžné rostliny v těchto podmínkách přežít nemohou.

Za normálních podmínek má půda drobtovitou strukturu, což umožňuje pohyb plynů a vody, a k rostlinám se dostává ideální množství kyslíku (normoxie). Během zaplavení je z půdy vytlačován vzduch a začínají se měnit její vlastnosti. V půdě pak dochází ke změně mikrobiomu (bakterie, prvoci). Nejdříve aerobní mikroorganismy



spotřebují zbývající kyslík, poté začínají převládat anaerobní druhy (respektive anaerobní typ metabolismu). Dochází ke snižování hladiny kyslíku a nastávají hypoxické (málo kyslíku) až anoxické podmínky (žádný kyslík). Většina produktů anaerobního metabolismu (H_2S , NH_3 , CH_4 , Fe^{2+} , kyselina octová a máselná) pak působí na rostliny toxicky. Kvůli anaerobnímu rozkladu aktivitou mikroorganismů zaplavená půda získává svůj typický zápach. Produkce kyselin vede ke snížení pH a inhibici růstu rostlin. S nižším pH se uvolňují toxické kovy, například hliník. Současně se změnou mikrobiomu a pH se snižuje i redoxní potenciál a dochází k omezení příjmu živin.

Rostliny nemají systém výměny plynů jako my a jejich výměna závisí jen na difuzi. Ta je však ve vodním prostředí až $10\,000\times$ pomalejší v porovnání se vzduchem. Po zaplavení se tak začíná výrazně měnit obsah plynů v potopených pletivech. Narůstá hlavně koncentrace oxidu uhličitého a ethylenu (prvotní signál zaplavení). Neschopnosti ethylenu unikat ze zaplavených pletiv rostliny mohou využít i ve svůj prospěch, např. heterofylie (různolistost) lukušníku vzplývavého (*Batrachium fluitans*) je řízena právě změnou koncentrace ethylenu. Ponořený stonek tvoří jemně dělené listy, zatímco vnořený, ze kterého už může ethylen unikat, vytváří klasický typ listů. V případě zaplavených kořenů tak chybí kyslík pro buněčné dýchání (respiraci) a je omezeno získávání energie. Dochází tak k přechodu na alternativní dráhy metabolismu, jako je substrátová fosforylace, která má ale o poznání menší zisk ATP. Nastává útlum metabolismu, aby se šetřilo energií. Aktivují se enzymy spojené s fermentačními drahami a glykolýzou, zvyšuje se množství rozpustných sacharidů štěpením zásobních polysacharidů a zapojují se i antioxidantní mechanismy, které chrání rostlinu před oxidativním poškozením. Bez kyslíku se totiž narušuje elektrontransportní ře-



tězec v mitochondriích a mohou tak vznikat reaktivní formy kyslíku. Dochází také ke ztrátám kyslíku difuzí z kořene do rhizosféry, kde ho okamžitě využívá mikrobiom. Rostlina tak musí vytvořit jakési vedení, které usnadní difuzi a výměnu plynů mezi nadzemní nezatopenou částí a zatopenými kořeny. První obranou je suberinizace pletiv. Za normálních podmínek je suberin spolu s ligninem součástí Casparyho proužků v endodermis, kde funguje jako apoplastická bariéra. Voda a živiny se díky nim nemohou pohybovat apoplastem (přes buněčné stěny), ale musejí procházet řízeně symplastem (vnitřkem buněk). Obdobně funguje ukládání suberinu v případě zaplavení, tentokrát ale už ve vnějších vrstvách primární kůry. Tím je zabráněno úniku kyslíku a vstupu oxidu uhličitého, toxických metabolitů apod. Touto bariérou si může rostlina sama ohlídat, co do kořenů vstupuje už na úrovni primární kůry, na rozdíl od Casparyho proužků, které jsou až v endodermis. K suberinizaci ale nedochází v zóně kořenové špičky. Ta je metabolicky aktivní, dochází zde k buněčnému dělení, a je tak velmi citlivá na poškození. Díky absenci bariéry může kyslík z vnitřních pletiv unikat do okolí kořenové špičky, a vytváří tak lokální normoxickou zónu. V ní se opět nastartují aerobní pochody (oxidují se toxické formy živin na netoxické, např. Fe^{2+} zpět na Fe^{3+}) a vzniknou tak příznivější podmínky pro růst.

Dalším způsobem, jak zajistit dostatečný přísun kyslíku, je tvorba **aerenchymu** (viz obr. 4.3) – velmi vzdušného pletiva, kde většinu objemu tvoří mezibuněčné prostory. U většiny mokřadních rostlin tvoří aerenchym značnou část pletiv orgánů, zvy-

•••

Obr. 4.4: Na svrchní straně listu lotosu najdeme dva typy průduchů. V centrální části (A) mají velký průměr i jejich celkový počet na plochu je větší. V ostatních částech listu jsou průduchy s menším průměrem (B) a nižším počtem na plochu. Všechny průduchy jsou pak napojeny na systém kanálek (C), které vedou čepelí přes řapík až do oddenku. V oblastech s malými průduchy vstupuje vzduch do listu difúzí. Tam dochází k jeho tlakování uvnitř listu díky tomu, že je zde vyšší tenze vodních par a teplota. Můžete si představit, že větší vlhkost vzduchu při daném tlaku znamená menší koncentraci plynů jiných než je vodní pára, takže plyny do listu vlastně pronikají po koncentračním spádu podobně jako při klasické osmóze. Plyny následně jdou po svém tlakovém spádu skrz kanálky listovým řapíkem do oddenku (D), kde je teplota i tlak vzduchu nižší. Následně pak putuje do centrální části jiného listu. Zde jsou průduchy dostatečně velké na to, aby jimi mohl vzduch volně proudit zpět do atmosféry. Tlakový spád vyvolaný difúzí plynů tedy pohání tok vzduchu skrz celou rostlinu. Část použitého vzduchu z oddenku neuniká centrální části, ale je kanálky zase rozvedena do čepelí listů. Na přívod vzduchu do oddenku se využívá asi jen $\frac{1}{3}$ listových kanáleků, zbytek $\frac{2}{3}$ slouží jako přívod „použitého“ vzduchu (bohatého na CO_2) do listu. Tím se zvýší zásobením fotosyntézy oxidem uhličitým. Oddenek je stonkového původu, takže je na rozdíl od kořene rozdělen na sekce střídáním internodií a nodů (článků a uzlin), ze kterých vyrůstají listy. Po celé délce oddenku se táhne systém kanáleků, v nodech pak najdeme komůrky (E), které propojují různými způsoby jednotlivé kanálky. Celý systém je pak ještě propracovanější tím, že čerstvý vzduch vstupuje jedním listem, pak prochází přes systém komůrek a kanáleků a vychází až dalšími listy. Na podobném principu funguje výměna vzduchu např. u rákosy (*Phragmites*), leknínu (*Nymphaea*) a stulíku (*Nuphar*). Jejich systém není tak propracovaný, ale i tak je účinný. Čerstvý vzduch vstupuje přes mladé listy a výhonky (menší průduchy a mezibuněčné prostory) a uniká staršími či poškozenými listy a stonky.

šuje tak pórovitost a usnadňuje výměnu plynů. Kromě výměny vnitřních plynů navíc umožňuje i odvětrání plynů, které vznikají v rhizosféře jako následek zaplavení a pronikají do kořenů radiální difúzí. Tím se dá snížit jejich negativní dopad. Aerenchym se formuje při zakládání orgánů, ale může vznikat i indukovaně po vystavení stresoru, rozlišujeme tedy dva typy aerenchymu. **Schizogenní aerenchym** vzniká tak, že během růstu kořene stávající buňky začnou růst rozdílně a oddělují se jedna od druhé v oblasti střední lamely. Dochází k rozvolnění struktury pletiva a vzniku mezibuněčných prostor, které se dále spojují a zvětšují. Výsledkem je pletivo s organizovanou strukturou. Tento typ aerenchymu se vyskytuje přirozeně u mnoha druhů mokřadních rostlin, jako například u šťovíku (*Rumex* sp.). **Lyzigenní aerenchym** vzniká tak, že buňky kůry (kortexu) podstoupí programovanou buněčnou smrt, aby mohly vzniknout potřebné mezibuněčné prostory. Některé buňky však musí zůstat zachovány kvůli rozvodu živin symplastem a apoplastem, a také kvůli zajištění mechanické soudržnosti kořene. Výsledkem je méně organizovaná struktura pletiva. Lyzigenní aerenchym dovede tvořit celá řada rostlin, včetně těch kulturních, jako je rýže, kuku-

řice apod. Některé druhy rostlin, jako například šípatka střelolistá (*Sagittaria lancifolia*) tvoří oba typy aerenchymu v závislosti na typu pletiva.

Kromě aerenchymu se můžeme setkat i se systémem kanálek a dutin pro rozvod vzduchu, jako je tomu u lotosu ořechonosného (*Nelumbo nucifera*, viz obr. 4.4). Ten má k tomu všemu i zvláštní systém výměny vzduchu napříč celou rostlinou. Na svrchní straně listu lotosu najdeme dva typy průduchů. V centrální části mají velký průměr i jejich celkový počet na plochu je větší. V ostatních částech listu jsou průduchy s menším průměrem a nižším počtem na plochu. Všechny průduchy jsou pak napojeny na systém kanálek, které vedou čepelí přes řapík až do oddenku. V oblastech s malými průduchy vniká vzduch do listu difuzí. Při tom dochází k jeho tlakování uvnitř listu díky tomu, že je zde vyšší tenze vodních par a teplota (můžete si představit, že větší vlhkost vzduchu při daném tlaku znamená menší koncentraci plynů jiných než je vodní pára, takže plyny do listu vlastně pronikají po koncentračním spádu podobně jako při klasické osmóze). Plyny následně jdou po svém tlakovém spádu skrz kanálky listovým řapíkem do oddenku a následně do centrální části jiného listu. Zde jsou průduchy dostatečně velké na to, aby jimi mohl vzduch volně proudit zpět do atmosféry. Tlakový spád vyvolaný difuzí plynů tedy pohání tok vzduchu skrz celou rostlinu. Část použitého vzduchu z oddenků neuniká centrální částí, ale je kanálky zase rozvedena do čepele listů. Na přívod vzduchu do oddenku se využívá asi jen $\frac{1}{3}$ listových kanálek, zbylé $\frac{2}{3}$ slouží jako přívod „použitého“ vzduchu (bohatého na CO_2) do listu. Tím se zvýší zásobením fotosyntézy oxidem uhličitým. Oddenek je stonkového původu, takže je na rozdíl od kořene rozdělen na sekce střídáním internodií a nodů (článků a uzlin), ze kterých vyrůstají listy. Po celé délce oddenku se táhne systém kanálek, v nodech pak najdeme komůrky, které propojují různými způsoby jednotlivé kanálky. Celý systém je pak ještě propracovanější tím, že čerstvý vzduch vstupuje jedním listem, pak prochází přes systém komůrek a kanálek a vychází až dalšími listy. Na podobném principu funguje výměna vzduchu např. u rákosu (*Phragmites*), lekňinu (*Nymphaea*) a stulíku (*Nuphar*). Jejich systém není tak propracovaný, ale i tak je účinný. Čerstvý vzduch vstupuje přes mladé listy a výhonky (menší průduchy a mezibuněčné prostory) a uniká staršími či poškozenými listy a stonky.

Pokud výše zmíněná opatření nefungují, dojde zaplavením k poškození kořenů, rostlina nemůže přijímat vodu s živinami a dochází k podobným příznakům jako u vodního deficitu, například vadnutí (typický příznak přelitých pokojových rostlin).

Co se ale stane, když je ponořena nadzemní část rostliny? Oproti kořenům, které jsou po zaplavení v anoxickém bahně, je fotosynteticky aktivní prýť jen ponořen pod vodou, a může tak v omezené míře docházet k výměně plynů. V závislosti na čistotě vody může světlo pronikat k listům a probíhá fotosyntéza. Kyslík je doplňován difuzí z atmosféry a jeho koncentrace klesá od hladiny do hloubky. Míra fotosyntézy, a tedy množství endogenního kyslíku (vzniklého ději v rostlině) dále závisí na morfologii listu, dostupnosti oxidu uhličitého, poměru respirace a fotosyntézy, přítomnosti vzduchové vrstvy kolem listu, a také množství kyslíku v okolní vodě. Prýť se navíc

může prodloužit (ať už se prodlouží stávající orgány, nebo přiroste nová část prýtu) a dostat se tak nad vodní hladinu, kde může normálně docházet k výměně plynů a fotosyntéze. Vlivem ethylenu dochází k tvorbě adventivních kořenů nacházejících se v oblasti stonku u relativně prokysličené hladiny. Nadzemní část tedy obvykle netrpí primárně anoxií, ale jen mírnou, nebo dokonce žádnou hypoxií (v případě, že voda zaplaví jen kořeny) a může zásobovat kořeny kyslíkem, který difunduje přes pletiva k místu spotřeby.

Půda a živiny

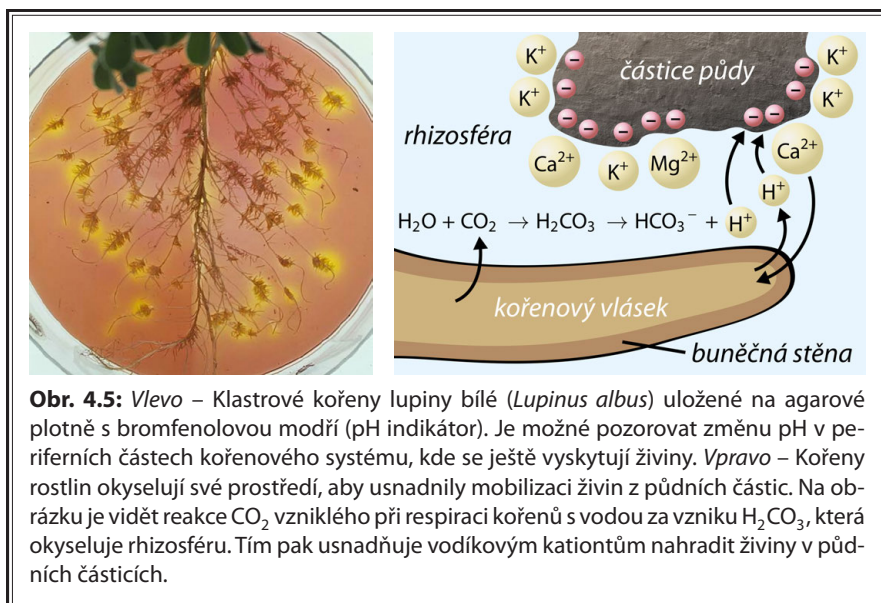
Rostlinám k jejich životu stačí jen pár věcí: světlo, teplo, voda a skromné množství minerálních látek. Nejdůležitějšími prvky v rámci minerální výživy jsou dusík, fosfor a draslík. Nejvíce limitující bývá ovšem vždy ten prvek, kterého je v prostředí největší nedostatek, což je pravidlo, kterému se říká **Liebigův zákon minima**. I když by tedy v prostředí bylo např. obrovské množství dusíku a fosforu, bez dostatečného množství draslíku by rostlina nemohla dál budovat své tělo, jelikož by neměla správný poměr stavebních surovin. Dostupnost živin (především dusíku a fosforu) je limitující obzvláště v oblastech s omezeným množstvím srážek. V suchých půdách totiž dochází k nižší mikrobiální aktivitě, což snižuje míru rozkladu organické hmoty a návratu minerálních látek do půdy. Typ substrátu (spolu s dostupností vody) je pak často určující pro charakter vegetace a nacházíme ekologicky rozlišené populace nebo blízké příbuzné druhy specializované na různý podklad. Příkladem může být méně vybíravá sasanka hajní (*Anemone nemorosa*) rostoucí na vlhčích půdách a vytvářející velké porosty, a vzácná sasanka lesní (*Anemone sylvestris*), která je vázána na propustnější vápenité půdy. Obsah živin v půdě ovlivňuje i chemické složení biomasy z hlediska poměru uhlíku proti dusíku a celkového zastoupení proteinů.

Dostupnost minerálních látek a živin v půdě se přímo odráží i do morfologie rostlin, rozdílů nalezneme hlavně ve stavbě kořenů. Při nedostatku dusíku má rostlina dlouhý primární kořen, který se dělí pouze v místech s vyšším výskytem dusíku. Naopak v situaci s nedostatkem fosforu bude zastavena funkce apikálního (vrcholového) kořenového meristému, omezen dlouhivý růst, bude převládat růst laterálních (postranních) kořenů a tvorba hustého kořenového vlášení. Příjem živin probíhá typicky kořeny, ale najdeme i alternativní způsoby. Řada epifytů se naučila získávat živiny z prachu a drobných částíček, které na nich ulpívají. Buď vytváří listové růžice, které zachytávají vodu a živiny (např. bromélie), nebo mají povrch pokrytý specializovanými trichomy (např. dnes populární závěsné tilandsie). Masožravé rostliny, které obvykle rostou na velmi chudých stanovištích, si pak doplňují chybějící živiny z usmrčených živočichů.

Kromě složení půdy je důležitá i její struktura, kdy uspořádání částic ovlivní obsah a pohyb vody a plynů v půdě. Zhutněná půda omezuje výměnu vzduchu a dostupnost vody pro kořeny, následkem čehož bývají rostliny zakrnělé a snadno vadnou. Nejčastěji je tato degradace způsobena využíváním těžké techniky v zemědě-

ství, která svou vahou půdu stlačuje. U takto stlačené půdy je snížena její zadržovací schopnost a zvýšen povrchový odtok, což často vede k erozi a odplavování půdy.

Půdní reakce, neboli pH půdy – její kyselost nebo zásaditost, je jednou ze základních půdních charakteristik. pH půdního roztoku ovlivňuje aktivitu rostlinných enzymů a životaschopnost symbiotických hlízkových bakterií nebo mykorrhizních hub. Hodnoty pH určují sílu vazby daných prvků na půdní částice, a tedy i jejich dostupnost z půdy pro rostlinu (tzv. mobilita prvků, viz **rámeček 4.B**). Obecně jsou živiny pro rostliny lépe dostupné při lehce kyselé půdní reakci. Jako u ostatních faktorů prostředí ale najdeme výjimky, existují druhy rostlin preferující silně kyselé nebo silně zásadité půdy. Známé acidofyty rostoucí na půdách s $\text{pH} < 6,7$ jsou různí zástupci brusnic a dalších vřesovitých rostlin, které mají v kyselých půdách velkou konkurenční výhodu díky speciálnímu typu mykorhizy. Z rostlin bazifilních, upřednostňujících půdy s $\text{pH} > 7$, jsou nejznámější ty vyskytující se na vápencovém podloží v krasových oblastech jako například pýchava vápnomilná (*Sesleria caerulea*) nebo okrotice červená (*Cephalanthera rubra*). Zásaditou půdu ale najdeme i na hadcích (viz **4.C**) nebo jiných podložích. Většina rostlin ale samozřejmě nejlépe roste v neutrálním pH okolo 7. Extrémní pH bývá pro rostliny neúnosné a způsobuje jejich úhyn (pH nižší než 3, vyšší než 9). Nejde jen o získávání živin, ale i případnou toxicitu způsobenou nadbytkem některým prvků. Nejčastěji se setkáváme s přemírou dostupného hliníku v kyselém prostředí, ale i těžké kovy (např. rtuť, olovo, kadmium apod.) mohou nahrazovat biogenní prvky v důležitých enzymech. Výsledkem je špatná funkce enzymů nebo jejich inhibice a zásadní narušení metabolismu rostlin.



Obr. 4.5: Vlevo – Klastrové kořeny lupiny bílé (*Lupinus albus*) uložené na agarové plotně s bromfenolovou modří (pH indikátor). Je možné pozorovat změnu pH v periferních částech kořenového systému, kde se ještě vyskytují živiny. Vpravo – Kořeny rostlin okyselují své prostředí, aby usnadnily mobilizaci živin z půdních částic. Na obrázku je vidět reakce CO_2 vzniklého při respiraci kořenů s vodou za vzniku H_2CO_3 , která okyseluje rhizosféru. Tím pak usnadňuje vodíkovým kationtům nahradit živiny v půdních částicích.

Speciálním typem degradace půd je zasolení, kdy je v půdě obsaženo zvýšené množství rozpuštěných minerálních látek. Oblastem se zasolenými půdami, kde

4.B Mobilizace prvků. Největší část živin je v půdě vázána v komplexních sloučeninách, nerozpustných solích a nerozložené biomase. Mobilizace prvků je proces, při kterém živiny přechází z nerozpustných forem do forem rozpustných ve vodě. Živiny rozpuštěné v půdním roztoku jsou snáze přijatelné pro rostliny. Pro dostupnost živin v půdě je zásadní obsah půdních koloidů, což jsou nejmenší půdní částice, které mají vzhledem ke své hmotnosti a objemu velký povrch. Mohou být organického původu, kdy se jedná o humus a huminové kyseliny, nebo původu anorganického, tedy různé typy hliníkokřemičitanů, jíly apod. Půdní částice pak mají dipólový charakter. Centrální část tvoří pevně vázané skupiny, kolem kterých je obal z molekul, které mohou být uvolňovány a nahrazeny jinými molekulami. K uvolnění molekul z obalu pak stačí dodat jiné molekuly/ionty, které nahradí jejich místo (viz **obr. 4.5**). Prvky jako Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ se při transportu vyměňují za ionty H^+ . Ionty jako SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , NO_3^{2-} se zase vyměňují za ionty OH^-/HCO^- . Toho využívají rostliny, které umí v okolí svých kořenů (tzv. rhizosféře) měnit chemismus půdy, například i změnou pH, a tak získat potřebné živiny. Rostliny vylučují i organické látky, které působí jako chelatační činidla (umí vázat kovové kationty dvěma nebo více vazbami a udržují je v rozpustném stavu) a tím usnadňují příjem některých živin, například vypouštění kyseliny citrónové pro příjem Fe a PO_4^- . Může se jednat o aminokyseliny, organické kyseliny a peptidy. Rostliny také umí vylučovat enzymy, které usnadňují příjem živin, např. fosfohydrolázy.

Příkladem morfologického přizpůsobení na chudé půdy jsou klastrové kořeny (viz **obr. 4.5**) u čeledi proteovité (*Proteaceae*), ale najdeme je u dalších čeledí, jako jsou bobovité (*Fabaceae*), břízovité (*Betulaceae*) a další. Jedná se o úseky kořenů, kde dojde k hustému nárůstu krátkých sekundárních kořenů (nejedná se o kořenové vlášení) a vytváří tak „štetky“. V nich pak dochází k produkci organických kyselin a vodíkových kationtů, které okyselují půdu a umožňují tak mobilizaci fosforu a dalších prvků. Zástupci z těchto čeledí se často vyskytují na geologicky starých půdách, kde je nedostatek živin, hlavně fosforu. Další možností zpřístupnění živin je navázání symbiotických vztahů, jako například mykorhiza (viz **brožury 48. ročník Komunikace a 42. ročník Mutualismus**), či volná symbióza s rhizobakteriemi (*Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens* apod.). Bakterie konzumují metabolity vypouštěné kořeny rostlin (exudáty) a na oplátku produkují řadu látek, které rostlině pomáhají. Jsou to třeba antibiotika, které brání rozvoji ostatních mikroorganismů, nebo siderofory (krátké modifikované peptidy), které fungují jako cheláty a účinně vážou železo. To je pak snáze přijatelné rostlinou.

4.C Hadce. Specifický případ zasolených půd představují půdy hadcové. **Hadce** jsou metamorfované horniny, které obsahují neobvykle vysoké množství hořčíku, především na úkor vápníku, jehož zde bývá naopak nedostatek. Mutagenní a stresové prostředí zde bývá podpořeno výskytem žil s rudami těžkých kovů, hlavně mědi, niklu, kobaltu a chromu. Na hadcích nalezneme často zcela speciální vegetaci, nejen druhy vázané na hadcové substráty, ale i morfologicky výrazně odlišné populace druhů rostoucích i mimo hadce. Příkladem může být třeba český endemit rožec kuřičkolistý (*Cerastium alsinifolium*) nebo známý sleziník hadcový (*Asplenium cuneifolium*) vyskytující se ve střední a jižní Evropě. Přítomnost hadců můžete předvídat již na první pohled, kdy naleznete místo s výrazně nižším vzrůstem rostlin (viditelným hlavně na dřevinách, které zde bývají méně početné) a menším druhovým zastoupením. Vzhledem ke specifitě tohoto prostředí je většina hadcových lokalit územně chráněna, mezi nejznámější patří Mohelenská hadcová step, jedna z prvních rezervací na našem území.^a

^aVíce o hadcích se můžete dočíst zde: <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/endemicke-rostliny-cesky-ch-hadcu-1-zvlastnosti-had.pdf>

vznikají ekosystémy zcela odlišné od zbytku krajiny, říkáme **slaniska**. Slaniska mohou být vnitrozemská i přímořská, princip vzniku ale bývá stejný. Voda (slaná nebo i sladká) opakovaně přináší minerální látky, které se po odpaření vody koncentrují a zůstávají v půdě. V půdě se tak nachází velké množství iontů, dokonce mnohem víc než v těle rostliny. Na základě osmózy voda v půdě nepřechází do rostlin tak, jak je to běžné v půdě s nízkou koncentrací iontů, ale zůstává tam, kde je potřeba „naředit“ velké množství iontů, tj. v půdě. Jelikož voda v půdě je osmoticky vázána preferenčně k iontům solí, pro rostlinu bude nedostupná, a salinita tak povede k podobné stresové odpovědi u rostlin jako sucho. Proto u tzv. **halofytů**, tedy slanomilných rostlin, často vznikají stejné adaptace (např. sukulence, tlustá nebo zmnožená epidermis a kutikula). S nadbytečnými ionty, především s Na^+ si rostliny umí poradit různě. V těle rostliny se při zasolení začínají tvořit tzv. **kompatibilní soluty**. Jedná se o různé nízkomolekulární sloučeniny neiontového charakteru, které jsou dobře rozpustné, osmoticky aktivní a i při vysokých koncentracích nenarušují metabolické pochody rostlin. Patří mezi ně různé druhy cukrů (sacharóza), cukerných alkoholů (sorbitol a glycerol) aminokyseliny jako prolin, či betain a od něj odvozené molekuly. Dá se sem zařadit i draslík, který funguje u rostlin jako hlavní osmoregulátor. Tyto látky tak umožňují osmotické přizpůsobení, kdy zvyšují osmotický potenciál buněk a tím drží vodu uvnitř. Některé soluty díky velkému zastoupení hydroxylových OH skupin (cukerné alkoholy) mohou nahradit chybějící vodu v solvátovém obalu molekul (to je jejich přirozený hydratační obal). Tím udržují jejich stabilitu, a brání tak poškození a ztrátě funkce, například denaturaci proteinů. Také pomáhají v boji proti reaktivním formám kyslíku svou antioxidační aktivitou. Kompatibilní soluty (osmoprotektanty)

se uplatňují obecně při stresech, při kterých dochází k vodnímu deficitu, tedy suchu, mrazu, zasolení apod. Rostliny se primárně snaží nepouštět přebytečné ionty do vodivých pletiv, k tomu slouží apoplastická bariéra z Casparyho proužků v endodermis.

Rostliny přizpůsobené na růst v zasoleném prostředí se snaží s přebytečnou solí vypořádat různě. Buď mají mechanismy, které přímo brání vstupu iontů do buněk, nebo soli přijmou a následně je izolují do vakuol. Další možností je přebytečné soli přijmout a vyloučit jinde než v půdě. K sekreci na povrch rostliny využívají specializovaných trichomů, tzv. solných žlázek. Velmi časté jsou u čeledi laskavcovitých (*Amaranthaceae*), např. u merlíků nalezneme krystalky vyloučené na povrch rostliny, popř. do váčků odvozených z trichomů, které se po naplnění odlamují. Další možností je akumulace solí do starších listů určených k opadu, toho využívají například mangrovníky. Schopnost vyrovnávat se se zasoleným prostředím není dána pouze samotnými vlastnostmi rostlin, ale je ovlivněna i mikrobiomy rostlin. Rostliny a mikroorganismy se dlouhodobě vyvíjely pospolu a v některých případech vzniklá spolupráce zlepšuje schopnost žít v daném prostředí. Příkladem může být slunečnice prosperující při zasolení pouze za přítomnosti kultury bakterie *Pseudomonas libanensis* a houby *Claroideoglossum claroideum*.

Zasolených půd stále přibývá i vlivem člověka ve spojitosti s přílišným používáním minerálních hnojiv, solením silnic a umělé závlahy. Celosvětově je zasolením ohrožena pětina veškeré zemědělské půdy. Každodenně se ale setkáte se zasolenými půdami i doma v květináči, kde u dlouho nepřesazených rostlin najdete bílou až oranžovou vrstvu (podle zastoupení konkrétních solí) na povrchu substrátu (na rozdíl od plísně se materiál drolí). Právě rostliny nám ale mohou i pomoci při obnově kontaminovaných půd (viz **rámeček 4.D**).

Nerovnováha ve výživě

Biogenní prvky se podle svého zastoupení v organismu dělí na makrobiogenní prvky a mikrobiogenní prvky. Základ představují makroprvky (C, O, H, N, K, Ca, Mg, P, S), které rostlina potřebuje v relativně velkém množství. Podílí se na hlavních strukturálních i funkčních složkách organismu a na udržení homeostáze. U rostlin je pak důležité ve výživě hlídat hlavně dusík, fosfor a draslík (dále pak síru, vápník a hořčík), tedy hlavní složky většiny hnojiv. Uhlík, kyslík a vodík přijímají ve formě CO_2 a H_2O , které jako fotoautotrofní organismy umí zpracovat díky fotosyntéze. Zbylé prvky přijímají z půdy, nebo alternativně. Základní stavební kameny jako aminokyseliny, bílkoviny, cukry, tuky a nukleosidy jsou tvořeny právě makroprvky. Také enzymy umožňující práci s nukleovými kyselinami obsahují často dvojmocné ionty hořčíku jako kofaktor (nebílkovinná složka enzymu důležitá pro jeho funkci). Mikroprvky (chlor, železo, bor, mangan, zinek, měď, nikl, molybden) jsou ve výživě zastoupeny ve stopovém množství. Ovšem i tak jejich nedostatek může mít zásadní vliv na zdravotní stav rostlin. Jejich význam spočívá hlavně v metabolismu. Mikroprvky z řad kovů (Fe, Mn, Zn apod.) jsou často reakční centra enzymů. Při jejich nedostatku tak enzymy nefungují správně, nebo vůbec. Např. železosírné FeS klastry v řadě enzymů (proteiny

4.D Fytoremediace. S rostoucím množstvím polutantů a těžkých kovů v přírodě je žádoucí nalézt efektivní a levnou metodu na dekontaminaci půd. Takové řešení nabízí fytoremediace, využití rostlin pro odstranění znečišťujících látek z prostředí (těžké kovy, radioaktivní izotopy, nepůvodní organické látky). Kromě dekontaminace půdy se může jednat i o různé odpadní kaly, např. z čistíren odpadních vod. S tím souvisí i rozvoj tzv. kořenových čističek^a. Rostliny se liší schopností přijímat různé prvky a akumulovat je ve své biomase či je adsorbovat na svůj povrch. Jde o energeticky náročný proces, přesto se rostlinám vyplatí. Akumulované kovy mohou např. poskytnout obranu proti nepřítelům (hmyz, houby, bakterie). Díky akumulaci polutantů ve svém těle a jejich neutralizaci například pomocí organických sloučenin, si rostlina vytváří přijatelnější prostředí v okolí kořenů nejen pro sebe, ale i pro prospěšné půdní mikroorganismy. Cizorodé látky nahromaděné v rostlinném těle pak můžeme fyzicky odstranit spolu s biomasou, nebo je rostliny spolu s asociovanými mikroorganismy mohou přeměnit na neškodné látky (**fyto Dekontaminace**). Další možností je snížit rozpustnost kontaminantů a jejich přístupnost pro ostatní organismy (**fyto stabilizace**). Z pohledu rostlin můžeme rozlišit tři hlavní druhy chování v přítomnosti těžkých kovů v půdě. **Exkludery** kovy přijímají, ale udržují je v kořenovém systému a do nadzemní části je nepřesouvají. Jde především o jednoděložné rostliny, trávy, např. kostřavy, čirok, psineček, ale exkludery nalezneme i u některých vrb, topolů nebo třeba u pupalky dvouleté. **Indikátory** mají rovnocenně zastoupen obsah polutantů jak v biomase, tak v půdě. Jedná se často o různé zemědělské plodiny (kukuřice, pšenice, oves). Dlouhodobá konzumace kontaminovaných plodin může způsobit poškození imunity, rakovinu zažívacího traktu, mentální a růstovou retardaci atd. Je tedy velmi důležité nekontaminovat zemědělské půdy a sledovat kvalitu zemědělských produktů. **Hyperakumulátory** dokáží nahromadit koncentrace kovů výrazně vyšší než jsou přítomny v půdě, ale také je akumulují do nadzemní části rostlin. Nalezneme je hlavně v čeledi brukvovitých, nejvíce u rodu penízek a tařínka. Hyperakumulátory mohou být použity nejen pro fyto Dekontaminace, ale i například pro povrchovou těžbu rud bez potřeby přesouvání půd, tzv. **fyto mining**. Pro odstraňování těžkých kovů jsou vhodné rostliny, které snášejí vysoké koncentrace kovů a akumulují je preferenčně v nadzemní části, aby byla kontaminovaná biomasa snadno odstranitelná. Čím rychleji rostoucí rostliny, čím větší kořenový systém, tím více přijmou polutantů. Ideálně je rostlina schopna akumulovat celé spektrum látek a v nejlepším případě je možnost kovy zpětně izolovat pro technologické využití.

^aVíce o fytoremediaci a kořenových čističkách: <https://www.academia.cz/uploads/media/preview/0001/04/6296b0868c0a62f1a9758e1bc96861f6d7f131b4.pdf>

elektrontransportních řetězců v mitochondrii a chloroplastu), kyslík vyvíjející centrum fotosystému II obsahující Mn a řada metaloproteáz (enzymy využívající ionty kovů ke své funkci).

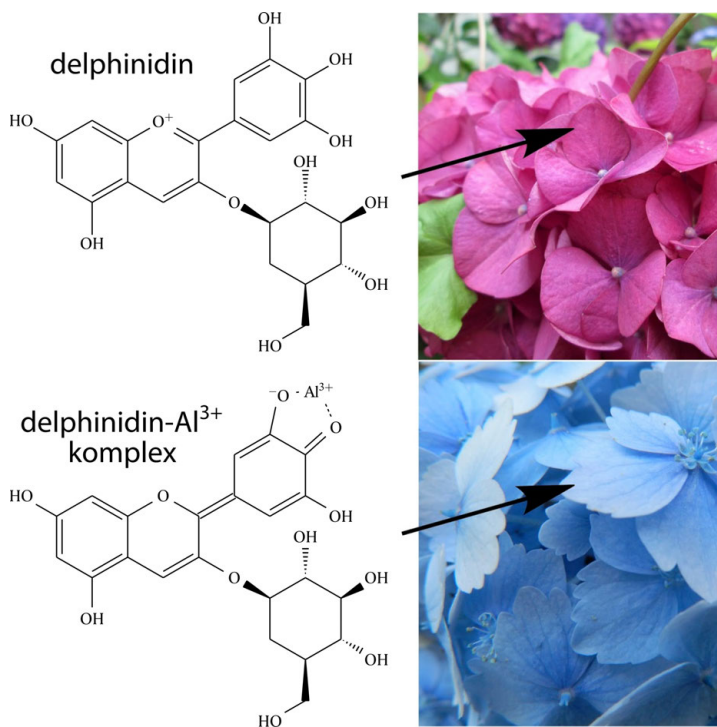
Nedostatek jednotlivých živin (deficience) nebo naopak jejich nadbytek pak má zásadní vliv na růst a vývoj rostliny a má charakteristické projevy u každého prvku, zvláště u těch esenciálních, nezbytných. Prvky ve výživě rostlin lze rozdělit na mobilizovatelné a nemobilizovatelné. Nedostatek mobilizovatelných prvků se přednostně projevuje na starších listech, protože rostlina přesouvá potřebné prvky přednostně do mladších částí, aby zachovala aspoň nějaký růst. Jedná se např. o N, P, Mg a K. Nemobilizovatelné prvky není rostlina v rámci svého těla schopna přemístit a jejich nedostatek se tak projevuje hlavně na nových částech. Jedná se např. o Ca, S, Fe. Samotný příjem živin je v průběhu života rostlin proměnlivý – je závislý na konkrétním druhu a jeho aktuální vývojové fázi. Například klíčící semeno přijímá hlavně vodu, protože si už nese zásobu živin (nepočítáme-li orchideje a podobné výjimky). Mladé rostliny pak potřebují hlavně přirůstat (poměr N-P-K může být např. 19-6-20). Kvetoucí rostliny pak potřebují doplnit hlavně fosfor a draslík (N-P-K např. 18-16-24). Na podzim zase dřeviny ke správnému vytržení letorostů potřebují dostatek draslíku a minimum dusíku, který podporuje růst (N-P-K např. 6-12-36).

Podívejme se na příklady nejběžnějších následků deficience. Při nedostatku dusíku začínají blednout listy a zastavuje se růst, případné nové přírůstky budou malé a slabé. N je podstatný pro strukturu nukleotidů, aminokyselin a chlorofylu, bez kterých nemůže být zajištěn správný růst a dělení buněk. Jeho nadbytek zase způsobuje nadměrný růst méně zpevněných a náchylných pletiv. Nedostatek Fe a Mg, popřípadě Zn vytváří na listech chlorózy (mozaika světlých a tmavých míst). Nedostatek P se projevuje fialováním, K zase černými skvrnami mezi žilnatinami. Nadbytek některých živin může blokovat příjem jiných živin. Způsobí tak problémy s růstem a mohou mít dokonce až toxický vliv, hlavně prvky z řad kovů.

Některé prvky k přežití rostlin nejsou třeba, ale jejich přítomnost souvisí se zlepšením zdravotního stavu a růstu. Typickým příkladem může být křemík, který se podílí na zpevnění pletiv, a tím na jejich odolnosti. Vzpomeňte třeba na přesličky a řadu trav. Křemík je v půdě běžně přítomný a snadno dostupný, půdu tvoří právě hlinitokřemičité komplexy (jily). Ve vodním prostředí je ho výrazně méně. Po přidání kyseliny křemičité v hydroponii¹⁴ (pěstování rostlin bez půdy) rostliny vykazují pevnější orgány a pletiva a vyšší odolnost k napadení chorobami. Hydroponické rostliny ale zvládají růst i bez přítomnosti křemíku v roztoku. Dále pak například titan a vanad. Přesný mechanismus působení těchto prvků není dosud znám, z proběhlých expe-

¹⁴Hydroponie je způsob pěstování rostlin, který nevyužívá jako kultivační médium půdu, ale inertní materiály (keramzit, kokosový substrát, kamenná vata apod.) a živný roztok. Tím nedochází k reakci živin s půdními částicemi a jsou tak maximálně dostupné pro rostlinu. Podobně je tomu s vodou, která se nevsakuje a neodtéká při závlaze pryč, ale proudí v uzavřeném systému. Hydroponie tak představuje metodu, která může zajistit produkci v nepříznivých podmínkách (pouště, města, vesmírné stanice) za snížení spotřeby vody a živin.

rimentů se dá ale říct, že rostliny stimulují a podporují v růstu. Při správné dávce dochází k vyššímu obsahu chlorofylu, lepší fotosyntéze a aktivitě enzymů, zvýšení příjmu esenciálních živin a následně se zlepšuje celkový růst a zdravotní stav. Vanad se také podílí na fixaci vzdušného N_2 . Nitrifikační bakterie obsahují enzym nitrogenáza, který umí převádět molekulární dusík na amoniak. V reakčním centru enzymu se běžně vyskytuje molybden, ale najdeme i typy obsahující vanad. Ty jsou oproti typům s molybdenem účinnější při nízkých teplotách, a navíc umí tvořit jednoduché uhlovodíky z CO a CO_2 . Dodání vanadu tak nepřímou podporuje růst rostlin. Zajímavý je také hliník, řazený mezi těžké kovy kvůli jeho toxicitě a například v potravinách je jeho přítomnost nežádoucí. U hortenzie velkolisté (*Hydrangea macrophylla*) je ale přítomnost hliníku zásadní pro jejich modrou barvu. Normálně růžový delphinidin (pigment z řady anthokyanidinů) po reakci s ionty Al^{3+} mění barvu z růžové na typicky modrou. Můžete si dokonce vyzkoušet malý experiment, kdy po přidání dobře rozpustné sloučeniny hliníku, např. $Al_2(SO_4)_3$, do vodního extraktu z růžových květů hortenzie extrakt zmodrá.



Obr. 4.6: Barva květů hortenzie není závislá jen pH, ale i na přítomnosti iontů hliníku. Ten se v půdě uvolňuje právě při nižším pH, následně vstupuje kořeny do rostlin a v květech reaguje s delphinidinem za vzniku modrého pigmentu.

Světelný stres

Rostliny jsou na světle závislé. Jeho dostupnost se ale neustále mění, jak během dne, tak během celého roku. Když je ho hodně, dochází na mnoha úrovních k poškození. Když zase málo, není dost energie pro růst a rostliny jsou oslabené. Poškození spojené se světlem se obecně nazývá **fotoinhibice**. Jednotlivé části světelného spektra pak působí na rostliny různě. UV část (300–400 nm) se obecně spojuje s poškozením, ale má také zásadní vliv na produkci fenolických látek, pigmentů a aromatických sloučenin (tedy látek, které např. dodávají ovoci a zelenině jejich chuť a barvu). Modrá část (430–500 nm) podporuje vegetativní fázi a dlouhivý růst. Červená část (625–740 nm) přepíná rostliny do generativní fáze a podporuje dlouhivý růst. Dlouhivý růst podporuje i zelená část spektra (520–565 nm). Pro zdárný růst a vývoj je tak důležité celé světelné spektrum, od UV oblasti až po záření blízké infračervené spektrum. Rostliny jsou samozřejmě vybaveny řadou fotoreceptorů, které rozeznávají různé části světla, jeho směr a intenzitu a následně spouští příslušné reakce. Fotoreceptory jako kryptochromy a fototropiny jsou aktivovány modrou částí spektra, fytochromy pak červenou částí. Paradoxně i absence světla může být důležitým signálem, protože mnoho fyziologických dějů je určeno délkou nepřerušované tmy, nikoliv světla (viz box Stromy pod lampami). Více viz **brožuru 51. ročníku, kap. 4**, kde najdete podrobnější informace o celé problematice rostlin, respektive fotosyntetizujících organismů a světlu.

Přemíra světla může mít na fotosyntézu negativní až destruktivní dopad. Dopadající fotony jednoduše zahltnou kapacitu přenašečů elektronů a hromadí se excitované (energeticky nabitě) elektrony z fotosystému II a fotosystému I (angl. zkratka: PSII/I). Ty poté unikají a reagují s kyslíkem za vzniku nebezpečných forem kyslíku (ROS). Následně pak mohou napadat a poškozovat buněčné komponenty ve svém okolí (proteiny, membrány, nukleové kyseliny apod.). Dochází tak k tzv. fotooxidačnímu poškození. Obranou je tvorba antioxidantů. Může se jednat o enzymy, které radikály vychyťají a převedou je na méně nebezpečné formy, třeba H₂O. Jedná se například o katalázu, superoxiddismutázu a askorbát peroxidázu. Významná je také kyselina askorbová (vitamin C), která je v buňce z větší části lokalizovaná právě v chloroplastech. Uplatní se také pigmenty z řady flavonoidů (antokyany, isoflavonoidy apod.), které pohlcují ROS a svou barvou odštiňují přebytečné záření. Proto se tak doporučují borůvky, červené zelí a podobné potraviny, protože antioxidantní aktivita pigmentů je zachována i po jejich příjmu z potravy. Většina těchto barviv absorbuje UV záření, jelikož zrovna tato část spektra má značně mutagenní účinky na rostliny. Přirozeně nejvíce poškození způsobuje UV-B (280–315 nm), protože poškozuje DNA a jiné biomolekuly a často spouští stresové reakce regulované fytohormony. Zároveň je jen částečně vychyťáváno z atmosféry ozonovou vrstvou. Zbylá část UV spektra, UV-A (315–400 nm) nemá přímý negativní účinek a rostlina ho částečně využívá při fotosyntéze, ovšem i zde může dojít nepřímo k poškození nadměrnou tvorbou ROS.

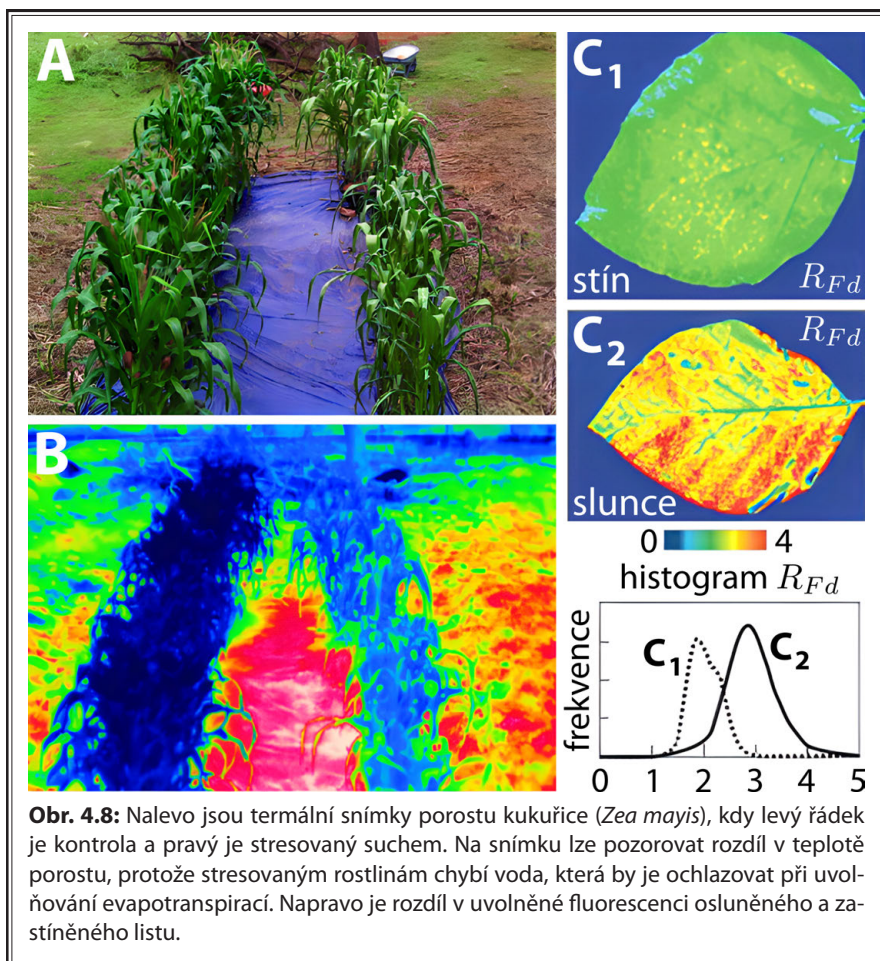
4.E Stromy pod lampami.

Následkem světelného znečištění dochází k posunutí různých cirkadiálních rytmů a fotomorfogenních reakcí (doba kvetení, doba růstu, nástup dormance, opad listů). Můžeme to pozorovat i u nás, kdy městská zeleň pod pouličním osvětlením přechází do dormance později než rostliny ve volné přírodě. Dřevo a další pletiva tak nejsou dostatečně vyzrálá, protože rostliny mají pořád pocit, že můžou růst. Dochází také k oddálení senescence (žloutnutí, opadávání) listů. V důsledku toho tak rostliny nejsou včas připraveny na působení mrazu a na neopadané listí se lépe chytá sníh, což může způsobit lámání větví. Dřeviny pod pouličními lampami jsou tak více náchylné k poškození mrazem. Dalším následkem umělého osvětlení bývá i zmatení a odlákání pozornosti nočních opylovačů, kdy jsou ovlivněny hlavně tropické rostliny kvetoucí v noci a to často v krátké periodě (např. kaktus *Selenicereus grandiflorus*). Takovéto rostliny lákají především na vůni a nepřírozená doba osvitů jim může narušit pravidelné rytmy a načasování uvolňování aromatických látek, což opět vede ke snížení úspěšnosti opylení.



Obr. 4.7: Javor ovlivněný světelným znečištěním z pouličních lamp. Linie opadu listů kopíruje místo, kam proniká světlo.

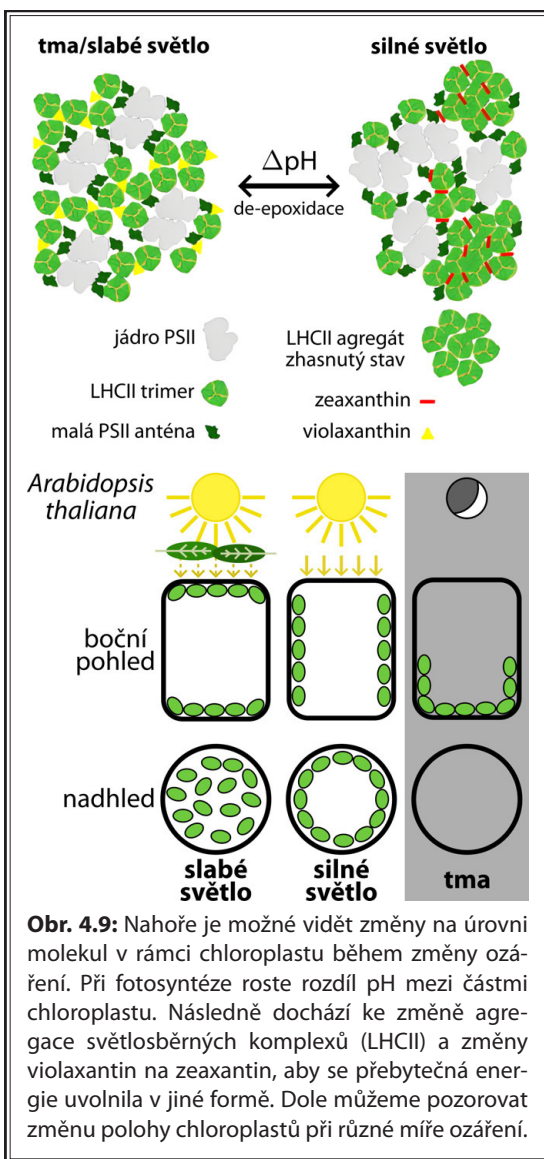
Nadbytečnou světelnou energii mohou rostliny převádět na jiné formy energie. Zde je uplatněn hlavně tzv. **xantofylový cyklus**. Na základě rozdílného pH mezi vnější a vnitřní stranou thylakoidu dochází ke konverzi molekuly violaxanthinu přes anterxanthin na zeaxanthin (beta-karoteny) (**obr. 4.8A-B**). Violaxanthin je za běžných podmínek součástí světlosběrných komplexů a pomáhá s fotosyntézou. Při nadměrném ozáření se mění na zeaxanthin, který přebytečnou světelnou energii uvolňuje ve formě tepla. Tím částečně brání tvorbě reaktivních forem kyslíku. Po odeznění stresových podmínek se pak mění zpátky na violaxanthin aby mohl opět pomáhat při fotosyntéze. Dále se může energie uvolňovat jako fluorescence chlorofylu (**obr. 4.8C**). Jedná se o uvolnění fotonů po excitaci chlorofylu, které pak mají nižší energii (nižší, než se kterou foton na začátku interagoval s chlorofylem). Ta probíhá v jisté míře i za normálních podmínek, ovšem pokud je omezena fotosyntéza, roste i fluorescence. Vyšší fluorescence je spojována s řadou stresů, jako sucho, vysoká a nízká teplota i s napadením patogeny. Toho se tak dá jednoduše využít při hodno-



cení stavu porostů. Pokud roste míra stresu (sucho, napadení patogeny apod.) roste i fluorescence a teplota porostu. Pomocí satelitních snímků, nebo dronů s kamerami se tak dá rozeznat, zda se s porostem něco děje, a provést patřičné zásahy.

Velice zajímavé jsou také morfologické adaptace rostlin proti přílišnému ozáření. Často nebrání jen nadměrnému ozáření, ale i ztrátám vody. Řada druhů umí sklápat listy tak, aby zmenšily plochu vystavenou světlu (blahovičník, locika). Trávy mají v listech ohýbací buňky, které umí skládat čepel listu. Banánovníky zase svěsí čepel podél hlavního žebra (hlavní žilnatina). Mezi svěšenými polovinami pak vzniká i vyšší vzdušná vlhkost. Proti světlu funguje dobře i pokryv trichomy a vosky (zvyšuje se tím odrazivost světla).

Ale co při nedostatku světla? Pro fotosyntézu je neúčinnější modrá část viditelného spektra, a je tak vychytávána jako první. V hustém porostu pak do nižších pater pronikají ostatní části spektra, které jsou postupně vychytávány. Do nejnižších pater pak proniká hlavně zelená, která tedy u rostlin indikuje zastínění. Při fotosyntéze je nejdůležitější chlorofyl a. Do něj se sbíhá energie ze světlosběrných komplexů, a odtud pokračuje do elektrontransportní mašinerie. Dále se ale vyskytuje celá řada pomocných pigmentů, které umí zachycovat jiné části světelného spektra. U rostlin se jedná o karotenoidy, xantofyly a chlorofyl b (c, d). U sinic, řas ze skupiny *Archaeplastida* (řasy *sensu stricto*) a dalších fotosyntetických eukaryot (řasy *sensu lato*) pak najdeme širokou paletu pomocných pigmentů. Jedná se např. o fykoerytrin, fykocyanin apod. Ty poté tvoří s proteiny světlosběrné komplexy, které převádí energii právě k chlorofylu a. Kromě zachycení energie světlosběrné komplexy pomáhají s balancováním energie mezi PSII a PSI (viz obr. 4.9).



Teplota

Teplota je velmi důležitým faktorem u rostlin, jelikož přímo ovlivňuje uskutečnitelnost a rychlost chemických reakcí, tudíž určuje průběh veškerého metabolismu. Minimální, optimální a maximální teplota prostředí se liší pro různé druhy, ale i v rámci druhu podle životní fáze a části rostliny. Teplota rostlin je výrazně závislá na okolních podmínkách. Zatímco slunci vystavená nadzemní část bývá o několik stupňů teplejší než okolní vzduch, kořeny kopírují přibližnou teplotu půdy. I rostliny mohou svoji teplotu regulovat pomocí transpirace, ovšem musí mít dostatek dostupné vody (podobně jako vy se při cvičení potíte a potřebujete doplňovat tekutiny).

Každý protein i membrána v buňce jsou de facto teploměrem. U proteinů se s měněním teplotou mění konformace (prostorové uspořádání), u membrán fluidita (tekutost). Zjištěné informace si pak rostlina nepřímou ukládá do své genetické informace pomocí epigenetických úprav, konkrétně methyloací chromatinu, čímž přidává jakousi nekódovanou poznámku navíc pro čtení. Teplota ovlivňuje konformaci chemických molekul, díky čemuž dojde k rozbalení a změně přístupnosti DNA pro značení a rostlina takto pomocí diferencované genové exprese může ovlivnit celé metabolické kaskády. Změna prostorového uspořádání proteinů také může ovlivnit aktivitu jednotlivých enzymů. Existuje široké spektrum látek, tzv. osmoprotektantů, které zajišťují udržení správné konformace makromolekul a nahrazují molekuly vody při vysokoteplotním stresu a zároveň nenarušují metabolické dráhy (např. sacharidy, aminokyselina prolin). Dále se uplatňují proteiny teplotního šoku (*heat shock proteins*, HSP), které v cytoplasmě chrání ostatní proteiny před tepelným poškozením. Zvýšená teplota může prokazatelně ovlivnit rostlinnou imunitu, kdy je potlačena signální dráha kyseliny salicylové, která se podílí na obranných reakcích. I krátkodobé vystavení vyšším teplotám může vést k větší náchylnosti napadení patogenem. Teplota ovlivňuje i tekutost membrán, s rostoucí teplotou se zvyšuje, s nízkou snižuje. Aby se zachovala optimální tekutost a stabilizovala konformace membránových proteinů, je měněno chemické složení a poměr (ne)nasyčených mastných kyselin a sterolů v membránách. Dvojně vazby v mastných kyselinách způsobují menší přiléhavost a větší tekutost. Porovnejte např. sádlo (nasyčené mastné kyseliny) a slunečnicový olej (nenasyčené mastné kyseliny). Změna fungování membrány je pro buňku zpravidla prvotní indikací změny vnějšího prostředí a spouští signalizaci pro další přízpůsobení vyšší teplotě.

Podle rozsahu tolerovaných teplot rozlišujeme eurytermní a stenotermní rostliny. Většina suchozemských cévnatých rostlin je eurytermní, snáší široké rozpětí teplot, obvykle od -5 až $+55$ °C a teplotní optimum mají mezi 20 – 25 °C, ovšem každá životní funkce má druhově specifické teplotní hranice a optima se výrazně liší například podnebnými pásy. Naopak rostliny stenotermní žijí ve velmi úzkém teplotním rozmezí a jsou náchylné na výkyvy teplot. Jde především o cévnaté rostliny a řasy žijících zcela pod vodou (submerzní), dále řasy žijící na chladných vrcholcích velehor nebo naopak řasy horkých pramenů. Příkladem může být sněžná řasa *Chlamydomo-*

nas nivalis, kterou spatříte v podobě růžového zbarvení na sněhu, až se v předjaří vydáte na lyže do Alp.

Svůj význam má teplota již v raných fázích vývoje. Když si budete chtít nechat vyklíčit semínka, často na obalu sáčku se semínky naleznete, kterou konkrétní teplotu jim dopřát. Teplota je pro rostliny indikátorem, zdali je již správná doba klíčit. Semena mnohých druhů klíčí teprve po absolvování období dormance, čímž zajistí úspory energie a hlavně vyklíčí s větší pravděpodobností až za příznivých podmínek prostředí. Semena mírného pásu musí často projít tzv. stratifikací, kdy díky působení nízkých teplot po určitou dobu dojde k degradaci inhibitorů klíčení, jako je třeba kyselina abscisová. Tím je ukončena dormance a semena mohou začít klíčit. Teplota spolu s množstvím srážek a dobou osvětlení je v sezónních oblastech dobrým indikátorem pro roční dobu. I v rámci jednoho druhu může ale mít část populace posunuté klíčení a vegetační dobu. Jde o tzv. *bet-hedging strategii*, kdy se organismus snaží zvýšit svoji šanci na úspěch a spíše sází na všechny možnosti a pokrývá různou měrou celé spektrum, aby vždy někdo přežil (jako když si vsadíte v loterii na všechny lístky – zaplatíte víc, velká část lístků přijde vniveč, ale máte jistotu, že vyhraje). Nevhodná teplota může narušit rozmnožování rostlin. Vyšší teploty vedou k urychlení kvetení a rostlina nemusí mít připraveny energetické zásoby pro tvorbu semen a předčasně se vyčerpá. V případě nižších teplot je nástup kvetení opožděn a hrozí, že se semena budou tvořit příliš pozdě v suboptimálních podmínkách. Navíc právě reprodukční fáze bývá nejvíce náchylná na teplotní extrém. Rostliny temperátních oblastí (mírného pásu) často spoléhají na teplotní indikaci pro přechod z vegetativní fáze do generativní. Apikální meristémy rostlin často musí projít procesem tzv. jarovizace (=vernalizace). Pro indukci kvetení potřebují meristémy setrvat několik týdnů v nízkých teplotách (5 až 10 °C). Tento jev nalezneme zpravidla u dvouletých rostlin (cukrová řepa, blín), ozimů (žito, pšenice) a dalších druhů rostlin. U některých druhů je nástup jarovizace podmíněn dostatečným stářím rostliny, kdy si musí vytvořit určitý počet listů či vyrobit zásobní orgán (cibule, hlízy). Celý proces je řízen na základě již zmíněných epigenetických úprav, kdy se mění přístupnost chromatinu a mohou se aktivovat či deaktivovat konkrétní geny.

Teplotní výkyvy ovlivňují nejen jedince, ale vedou ke změnám celých rostlinných společenstev. Proměnu můžeme sledovat například v posunu horní hranice lesa, změně výskytu a četnosti druhů. Teplota může určit i zastoupení životních forem, kdy jednoletky preferují mírnou zimu s vlhkým jarem, zatímco pro trvalky jsou kritická suchá teplá léta. Obě skupiny jsou na sobě negativně závislé a jejich poměr nepatrně každoročně kolísá podle teplotních oscilací. Příkladem přizpůsobení na vyšší teploty je i vznik dalších typů fotosyntéz, kdy každá má své teplotní optimum. Můžeme sledovat rozdíly v pokryvnosti C3, C4 a CAM rostlin v závislosti na teplotě prostředí a nepřímo i na nadmořské výšce. C3 rostliny bývají obecně chladnomilnější, optimum je mezi 15 a 25 °C, ale fotosyntéza u některých druhů probíhá i pod 0 °C. Oproti tomu C4 rostliny bývají teplomilnější a rychlost fotosyntézy pod 10 °C velmi rychle klesá.

Nejteplomilnější jsou CAM rostliny, které mají optimum okolo 40 °C. (O různých typech fotosyntéz se podrobněji dočtete v **brožuře 51. ročníku, kap. 4.**)

Jiný fenomén můžeme pozorovat v teplých oblastech, kde je indikátorem velmi vysoká teplota. Např. v mediteránních oblastech jsou v horkých létech časté požáry, a proto klíčení řady druhů začíná až po indikaci teplem nebo kouřem. Tyto druhy můžeme rozdělit do dvou skupin. **Antrakofyty**, které s oblibou kolonizují nově uvolněný prostor po požáru a jsou k tomu náležitě přizpůsobeny, např. malým vzrůstem, krátkou generační dobou a rychlou schopností kolonizace. Jedná se např. o zkrutek vláhojevný (*Funaria hygrometrica*) nebo u nás nejspíše vyhynulý kakost český (*Geranium bohemicum*). **Pyrofyty** naopak sází na přetrvání na stanovišti i během požáru. Jsou tak často dlouhověké, pomalu rostou a mají řadu přizpůsobení pro přežití v plamenech. Jedná se například o mohutnou vrstvu borky tvořenou suberinem, který je nehořlavý. Nejznámější příklad je bezesporu dub korkový (*Quercus suber*), který se pěstuje pro výrobu korkových zátek. Severoamerické sekvoje zase otevírají šišky až poté, co projdou vysokou teplotou požáru. Např. u sekvojovce obrovského (*Sequoiadendron giganteum*) mohou být šišky na větvích až 20 let, než dojde k jejich otevření požárem. Po zničení listů ohněm je třeba je rychle nahradit, rostliny tak mají dobrou schopnost obrážet z latentních meristémů ukrytých pod kůrou. Obě skupiny musí také umět zvládat toxické zplodiny, které se po požáru akumulují v půdě. Zajímavým příkladem adaptace na časté požáry jsou myrmekochorní rostliny z částí Austrálie a jižní Afriky, kdy mravenci zanesou semena jako potravu do svého hnízda. Semena se dostanou dostatečně hluboko do půdy, kde nemohou být poškozena ohněm, ale zároveň jsou semena přiměřeně mělko, aby požár zaznamenala. V reakci semena nastartují proces klíčení a hned mohou obsadit požárem uvolněnou plochu obohacenou o živiny ze spáleného materiálu.

Požáry nejsou ale specifikem pouze teplých krajín, dochází k nim i v tajze, kde rostou převážně jehličnaté dřeviny plné velmi hořlavých silic a kde se díky nízkým teplotám hromadí mrtvá biomasa, která pak vyhoří mohutným požárem zasahujícím v některých případech i koruny stromů. Příkladem mohou být masivní požáry na Sibiři z léta 2021. Rozsáhlejší požáry se začínají objevovat více v tundře, která se vysušuje kvůli stoupajícím teplotám. Stejně jako v tajze, biomasa se v tundře pomalu rozkládá a postupně se hromadí. Ve chvíli kdy tundra roztaje a vyschne, tak možnost požáru už není tak nepředstavitelná. Příkladem mohou být požáry na Aljašce, Grónsku nebo Sibiři. Naopak některé typy krajiny, např. lesostepi a savany, jsou přizpůsobeny přízemním a rychlým požárům, kde dřeviny nestihnou chytit a trávy se rychle obnoví. V těchto typech oblastí pak nastává komplikace, kdy jsou člověkem hašeny všechny malé ohně, což opět vede k hromadění biomasy. Později dojde kvůli množství akumulovaného hořlavého materiálu k situaci, kdy je požár již nezvládnutelný a agresivnější, než na co je vegetace přizpůsobena, a může dojít k výrazné změně ve společenstvu.

Nízké teploty mají podobný následek jako teploty vysoké – rostlině chybí voda. Voda je pro rostlinu v pevném skupenství nedostupná, a ta trocha, kterou sežene, skrývá nebezpečí. V případě extrémně nízkých teplot je pro rostliny ohrožující hlavně mechanické poškození způsobené tvorbou ledových krystalků, rostliny se tedy snaží krystalizaci mnohými způsoby předejít. Základním způsobem je tvorba jakési nemrznoucí směsi, kdy je zvýšen obsah cukrů a cukerných alkoholů v buňce a volná voda je navázána nebo vyloučena ven do mezibuněčných prostor, kde nezpůsobí takovou škodu. Dokud není přítomno krystalizační jádro, voda je ve stavu podchlazené kapaliny. Led se vytváří hlavně okolo různých cizorodých částic, jako jsou zrnka prachu, ale často i kolem bakterií¹⁵. Pro omezení tvorby ledu jsou vytvářeny antifreeze (protimrazové) proteiny, které případné ledové krystalky obalí, omezí jejich zvětšování a určí jejich tvar. Dalším problémem bývá zpomalení či zastavení metabolických procesů. Je zpomaleno proudění cytoplazmy a rychlost fotosyntézy, stoupá respirace. Je narušena funkce membránových proteinů a tedy omezen příjem živin a vody a rostlina musí spoléhat na uložené energetické zásoby. Příkladem jsou rostliny žijící v arktickém prostředí. Tam rostliny často hladoví a mohou se plně vyčerpat až k zániku. Stejná situace může nastat i na jaře, kdy rostlina ještě nemá založené listy pro fotosyntézu, ale kvůli vyšším teplotám stoupne dýchání. V chladných oblastech najdeme spíše rostliny vytrvalé životní formy, jelikož jednoletky nestihnou kvůli krátké vegetační době dokončit svůj vývoj a nemají jistotu příznivějšího období. Typickým znakem rostlin adaptovaných na velmi chladné prostředí je nanismus, což je menší vzrůst znatelný jak v rámci celé rostliny, tak ve velikosti jednotlivých orgánů. Pro rostlinu je termoregulačně výhodný menší povrch a kvůli pomalejšímu metabolismu a nedostatku energie je i zpomalený růst. Příkladem může být známá břiza zakrslá (*Betula nana*) a vrba bylinná (*Salix herbacea*). Nedostatek tepla může vést i k preferenci nepohlavního (asexuálního) rozmnožování, jelikož je mnohonásobně energeticky levnější nežli rozmnožování pohlavní. Nejenže je v chladných oblastech méně opylovačů, ale vytvořit generativní orgány, odměny a lákadla pro opylovače je pro rostlinu investice navíc, na kterou nemají často dostatek energetických zásob.

¹⁵ Nejčastěji nalezneme jako kondenzační jádro jeden druh bakterie, *Pseudomonas syringae*, která je běžnou fytopatogenní bakterií. Poškození způsobené tvorbou ledu naruší krycí epitel a živiny rostlin jsou bakteriím lépe zpřístupněny. Bakterie si tak sama vytváří vstupní bod pro infekci.

5. ORGANISMY V EXTRÉMNÍCH PODMÍNKÁCH

V předchozím textu jsme si sice představili i některá extrémnější stanoviště (například hluboké oceány), ale přesto jsme se povětšinou věnovali hlavně tomu, jak se organismy s abiotickým zlem vyrovnávají, řekněme, za běžných okolností. Existují však organismy, které vyhledávají prostředí na samé hranici toho, co je pro život možné. Nazýváme je **extremofilní organismy** a v této kapitole se podíváme na jejich rozmanitost a životní strategie.

5.1 Extremofilní prokaryota

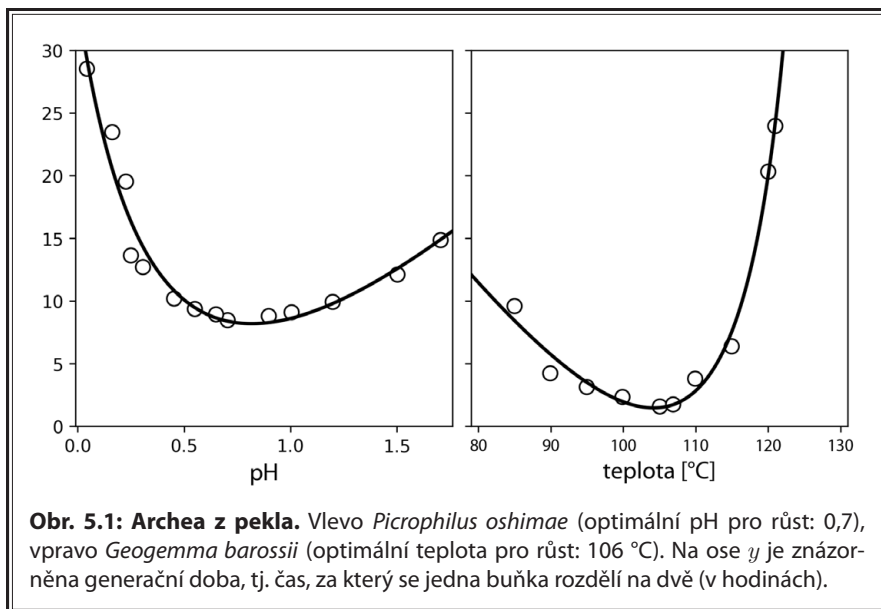
Prokaryota jsou nejstarší nám známé buněčné organismy na Zemi. V dobách před více než 3 miliardami let, kdy prokaryota vznikla, panovaly na naší planetě podmínky, které bychom z dnešního pohledu charakterizovali jako zcela nepříznivé pro život. Přesto za těchto okolností prokaryota nejen vznikla, ale i prosperovala a postupnou evolucí se z nich vyvinuly všechny pokročilejší formy života, jaké známe dnes (blíže se o tom dočtete v **brožurě 50. ročníku BiO**). Nepřekvapí tedy, že **nejextrémnější biotopy na planetě jsou obývány hlavně prokaryoty**. Prokaryota „zažila“ ve své evoluci mnoho extrémů, následkem čehož se u nich vyvinula příslušná přizpůsobení. Ostatní skupiny organismů, včetně mnohobuněčných rostlin a živočichů, vznikly a následně se vyvíjely v nesrovnatelně příznivějších podmínkách. V extrémních biotopech, kde většina ostatních organismů nedokáže žít, je v důsledku toho výrazně **menší kompetice a predace** než v biotopech „normálních“, prokaryota tam proto mohou převažovat. V neposlední řadě je důležité si uvědomit, že prokaryota mají nejjednodušší stavbu buňky, díky čemuž se mohou snáz vyrovnávat s extrémním prostředím než složitě uspořádané eukaryotní organismy. Ti největší extremofilové jednoduše věnují drtivou většinu energie holému přežití a všechno ostatní od produkce sekundárních metabolitů přes alternativní sestřih RNA až po složité pářící rituály pro ně představuje nedosažitelný luxus.

V rámci prokaryot rozlišujeme dvě základní evoluční linie, které se od sebe oddělily krátce po vzniku prokaryot jako takových: **bakterie** a **archea**. Archea (původně nazývané archebakterie) mají svou extremofilii nepřímo zakódovanou v názvu (řec. ἀρχαία – starožitnost, „archiválie“). Protože byly typicky nalézány v extrémních biotopech, soudilo se, že jde o prastarou skupinu prokaryot, které zde přežily víceméně nezměněné po miliardy let. Nakolik je toto pravda, není přesně známo, nicméně stále platí, že většinu dnes známých archeí najdeme ve více či méně extrémních biotopech. Archea snášejí prakticky všechny známé fyzikální a chemické extrémy (v o něco méně extrémním prostředí tlustého střeva člověka žijí archea produkující methan, tzv. methanogenní). Archea jsou **rekordmany v odolnosti vůči kyselosti a teplotě prostředí (obr. 5.1)** – v tomto ohledu překonávají bakterie. Dokonce je často najdeme v biotopech, které kombinují několik extrémů (např. vysoce kyselá horká prameny, extrémně zásaditá slaná jezera), pak je nazýváme **polyextremofil-**

ními mikroorganismy. Vzhledem k omezenému rozsahu textu se ze všech možných extrémů zaměříme pouze na přizpůsobení prokaryot vysoké osmolaritě a vysoké teplotě.

Život v prostředí s vysokou osmolaritou

Téměř všechna prokaryota jsou vybavena buněčnou stěnou, jejíž primární funkcí je mechanická stabilizace buňky. Jak si jistě dokážete představit, cytoplazma (nejen) prokaryotních buněk je velmi bohatá na **osmoticky aktivní látky**. To jsou všechny molekuly, které mají **schopnost vázat vodu** (jsou proto **rozpuštěné**). Osmoticky aktivní látky můžeme zhruba rozdělit do dvou skupin: **anorganické ionty** (kladné i záporné) a **organické látky**, které obsahují kyslík, dusík a další atomy schopné tvořit vodíkové můstky s molekulami vody (např. sacharidy, nukleové kyseliny, aminokyseliny a z nich složené proteiny). Výše zmíněné biogenní sloučeniny jsou zásadní pro správné fungování a množení buněk, jejich přítomnost však vede k vysoké osmotické aktivitě cytoplazmy. Když se prokaryotní buňky vyskytují ve svém běžném prostředí (např. rybníční voda nebo půdní voda), jejich cytoplazma má proto tendenci nasávat z něj vodu přes cytoplazmatickou membránu. Kdyby tomuto procesu nebylo bráněno, membrána by následkem přetlaku cytoplazmy praskla. Prasknutí membrány brání právě **buněčná stěna**, která je na rozdíl od cytoplazmatické membrány velmi pevná. Je potřeba si uvědomit, že prokaryotní buňka je neustále „ponořena“ ve vodním prostředí, z něj čerpá živiny, a nemůže se proto od vody izolovat (i buněčná stěna, ač velmi pevná, je pro vodu propustná). Strategii izolace od vody z vnějšího prostředí využívají typicky živočichové – když se koupete v čisté vodě, vaše buňky



Obr. 5.1: Archea z pekla. Vlevo *Picrophilus oshimae* (optimální pH pro růst: 0,7), vpravo *Geogemma barossii* (optimální teplota pro růst: 106 °C). Na ose *y* je znázorněna generační doba, tj. čas, za který se jedna buňka rozdělí na dvě (v hodinách).

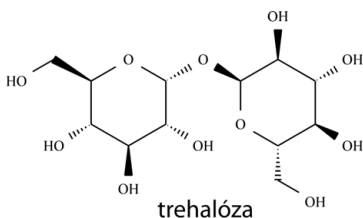
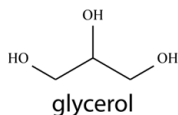
a tkáně, ač nemají buněčnou stěnu, nebudou osmoticky nasávat vodu ani prskat, protože pokožka je pro vodu prakticky nepropustná.

Osmotický přetlak cytoplazmy, kompenzovaný buněčnou stěnou, není pro prokaryotní buňky škodlivý, ale naopak důležitý (umožňuje rozvolňování buněčné stěny a její syntézu při růstu buňky). Když se zvýší koncentrace osmoticky aktivních látek v prostředí (osmolarita), sníží se osmotický přetlak cytoplazmy, což negativně ovlivní schopnost buňky růst a množit se – dochází k **osmotickému stresu**. Mnohá prokaryota jsou na vysokou osmolaritu prostředí zvyklá. Tzv. **osmo/halotolerantní** prokaryota jsou schopna se množit v prostředí s nízkou i vysokou osmolaritou. Sem patří například *Staphylococcus aureus*, obyvatel naší kůže, který je běžně vystaven sekrecím potních žláz. **Osmo/halofilní druhy** vysokou osmolaritu přímo vyžadují. Sem patří mnoho bakterií, které se využívají při fermentacích potravin s vysokou osmolaritou (maso, sýry, asijské fermentované omáčky). **Hyperhalofilní** prokaryota najdeme v podmínkách nejvyšší osmolarity (nasycené vodné roztoky).

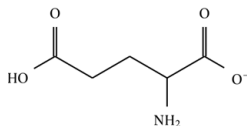
Adaptace na vysokou osmolaritu prostředí probíhá jedním ze dvou následujících způsobů (některá prokaryota ovládají oba mechanismy a mohou je střídát v závislosti na podmínkách prostředí):

1. kompatibilní soluty Tato strategie je založena na zvýšení osmolarity cytoplazmy hromaděním **organických osmoticky aktivních látek**. Vysoké koncentrace těchto látek jsou dobře slučitelné (**kompatibilní**) s **buněčnými funkcemi**, což je jejich hlavní výhoda. Chemicky se jedná o sacharidy, aminokyseliny a další látky (methylované amino- a sulfosloučeniny, **obr. 5.2**). Kompatibilní soluty prokaryotní buňka buď aktivně transportuje z prostředí, nebo přímo sama vytváří. V obou případech se jedná o energeticky náročné procesy. Se strategií kompatibilních solutů se setkáme pouze u prokaryot, ale i u zelených řas (*glycerol*; rod *Dunaliella*) a mikroskopických hub včetně kvasinek.
2. „slaná cytoplazma“ Tato strategie je typická pro hyperhalofilní prokaryota žijící v podmínkách nejvyšší dosažitelné osmolarity vůbec, tedy **nasycených roztoků solí**. V takových biotopech (například ve vysychajících mořích a slaných jezerech), jak známo, mezi solemi výrazně dominuje chlorid sodný (NaCl). Nabízelo by se tedy „zasolit“ cytoplazmu pomocí NaCl. To ale v přírodě nepozorujeme. Důvodem je skutečnost, že živé buňky obecně netolerují ve své cytoplazmě sodík (u lidských neuronů a svalových buněk to neplatí – ale i zde je množství sodíku vstupující při jejich podráždění do cytoplazmy relativně malé a v buňce nevydrží dlouho). Namísto toho je hlavním vnitrobuněčným kationtem **draslík**. Toto platí napříč celou diverzitou organismů, od prokaryot přes rostliny, houby až po člověka. Buněčné koncentrace draslíku jsou poměrně vysoké, typicky nižší stovky milimolů na litr (opět platí napříč stromem života), a draselné ionty jsou nezbytné pro správnou funkci mnoha enzymů. Je velmi pravděpodobné, že fyziologický stav „ K^+ ano, Na^+ ne“ se vyskytoval již u cytoplazmy nejstarších buněk na Zemi, tzv. LUCA (hypotetický předek všech prokaryot i eukaryot, viz **brožuru 50. ročníku BiO, kap. 3.5**).

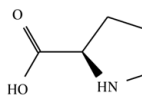
Sacharidy



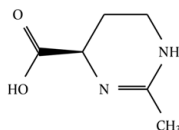
Aminokyseliny a jejich deriváty



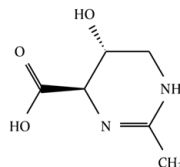
L-glutamát



L-prolin

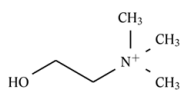


ektoin

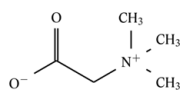


5-hydroxyektoin

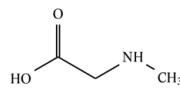
Methylované amino- a sulfosloučeniny



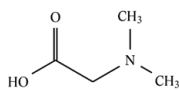
cholin



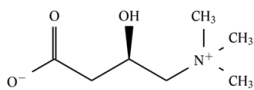
glycin betain



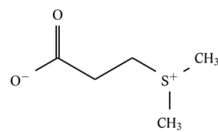
sarkosin



dimethylglycin



L-karnitin

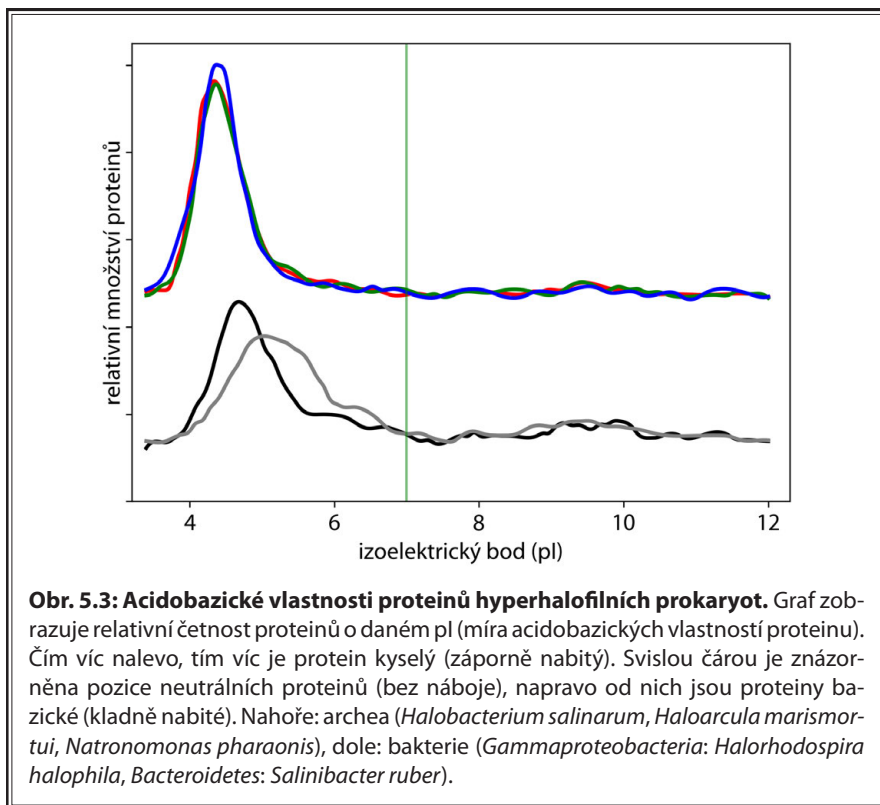


dimethylsulfoniopropionát

Obr. 5.2: Kompatibilní soluty prokaryot.

Aby osmolarita cytoplazmy odpovídala osmolaritě nasyceného roztoku solí, hromadí hyperhalofilní prokaryota ve své cytoplazmě vysoké koncentrace K^+ (zhruba desetinásobek běžné cytoplazmatické koncentrace) a spolu s nimi Cl^- , které vyrovnávají kladný náboj. Vzhledem k tomu, že mořská voda obsahuje zhruba $50\times$ vyšší koncentrace Na^+ než K^+ , buňky aktivně transportují K^+ do cytoplazmy proti koncentračnímu spádu, což je energeticky vysoce nákladný proces. U mnoha hyperhalofilů se vyskytuje unikátní mechanismus, založený na **světlem poháněných protonových pumpách (bakteriorodopsinech)**. Tyto pumpy při osvětlení vytvářejí protonový gradient, který pohání syntézu ATP. Štěpení ATP následně dodává energii pro aktivní transport K^+ . Pojednání o bakteriorodopsinech si můžete přečíst v **brožuře 51. ročníku BiO, kap. 3**.

Vysoká intracelulární osmolarita hyperhalofilních prokaryot (3–5 M KCl) má zajímavé důsledky. Molekuly vody v „zasolené“ cytoplazmě jsou silně přitahované k iontům K^+ a Cl^- , čímž se snižuje jejich ochota vázat se vodíkovými vazbami k po-



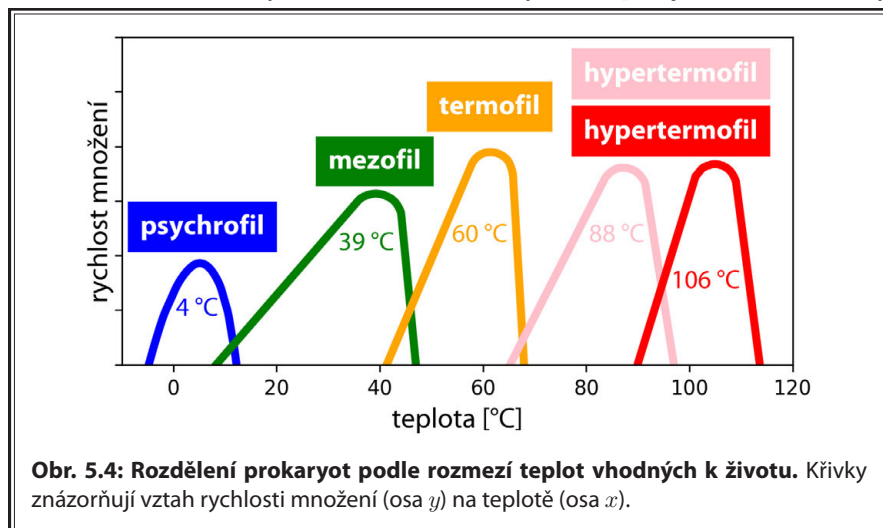
vrchu cytoplazmatických proteinů. Povrch proteinů se tak nedostatečně „smáčí“ vodou a ty se stávají nerozpustnými (v analytické chemii hovoříme o vysolování proteinů z roztoku) – pro jejich funkci v buňce je to pochopitelně fatální. Pro srovnání, vysoké koncentrace kompatibilních solutů (např. glycerolu, viz výše) proteinům nevadí; naprostá většina vysoce citlivých enzymů, které se používají v molekulárně biologických laboratořích, se uchovává v 50% glycerolu. Jak tedy zařídit, aby protein zůstal rozpustný v zasolené cytoplazmě? Řešením je „připodobnit se soli“ – obalit svůj povrch nabitými chemickými skupinami. Právě k tomu došlo v evoluci hyperhalofilních prokaryot, kdy se extrémně zvýšil počet **nabitých aminokyselin v cytoplazmatických proteinech**. Konkrétně se jedná o kyseliny asparagovou a glutamovou, jediné dvě kyselé aminokyseliny. Jako kyselé se nazývají proto, že se z nich ve vodném roztoku uvolňuje H^+ (podobně jako třeba u kyseliny octové), čímž získávají záporný náboj. Ačkoliv tyto „záporné“ proteiny dobře fungují v zasolené cytoplazmě, mimo hyperhalofilní prostředí se jejich výhoda ztrácí – tato prokaryota přímo vyžadují vysoké koncentrace soli a v „normálním“ prostředí žít nedokáží (za adaptaci se platí).

Tento komplexní adaptační mechanismus (cytoplazma zasolená KCl a kyselě/záporné proteiny) se u prokaryot schopných růst v nasycené mořské vodě vyvinul minimálně třikrát nezávisle na sobě. Jednou u archeí (skupina s poněkud zavádějícím názvem halobakterie) a dvakrát u bakterií z kmenů *Bacteroidetes* a *Gamma-proteobacteria* (obr. 5.3). Jde tedy o typický příklad **konvergentní evoluce**.

Život v (hodně) horké vodě

Většina prokaryot, s nimiž se ve svém okolí setkáte, je adaptována na mírné teploty prostředí (tzv. mezofilové), čímž se podobají živočichům a rostlinám. Mezofilní prokaryota jsou alespoň krátkodobě schopna tolerovat teploty do zhruba 50 °C. **Hypertermofilní prokaryota** naopak pro svůj růst a množení vyžadují teploty vyšší než 50 °C, s růstovým optimem okolo 70 °C a více (obr. 5.4). Nejedodlnější hypertermofilové dokonce rostou při teplotách nad 100 °C. Záměrně nepišu „nad bodem varu“, protože v plynné vodě žádný život z pochopitelných důvodů nemůže existovat. Kapalná voda o teplotách vyšších než 100 °C se vyskytuje v podmínkách zvýšeného tlaku, například v hloubkách zemské kůry v místech kontaktu s magmatickým systémem. Abyste si udělali bližší představu, podobné podmínky panují v **autoklávu** – sterilizačním přístroji, kdy působením vysoké teploty a tlaku (121 °C, 2 atm) dochází k usmrcení všech běžných mikroorganismů. Ovšem rekordman v teplotní odolnosti, archeon *Geogemma barossii* (obr. 5.1), nejen že v autoklávu přežije, ale dokonce se v něm množí.

Mezi prokaryoty je hypertermofilie doménou především **archeí**. Oproti bakteriím je diverzita hypertermofilních archeí vyšší. Ve vodách nad 100 °C již bakterie chybí a žijí tam jen archea (tab. 5.1). Limitem teplot vhodných pro život je přibližně oblast 120–130 °C. Při vyšších hodnotách se už rychle rozpadají různé biomolekuly

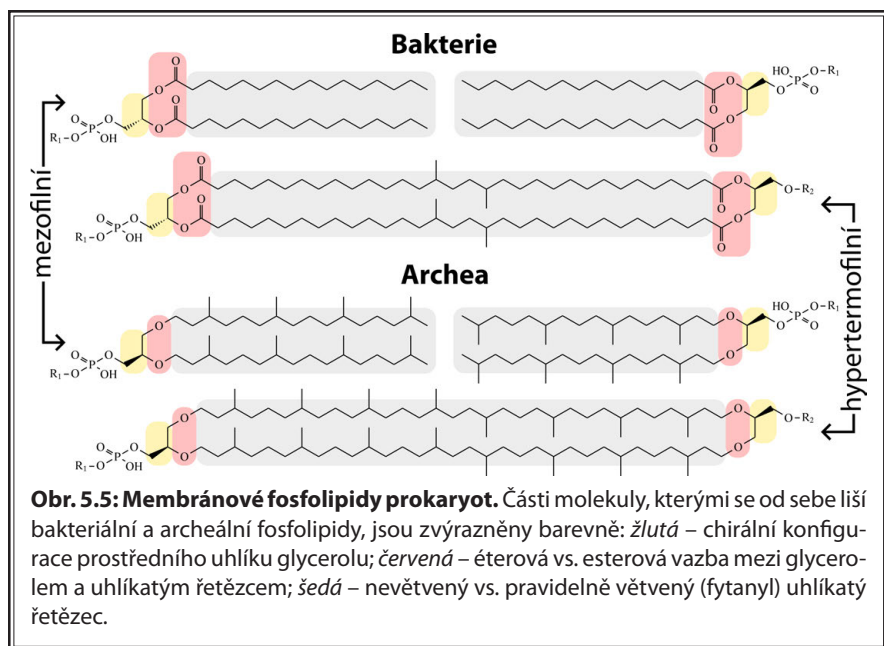


Obr. 5.4: Rozdělení prokaryot podle rozmezí teplot vhodných k životu. Křivky znázorňují vztah rychlosti množení (osa *y*) na teplotě (osa *x*).

(např. ATP, nukleotidy, různé kofaktory enzymů apod.), s rostoucí teplotou se též zhoršuje těsnost membrán, zkracuje životnost různých proteinů a celkově přibývá dějů, které zhoršují energetickou a látkovou bilanci buňky.

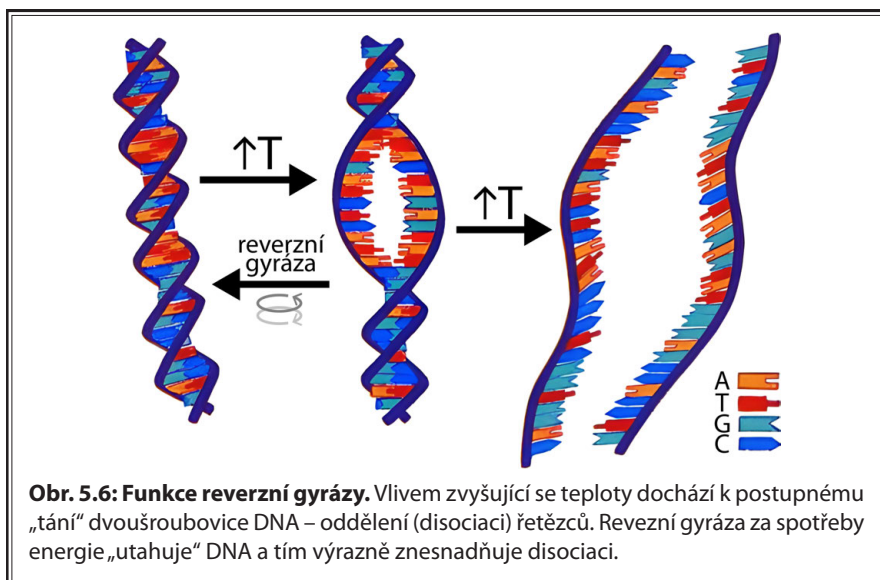
Nutnou podmínkou životaschopnosti hypertermofilních prokaryot je **termostabilita buněčné membrány**. Pokud bychom vystavili membránu běžných (mezofilních) mikrobů teplotám kolem 100 °C, rozpadla by se na fragmenty – vysoká teplota totiž snižuje soudržnost fosfolipidů (zvyšuje entropii, tj. neuspořádanost, membrány). Zásadním přizpůsobením membrán hypertermofilů je proto spojování protilehlých fosfolipidů (**obr. 5.5**). Tyto „difosfolipidy“ zaručují, že se vlivem vysokých teplot od sebe nemohou oddělit vnější a vnitřní vrstva fosfolipidové dvojvrstvy. Spojování fosfolipidů bylo pozorováno u všech skupin hypertermofilních prokaryot (archeí i bakterií). Na **obr. 5.5** je znázorněno, jak se liší chemická struktura archeálních a bakteriálních fosfolipidů. Éterová vazba archeálních fosfolipidů je chemicky výrazně stabilnější než esterová vazba u bakterií. Pravidelné větvení řetězců uhlovodíků způsobuje, že archeální membrána je méně propustná pro vodu a další látky než membrány bakteriální. Proto jsou archeální membrány považovány za odolnější vůči extrémním podmínkám (nejen) vysokých teplot.

Dalším zásadním omezením, se kterým se hypertermofilní prokaryota musela vyrovnat, je vliv teploty na DNA. DNA má strukturu tzv. **dvoušroubovice**, ve které dva komplementární řetězce párují prostřednictvím vodíkových můstků mezi jednotlivými bázemi (adenin/tymin, cytosin/guanin). Stabilita vodíkových můstků se s ros-



Tab. 5.1: Hypertermofilní bakterie a archea. Každý vyšší taxon je reprezentovaný jedním zástupcem, u kterého je uvedeno rozmezí teplot, při němž daný mikrob roste.

		minimum	optimum	maximum
		[°C]		
ROSTLINY, ŽIVOČICHOVÉ		50		
HOUBY, „PRVOCI“		60		
BAKTERIE				
vyšší taxon	zástupce			
<i>Thermales</i>	<i>Thermus aquaticus</i>	50	70	80
<i>Thermoanaerobacterales</i>	<i>Caldanaerobacter subterraneus</i>	50	75	85
<i>Dictyoglomi</i>	<i>Dictyoglomus thermophilum</i>	50	78	80
<i>Thermotogae</i>	<i>Thermotoga neapolitana</i>	50	77	95
<i>Aquificae</i>	<i>Aquifex aeolicus</i>	67	85	95
<i>Thermodesulfobacteria</i>	<i>Geothermobacterium ferrireducens</i>	65	90	100
ARCHEA				
vyšší taxon	zástupce			
<i>Sulfolobales</i>	<i>Sulfolobus solfataricus</i>	60	80	92
<i>Archaeoglobi</i>	<i>Ferroglobus placidus</i>	65	85	95
<i>Nanoarchaeota</i>	<i>Nanoarchaeum equitans</i>	70	90	98
<i>Thermococci</i>	<i>Pyrococcus furiosus</i>	70	100	103
<i>Methanopyri</i>	<i>Methanopyrus kandleri</i>	85	105	122
<i>Termoprotei</i>	<i>Geogemma barossi</i>	85	106	121



točí teplotou snižuje – dochází k rozvolňování dvoušroubovice („tání“) až k oddělení jednotlivých řetězců (obr. 5.6). Zatímco při běžných teplotách ($\approx 30\text{ }^{\circ}\text{C}$) je dvoušroubovice DNA stabilní, při teplotách kolem $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ jsou řetězce zcela odděleny. V buňkách hypertermofilních prokaryot, která v takových teplotách žijí, se DNA ovšem nemůže vyskytovat v odděleném, jednořetězcovém stavu. Enzymatický aparát (např. transkripční nebo translační enzymy) buněk je „zvyklý“ pracovat s dvoušroubovicovou DNA, jednořetězcová DNA je navíc chemicky nestabilní. Jak tedy tuto zásadní překážku vyřešit? Při vysokých teplotách je možné DNA „donutit“, aby zůstala ve formě dvoušroubovice, pouze za spotřeby energie. Enzymy zvané **reverzní gyrázy** využívají energii ATP k tomu, aby částečně rozvolněnou dvoušroubovici „utáhly“. Enzymatická aktivita reverzní gyrázy tak působí proti efektu vysoké teploty (obr. 5.6). Není proto překvapením, že reverzní gyráza se vyskytuje u všech hypertermofilních prokaryot bez výjimky, a naopak ji nenajdeme u žádných mezofilních mikroorganismů.

Podobně jako DNA, i proteiny hypertermofilních prokaryot musí být přizpůsobené teplotám kolem bodu varu. Účinek těchto teplot na proteiny mezofilních organismů jistě dobře znáte. Vezměme si například proteiny slepice (*Gallus gallus domesticus*), resp. dvě struktury, které se z nich skládají: vaječný bílek a prsní sval. Při vaření dochází k jejich **denaturaci** neboli ztrátě přirozené struktury, což se mj. projevuje tím, že se původně rozpustné proteiny sraží. Sražený protein zbavený správné struktury pochopitelně nemůže vykonávat svou biologickou funkci. Adaptace proteinů na fungování při vysokých teplotách je možná úpravou jejich chemického složení. Proteiny se skládají z dvaceti aminokyselin různých chemických vlastností, podle kte-

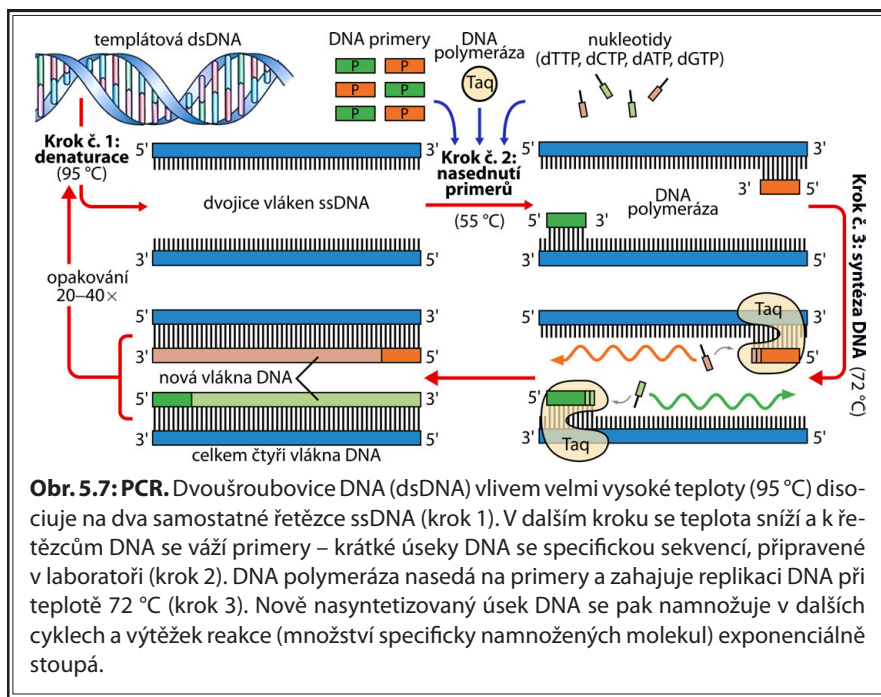
rych je klasifikujeme na nepolární, polární a nabitě. Tyto aminokyseliny mezi sebou vytvářejí různé typy nekovalentních interakcí stabilizujících strukturu proteinu. Vodíkové můstky a hydrofobní interakce, které jsou základem struktury běžných proteinů, jsou při vysokých teplotách velmi slabé. To ovšem neplatí pro iontové interakce (elektrostatické vazby mezi nabitými chemickými skupinami), jejichž síla je na teplotě nezávislá. Základem adaptace proteinů k hypertermofilii je proto nahrazení části polárních aminokyselin aminokyselinami nabitými, a to kladně (především lysin) i záporně (především kyselina glutamová). Vodíkové můstky jsou díky této výměně nahrazeny iontovými vazbami, které stabilizují strukturu proteinů při vysoké teplotě. S podobným jevem, tedy stabilizací proteinů prostřednictvím změněného aminokyselinového složení, jsme se setkali již u hyperhalofilních prokaryot se zasořenou cytoplazmou (viz výše).

V průmyslu nachází využití mnoho termofilních enzymů pro katalýzu nejrůznějších chemických reakcí. Nejdůležitějším použitím hypertermofilních proteinů je **laboratorní syntéza (replikace) DNA**, proces známý jako **polymerázová řetězová reakce (PCR)**. Replikace DNA v živých buňkách je velmi složitý proces, kterého se účastní mnoho proteinů (říkáme jim proteiny replikační mašinerie). Jeden z nich, tzv. helikáza, rozplétá dvoušroubovici DNA, aby mohl vlastní enzym, který DNA syntetizuje (**DNA polymeráza**), tvořit podle mateřského řetězce řetězec dceřinný. Replikace dvouřetězcové DNA *in vitro* je neefektivní, neboť replikační mašinerie ve zkumavce příliš nefunguje. Zlom nastal s izolací DNA polymeráz hypertermofilních prokaryot. *In vitro* replikace se tak mohla zásadně zjednodušit: pro oddělení řetězců dvoušroubovice stačilo zahřát reakční směs na velmi vysokou teplotu, přidat tzv. primer (místo zahájení replikace) a DNA polymeráza mohla začít replikovat (**obr. 5.7**). Vzhledem k tomu, že při PCR se replikují oba řetězce, dochází při každé replikaci ke **zdvojení DNA**. Pokud celý proces několikrát opakujeme, množství replikovaných molekul v reakci **exponenciálně roste** (proto „řetězová reakce“). První a dodnes pro PCR nejpoužívanější DNA polymeráza pochází z bakterie *Thermus aquaticus* (Taq polymeráza), další například z archeona *Pyrococcus furiosus* (Pfu polymeráza) (**tab. 5.1**).

Role prokaryot v extrémních společenstvech

Jak bylo popsáno výše, prokaryota díky své mimořádné odolnosti ožívují extrémní biotopy, kde jiné organismy nemohou žít. Navíc stojí na počátku lokálního potravního řetězce v hraničních zónách, kde extrémy ustávají (voda chladne, kyselina se neutralizuje) a mohou v nich žít organismy z ekologické kategorie konzumentů.

Zásadní role prokaryot v extrémních biotopech se nejlépe ukazuje na **hlubokomořských hydrotermálních vývěrech**. Jedná se o místa na oceánském dně v často kilometrových hloubkách, která se nacházejí v oblastech tektonických rozhraní litosférických desek. Zde je zemská kůra nejtenčí a kontakt mezi mořskou vodou a obsahem zemského pláště (magma) nejintenzivnější. Mořská voda se přitom ohřívá na teploty vysoko nad 100 °C a obohacuje se koktejlem různorodých, často toxických chemi-



Obr. 5.7: PCR. Dvoušroubovice DNA (dsDNA) vlivem velmi vysoké teploty (95 °C) disociuje na dva samostatné řetězce ssDNA (krok 1). V dalším kroku se teplota sníží a k řetězcům DNA se váží primery – krátké úseky DNA se specifickou sekvencí, připravené v laboratoři (krok 2). DNA polymeráza nasedá na primery a zahajuje replikaci DNA při teplotě 72 °C (krok 3). Nově nasynthetizovaný úsek DNA se pak namnožuje v dalších cyklech a výtěžek reakce (množství specificky namnožených molekul) exponenciálně stoupá.

kých látek z magmatu (sulfan, kationty přechodných kovů, methan, vodík). Když se tento přehřátý vodný roztok setká s oceánskou vodou o teplotě několika málo °C, rapidně chladne a velká část rozpuštěných látek se z něj vysráží. Sraženiny se usazují kolem místa vývěru a postupem času rostou do výšky, čímž vytvoří struktury velmi podobné komínům, z nichž vychází „kouř“ (suspenze sraženin v horké vodě). Barva sraženin závisí na chemickém složení vyvěrající vody, podle něž rozlišujeme černé a bílé kuřáky.

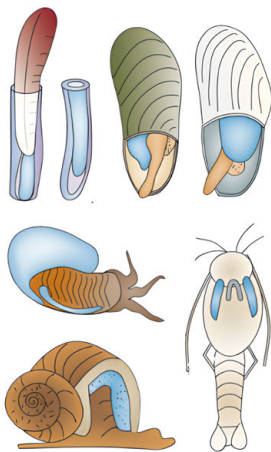
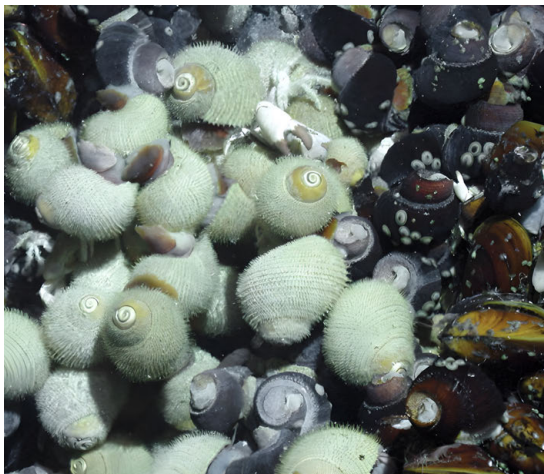
Když byly hydrotermální vývěry objeveny v 70. letech 20. století, ukázalo se, že ještě zajímavější než samotní kuřáci je jejich bezprostřední okolí. To se naprosto vymykalo tomu, jak vypadá normální hlubokomořské prostředí: nedohledná rovina v absolutní tmě, s teplotou vody kolem nuly, „poušť“ bez viditelného života. Na úpatí komínů hydrotermálních vývěrů však doslova bujel život v míře, která neměla obdoby (**obr. 5.8**). Když znovu využijeme přirovnání k poušti, jednalo se o obdobu oáz. V poušti jsou oázy izolovanými místy, kde je dostatek **limitujícího faktoru prostředí** (vody), což umožňuje existenci potravního řetězce odvislého od rostlinné primární produkce – oázy jsou proto přirozenými **ohnisky biodiverzity**. Co je tedy tím faktorem, který je v hlubokomořských ekosystémech limitující, ale v okolí hydrotermálních vývěrů je ho dostatek?

Odpověď je jednoduchá: **biologicky využitelná energie**. V kilometrových hloubkách se akutně nedostává potravy a tedy živin, jejichž trávení by mohlo „pohánět“ po-

5.A Diagnostická PCR a koronavirus. PCR je velmi užitečným nástrojem. Základním přínosem této metody je, že umožňuje namnožení přesně definovaného úseku DNA. To se zajišťeno pomocí **primerů**, což jsou krátké sekvence DNA, které si můžeme zvolit „na míru“ určitého genu, který chceme namnožit. Zpočátku se PCR využívala hlavně pro účely molekulárního klonování – namnožený gen je možné vložit do plazmidu a dále přenést např. do bakteriální nebo i eukaryotické buňky. V poslední dekádě jsme svědky nebývalého rozmachu využití PCR v oblasti **diagnostiky infekčních chorob**. Byly vyvinuty přístupy pro specifickou detekci prakticky všech známých mikrobiálních patogenů pomocí PCR. Vždy se využívá dvojice primerů, které se váží na sekvenci genu patogena, který je pro něj typický a zároveň se u jiných (ani příbuzných) patogenů nevyskytuje. Ze vzorku klinického materiálu (např. plicní hlen pacienta s podezřením na tuberkulózu) se vyizoluje přítomná DNA a provede se PCR s primery specifickými pro podezřelého patogena. V případě tzv. RNA virů, jejichž genetická informace je tvořena RNA, se izoluje přítomná RNA a provádí se tzv. reverzní transkripce, při které se RNA enzymaticky „přepíše“ (převede) do DNA.

Hlavní výhodou diagnostické PCR je extrémně vysoká **citlivost**. Ta je daná exponenciálním průběhem reakce, při kterém se s každým proběhlým cyklem množství namnožené DNA zdvojnásobuje. Vyjdeme z mezního stavu, že v celkové DNA z klinického materiálu se vyskytuje právě jedna molekula DNA patogena. Jeden cyklus PCR trvá přibližně 2 minuty, za 1 hodinu (30 cyklů) pak dostaneme 2^{30} fragmentů patogenní DNA, tedy přibližně jednu miliardu. Takové zvýšení množství DNA v PCR reakci je možné snadno měřit; přítomnost patogena v materiálu je pak považována za prokázanou (vzorek je PCR-pozitivní). Síla diagnostických PCR se naplno projevila během probíhající pandemie SARS-CoV-2. Můžeme tedy bez přehánění říci, že díky včasné a citlivé PCR diagnostice zabránily DNA polymerázy hypertermofilních prokaryot mnoha infekcím a ztrátám na životech.

travní řetězec komplexních ekosystémů (přisun potenciálních živin tvoří z velké části rozložené zbytky organické hmoty, tzv. mořský sníh). Ačkoliv hydrotermální vývěry samozřejmě živiny v klasickém slova smyslu neobsahují, jsou v nich přítomny vysoké koncentrace jednoduchých redukováných látek (methan, sulfan a další). Živočichové se jimi sice živit nemohou, prokaryota však ano – a to je klíčem k vyřešení této záhady. Prokaryota jsou totiž jediné organismy na Zemi, které umějí získávat energii oxidací anorganických látek – jsou **chemoautotrofní**. K těmto oxidačním reakcím využívají **kyslík**, kterého je v chladných hlubokomořských vodách rozpuštěno nezanedbatelné množství. Podobně jako fotoautotrofní rostliny, i chemoautotrofní prokaryota si vytváří organické látky svých buněk **redukcí CO_2** . Jedná se tedy o plnohodnotné **primární producenty**, kteří tvoří výlučný základ potravního řetězce těchto ekosystémů.

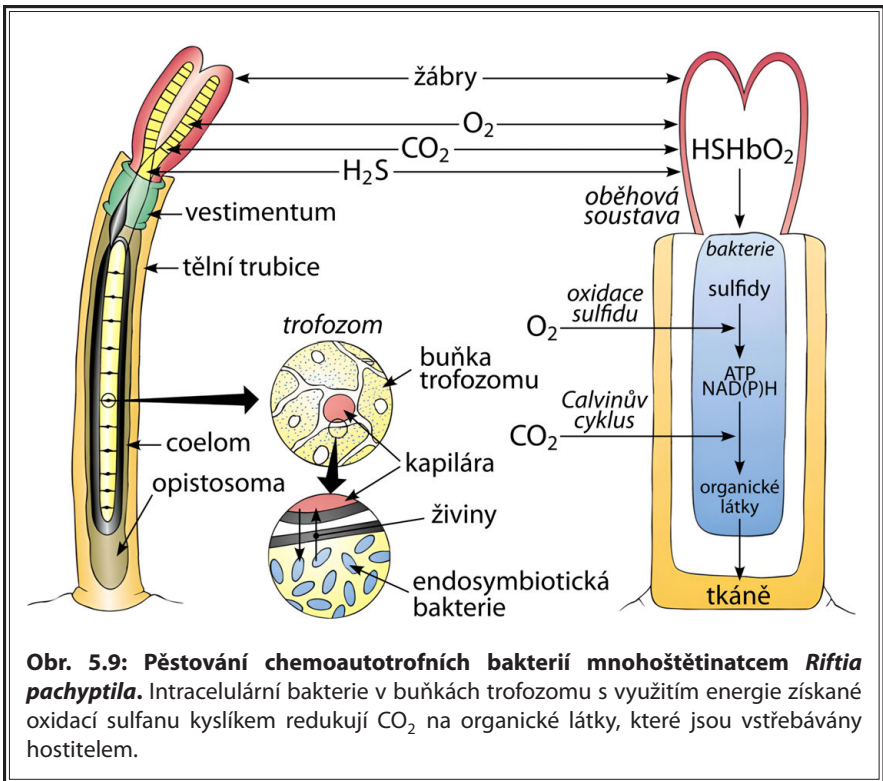


Obr. 5.8: Fauna okolí hydrotermálních vývěrů. Vlevo: Fotografie zachycuje společenství světlého plže *Alviniconcha hessleri*, tmavého plže *Ifremeria nautilei* a mlže *Bathymodiolus brevior*. Vpravo: Typičtí zástupci mnohoštětinatců s trofozomem (*Riftia pachyptila* – viz také **obr. 5.9**) a mlžů (*Bathymodiolus* spp., *Calyptogena* spp.) (horní řada), mnohoštětinatců s ektosymbiontem (*Alvinella pompejana*) a plžů (*Ifremeria nautilei*) (dole vlevo) a koryšů (*Rimicaris exoculata*) (dole vpravo). Světle modrou barvou je znázorněna lokalizace bakteriálních symbiontů.

Primární produkce biomasy prokaryot v okolí vývěrů je tak bohatá, že uživí komplexní společenstva živočichů. Část se přímo živí nárůsty prokaryot, avšak zdá se, že úspěšnější je strategie **symbiózy**. Symbiotický vztah s bakteriemi najdeme u plžů, mlžů, mnohoštětinatců a koryšů, přičemž u každé z těchto skupin se symbióza vyvinula několikrát nezávisle u nepříbuzných zástupců (**obr. 5.8**). Tito živočichové si na svém těle aktivně pěstují chemoautotrofní bakterie, které oxidují sulfan a/nebo methan kyslíkem, nejčastěji v oblasti žaber, kde jim je zajištěn přísun „čerstvé“ vody s rozpuštěnými substráty metabolismu. Někteří mnohoštětinatci si pěstují bakteriální symbionty ve specializovaných orgánech (trofozomech), ke kterým dopravují substráty metabolismu tělními tekutinami (kyslík pro oxidaci sulfanu je dopravován navázaný na hemoglobin, podobně jako u obratlovců). Od symbiontů na oplátku získávají organické látky, kterými se živí (**obr. 5.9**) – tito živočichové nemají trávicí soustavu a veškerá jejich potrava pochází od symbiotických bakterií.

Ekosystémy hlubokomořských hydrotermálních vývěrů jsou svou biologii natolik výjimečné a fascinující, že není divu, že jich představitost mnoha i laických nadšenců. V souvislosti s tím se poměrně často objevují zavádějící interpretace tohoto fenoménu. Můžete se setkat například s teorií, že se jedná o společenstva, která jsou samostatnou a plnohodnotnou alternativou k životu na souši „poháněnému“ energií slunečního záření. Případně, že tento typ života může existovat na mimozem-

ských planetách, kde se nevyvinuly rostliny. Tyto interpretace jsou chybné z jednoho hlavního důvodu. Všechny biochemické reakce, kterými chemoautotrofní prokaryota získávají energii, využívají jako oxidační činidlo kyslík (případně dusičnanový anion). Bez jeho neustálé produkce oxgyenní fotosyntézou by však na Zemi nebyla dostatečná koncentrace kyslíku. Společenstva hydrotermálních vývěrů jsou proto pevně „napojena“ na hlavní planetární cyklus toku uhlíku a energie (tj. fotosyntéza ↔ aerobní respirace) a mohla se vyvinout až po jeho ustavení. Z hlediska možných implikací pro evoluci života jako takového jsou ovšem tato místa velmi atraktivní, musíme se ale přesunout z úpatí komínů přímo do jejich nitra. Tam, v horkém magmatickém výluhu, panují podmínky, o kterých se velká část vědecké komunity domnívá, že jsou podobné prostředí, ve kterém před více než třemi miliardami let vznikl život. Vysoká koncentrace minerálních látek v kombinaci s gradientem koncentrací a teplot v místě setkání termální a mořské vody v principu umožňují primitivním formám „práživota“ či „předživota“, aby využily energii některé z potenciálních chemických reakcí pro své množení.



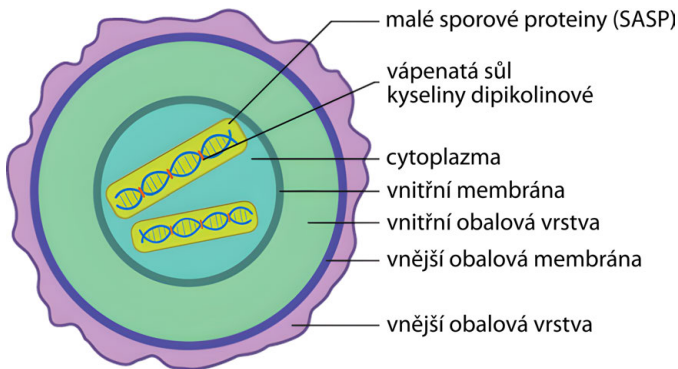
Obr. 5.9: Pěstování chemoautotrofních bakterií mnohoštětinatcem *Riftia pachytila*. Intracelulární bakterie v buňkách trofozomu s využitím energie získané oxidací sulfanu kyslíkem redukuje CO₂ na organické látky, které jsou vstřebávány hostitelem.

Extrémní strategie přežití: sporulace

Antrax, tetanus, botulismus ... Bakteriální původci těchto závažných onemocnění mají společnou jednu charakteristiku: produkují specializované struktury zvané **endospory**. Ačkoliv všechny tyto bakterie jsou mezofilní, **sporulace**, jak se proces tvorby endospor odborně nazývá, jim poskytuje mechanismus pro překonání extrémních podmínek prostředí, jaký nemá mezi prokaryoty obdoby.

Hlavním spouštěčem procesu sporulace je **nedostatek živin**, který signalizuje jejich brzké vyčerpání. Bakterie se tak sporulací brání proti pravděpodobné „smrti hladem“. Půvab sporulační strategie tkví v tom, že než aby bakterii zabil hlad, raději podstoupí dobrovolnou sebevraždu. Ne ovšem ledajakou – samu sebe zabije takovým způsobem, aby si zajistila, že v budoucnu znovu ožije. Připadá vám tento popis přitažený za vlasy? Vůbec ne. Musíme si uvědomit, že u živých organismů není smrt jako smrt. Za smrt „prvního řádu“ považujeme stav neživosti, tedy takový, kdy buňky organismu nevykazují žádný metabolismus (výměnu látek a energií). Mnohobuněčné organismy (jako například muškát za oknem nebo vy sami) jsou složitým funkčním celkem, který jakmile jednou zemře, je neoživitelný. Proto i žáby ve zmrzlé půdě nebo hibernující netopýři musí udržovat v chodu minimální metabolismus (známými výjimkami z tohoto pravidla jsou vířníci a želvušky, které se svou odolností vůči extrémním podmínkám velmi blíží právě endosporám). Oproti tomu jednobuněčné organismy umírají jinak: ze stavu metabolické neaktivity jsou v principu oživitelné a definitivním ortelem smrti je pro ně nevratné poškození buňky. Pro příklady nemusíme chodit daleko – vaše spermie, vajíčko, embryo či pupečnicková krev zmrazené na $-200\text{ }^{\circ}\text{C}$ v kapalném dusíku jistě živé nejsou (mají nulový metabolismus a jsou tedy funkčně mrtvé), ale v ruce odborníka po nějakém čase ožijí v tak bezvadné kondici, že hravě splní svůj biologický účel. Endospory jsou na tom stejně jako spermie v kryobance – v příznivých podmínkách ožijí. Vzhledem k tomu, že se jedná o struktury, které slouží primárně k překonání hladovění, dochází k oživení endospor v momentě, kdy se v prostředí objeví živiny. Tomuto procesu se říká **germinace** (klíčení) a živiny, které ho spouští, nazýváme germinanty – patří mezi ně jednoduché cukry, aminokyseliny a báze nukleových kyselin.

Úspěch životní strategie sporulujících bakterií životně závisí na tom, co se s endosporou děje v intervalu mezi sporulací a germinací. Na rozdíl od gamet v kapalném dusíku nemají tyto buňky zajištěné stabilní prostředí. Je poměrně pravděpodobné, že po vyčerpání živin, které sporulaci spustilo, postihne životní prostředí bakterie jiná nepřízeň, například vyschnutí. Endospory proto mají v porovnání s běžnou (vegetativní) bakteriální buňkou velmi komplikovanou stavbu (**obr. 5.10**). Cytoplazma buňky je kromě membrány obklopena třemi obalovými vrstvami, které jsou prakticky nepropustné pro vodu a fungují i jako izolace před toxickými chemickými látkami. Vlastní cytoplazma obsahuje zvláštní proteiny (SASP), které kompletně obalují a chrání DNA, a dále velmi vysoké množství (10 % suché hmotnosti) vápenaté soli kyseliny dipikolinové (pyridin-2,6-dikarboxylové). Cytoplazma má strukturu ja-



Obr. 5.10: Schematická stavba endospory.

kého si pevného gelu, ve kterém dipikolinát vápenatý váže vodu a stabilizuje cytoplazmatické molekuly. Mimořádná **odolnost** endospor je pravděpodobně důsledkem přizpůsobení k dlouhodobému vyschnutí. Tyto struktury prakticky není možné běžnými prostředky zlikvidovat. Záměrně nepíšu zabít (endospory jsou efektivně mrtvé) – likvidací je míněno poškodit endosporu do té míry, že nebude moci vyklíčit a tak udržet kontinuitu evoluční linie dané bakterie. Všechny běžné způsoby likvidace bakterií, jak je znáte z běžného života a uplatňujete třeba v domácnosti, na endospory nefungují buď vůbec, nebo jen velmi omezeně. Endospory bez problémů vydrží třeba prodloužený var nebo čistý líh (**tab. 5.2**). Spolehlivou metodou likvidace sporulujících bakterií je až kombinace extrémně vysoké teploty a tlaku (121 °C, 2 atm, 15 minut) v autoklávu.

Tab. 5.2: Rezistence endospor. Uvedené metody (v běžných koncentracích, dávkách a časech použití) nevedou k účinné eliminaci endospor.

DEKONTAMINAČNÍ METODY		
fyzikální	chemické	biologické
sucho	kyseliny, zásady	antibiotika
mráz	alkoholy (ethanol)	
var	oxidační činidla: <i>peroxid vodíku</i> <i>chlornan sodný</i> <i>(Savo)</i>	
elektromagnetické záření: <i>UV</i> <i>gama</i>		

5.B Mikrobiální zabijáci. *Clostridium botulinum* a *Clostridium tetani* jsou anaerobní bakterie produkující endospory. Kromě spor také vyrábějí nejje-dovatější toxiny, které se zatím podařilo na Zemi identifikovat a které dokáží ve stopových množstvích zabít mnoho živočichů (ptáci, savci včetně člověka). Oba toxiny (botulotoxin, tetanospasmin) jsou si příbuzné a působí neuroto-xicky: smrt nastává zadušením v důsledku ztráty nervové kontroly nad svaly dýchacího aparátu. *C. botulinum* a *C. tetani* samozřejmě nejsou jediné pato-genní bakterie, které hostitele poškozují svými toxiny. Všechny ostatní bakte-riální toxiny ale vždy nějak prospívají bakterii – způsobením zánětu zma-tou imunitní systém (streptokoky, stafylokoky), vyvoláním průjmu pomáhají šíření bakterie (střevní patogeny) – a poškození hostitele je jejich vedlej-ším efektem. Typická patogenní bakterie nemůže programově zabít svého hostitele, protože by se tím připravila o možnost se v něm množit. Klostridi-ální toxiny byly ale v evoluci evidentně selektovány právě s cílem zabít hosti-tele. Proč?

Tato klostridia jsou fermentativní bakterie, což znamená, že rozkládají orga-nickou hmotu bez přístupu kyslíku, například v hnoji, kompostu či bahně. Na rozdíl od ostatních bakteriálních patogenů nejsou na život v tělech živočichů příliš adaptovaná a musí čelit překážkám v podobě třeba imunitního systému nebo kyslíku v těle. Mrtvé tělo je naopak výborným místem pro jejich mno-žení (připomeňme si, jak dobře prosperuje *C. botulinum* v masové konzervě nebo klobáse). Předek *C. botulinum* a *C. tetani* pravděpodobně obýval mimo jiné i mršiny a postupem času získal schopnost produkovat (zatím nedoko-nalé) neurotoxiny. Můžeme si představit, že v tomto bodě se roztočila spirála, které vedla k evoluci dokonalého toxinu:

účinnější → účinnější zabití → více klostridií → větší evoluční
toxin → živočicha → z mršiny → úspěch

Je zřejmé, že tato životní strategie, unikátní mezi bakteriemi, by nemohla fun-govat, pokud by neurotoxická klostridia netvořila endospory. Když je dokon-čen rozklad mršiny živočicha, ohromná populace klostridií projde procesem sporulace a ve formě endospor se přesouvá do půdy, šíří vzduchem, vodou atd. Endosporám nevadí kyslík, nedostatek potravy, ani vyschnutí. Jejich čas přijde ...

5.2 Extremofilní eukaryotické organismy

V prostředích, která jsou označována jako extrémní, žijí vedle prokaryot i eukaryotické organismy. Jsou zde zásadní proto, že fungují jako konzumenti prokaryotických společenstev nebo jako primární producenti. Sami mají výhodu nižšího predančního tlaku a nižší potravní konkurence. Vzhledem k tomu, že eukaryotická buňka je značně složitější než prokaryotická buňka, dalo by se očekávat, že toho „méně vydrží“ a že limity možnosti života budou dosahovány spíše prokaryotickými organismy. Někdy tomu tak skutečně je – jak jsme si ukázali v předchozí kapitole, hypertermofilní archea nejlépe rostou při teplotě vyšší než 80 °C. Tím elegantně utekly případným eukaryotickým predátorům, protože nejvyšší dosud zaznamenaná teplota, ve které jsou alespoň nějaké eukaryotické organismy schopné dlouhodobě přežít, je přibližně 65 °C. Obvykle však i v těch nejextrémnějších podmínkách (např. nízké či vysoké pH, vysoká salinita, nepřítomnost kyslíku) žijí eukaryotické organismy společně s těmi prokaryotickými.

Z hlediska eukaryotické diverzity je **anoxie**, tedy prostředí bez kyslíku, nejvíce prozkoumaný typ prostředí, který lze označit za extrémní (alespoň tedy extrémní z pohledu eukaryot, někteří bakteriologové by asi nesouhlasili). Je to dáno jednak tím, že anoxická prostředí jsou všude kolem nás (různé sedimenty) i v nás (např. obsah střeva), jednak proto, že vytvořit anoxii v laboratoři je mnohem snazší než udržovat prostředí o teplotě 110 °C nebo s vysokou radiací, a nakonec i proto, že někteří anaerobové způsobují lidské nemoci, kdežto jiných extremofilů se v tomto ohledu bát nemusíme. Diverzita anaerobů je mnohem větší než diverzita ostatních eukaryotických extremofilů; setkáváme se zde se starobylými a alespoň nějak rozumně diverzifikovanými skupinami, a ne jen s izolovanými druhy nebo rody. Např. celá eukaryotická superskupina (říše) Metamonada zahrnuje už nejméně miliardu let (spíš mnohem více) pouze anaerobní druhy. Další velké, výhradně anaerobní skupiny (kmene) eukaryot jsou panoženky (Archamoebae), hmyzomorky (Microsporidia) a opalinky (Opalinata). Není bez zajímavosti, že i nejbližší známí příbuzní opisthokont (tj. skupiny, kam patří živočichové a houby), breviáti (Breviatea) jsou anaerobní, i když jsou známí pouze čtyři zástupci. Anaerobové se však vyskytují napříč eukaryotickým stromem života a k přechodu na anaerobní způsob života došlo u eukaryot mnohokrát nezávisle na sobě. Známými přeborníky ve vícenásobném osídlení anoxických prostředí jsou nálevníci (Ciliophora). Samozřejmě existují i anaerobní houby a živočichové. Skutečně anaerobní rostliny nebo jiné fotosyntetizující eukaryotické organismy známé nejsou a v principu si je lze jen těžko představit (také proto, že v sedimentech i střevech je tma).

Díky tomu, že je k dispozici mnoho evolučních linií různého stáří, jejichž zástupci jsou různě přizpůsobeni životu bez kyslíku, máme o fungování eukaryotických anaerobů a jejich vzniku a evoluci alespoň nějakou představu. Anaerobní eukaryoti se od těch aerobních liší v několika aspektech. Zásadním rozdílem je, že správný anaerob při pobytu na kyslíku zemře (v řádu minut až dní), zatímco aerobové to mají

5.C Prvoci, Protista a systém eukaryot. Učili jste se ve škole, že treпка je jednobuněčný živočich? Že se eukaryotické organismy dělí na živočichy, rostliny, houby, prvoky a chromista? Že se prvoci dělí na kořenonožce, bičíkovce, výtrusovce a nálevníky? Je nám líto, ale učili jste se to špatně. Vzhledem k tomu, že systém a diverzita jednobuněčných eukaryot (resp. eukaryot obecně – většina jejich linií zahrnuje jednobuněčné zástupce) je ve školách opomíjené téma, a také vzhledem k tomu, jak dlouho trvá, než moderní poznatky o přírodě prosáknou do školních tříd, jsou tato témata velmi často ve školách studentům prezentována způsobem, který příliš neodpovídá soudobým vědeckým představám. Jak to však s těmi jednobuněčnými eukaryoty (a nejen jimi) je? V textu této brožury najdete mnoho jmen skupin a zástupců protist. Pro účely letošního ročníku BiO není třeba, abyste se nazpaměť naučili mnoho nových názvů označujících jednotlivé taxony protistních organismů tak, jak to odpovídá současným znalostem. Jistě však mnohé z vás zajímá, jak to dneska je a o jakých taxonech se v textu píše. Zájemci o diverzitu eukaryot a jména taxonů protist si mohou přečíst článek v Živě^a, který se systematikou protist zabývá. Hlubší zájemci pak mohou zabrousit i do anglicky psané literatury. Mezinárodní protistologická společnost (International Society of Protistologists) vydává každých pět let úpravy systému eukaryot. Poslední vydání z roku 2019 je k dispozici on-line: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jeu.12691>.

^a<https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/diverzita-protist.pdf>

naopak. Kyslík je pro živou hmotu nebezpečný vinou své velké reaktivity a všechny živé organismy sice mají vyvinuty antioxidační mechanismy na detoxifikaci kyslíkových radikálů, anaerobové je však mají celkem pochopitelně slabé. Anaerobové samozřejmě nemohou používat kyslík jako terminální akceptor elektronů (my ano, prodýcháváme jej na vodu), čímž jsou ochuzeni o neefektivnější část energetického metabolismu. Z jedné molekuly glukózy jsou teoreticky schopni získat nanejvýš sedm molekul ATP (v praxi je to méně), což je ve srovnání s 38 (v praxi však nanejvýš 30) molekulami ATP v případě aerobů titěrné číslo. Mají proto různé adaptace, jak zrychlit svůj metabolismus, případně jak šetřit energií.

Prakticky u všech skupin anaerobů došlo k výrazné **transformaci mitochondrie**, což se projevilo změnou jejího vzhledu i metabolismu. Všechny známé mitochondrie jsou obaleny dvěma membránami¹⁶ a u aerobů má vnitřní membrána mnohem větší povrch než ta vnější, protože je bohatě zrasena a vytváří krysty. To je zásadní právě

¹⁶Je všeobecně známo, že předkové mitochondrií byly prokaryotické organismy ze skupiny Alphaproteobacteria. Jejich buňky, stejně jako buňky většiny ostatních bakterií, jsou obaleny dvěma membránami (ta vnitřní je cytoplazmatická membrána, ta vnější je součástí buněčné stěny). Obě membrány se v mitochondriích zachovaly. Neplatí tedy často tradovaná představa, že vnější membrána mitochondrií je eukaryotického původu.

z hlediska energetického metabolismu, protože na vnitřní mitochondriální membránu je vázaný dýchací řetězec – to je složitý systém bílkovinných komplexů a právě ta část energetického metabolismu aerobů, kde dochází k tvorbě ATP a k prodýchávání kyslíku. Dýchací řetězec je propojen s Krebsovým cyklem, který je také umístěn v mitochondrii, a tyto dva systémy dohromady tvoří známou buněčnou továrnu na ATP. Protože u anaerobů značná část dýchacího řetězce chybí (záleží na konkrétní evoluční linii), přestávají být kristy potřebné a jejich počet se snižuje, případně kristy zcela zmizí. Mitochondrie mnohých anaerobů je proto kulička bez viditelné vnitřní struktury. Je všeobecně známo, že mitochondrie mají svůj vlastní genom, který zdědily od bakteriálních předků. Tento obvykle velmi malý genom kóduje jednak některé části (podjednotky komplexů) dýchacího řetězce, a jednak některé bílkoviny a molekuly RNA důležité pro udržování sebe sama. Je tedy logické, že když není v mitochondrii přítomen dýchací řetězec, přestává být mitochondriální genom potřebný. Mnoho anaerobů má proto mitochondrie bez genomu.

Když anaerobové nemohou využívat dýchací řetězec, vyvstává otázka, jak si vlastně vyrábějí energii. Stejně jako aerobové využívají **glykolýzu**, která je ve své podstatě anaerobní (tj. nevyužívá kyslík) a probíhá v cytoplazmě. Tu mají často efektivnější než aerobové a někteří z ní mohou získat až pět molekul ATP na molekulu glukózy (aerobové dvě). Výsledný produkt glykolýzy, pyruvát (kyselina pyrohroznová), u aerobů vstupuje do mitochondrie a je dále metabolizován v Krebsově cyklu. „Správní“ anaerobové ovšem tuto cestu použít nemohou a záleží na schopnostech jejich mitochondrie (a případně přítomnosti symbiontů, viz dále), zda po glykolýze vytěží nějakou další energii. Někteří anaerobové, zejména ti parazitičtí – např. měňavka úplavičná (*Entamoeba histolytica*) a lamblie střevní (*Giardia intestinalis*) – mitochondrii vůbec nepoužívají pro energetický metabolismus a po glykolýze už z glukózy další energii nezískají (obdoba jejich metabolismu je mléčné kvašení ve svalcích nebo alkoholové kvašení v kvasinkách). Jejich mitochondrie, nazývané **mitosomy** (trochu nepříhodně, s mitózou nemají nic společného), bývají velmi malé a velmi redukováné. Mitosomy stále mají určité (např. biosyntetické) funkce, proto jsou obvykle alespoň v nějaké formě zachovány. Je známa pouze jediná skupina eukaryot, u které došlo k úplné ztrátě mitochondrii. Je jí řád Oxymonadida (patří do metamonád). Volně žijící a někteří parazitičtí anaerobové (z těch parazitických třeba bičenka poševní, *Trichomonas vaginalis*) jsou schopni dále metabolizovat pyruvát v mitochondrii za zisku dalších dvou molekul ATP z původní molekuly glukózy. Výslednými produkty tohoto metabolismu jsou organické kyseliny (typicky k. octová) a vodík. Jejich mitochondrie tedy produkují vodík, a jsou proto nazývané **hydrogenosomy**. Metabolismus hydrogenosomů není pro eukaryotické organismy samo sebou a anaerobové museli geny pro zúčastněné enzymy „ukrást“ od prokaryot nebo jiných anaerobních eukaryot.

Výše nastíněné typy metabolismu nejsou jedinými možnostmi eukaryotických anaerobů, jak si vyrobit energii. Někteří anaerobní eukaryoti „vynalezli“ (obvykle krádeží know-how) i jiné dráhy energetického metabolismu. Např. taková lamblie

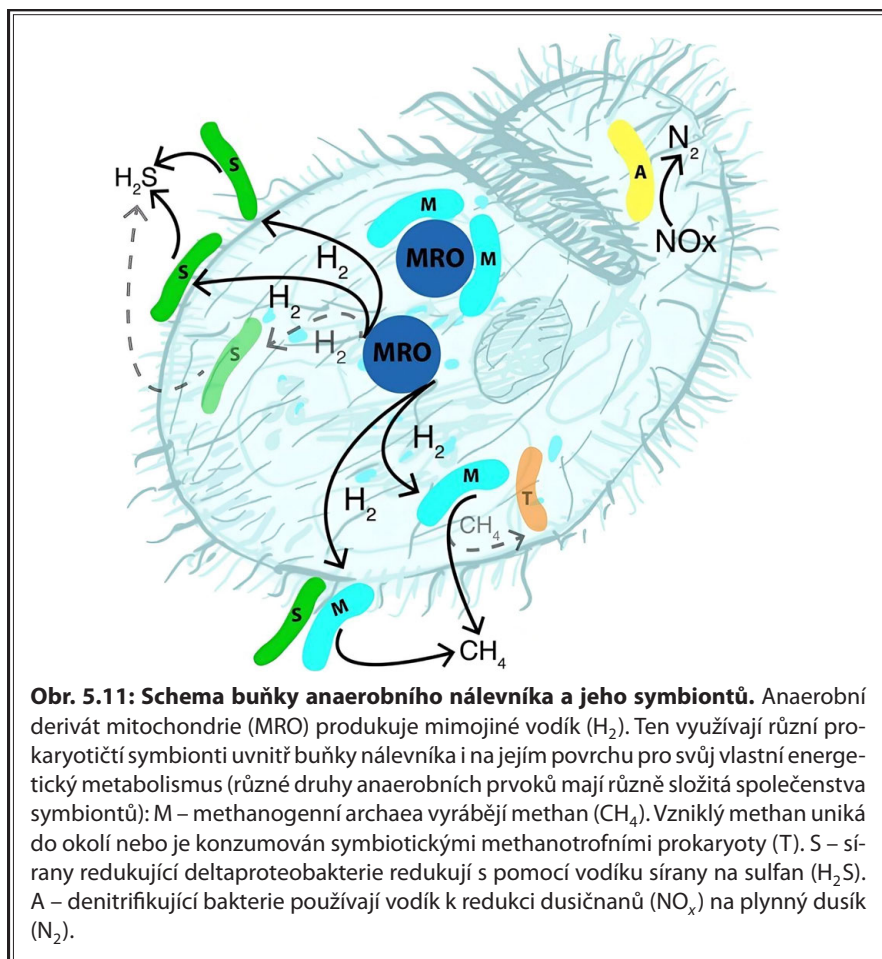
ve skutečnosti získává většinu energie metabolismem aminokyseliny argininu, což je proces zcela nezávislý na glykolýze. Za zmínku stojí i to, že dírkonošci a některé houby (ani jedno z toho však nejsou typičtí anaerobové) jsou schopni denitrifikace, což je typ anaerobního dýchání, kdy se místo kyslíku prodýchávaného na vodu prodýchávají dusičnany na plynný dusík. Protože je využívána obdoba dýchacího řetězce, produkuje tento proces velké množství ATP.

Zastavme se ještě u hydrogenosomů. Koncovými produkty jejich anaerobního metabolismu jsou ATP, oxid uhličitý, vodík a kyselina octová. Poslední dvě zmíněné látky jsou vlastně odpadní produkty a jejich případné hromadění v buňce zpomaluje nebo dokonce zastavuje metabolismus hydrogenosomu (a tedy i tvorbu ATP, o kterou jde). Nicméně právě k tomu u některých anaerobů, obzvlášť u těch s velkými buňkami, např. u anaerobních nálevníků, zjevně dochází. Aby se tyto organismy účinně zbavovaly zplodin metabolismu, vstoupily do symbiózy s různými anaerobními prokaryotickými organismy, pro které je vodík a případně i kyselina octová vítaný (a v přírodě jinak poměrně vzácný) zdroj pro jejich vlastní metabolismus. Takovéto symbiózy, kdy jeden organismus konzumuje produkt metabolismu jiného organismu, čímž urychluje či zefektivňuje i jeho metabolismus, se nazývají **syntrofie**. Do syntrofie s anaerobními eukaryoty vstupují různé skupiny prokaryot, nejčastěji jde o methanogenní archea, sírany redukující deltaproteobakterie a denitrifikující epsilonproteobakterie (velmi často ovšem netušíme, co jsou symbionti zač), viz **obr. 5.11**. Tito prokaryoti mohou být jak endo-, tak ektosymbionti a obvykle žijí nalepeni na hydrogenosomy hostitelské buňky. V případě ektosymbiontů se hydrogenosomy nastěhovaly těsně pod cytoplazmatickou membránu eukaryotického partnera. Syntrofické symbiózy anaerobů mají velký význam pro globální ekosystém, protože výsledným metabolickým produktem prokaryotických symbiontů je methan (velmi silný skleníkový plyn) nebo sulfan (prudký jed, jehož vinou vznikají v mělkých mořích zóny smrti), případně dochází k denitrifikaci, a tedy ochuzování prostředí o živiny (noční můra zemědělců, ochránci přírody ovšem vítaný jev).

Hyperhalofilní eukaryoti si co do extrémnosti nezádají s hyperhalofilními prokaryoty, najdeme je i v nasycených (případně přesycených) roztocích soli, které jsou přibližně desetkrát slanější než mořská voda. Taková prostředí se vyskytují např. ve vysychajících mořských lagunách nebo v hlubokomořských kapsách (slanější voda má i větší hustotu). Hypersalinní laguny mají často intenzivně růžovou barvu (**obr. 5.12**), která je dána masivní přítomností jednak prokaryotických halobakterií (navzdory jménu se jedná o archea), a jednak jednobuněčných řas z rodu *Dunaliella* (dunaliela), nejznámějších a zdaleka nejvíce studovaných eukaryotických halofilů. Rod *Dunaliella* patří mezi zelené řasy a je blíže příbuzný např. pláštěnce (*Chlamydomonas*) nebo válečovi (*Volvox*). Protože v mělkých hypersalinních lagunách je velká intenzita slunečního záření, chrání se dunaliela produkcí velkého množství karotenoidů, které jí dodávají ono růžové zbarvení. Právě díky produkci β -karotenu, významného antioxidantu a prekurzoru vitamínu A, je druh *Dunaliella salina* hojně pěstová-

ván a používán v biotechnologiích. Dunaliely jsou hlavní primární producenti v hypersalinních lagunách a produkují velké množství biomasy a kyslíku. Bylo dokonce zaznamenáno, že dunaliely rostoucí pod třicetimetrou vrstvou vysrážené soli vyprodukovaly tolik kyslíku, že se solná kůrka vybouřila místy až o patnáct centimetrů.

Dunaliela je extrémně slanému prostředí dobře přizpůsobena. Před vysokou osmolaritou okolí se chrání hromaděním glycerolu v cytoplazmě (viz kapitola o prokaryotech). Při změnách salinity okolí je dunaliela schopná během několika minut upravit i koncentraci glycerolu. Kromě toho má dunaliela i posílený transport draselných kationtů do buňky. Další problém pro život fotosyntetických organismů včetně dunaliely v hypersalinním (ale i mořském) prostředí představuje nízká rozpustnost oxidu uhličitého (CO_2) a jeho nedostupnost pro fotosyntézu. Většina rozpuštěného



Obr. 5.11: Schema buňky anaerobního nálevníka a jeho symbiontů. Anaerobní derivát mitochondrie (MRO) produkuje mimo jiné vodík (H_2). Ten využívají různí prokaryotičtí symbionti uvnitř buňky nálevníka i na jejím povrchu pro svůj vlastní energetický metabolismus (různé druhy anaerobních prvoků mají různě složitá společenstva symbiontů): M – methanogenní archaea vyrábějí methan (CH_4). Vzniklý methan uniká do okolí nebo je konzumován symbiotickými methanotrofními prokaryoty (T). S – sírany redukcující deltaproteobakterie redukcují s pomocí vodíku sírany na sulfan (H_2S). A – denitrifikující bakterie používají vodík k redukcí dusičnanů (NO_x) na plynný dusík (N_2).



Obr. 5.12: Slané jezero Hillier v Austrálii je růžové díky dunalielám. Je dlouhé asi 600 m.

anorganického uhlíku je zde totiž přítomna ve formě hydrogenuhličitanového aniontu (HCO_3^-), který proniká do buněk mnohem obtížněji než oxid uhličitý. Dunaliela se s tímto problémem vypořádala zvýšenou aktivitou karbonických anhydráz, tedy enzymů, které přeměňují HCO_3^- na CO_2 . Konečně, dunaliela nemá, na rozdíl od příbuzných řas, pevnou buněčnou stěnu. Pokud dojde k náhlému zvýšení vnější osmolarity, nemusí se dunaliela bát plazmolýzy, tedy stavu, kdy se v důsledku úniku vody z buňky začne odtrhávat protoplast od buněčné stěny.

V hypersalinních prostředích samozřejmě nechybí ani houby, bylo jich tu objeveno hned několik (a mnoho dalších jistě na své objevení čeká). Je známo i několik hyperhalofilních heterotrofních eukaryot žijících se bakteriemi. Jedná se např. o bičíkovce rodu *Pleurostomum* (Discoba: Heterolobosea) a *Halocafeteria* (Sar: Stramenopiles; halofilii má už v názvu). Poslední dobou se ukazuje, že diverzita eukaryot v hypersalinních prostředích je výrazně větší, než se donedávna soudilo.

Ani **acidofilní** eukaryoti si příliš nezadají s acidofilními prokaryoty. V prostředích s pH okolo nuly, která se vyskytují např. v sírných pramenech a ve výtocích z dolů, běžně žije několik řas a hub. Vyskytuje se zde i jedna z dunaliel, druh *D. acidophila*. Nejlépe prozkoumanými eukaryotickými acidofily jsou jednobuněčné ruduchy z řádu Cyanidiales (cyanidiální řasy, např. rody *Cyanidium* a *Galdieria*). Je to starobylá skupina žijící v podmínkách velmi blízkých limitu života již nejméně miliardu let. Tyto řasy jsou skuteční polyextremofilové – kromě extrémně nízkého pH si libují v teplotách přes 55 °C (to je na eukaryotické organismy hodně), snesou vysoké koncentrace těžkých kovů a arzenu, které v prostředích s nízkým pH obvykle jsou (pocho-pitelné jsou i halofilní), nevdají jim ani extrémně vysoká koncentrace rozpuštěného CO_2 , která je pro jiné řasy smrtící. Některé tyto řasy jsou schopné žít heterotrofně a jako zdroj uhlíku jsou schopny využít desítky sloučenin, čímž se vlastně podobají

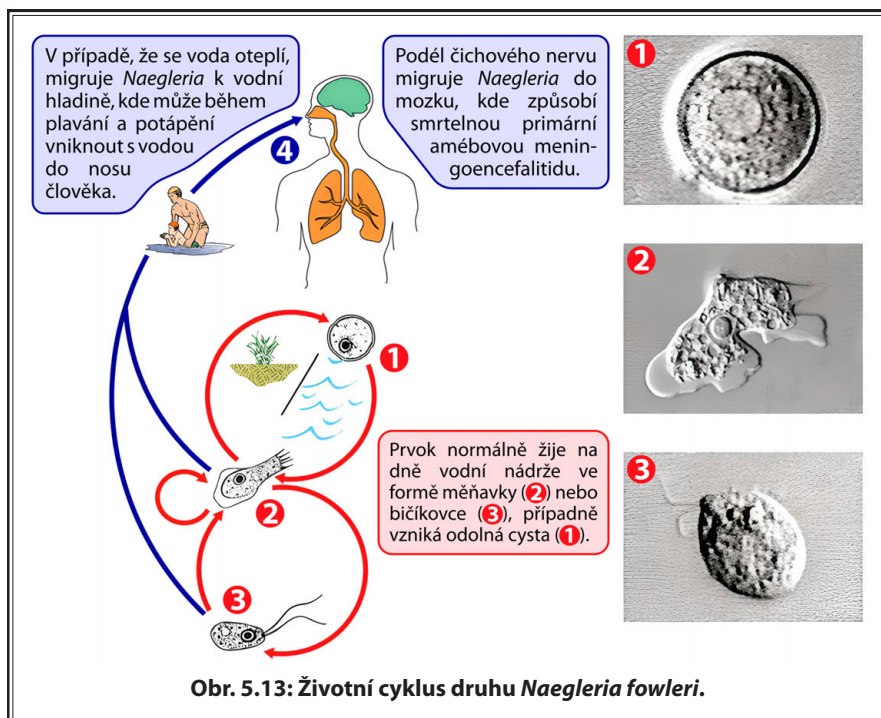
houbám a bakteriím. K takovému životu mají řadu přizpůsobení, hodně potřebných genů získaly od prokaryot. Cyanidiální řasy nemají kyslejší cytoplazmu než „normální“ řasy (např. pH cytoplazmy druhu *Cyanidium caldarium* je přibližně 6,5), protože jejich cytoplazmatická membrána je méně propustná pro protony než membrána jiných řas, navíc vynakládají energii na pumpování protonů ven z buňky. Cyanidiální a některé další řasy jsou zásadní pro ekosystémy horkých sírných pramenů, protože jsou to jediné organismy s oxýgenní fotosyntézou, které zde žijí – dosud nebyly nalezeny sinice, které by takto extrémní podmínky přežily. Řasy jsou zde proto významní primární producenti. Diverzita eukaryot v prostředích s pH okolo nuly je pravděpodobně poměrně malá. Podíváme-li se však do prostředí s jen trochu vyššími hodnotami (mezi 1 a 3, to je pořád ještě dost málo), diverzita eukaryot rychle vzrůstá a jsou zde běžní i heterotrofové živíci se prokaryoty. Jedním z nich je druh *Tetramitus thermacidophilus* (Discoba: Heterolobosea), který žije v pH 1,2–5, s optimem v pH 3. Překvapivě acidotolerantní je i běžná houba *Penicillium glabrum*, která způsobuje škody při výrobě kyselých nápojů, ale dokáže růst i ve zředěném roztoku kyseliny sírové o pH nižším než 1.

O **alkalifilních** eukaryotech se toho mnoho neví a ani není známo limitně vysoké pH, při kterém ještě přežívají eukaryotické organismy. Nicméně v jezerech s pH vyšším než 11 existují bohatá eukaryotická společenstva skládající se ze stovek druhů.

Jak již bylo napsáno výše, eukaryoti nejsou právě přeborníci v životu ve **vysokých teplotách**. Zdá se, že při teplotách nad 65 °C přestává být eukaryotický život možný. To se sice může zdát směšné v porovnání s více než 120 °C, ve kterých ještě mohou existovat některé prokaryotické organismy (z pohledu bakteriologů tedy termofilní eukaryoti vlastně téměř neexistují), je však důležité si uvědomit, že už život nad 50 °C vyžaduje specifické adaptace a že ani prokaryotické organismy žijící při těchto teplotách rozhodně nejsou úplně obyčejné. Rezistence vůči vysoké teplotě je u termofilních eukaryot zajištěna mechanismy, které známe z prokaryot – jejich enzymy a DNA (a u řas i fotosystémy) jsou termorezistentní díky mírně odlišnému chemickému složení. Jednu zásadní věc si každý hned neuvědomí. Totiž to, že můžeme být rádi, že většina potenciálně nebezpečných mikroorganismů nepřežije teplotu lidského těla. To neplatí např. pro prvoky druhu *Naegleria fowleri* (Discoba: Heterolobosea), kteří žijí v oteplených vodách a přežijí i teplotu 45 °C (člověk se jich tedy nezbaví ani nejin-tenzivnější horečkou) a kteří, pokud se jim podaří vniknout do lidského organismu, jej velmi rychle zničí (jedná se o známé „brain-eating amoebae“¹⁷).

Většina známých termofilních eukaryot žije v horkých pramenech, kde se často musí potýkat i s dalšími nepříznivými podmínkami, jako jsou vysoké koncentrace solí a těžkých kovů. Někteří takoví eukaryoti již byli zmíněni výše, konkrétně řasy z řádu Cyanidiales nebo druh *Tetramitus thermacidophilus* s teplotními maximy přibližně

¹⁷o historii objevu nemoci způsobené naeglerií viz <https://www.nationalgeographic.com/science/article/130731-deadly-brain-eating-amoebas-parasites-meningitis-naegleria-fowleri-epidemiology>



55 °C. Eukaryotickými rekordmany jsou některé houby, které přežijí právě teploty o něco vyšší než 60 °C. Velmi zajímavou termofilní houbou je druh *Curvularia protuberata* (Ascomycota: Pleosporales). Tato houba žije v Severní Americe v mykorrhizní symbióze s trávou *Dichantheium lanuginosum*. Tato tráva roste okolo geotermálních pramenů, kde teplota půdy dosahuje až 55 °C a má velmi nízké pH. Kořeny trávy tuto teplotu přežijí pouze v případě, když je přítomna houba *Curvularia* (pokud se tráva a houba pěstují odděleně, přežijí pouze do teploty 38 °C). Navíc, aby houba mohla ochránit kořeny před teplotním stresem, musí být infikována určitým virem (*Curvularia thermal tolerance virus*).

Opakem termofilů jsou **psychrofilové**, organismy žijící v nízkých teplotách. U eukaryot se za psychrofilny obecně považují organismy, pro něž je teplotní optimum nižší než 15 °C a které v aktivním stádiu nepřežijí teplotu 20 °C. Někteří eukaryoti však nepřežijí ani teplotu 10 °C. Nejznámějšími eukaryotickými psychrofilny jsou sněžné řasy, původci zeleného či červeného sněhu. Nejznámější sněžové řasy patří do rodu *Chlamydomonas* (pláštěnka), ostatně sněh v názvu má např. druh *Chlamydomonas nivalis* s teplotním optimem 5 °C; teplotní optimum pro druh *C. pichinchae* je pouhý 1 °C. Aktivní stádia sněžných řas žijí v horních vrstvách natátého sněhu a když sněh zmrzne, řasy rychle vytvoří klidová stádia. Zmrznutí vody ve svém okolí ovšem umí řada organismů zbrzdit pomocí specifických proteinů, které kontrolují tvar ledo-

vých krystalů a rychlost jejich růstu, nebo snižují teplotu tání vody. Jedním ze zásadních problémů sněžných řas je vysoká intenzita slunečního záření, která poškozují fotosystémy. Sněžné řasy se proti slunečnímu záření brání hromaděním karotenoidů v buňkách.

5.3 Astrobiologie

Jsmo ve vesmíru sami? Vzniká život za vhodných podmínek běžně, nebo jde o velkou vzácnost? Jak by mohly vypadat organismy na jiných planetách? A jaký nás živáčky nakonec čeká osud? Všechny tyto otázky, které trápí lidstvo od chvíle, kdy pohlédlo ke hvězdám, dnes studuje věda zvaná **astrobiologie** (někdy také exobiologie).

Kořeny tohoto vědního oboru sahají daleko do minulosti. Už starořecký filosof Anaxagoras tvrdil, že kosmos může být plný obydlených světů. Později se stejným úvahám věnoval italský mnich a filosof Giordano Bruno – kontroverzní renesanční myslitel, který za svá tvrzení mířící proti katolické doktríně skončil na hranici. Pevnější půdu pod nohama získaly představy o životě mimo Zemi v posledních třech staletích. Pro ilustraci můžeme uvést příběh Giovanniho Schiaparelliho, italského astronoma, který v 19. století pozoroval na Marsu pověstné „kanály“. Tento objev záhy odstartoval spekulace, zda na rudé planetě kdysi nežila, nebo snad pořád nežije vyspělá civilizace. Záhy se vyrojily vážné i nevázně pojaté příběhy o obyvatelích Měsíce, Venuše i vzdálenějších těles. Chudák Schiaparelli přitom nikdy nenaznačoval jejich umělý původ, který vznikl až chybným překladem italského slova *canali* (tedy přirozeně vzniklé průlivy či koryta). Aby toho nebylo málo, novější pozorování přítomnost těchto útvarů vyvrátila úplně – šlo o pouhý optický klam. Celá aféra je nicméně pěkným dokladem očekávání, která měli ohledně života ve vesmíru lidé před stem až dvěma sty lety. Tedy že je běžný, rozvinutý a můžeme na něj narazit už v nejbližším sousedství.

Ránu této představě daly objevy 20. století. Stále dokonalejší teleskopy ukazovaly, že Měsíc je pustinou bez stopy atmosféry, Mars mrazivou pouští a Venuše horkým peklem. To jen potvrdily dálkově řízené sondy, které po polovině století na tato tělesa vyslal Sovětský svaz a Spojené státy americké. Možná, že je Země zcela unikátní, uvažovali badatelé, a život nikde jinde od počátku neměl šanci. Právě toto dno očekávání ohledně života ve vesmíru se ale zároveň stalo odrazovým můstkem pro moderní astrobiologická bádání.

Ve stejnou dobu totiž biologové u barevných jezírek v Yellowstoneském národním parku, poblíž hlubokomořských vývěrů horkých vod i hluboko v Arktidě a Antarktidě začali objevovat mimořádně odolné či přímo extrémní vyhledávací organismy. Tito extrémofilové, nejčastěji bakterie a zástupci podobně jednoduché, ale samostatné linie života zvané Archea, by s přehledem mohli přežít na některých místech Venuše nebo Marsu. Stále nové generace průzkumných sond také ukázaly, že rudá planeta měla před miliardami let hustou atmosféru i oceány. Obdobná zařízení namířená k vnějším planetám Sluneční soustavy zase objevila, že jejich měsíce nejsou pouhou obdobou naší Luny, ale jedinečnými tělesy, z nichž mnohé pod ledovým povrchem

nesou oceány tekuté vody. Zkrátka, s životem mimo Zemi to nakonec nemusí být tak bledé, jak se ještě před nedávnem zdálo.

Z předcházejících řádků je zřejmé, že astrobiologie představuje silně mezioborové pole výzkumu. Na jednu stranu využívá přístupy a techniky fyzikálních oborů v čele s astronomií. Svě má ale k astrobiologickému bádání co říct také kosmologie pojednávající o podstatě a vývoji celého vesmíru, praktická kosmonautika nebo geologie. Na druhou stranu musíme zmínit protobiologii, tedy vědu o vzniku života, biochemii, molekulární biologii, mikrobiologii a teoretickou i evoluční biologii. A nakonec, pokud vezmeme v potaz, že mezi astrobiologické otázky patří také pátrání po inteligentním životě mimo Zemi, musíme započítat rovněž takové disciplíny jako je lingvistika nebo sociologie.

Hlavním problémem astrobiologie zůstává, že musí vycházet z jediného příkladu života, který známe – toho pozemského, a také jedině planety i planetárního systému, který tento život hostí – Země a Sluneční soustavy. Nemůžeme si tudíž být jistí, jestli jsme v rámci naší galaxie průměrní, nebo zcela výjimeční. S tímto problémem souvisí i další nesnáze. Co vlastně pod nálepkou života hledat? Co kdyby, řekněme, marsovské organismy používaly místo DNA krystal jílu? Nebo kdyby žily extrémně pomalým tempem dlouhá tisíciletí, takže bychom je neodlišili od kamenů? Mysl musíme držet pořád otevřenou. Všeobecně přijímaná definice života bohužel neexistuje, a to ani pro organismy z naší planety. Některé přístupy zdůrazňují společné chemické stavební kameny, další výměnu látek a energie s okolím, a ještě jiné schopnost se množit a podléhat evoluci. V praxi se proto musíme uchýlit k nějaké z čistě účelových definic života. Například americká NASA definuje život jako *samoudržující se chemický systém schopný darwinovské evoluce*.

Když už víme, co hledáme, můžeme se začít poohlížet po tom, jak to najít. Relativně nejsnadnější metodou je dálkové pozorování nějaké planety. Pokud by kupříkladu na Marsu bujely lesy, tak bychom mohli pozorovat sezónní změny tohoto porostu podobně jako na Zemi. Pokud by se zde rozkládaly „jen“ rozlehlé porosty řas nebo lišejníků, pořád bychom mohli z odraženého světla spektroskopickými metodami vyčíst, jaké látky zde převládají – například molekula zeleného barviva rostlin chlorofylu. Podobné pokusy v minulosti proběhly, jednou dokonce badatelé objevili chlorofylu na Marsu ohlásili. Šlo ale o pouhou chybu měření. V dnešní době mají pokusy o dálkovou detekci života spíše charakter pátrání po odpadních produktech látkové výměny organismů, které se v daném prostředí rychle rozpadají, takže by musely být neustále doplňovány. V roce 2020 kupříkladu mezinárodní tým astronomů ohlásil objev fosfanu v atmosféře Venuše. Tento plyn na Zemi produkují takřka výhradně mikroorganismy. Podobné organismy by hypoteticky mohly žít uvnitř kapiček tekuté vody v určitých vrstvách hustých Venušinyh oblaků. Objev byl sice v poslední době zpochybněn, dokud ale na Venuši nepošleme atmosférickou sondu, přítomnost oblačné biosféry daleko od pekelných teplot na povrchu i mrazivého vzduchoprázdna s jistotou vyvrátit nemůžeme.

To nás přivádí k přímočařejšímu, ale také technicky daleko náročnějšímu a dražšímu způsobu, jak ověřit hypotézu o přítomnosti života. Můžeme na dané těleso vyslat misi s lidskou posádkou, nebo alespoň dálkově řízenou sondu. První se zatím lidstvu povedlo jen v případě Měsíce, dálkově řízenými sondami se ale Sluneční soustava jen hemží. Z astrobiologicky zajímavých cílů je středem pozornosti hlavně Mars, na jehož povrchu jsou jen dnes aktivní americké sondy *Curiosity*, *InSight* a *Perseverance*, stejně jako čínský *Zhurong*. V minulosti se na rudé planetě podařilo přistát i sovětům. Za normálních okolností by potom byla těsně před vypuštěním velká evropsko-ruská mise *ExoMars* s roverem pojmenovaným *Rosalind Franklinová*. Kvůli ruskému útoku na Ukrajinu však Evropská kosmická agentura ukončila spolupráci s tou ruskou a budoucnost celého projektu zůstává nejistá. Většina marsovských sond nepátrá po životě přímo. Vysvětlení můžeme nalézt v 70. letech, kdy na Mars zamířily dvě americké sondy *Viking* specificky zaměřené na hledání živých organismů. Dva ze tří experimentů, které měly provádět, však dopadly neprůkazně, a to hlavně z toho důvodu, že jsme o Marsu tou dobou věděli příliš málo. Ne že by nám *Vikingy* nesdělily o Marsu spoustu zajímavých poznatků, užitečnější se ale přeci jen jeví sondy, které mají všeobecnější zaměření a mapují třeba i chemické složení hornin, podloží Marsu, přítomnost či nepřítomnost ledu, marsovskou atmosféru a řadu dalších věcí. Když při tom narazí na známky života, bude to jen vítaný bonus.

Díky těmto sondám například víme, že se Mars po větší část prvních dvou miliard let své existence dost podobal Zemi. Mohli jsme zde nalézt jezera, oceány a řeky, relativně hustou atmosféru i velkou sopečnou aktivitu. V závěru tohoto období však začal vysychat, což se spolu s klesajícími teplotami a ubývajícím atmosférou projevilo tím, že většina vody zamrzla pod povrchem. I dnes se ale můžeme na některých místech rudé planety setkat s periodickými potůčky tekuté vody. Stejně tak se mohou nacházet kapsy tekuté vody pod povrchem. Pokud tedy kdysi na Marsu existoval život, mohl v těchto místech teoreticky přežít. Jen to s největší pravděpodobností nebudou inteligentní marťané nebo místní obdoby ledních medvědů, ale jednobuněčné organismy schopné v odolných stádiích přežít i dlouhá nepříznivá období. Možná se je (respektive jejich pozůstatky) navíc již podařilo objevit. Některé meteority marsovského původu totiž obsahují nápadné množství uhlíku včetně organických sloučenin, a dokonce drobné útvary, které by mohly představovat zkamenělé mikroby.

Možná ještě zajímavější prostředí, které by hypoteticky mohlo hostit život, se rýsuje pod povrchem některých měsíců velkých planet Sluneční soustavy. Nejznámější z nich je patrně Jupiterův měsíc Europa, v posledních letech se ale zaslouženého zájmu dostává také Saturnově měsíci Enceladu. Měření magnetického pole prolétajícími sondami potvrdilo, že se pod ledovou krustou na povrchu těchto objektů nachází oceány tekuté vody. Existence těchto vodních těles je možná zejména díky slapovým jevům, gargantuovské době pozemského přílivu a odlivu, kterými na své měsíce působí obří planety a zahřívají tak jejich nitra. Zatím máme jen velmi vágní

tušení, jaké je chemické složení těchto *endohydrosfér*, stejně jako zda se zde nacházejí nějaké vydatné zdroje živin a energie. Ze všech známých míst mimo Zemi by se ale patrně jen na těchto místech mohly vyskytovat i složitější ekosystémy s většími a komplexnějšími organismy. Provrtat se kilometry ledu miliony kilometrů od Země je ale naneštěstí nad naše síly. Proto se tak slibně jeví Enceladus, který do vesmírného prostoru prostřednictvím gejzírů chrlí obsah svého vnitřního oceánu. Stačilo by proletět a materiál nasbírat ...

Testování astrobiologických hypotéz ale může probíhat i docela jinak. Důležitou otázkou například zůstává, kde leží fyzikální a chemické hranice pro existenci života. Pozemský život využívající uhlíkaté sloučeniny a vodu, s buňkami založenými na souhře nukleových kyselin a proteinů, přitom vykazuje opravdu tuhý kořínek. Některé bakterie a Archea dokáží fungovat i za teplot okolo 130 °C či mnoho desítek stupňů pod bodem mrazu, v extrémně slaných, toxických, kyselých, zásaditých i radiací zamořených prostředích. S prosperujícími organismy se tak můžeme setkat kilometry pod zemí, v podledovcových jezerech, u podmořských vývěrů horkých vod nebo v jádrech nukleárních reaktorů. Pro zástupce, kteří podobná prostředí přímo vyhledávají, se vžil termín *extrémofilové* (jak jsme si již řekli v předchozí kapitole). Vlastně se zdá, že na Zemi existuje pouze velmi málo prostředí zcela prostých jakýchkoli forem života. Podle mikrobiologických výzkumů se kromě očividných kandidátů, jako jsou třeba proudy čerstvě vyvěrelé lávy, jedná pouze o nejsušší partie antarktických pohoří a určité části sopečné oblasti Dallol na severu Etiopie, které kombinují nízké pH s vysokým obsahem solí a vysokými teplotami.

Právě jednobuněčným extrémofilům by se mohl podobat mimozemský život v naší Sluneční soustavě. I na Zemi koneckonců jednoduché mikrobiální organismy vznikly velmi brzo, snad už 500–600 milionů let po jejím zformování. Složitých mnohobuněčných forem dosáhly až o více než tři miliardy let později. Nezdá se přitom, že by vznik složitějších organismů vyplýval z nějaké zákonitosti. Někteří badatelé proto argumentují, že se ve vesmíru nejspíše setkáme jen s mikroby. Pro vznik složitějších forem života je třeba splnit až moc konkrétních podmínek, a ani tak není zaručený. Pokud by k němu přeci jen došlo, výsledek evolučního procesu by navíc mohl vypadat úplně jinak než na Zemi. Jejich názorové odpůrci naopak tvrdí, že život má tendenci nezávisle se vyvíjet podobným směrem – k evoluční konvergenci. Začalo to už uhlíkatými sloučeninami, kterým se podle těchto vědců jakožto základním stavebním kamenům života nic nevyrovná, a pokračovalo i nadále. Nejlepšími loveckými nástroji jsou ostré zuby a drápy, nejlepší obranou pevné schránky a ostny. Obojí se v evoluci vyvinulo mnohokrát nezávisle na sobě. Stejně tak mozky, oči a další smyslové orgány. Výmluvným a velmi konkrétním příkladem evoluční konvergence jsou podobnosti mezi některými druhy australských vačnatců a placentálními savci ve zbytku světa – například vlky a vakovlky. Ti nejextrémnější zastánci konvergence, jako například Simon Conway Morris, dokonce tvrdí, že je nevyhnutelný i vznik inteligentních bytostí podobných člověku.

To nás přivádí k poslední a možná i nejdůležitější otázce, kterou se zabývá astrobiologie. Vyskytují se ve vesmíru také jiné inteligentní bytosti, se kterými bychom mohli navázat kontakt? Díky průlomovým objevům z posledních desetiletí dnes víme, že velkou část hvězd v naší galaxii obíhají planety. Mnoho z těchto *exoplanet* se přitom podobá Zemi a nachází se v takzvané obyvatelné zóně, ideální vzdálenosti od hvězdy zaručující přítomnost tekuté vody. Nejpřirozenější možností, jak ověřit, zda se na těchto planetách nenachází technická civilizace, je naslouchat. Konkrétně namířit na vytipované cíle své radioteleskopy a zjistit, jestli se od nich směrem k nám nelíne radiový signál – ať už zpráva přímo určená ostatním obyvatelům galaxie, nebo šum radiového a televizního vysílání. Právě k tomuto účelu vznikla mezinárodní iniciativa SETI. Ani za desítky let pátrání jsme však na žádný průkazný mimozemský signál nenarazili.

Spolu s italsko-americkým fyzikem Enricem Fermim se proto musíme ptát – kde tedy všichni jsou? Jednou z možností zůstává, že k přenosu signálu hypotetičtí mimozemšťané využívají jiného fyzikálního principu. Jak je ale možné, že jsme i přes veškerou pozornost nenarazili na žádné vesmírné smetí, koráby či sondy, případně obří konstrukce kolem cizích hvězd nebo jiné stopy jejich přítomnosti? Možná mimozemské civilizace prostě neexistují. Alternativně můžeme uvažovat o tom, že je jich příliš málo a jsou od nás moc daleko. Další výzkumníci prosazují myšlenku, že nás pozorují, ale nezasahují, jako bychom byli v nějaké rezervaci, nebo že se před sebou vesmírné civilizace schovávají ve strachu ze vzájemného zničení. Poslední, ale možná velmi pravděpodobné vysvětlení je ale možná to nejvarovnější. Valná většina civilizací se totiž může zničit sama, jakmile se naučí vyrábět zbraně hromadného ničení. Astrobiologie tak přináší důležitý vzkaz pro celou naši společnost – totiž, že se nacházíme v kritickém období vlastní historie, a pokud se rozhodneme správně, galaktická budoucnost může být naše.

6. JAK SE S EXTRÉMY PROSTŘEDÍ VYROVNÁVÁ LIDSKÉ TĚLO

6.1 Působení extrémních teplot na člověka

Regulace tělesné teploty

Za normální tělesnou teplotu člověka je považováno 37 °C. Jedná se o tzv. teplotu jádra; hodnota, kterou naměříme teploměrem v podpaží, je tedy o něco nižší. Teplota se v organismu vytváří při procesech podílejících se na bazálním metabolismu a při procesech vyžadujících energii (například při zpracovávání potravy či svalové práci). Teplota naopak organismus ztrácí vyzařováním nebo vedením do okolí, či vypařováním vody.

Zvýšení teploty tělesného jádra nad 38 °C nazýváme horečkou. Toto zvýšení je dáno působením termoregulačních látek na hypotalamus (část mozku). Nejčastěji se tak děje při probíhající zánětu, kdy je horečka součástí akutní fáze boje organismu s infekcí. Látky vyvolávající horečku (tzv. pyrogeny) jsou schopny působením na hypotalamus přenastavit původní hodnotu 37 °C na teplotu vyšší. Termoregulační mechanismy se tedy snaží docílit zvýšené teploty, kterou v tu chvíli díky nastavení řídicího centra vnímají jako tu správnou.

Aby tento popis nepůsobil tak teoreticky, vzpomeňte si na své pocity při začátku horečky: výdej tepla je omezen snížením prokrvení kůže (která odvádí teplo), což vyvolá pocit chladu. Dále se aktivně zvýší produkce tepla pomocí třesu, což pocítujeme jako zimnici. Tento stav trvá, dokud aktuální teplota těla nedosáhne přenastavené zvýšené hodnoty. Při poklesu horečky žádaná teplota klesá, což opět způsobuje nerovnováhu mezi „požadovanou“ a „aktuálně nastavenou“ teplotou. Tento opačný problém vede k zvýšenému prokrvení kůže a tedy pocitu horka a zvýšenému pocení.

Některé pyrogeny jsou součástí bakteriální buňky – zejména účinné jsou lipopolysacharidové komplexy gramnegativních bakterií. Bakterie jsou fagocytovány makrofágy, které poté uvolňují množství cytokinů působících také jako pyrogeny (patří mezi ně například interleukin 1 alfa, 1 beta, 6, 8, 11, interferon gama, TNF alfa a beta a mnohé další). Cytokiny jsou molekuly, které jsou v těle vylučovány různými buňkami a mají vliv na široké spektrum dějů v organismu včetně regulace zánětlivé reakce. Cytokiny pomocí druhých posílů, typicky prostaglandinu E2 vznikajícího z kyseliny arachidonové po impulzu pyrogeny, pak vyvolají v hypotalamu horečnatou reakci. Horečka zvyšuje tepovou frekvenci a celkově zvyšuje metabolický obrát. Léky snižující horečku blokují enzym jménem cyklooxygenáza produkující prostaglandiny (tedy druhé posly) z kyseliny arachidonové. To je principem fungování ibuprofenu, paracetamolu a dalších léků proti horečce.

Přehřátí (úpal)

Na rozdíl od výše popsané horečky, která vzniká jako reakce těla, je přehřátí způsobeno přímým vlivem tepla z vnějšího prostředí, případně nadměrnou tvorbou tepla

například při vysoké tělesné námaze. Nejúčinnějším mechanismem obrany proti přehřátí je pocení, kterým se ztrácí z těla až 80 % tepla během intenzivního fyzického zatížení. Je to jediný způsob výdeje tepla v případě, že teplota okolí převyšuje teplotu těla. Tento způsob výdeje tepla je ale závislý na okolní vlhkosti – čím vyšší vlhkost okolí, tím se stává pocení méně účinným. Proto vlhké teplo obecně člověk snáší mnohem hůře než suché.

Přehřátí vznikne v okamžiku, kdy jsou ochlazovací mechanismy organismu přetížené, například důsledkem nedostatku přísunu tekutin, případně při vysoké vlhkosti okolního vzduchu, která neumožňuje účinné ochlazování odpařováním potu. Teplota tělesného jádra má v tomto případě nezměněnou nastavenou hodnotu na 37 °C, kterou ale tělo není schopno udržet. Fyziologickou reakcí na teplo je rozšíření cév v kůži, což má vést k ochlazení krve okolním prostředím. Tato reakce také vede k redistribuci celkového objemu krve. Sníží se efektivní objem krve (tedy jinými slovy neadekvátně se sníží náplň cévního řečiště). Tento nepříznivý jev se ještě akcentuje intenzivním pocením. Zároveň se sníží srdeční výdej a může dojít k slabosti až mdlobám vlivem nedostatečného prokrvení mozku. K částečné kompenzaci může pomoci doplnění tekutin. Kauzálním řešením (tedy řešením původní příčiny problému) je adekvátní ochlazení organismu. Pokud k němu nedojde a teplota jádra nadále stoupá, dochází k selhání termoregulačních center v mezimozku, ustává pocení a tento stav může vést až k otoku mozku, zmatenosti a ztrátě vědomí s poškozením centrálního nervového systému. Čím je větší poměr povrchu těla k jeho objemu, respektive hmotnosti, tím je člověk zranitelnější, tímto stavem jsou tedy ohroženější děti (o poměru povrchu a objemu jsme již hovořili v kap. 3). Naproti tomu úžeh vzniká spíše než působením tepla jakéhokoliv původu přímým svitem slunečního záření na hlavu a krk. Dochází tak ke strmému vzestupu teploty v termoregulačních centrech. Příznaky jsou do značné míry podobné s úpalem. Úžeh může vést k překrvení mozkových obalů i otoku mozku a v krajních případech i ke smrti.

Kontakt s horkým předmětem nebo tepelné záření může vést k poškození kůže popáleninami. Poškozením kůže UV zářením a jeho potenciálními následky se blíže zabývá **brožura 51. ročníku BiO Budiž světlo!**

Podchlazení

Při působení chladu, tedy nízkých teplot, na organismus, se regulační mechanismy snaží udržet stálou teplotu jádra. Zvyšuje se produkce tepla například svalovým třesením či pohyby svalů, u některých organismů – například hibernujících savců, u lidí nejvíce u novorozenců – také zapojením tzv. hnědého tuku. Podchlazení se obvykle bráníme zamezením působení chladu na naše tělo (změna prostředí, dostatečný počet vrstev oblečení). Pokud se tak z nějakého důvodu nestane a působení nízkých teplot pokračuje, dochází k podchlazení. Horší termoregulaci mají pochopitelně malé děti (zejména kojenci), starší lidé, či lidé s minimální izolační vrstvou tuku (v tomto případě bílého). Zajímavé je, že statný zdravý dospělý je schopen svou teplotu jádra pomocí klidové produkce tepla udržovat konstantní až do teploty okolí asi 27 °C,

novorozenec je ohrožen podchlazením už při okolní teplotě vzduchu pod 34 °C. Podchlazení se dělí do 3 stádií – mírné, střední a těžké. Při mírném podchlazení se teplota jádra pohybuje okolo 32–35 °C. Hypotalamus obdrží impulzy z centrálních a periferních tepelných receptorů a stimuluje produkci tepla pomocí svalového třesu, který je v této fázi maximální. Hypotalamus také zprostředkovává adekvátní odpovědí zvýšením produkce hormonů štítné žlázy a nadledvinek. Dále je aktivován autonomní nervový systém (v tomto případě sympatikus), který způsobí stažení cév v kůži, čímž sníží prokrvení periferních tkání, a tak se minimalizuje únik tepla z organismu. Nejprve díky svalovému třesu dojde k produkci tepla a zvýšení metabolismu, jsou mobilizovány všechny zdroje glukózy a zvyšuje se výrazně spotřeba kyslíku. Při dalším snížení teploty pod 32 °C ale ochlazení již snižuje rychlost metabolismu v tkáních, zdroje glukózy docházejí, zpomaluje se tepová frekvence, člověk je zmatený a může upadat do bezvědomí. Při poklesu teploty jádra pod 28 °C dochází k poruchám srdečního rytmu až k srdeční zástavě. Čím nižší je ovšem teplota těla při výpadku prokrvení mozku, tím déle mozková tkáň toleruje zástavu krevního oběhu a tedy nedostatek kyslíku a živin, jelikož její metabolické nároky se výrazně snižují. Proto jsou často oběti podchlazení „zázračně“ zachráněny i po určité době bez funkčního krevního oběhu. Této vlastnosti mozkové tkáně a tkání obecně se také využívá v lékařství například při operacích na otevřeném srdci, kdy se na chvíli zastaví krevní oběh a pacient se výrazně ochladí, aby se minimalizovaly následky této zástavy.

Z výše uvedeného textu vyplývá, že při nízkých teplotách okolí se tělo chrání před nadměrnou ztrátou tepla omezením prokrvení kůže a končetin. Přestože se čas od času oběh v těchto částech obnoví, může dojít k omrzlinám. Ty se nejčastěji objevují na koncových částech těla, například prstech, uších či nose, které mají tendenci rychleji prochládnout.

6.2 Nedostatek kyslíku (hypoxie)

Kyslík je pro náš organismus nezbytný, bez něj by se v buňkách netvořil dostatek energie ve formě ATP a nebylo by tím pádem možné uskutečnit ani další důležité procesy. V klidových podmínkách spotřebuje lidské tělo kolem 250 ml kyslíku za minutu a nedokáže si tvořit velké zásoby – ty představuje pouze kyslík aktuálně vázaný na hemoglobin v krvi, kyslík vdechnutý v plicích sklípčích a minimální zásoby kyslíku jsou navázané na myoglobin ve svalech. Z toho vyplývá, že je pro nás doslova životně nutná prakticky nepřetržitá dodávka kyslíku. V případě přerušení dodávky velmi rychle dochází ke smrti buněk a posléze, pochopitelně, i celého organismu. Na nedostatek kyslíku jsou velmi citlivé nervové buňky a při přerušení cirkulace krve do mozku dochází ke ztrátě vědomí obvykle do 10 sekund.

Na hospodaření s kyslíkem se podílí plíce, srdce, cévy a červené krvinky. Omezení sycení tkání kyslíkem nazývané hypoxie může nastat z mnoha příčin. Představíme-li si proces vedoucí k oxyliční jednotlivých buněk těla, zjistíme, kde všude může nastat problém. Zkusíme si nyní tento proces popsat. Pokud je ve vdechovaném vzduchu nižší obsah kyslíku, tělo se to může snažit v akutní fázi korigovat zrychleným

dýcháním, případně vyšší tepovou frekvencí; evolučně (a taktéž u člověka za embryonálního života, kde není kyslíku nazbyt) pak přichází v úvahu použití jiného typu hemoglobinu, který kyslík ochotněji a pevněji váže (v průběhu našeho prenatálního života je u plodu přítomen hemoglobin nazývaný fetální). Problém může být dále v dýchací soustavě. Když z nějakého důvodu dojde ke snížení dechové aktivity (při slabosti dýchacích svalů nebo při přerušení nebo omezení proudění vzduchu dýchacími cestami například při zaskočení sousta), snižuje se dodávka kyslíku do plicních sklípků. U nich můžeme narazit na další problém. Pokud jsou zasaženy zánětem nebo jiným procesem ovlivňujícím tkáň plic, nedochází na jejich úrovni k účinné difuzi kyslíku přes takzvanou alveolokapilární bariéru z plicních sklípků do krevních vlásečnic a do krevního oběhu. Když vše, co jsme zatím popsali, funguje tak, jak má, můžeme předpokládat, že jsme vytvořili dobré podmínky pro to, aby se dostatek kyslíku dostal do krve. Krev, respektive červené krvinky, mohou mít ale sníženou schopnost přijímat kyslík. Děje se tak při nedostatku hemoglobinu, což je stav nazývaný anémie neboli chudokrevnost. Podobný výsledek také přináší neschopnost hemoglobinu vázat či uvolňovat kyslík. Děje se to například při otravě oxidem uhelnatým, který se na hemoglobin naváže místo kyslíku, jelikož jeho afinita (síla vazby) je asi 200× vyšší.

K tomu, aby se dobře okysličená krev dostala ke všem buňkám, je potřeba, aby dobře fungovala oběhová soustava. Selhat může také srdce jako pumpa (z mnoha důvodů, ať už akutních, nebo děletrvajících) a překážka se může objevit v cévách fungujících jako přívodní trubky (například při trombóze, tedy ucpání cévy krevní sraženinou). Poslední metou je využití kyslíku předaného krví v dané cílové buňce. Tomu může být zabráněno účinkem některých jedů dýchacího řetězce (mezi které patří například kyanidy, azidy nebo sulfan).

Na nedostatek kyslíku (z jakýchkoli výše uvedených příčin) reaguje organismus zvýšenou tvorbou HIF (hypoxií indukovaný faktor). V přítomnosti kyslíku je tento transkripční faktor rozkládán (nejprve hydroxylován, poté ubikvitinován a odbourán (viz kapitola Zlo na úrovni buněk). Při hypoxii ztrácí hydroxylázy svou aktivitu a HIF tedy není odbouráván a prochází do buněčného jádra, kde se navazuje na specifické úseky DNA a stimuluje expresi genů, jejichž produkty mohou vést k vyřešení hypoxie. HIF takto zvyšuje expresi například VEGF (vaskulární endotelový růstový faktor), který způsobí zvýšenou tvorbu krevních vlásečnic a tak lepší prokrvení tkáně. Zvyšuje se i tvorba TGFbeta (transformační růstový faktor beta), který stimuluje tvorbu proteinů mezibuněčné hmoty a vede tedy k částečnému nahrazení funkční tkáně vazivem. To má sice za následek snížení nároků na kyslík, ale zároveň to vede k zhoršení funkce daného orgánu. Při hypoxii se také tvoří erythropoetin, hormon produkováný ledvinami, který zvyšuje tvorbu červených krvinek a tím i přenos kyslíku ke tkáním. Zvláštní adaptací na nedostatek kyslíku je navíc tvorba 2,3-difosfoglycerátu, který vzniká jako odbočka z anaerobní glykolýzy a při navázání na hemoglobin ve tkáních zvyšuje jeho ochotu odevzdávat kyslík. Tato reakce probíhá v řádu hodin, je tedy spíše krátkodobou adaptací. Při dlouhotrvajících hypoxických podmínkách se kon-

centrace difosfoglycerátu vrací zpět do normy. Nedostatek kyslíku ve tkáních vede k získávání energie anaerobní glykolýzou s produkcí kyseliny mléčné a okyselením okolních tkání.

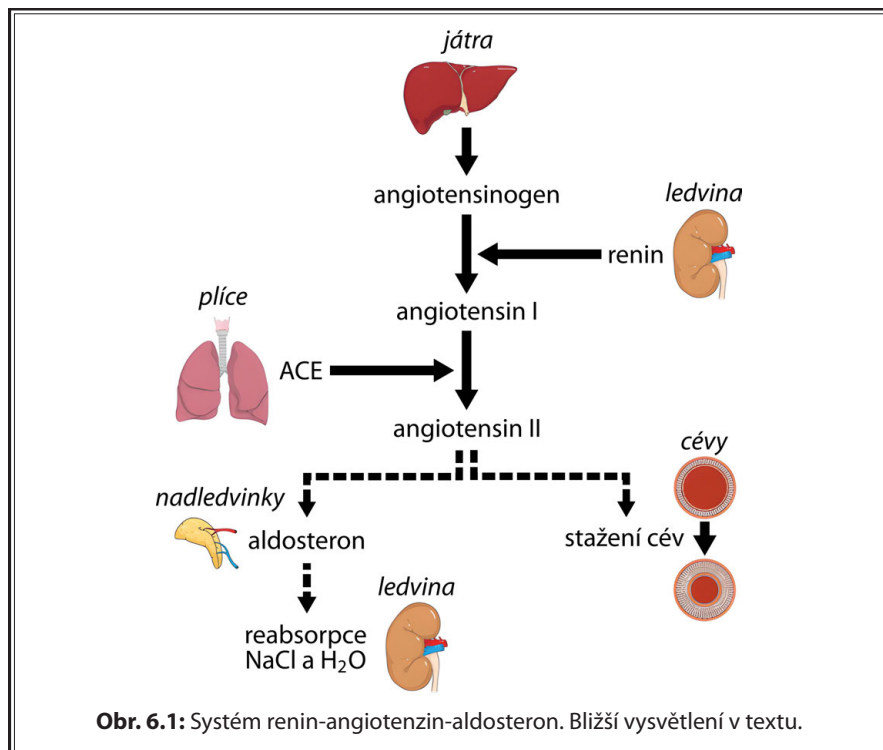
6.3 Nedostatek vody (dehydratace)

Normální množství vody v těle kolísá v závislosti na věku, pohlaví a podílu tuku u člověka mezi 60 a 70 % tělesné hmotnosti. Snížení tělesné vody je důsledkem nerovnováhy mezi příjmy a výdaji vody v těle ve prospěch výdajů. Příčin této nerovnováhy může být mnoho, v principu jde však buď o snížený příjem tekutin, nebo o jejich zvýšený výdej. Tím, co obrazně zadržuje vodu v extracelulárním prostředí organismu, jsou ionty, konkrétně nejvíce sodný kation a příslušné anionty. Vždy se primárně zmenšuje objem extracelulární tekutiny a objem tekutiny intracelulární (uvnitř buněk) se mění v závislosti na osmotickém gradientu – záleží tedy, zda organismus ztrácí tekutinu hyper-, izo- nebo hypoosmolární oproti plazmě. Příkladem ztráty izoosmolární tekutiny může být například krvácení, ať už vnitřní nebo vnější. To vede k snížení objemu náplně cév a snížení krevního tlaku, což může vyústit ve stav, kdy není zajištěno prokrvení orgánů a tkání. Nedochozí nicméně ke změnám hydratace vlastních buněk, na rozdíl od hyperosmolární dehydratace. Tou se rozumí stav, kdy ztrácíme více vody než iontů a extracelulární tekutina se tedy „koncentruje“. Příkladem může být prostě snížení příjmu vody, případně nadměrné pocení bez adekvátního doplnění tekutin. Speciálním příkladem tohoto typu dehydratace může být nadměrné močení při nerozpoznaném (respektive nekompensovaném) diabetu mellitu (cukrovce). Tělo se totiž močí zbavuje přebytečné glukózy, která při koncentraci v krvi vyšší než 10 mmol/l překročí schopnost ledvin všechnu reabsorbovat zpět z primární moči (jinými slovy – pokud jsme zdraví, nikdy nebudeme mít v moči, kterou močíme, glukózu). Pokud se ovšem v moči glukóza objeví, osmoticky s sebou strhává vodu a člověk potom vymočí spoustu litrů moči za den. Ztráty této vody alespoň částečně kompenzují nadměrným pitím vody, což může být vůbec první alarmující příznak cukrovky vedoucí ke správné diagnóze a následné léčbě.

Hypoosmolární dehydratace, tedy stav, kdy ztrácíme více iontů než vody, je vždy spojena se ztrátou sodných kationtů a je relativně vzácná. Může k ní vést například nedostatek mineralokortikoidů, což jsou hormony kůry nadledvin, zejména pak aldosteron. Výsledkem je zvýšený odpad sodíku do moči, spolu se kterým organismus ztrácí i vodu a dochází k dehydrataci. Aldosteron, respektive celý tandem renin-angiotenzin-aldosteron, je poměrně zásadní ve vodním hospodářství, potažmo udržování adekvátního krevního tlaku, proto bychom si měli tuto jeho funkci osvětlit. Renin je vyplavován z ledvin v případě, že se sníží průtok ledvinami. V plazmě působí jako enzym přeměňující prekurzor angiotenzinogen produkovaný játry na angiotenzin I. Angiotenzin I se pak ještě musí přeměnit na angiotenzin II, který je ústředním hormonem celého systému. Děje se tak pomocí angiotenzin konvertujícího enzymu (ACE), který se nachází především ve stěně cév v plicích. Angiotenzin II působí na cévy, které se pak stahují, čímž se zvyšuje krevní tlak. Proto mimochodem pro zajíma-

vost jedny z neznámějších léků na vysoký tlak blokuje působení ACE. Angiotenzin II také stimuluje vylučování výše zmíněného aldosteronu z kůry nadledvin. Aldosteron působí na ledvinné tubuly, kde zvyšuje zpětné vstřebávání sodíku, což je spojeno se zvýšením zpětného vstřebávání vody.

Do vodní rovnováhy v těle je významně zapojen ještě jeden hormon. Jedná se o ADH, antidiuretický hormon, neboli vasopresin, což je peptid vylučovaný v hypothalamu. Zajímavé na něm je mimo jiné to, že je vylučován neurony nikoli do přilehlé tkáně, ale pomocí axonů do neurohypofýzy, ze které se teprve dostává do krve. ADH se váže na receptory ve sběrných kanálcích ledvin, kde stimuluje zpětné vstřebávání a zahušťování moči. Receptory pro tento hormon se dále nacházejí v cévách, kde hormon po navázání způsobí jejich zúžení – odtud pochází jeho alternativní název: vazopresin. Zajímavá perlička z běžného života je, že etanol či kofein tlumí tvorbu ADH, což po požití vede ke zvýšené tvorbě moči. Produkce ADH je také snížena ve vyšším věku, proto jsou starší lidé více ohroženi dehydratací (nevnímají pocit žízně). Při poruše této hormonální dráhy se objevuje poměrně vzácná nemoc zvaná diabetes insipidus, česky překládáno jako žíznivka. Člověk není schopen zpětně vstřebávat vodu v ledvinách a za den vylučuje i desítky litrů moči. Aby se okamžitě nedehydratoval, pije velké množství tekutin – odtud tedy český název choroby.



6.4 Působení vyššího tlaku ve vodě

S působením vyššího tlaku se člověk nepotkává moc často, nejsnadnější je ale zažít jej ve vodě při potápění. Tlak vody na povrch těla potápěče stoupá s hloubkou, do které se potápěč ponoří. Hydrostatický tlak je výsledkem hmotnosti sloupce vody, na každých 10 metrů vodního sloupce je tak tělo potápěče vystaveno tlaku další atmosféry. Tkáně organismu, které mají vysoký obsah vody, jsou také prakticky nestlačitelné a nehrozí jim tedy žádné zásadní nebezpečí. Hydrostatický tlak ale působí i na dutiny, ve kterých se nachází vzduch, typicky na plíce. Působením tlaku se objem plic a vzduchu v nich zmenšuje, bez přístroje je tak potápěč omezen v maximální hloubce, které může bezpečně dosáhnout. Poté je již nebezpečí deformace tkání změnou objemu plynu. Zároveň je potápěč pochopitelně limitován nedostatkem kyslíku. Při hlubokém nádechu jsme ze vzduchu schopni využít cca 0,6–0,7 litru kyslíku. Do plic se vylučuje oxid uhličitý a při zadržení dechu se tedy zmenšuje parciální tlak kyslíku a zvětšuje se parciální tlak oxidu uhličitého. Změny poměrů jsou převáděny do krve, kde působí na příslušné receptory, čímž je podrážděno dechové centrum. To vede k nucenému přerušení zadržení dechu. Při potopení do hloubky více než přibližně 1 metr se zvýší vnější hydrostatický tlak natolik, že dýchací svaly jej nedokáží překonat a vdechnout do plic vzduch na úrovni atmosférického tlaku – proto také neexistují šnorchly delší než několik málo desítek centimetrů.

Při potápění do větších hloubek je potřeba přístroje, kde je vdechovaná směs převáděna do dýchacích cest pod zvýšeným tlakem na úrovni vnějšího tlaku vody. Nejčastěji se používají směsi helia, kyslíku a dusíku. Vzhledem k malé hmotnosti helia není tak náročné jeho vdechování a vydechování při vyšších tlacích, kdy je hustota plynu zvýšená, a jsou tedy i menší nároky na svalovou práci potápěče. Důležitou vlastností je také menší rozpustnost helia v krvi, což snižuje pravděpodobnost a dopady dekompresní neboli kesonové nemoci, jejíž princip si nyní vysvětlíme. Základní problém s rozpustností plynů při potápění popisuje Henryho zákon, který zjednodušeně řečeno udává, že čím větší je tlak, tím více plynu se může rozpouštět a míchat do kapaliny. Plyny, nejvíce dusík, který je v atmosféře nejhojnější, se působením vyššího tlaku více rozpouští v tělních tekutinách a tkáních. Pokud se potápěč vynoří z hloubky příliš rychle a dojde tak k rychlému poklesu tlaku, rozpuštěné plyny se opět přemění na plynné skupenství a vytvoří bublinky. Podobná reakce nastává při otevření šampaňského, kdy v lahvi najednou poklesne tlak, rozpuštěný CO_2 se přemění v bublinky a prudce vybublá. Nejzávažnějším problémem z toho plynoucím je embolie, tedy ucpání nějaké cévy velkou bublinou, která způsobí, že část tkání poté není zásobena krví, pro kterou tvoří plyn překážku. (Stejným principem mimochodem může způsobit problém vpíchnutí vzduchu do žíly.) Pro představu lze uvést, že člověk na mořské hladině má v těle rozpuštěn asi 1 litr N_2 a toto množství se ve 3 metrech zvětší 4×. Prevencí kesonové nemoci je pomalé vynořování, kdy nenastane náhle tak velký tlakový rozdíl, případně se často využívají hyperbarické komory. Ty využívají prakticky fyzikálních zákonů, které platí pro plyny a tekutiny.

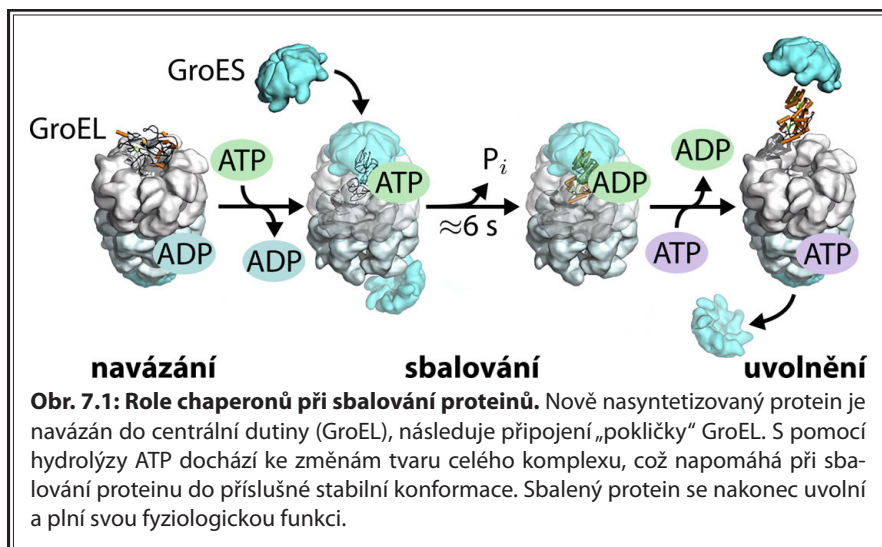
7. „ZLO“ NA ÚROVNI BUNĚK A MOLEKUL

To, že buňky — základní jednotky všeho živého — jsou schopné být dlouhodobě vysocce uspořádané, je velký fyzikální zázrak. Buňky jsou totiž složeny z molekul, které samy o sobě nejsou živé a podléhají „zlým“ fyzikálním zákonům — konkrétně těm termodynamickým, ten druhý z nich si zde zjednodušíme na několik konstatování: „Vše složitě se zjednodušuje, dlouhé molekuly se zkracují, jednoznačně určené struktury molekul se chemicky mění (modifikují) sbalené proteiny se rozbalují, a tak denaturují. Stačí jen počkat a bez funkčního metabolismu se buněčný obsah obrátí v pomyslný prach ...“

V našem světě neustále spontánně **roste entropie**, tedy **míra neuspořádanosti**, a uspořádanost se musí odpracovat — její udržování a navyšování stojí energii (viz **brožuru 56. ročníku BiO, kap. 2.1**). Aby se buňka ubránila těmto nemilosrdným zákonitostem našeho světa, musí z vnějšího prostředí přijímat hmotu a energii, a ty využít ke svému neustálému přestavování. To buňka činí v podstatě proto, aby zůstala co nejvíce stejná — aby nahradila vše podlehlé termodynamickému rozkladu nově nasyntetizovaným. Návod pro dlouhodobé udržování buněčné uspořádanosti se nalézá v genetické informaci, která využívá pořadí dusíkatých bází v molekule DNA pro zakódování struktury bílkovin.

7.1 Proteiny

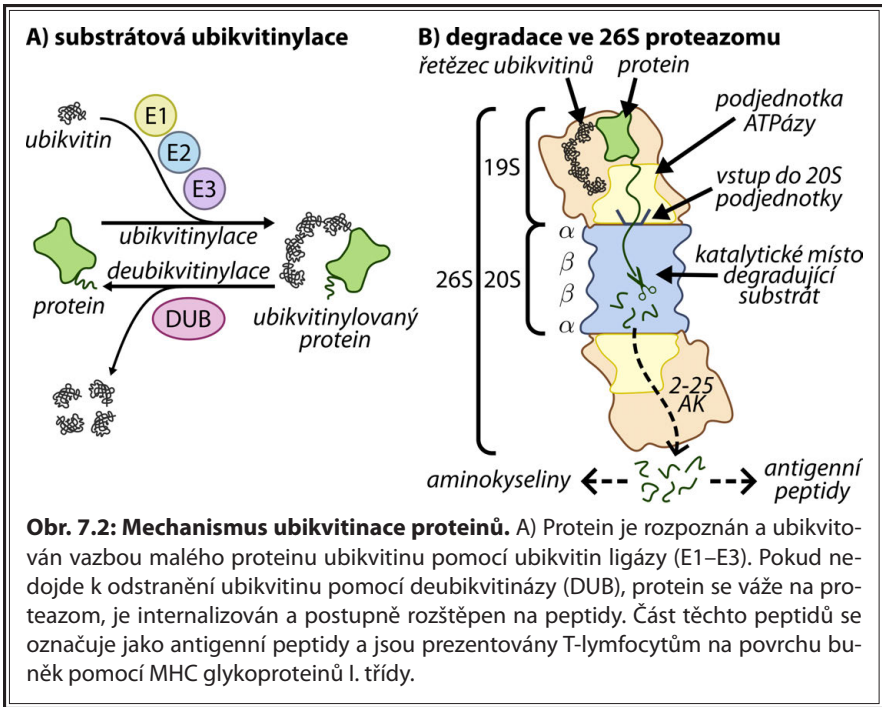
Zjednodušeně platí: jaké bílkoviny máš, takovou buňkou jsi, s tím, že o své bílkoviny se musíš starat. Péče o proteiny spočívá např. v tom, že je třeba se postarat o jejich



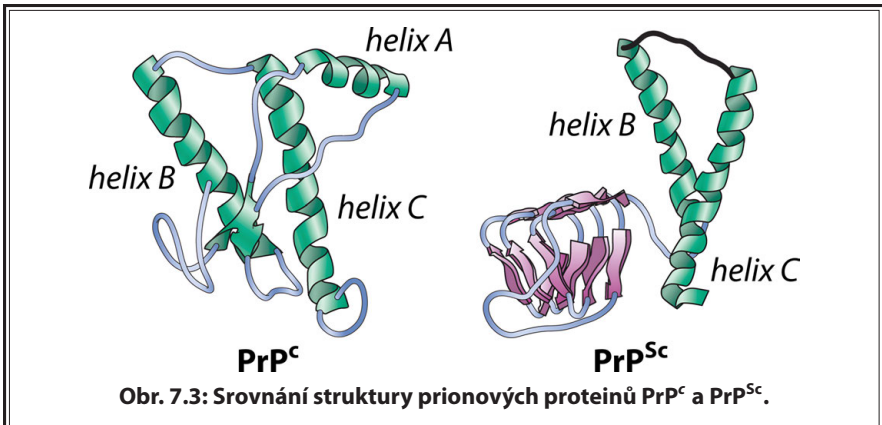
správný tvar – *konformaci*. Ta je sice částečně určena pořadím jednotlivých aminokyselin, v řadě případů je ale potřeba skládání proteinu do správné konformace trochu pomoci – třeba tím, že se během vytváření 3D struktury bílkoviny zabrání rušení jinými molekulami. K tomu slouží proteiny zvané **chaperony** (čti po francouzsku „šaperony“; **obr. 7.1**). „Zlý svět“ okolo nově syntetizované bílkoviny může zasáhnout do jejího osudu hned na začátku nežádoucí interakcí bránící zaujmout její buněčnou funkci. Jeden typ chaperonů, označovaných pak jako chaperoniny, představuje jakýsi soudeček, uvnitř kterého má konkrétní bílkovina klid na své proteinové „zrání“ – sbalování do příslušné konformace. Mimochodem, termín chaperon je zároveň označením pro gardedámu, tedy osobu povětšinou ženského pohlaví staršího věku mající za úkol ochránit jinou osobu – tentokrát mladou, opět ženského pohlaví – před nežádoucími interakcemi s osobami – většinou mužského pohlaví – na věku nezáleží ... U nejlépe prozkoumaného sbalovacího asistenčního systému, bakteriálního chaperoninu složeného ze sbalovací komory (GroEL) a pokličky (GroES) se ukázalo, že sbalení proteinu trvá několik sekund a že se při něm spotřebuje několik molekul ATP (spotřebovaných mj. na změny tvaru chaperonu napomáhajícímu sbalování proteinu).

Velkým nepřítelem proteinů je čas. Čím déle bílkovina existuje, tím více stoupá pravděpodobnost, že bude reagovat s něčím, s čím nemá – např. s molekulou glukózy v krvi – to zvláště u jedince, který nedokáže koncentraci glukózy patřičně regulovat – tedy diabetika. Zvýšená koncentrace glukózy vede ke vzniku anomálně modifikovaných proteinů – tzv. **produktů pokročilé glykace** (anglicky *advanced glycation end products*, AGEs), které přímo souvisejí s rozvojem degenerativních a civilizačních onemocnění, jako jsou ateroskleróza nebo Alzheimerova choroba. S proteiny mohou reagovat (a poškozovat je) i různé radikály – například tykyslíkové, vznikající v buňce ve zvýšené míře během stresových podmínek.

Dříve nebo později dojde k naštěpení proteinového řetězce nebo změně konformace, často doprovázené tzv. denaturací. Pro ni je typické, že hydrofobní aminokyseliny normálně přítomné uvnitř proteinu se dostanou na povrch – a jsou tak schopné se lepit na jiné proteiny. Výsledkem je vznik proteinových agregátů zodpovědných za tzv. **agregopatie** (nemoci způsobené nefyziologickými proteinovými komplexy), mezi které patří i již zmíněná Alzheimerova choroba. Naštěstí má buňka velice efektivní mechanismus rozpoznávání a likvidace špatně sbalených „starých“ nefunkčních proteinů pomocí proteinového komplexu **proteazómu** (viz **obr. 7.2**). Tato „drtička“ na bílkoviny degraduje molekuly, které byly předtím označeny k likvidaci – vazbou několika molekul malého proteinu **ubikvitinu**. V podstatě všechny vnitrobuněčné proteiny jsou jednou ubikvitinylovány – liší se ale dramaticky, kdy k tomu dojde. Některé bílkoviny mají „délku života“ několik vteřin, jiné se „dožijí“ několika dnů i déle. Protein na „celý život“ máme asi jen jeden – **krystalin** v oční čočce. I ten ale stárne a s časem denaturuje, o čem svědčí patologie čočky – šedý zákal (katarakta).



Existují případy, kdy může primární struktura proteinu (daná pořadím aminokyselin) zaujmout více tvarových uspořádání (terciální struktura, konformace). Jedním z příkladů jsou **priony**. Prionový protein **PrP^c** je kódován příslušným genem a má funkci v centrální nervové soustavě. Myš postrádající tento gen má např. problémy s usínáním a pamětí. S velice malou, ale nenulovou pravděpodobností se PrP^c může sbalit do alternativní konformace označované jako **PrP^{Sc}** (Sc podle scrapie



– prionové onemocnění ovcí), která má kombinaci unikátních vlastností. Jednak je extrémně odolná proti působení proteáz (enzymů štěpících bílkoviny), za druhé agreguje do formy pseudokrystalů – a za třetí, což je z biologického hlediska nesmírně podstatné a unikátní – je schopná „vnutit“ svou alternativní konformaci přirozeně sbaleným PrP^c. Pokud v CNS dojde k této nepravděpodobné události, spustí se pomyslná „časovaná bomba“ a je jen otázkou času, kdy se objeví příznaky pomalého, ale nakonec smrtelného progresivního neurodegenerativního onemocnění. To má několik názvů – u ovcí je to již zmíněná scrapie, u hovězího dobytka bovinní spongiformní encefalopatie – BSE (nemoc šílených krav), u člověka se pak jedná o **Creutzfeldt–Jakobovu chorobu**, Gerstmann–Sträussler–Scheinkerův syndrom (GSS) nebo fatální familiální insomnií (FFI).

Termín prion označuje „infekční proteinovou částici“. Příběh odhalení kauzálního vztahu mezi proteinem a progresivní neurodegenerativní chorobou je fascinujícím příběhem moderní biologie, za níž byla Stanley B. Prusinerovi udělena v roce 1997 Nobelova cena za fyziologii a lékařství. A nebyla v tomto oboru jediná – tu první získali v roce 1976 Daniel C. Gajdusek a Baruch S. Blumberg za výzkum záhadného onemocnění **kuru** kanibalů z kmene Foré na Nové Guinei. Kanibalismus ale není jedinou možností přenosu proteinového infekčního onemocnění mezi jedinci. Existuje např. celá řada doložených přenosů prostřednictvím lékařských zákroků (růstový hormon připravený z lidských hypofýz, nedostatečně sterilizované chirurgické nástroje či mozkové elektrody).

7.2 DNA

Deoxyribonukleová kyselina je nositelkou genetické informace, která je děděna z generace na generaci a která je přepisována do RNA a ta následně překládána do struktury proteinů. (RNA může mít konkrétní funkci i sama o sobě jako např. ribozomální RNA, transferová RNA nebo nekódující RNA.) Pořadí bází ve struktuře DNA tak přímo určuje pořadí aminokyselin v bílkovinách. Platí tedy – jaká DNA, takové proteiny mohou být v příslušné buňce syntetizovány – a obecněji, takové vlastnosti buňka má. Je tedy zřejmé, že musí existovat mechanismy, jak udržovat genetickou informaci (v našem případě obsahující v haploidním stavu cca 3 miliardy párů bází, pomyslných písmen genetického textu) bez chyb – po dlouhou dobu a ve velkém množství kopií (naše tělo se skládá z cca 3 bilionů jaderných buněk + cca desetkrát více červených krvinek a krevních destiček).

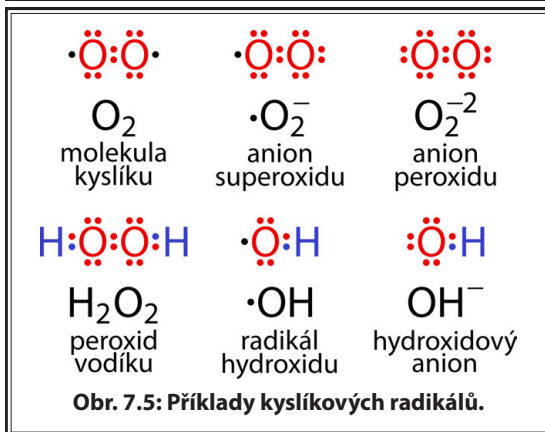
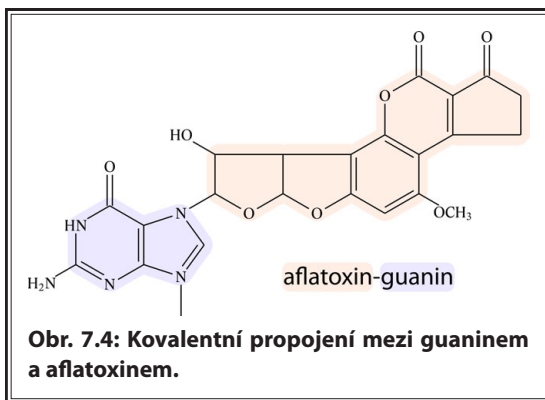
Jak již bylo zmíněno u bílkovin, i pro DNA platí, že ji neustále ohrožují nefyziologické chemické reakce – např. kyslíkovými radikály. Tomuto chemickému zlu se buňka chrání mj. tím, že svou DNA umístila do jádra a navíc ji namotala na proteiny nazývané histony, histony spolu s namotanou DNA vytváří tzv. chromatin. Ten ve vysoce kompaktním stavu (jako tzv. heterochromatin) docela účinně chrání DNA před nežádoucími chemickými reakcemi. V našich buňkách se ale vyskytuje i „holá“ DNA, navíc přítomná ve vysoce nebezpečném chemickém prostředí, kde z podstaty probíhajících oxidačních chemických reakcí využívajících kyslík jako reaktant vznikají

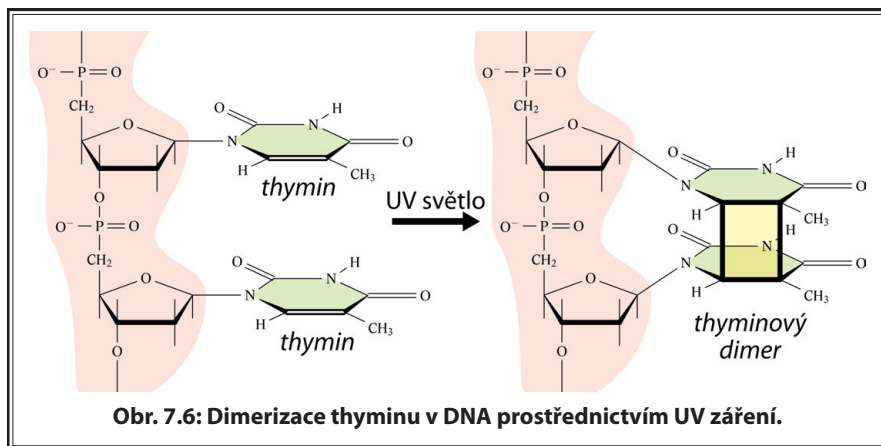
i radikály. Tato původem **prokaryotická DNA se nachází v mitochondriích** – a není překvapivé, že je chemicky poškozována a následně mutuje mnohem rychleji, než ta „naše“ eukaryotická jaderná DNA. V rostlinách je situace komplexnější v tom, že se zde v buňkách nacházejí nejen mitochondrie, ale i plastidy, pro které by mělo platit obdobné pro-mutagenní chování. Alespoň pro suchozemské rostliny to ale neplatí. A to překvapivě ani pro jejich mitochondrie. Je to dáno reparační (opravnou) aktivitou proteinu MSH1, který snižuje frekvenci mutací v rostlinném mitochondriálním a plastidovém genomu až $1\,000\times$!

Na DNA se může vázat a následně ji poškozovat celá řada organických sloučenin pocházející z vnějšího prostředí. Klasickým příkladem jsou **mykotoxiny aflatoxiny** (produkované plísněmi z rodu *Aspergillus*, přítomné v celé řadě potravin), které modifikují báze tak, že je není možné správně replikovat – a v důsledku mohou vznikat mutace (viz **obr. 7.4**). Látky s obdobným chováním jako aflatoxin označujeme jako mutageny.

Chemismus mutagenů je velice různorodý. Kromě mykotoxinů, které jsou vlastně sekundárními metabolity hub využívanými pro „chemické války“ komplexních mikrobiálních společenstev, se jedná o již zmíněné reaktivní formy sloučenin obsahujících kyslík (angl. **reactive oxygen species, ROS**), mezi které patří např.

superoxid, hydroxylové radikály nebo peroxid vodíku (**obr. 7.5**). Tyto vysoce reaktivní molekuly vznikají při normálních buněčných dějích, např. jako vedlejší produkty mitochondriálního elektron-transportního řetězce, lipidové peroxidace nebo tzv. oxidačního vzplanutí v makrofázích a neutrofilních granulocytech (blíže o tomto fenoménu níže). Z mnoha dalších mutagenů stojí za zmínku např. **sloučeniny způsobující deaminace bází** (např. kyselina dusičná) měnící např. cytosin na uracil.





Dalšími významnými mutageny jsou **polycyklické aromatické uhlovodíky** (angl. *polycyclic aromatic hydrocarbon*, PAH) schopné se podobně jako aflatoxiny vázat na molekulu DNA. Dalšími jsou **alkylační činidla** jako ethylnitromočovina, nitrosaminy nebo vinylchlorid. **Aromatické aminy a amidy** jsou příkladem mutagenů, které zároveň způsobují nádorové bujení – patří tedy i mezi kancerogeny (též karcinogeny). Tyto vysoce reaktivní sloučeniny byly takto zařazeny již v roce 1895, díky vysokému počtu nádorů močového měchýře u dělníků v továrně na syntetická barviva, která typicky aromatické aminy a amidy obsahují. Anorganickým příkladem mutagenu je **azid sodný**, běžná reagentie v mnoha organických syntézách. Příkladem obecně používaného rozpouštědla s mutagenním účinkem je **benzen**.

Kromě chemických modifikací může strukturu DNA poškodit vysoce energetické záření. Tzv. **ionizující záření**, do něhož řadíme rentgenové záření, gama záření nebo elektrony způsobují typicky jedno- nebo dvouvláknové zlomy DNA. Ty vznikají v naší DNA neustále a jsou velice efektivně opravovány několika mechanismy, podobně, jako poškození způsobené **ultrafialovým zářením**, které je v oblasti kolem 260 nm silně pohlcováno bázemi za vzniku pyrimidinových (např. thyminových) dimerů (viz **obr. 7.6**). Pokud nedojde k včasné opravě, podobně jako u aflatoxinu může dojít k replikační chybě a vzniku mutace. Specifické poškození DNA může nastat radioaktivním **rozpadem izotopu uhlíku ^{14}C** , při němž vzniká atom dusíku.

Jako mutageny biologického původu mohou působit **transpozony** – mobilní genetické elementy, které tvoří podstatnou část naší genetické informace. Jedná se původně o infekční retroviry, které se „zabydly“ v naší vlastní genetické informaci, přičemž ztratily schopnost kompletního „životního cyklu“. Dokáží se ale rozmnožit a vložit do nového místa (lokusu) na chromozomu. Pokud se vloží do funkčního genu, mohou změnit (umlčet) jeho funkci. Mutagenní je také celá řada **virů** – typicky takové, které se v podstatě náhodně vmezeřují (inzertují) do hostitelské DNA. Příkladem může být virus Rousova sarkomu. Nepřímo mohou mutace způsobit i ně-

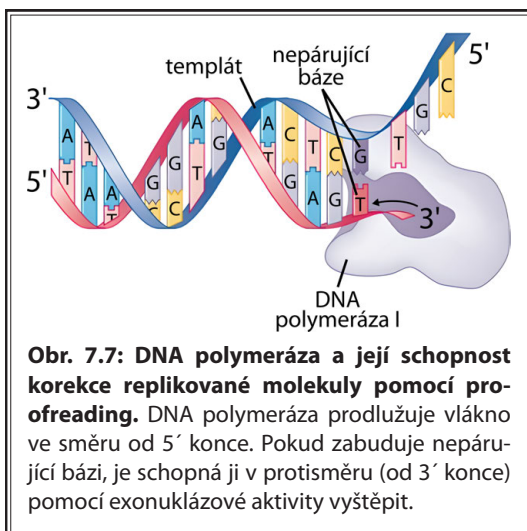
kteří **bakterie**. Např. chronické záněty žaludku způsobené bakterií *Helicobacter pylori* (jedné z příčin žaludečních vředů) vedou k masivní produkci kyslíkových reaktivních molekul buňkami imunitního systému a následnému poškození DNA okolní tkáně, zároveň snižují účinnost příslušných opravných mechanismů. Bakterie jsou ale schopné svými produkty způsobovat mutace i přímo. Některé bakteriální sekundární metabolity cílené na eukaryotické buňky, která které se mj. používají jako kancerostatika (látky zastavující růst nádorů, např. mitomycin, bleomycin, doxorubicin) mají mechanismus účinku genotoxický a tedy mutagenní. Jedná se v tomto případě hlavně o důsledek vzniku zlomů v obou vláknech DNA (*double strand DNA breaks – DSB*).

Důležitým mechanismem vzniku mutací jsou chyby vzniklé během **zdvojování molekuly DNA – replikaci**.

Enzymy, které replikaci provádějí, jsou mimořádně přesné, nikoliv však absolutně. V případě replikace našeho genomu je přesnost replikace vyšší než 1 chyba na miliardu replikovaných párů bazí. Přesné číslo neznáme, ale s velkou pravděpodobností se s ohledem na velikost našeho genomu jedná o rozmezí 0,1–1 mutací/genom/replikaci. Toto číslo bylo získáno detailním čtením

genetické informace mezi rodiči a potomky, které ukázalo, že rozdíl mezi nimi je cca 10–100 mutací. Je třeba zmínit, že k tak mimořádné přesnosti napomáhá i to, že DNA polymerázy mají schopnost opravit chyby, které vznikly při replikaci. Tento děj, kdy je replikační komplex schopen odhalit chybu (nesprávné párování zabudovaného nukleotidu) a chybně zařazený nukleotid odstranit, se označuje jako **proofreading** (korekční schopnost; **obr. 7.7**). Dalším, přesnost replikace zvyšujícím způsobem, je využití opravných mechanismů pro eliminaci špatně párujících bazí, které jsou nezávislé na DNA polymeráze. Jak ale příslušné enzymy poznají, které vlákno je správně a které se má opravit? To původní (správné) je označeno chemickou modifikací – navázáním methylové skupiny. To druhé, nově nasyntetizované má po replikaci několik minut na to, aby bylo v případě, že výše zmíněný proofreading DNA polymerázy nezafungoval, opraveno.

Z výše uvedeného by vyplývalo, že mutace je čisté zlo. Je třeba si ale uvědomit, že **bez proměnlivosti není přírodního výběru, a tedy i evoluce**. Zdá se, že z tohoto dů-



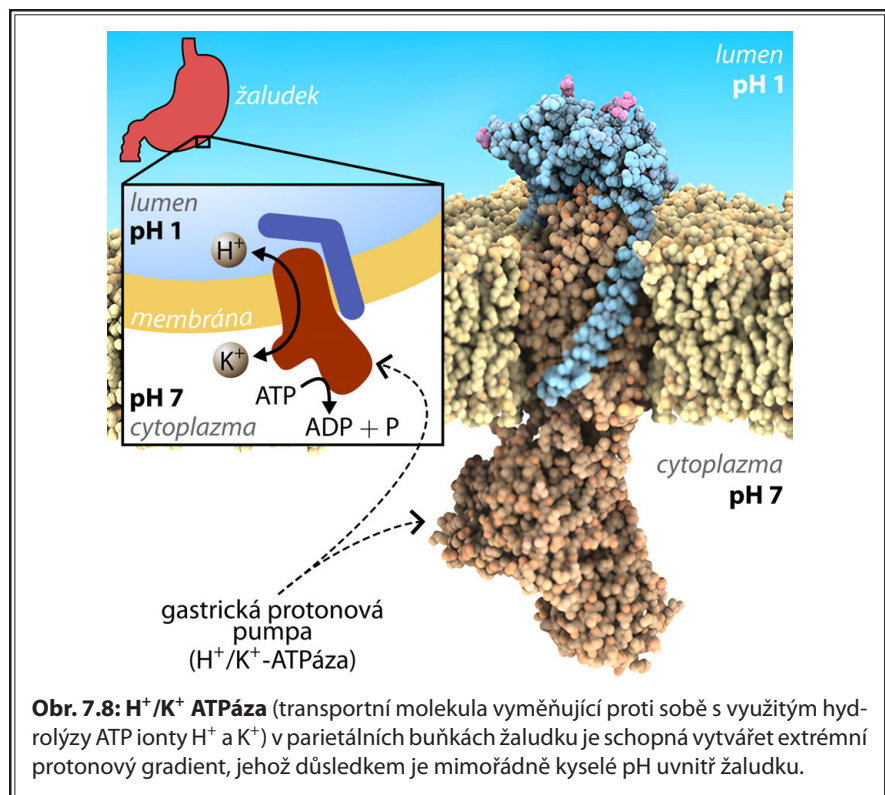
Obr. 7.7: DNA polymeráza a její schopnost korekce replikované molekuly pomocí proofreading. DNA polymeráza prodlužuje vlákno ve směru od 5' konce. Pokud zabuduje nepárující bázi, je schopná ji v protisměru (od 3' konce) pomocí exonuklázní aktivity vyštěpit.

vodu je přesnost replikačního aparátu nastavena směrem k vyšší chybovosti, než je její teoretická nejnižší hodnota. Byl proveden experiment s bakteriemi, u nichž byla upravena replikace směrem k vyšší přesnosti. Pokud byly tyto přesnější replikující bakterie kultivovány spolu s „divokými“ bakteriemi za podmínek připomínajících přirozené prostředí, kdy spolu musely konkurovat, nakonec zvítězily ty více chybuující.

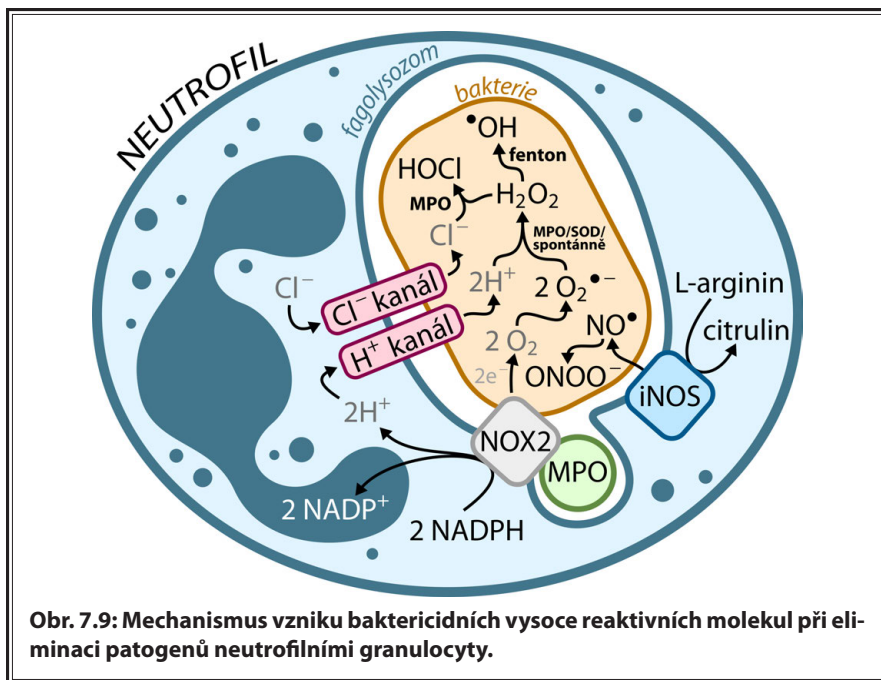
7.3 Extrémní prostředí v těle

Buňky v našem těle musí přežít řadu extrémních situací, v některých ohledech srovnatelných s těmi nejextrémnějšími extrémofily. V našem případě se to nebude týkat tělesné teploty, přeci přece jen jsme homoiotermní a teplotu udržujeme více méně konstantní okolo 37 °C. Největším chemickým extrémem může být přežívání žaludečních buněk v pH okolo 1. Parietální buňky (jedny z buněk žaludečního epitelu) totiž dokáží do vnějšího prostředí transportovat protony v gradientu 1 : 3 000 000 (obr. 7.8).

Již mnohokrát zmíněné kyslíkové radikály, vysoce reaktivní a buňky v mnoha ohledech poškozující, mohou i za fyziologických podmínek dosáhnout vysokých koncentrací. Dochází k tomu např. v aktivovaných fagocytech (např. neutrofilních gra-



Obr. 7.8: H⁺/K⁺ ATPáza (transportní molekula vyměňující proti sobě s využitím hydrolýzy ATP ionty H⁺ a K⁺) v parietálních buňkách žaludku je schopná vytvářet extrémní protonový gradient, jehož důsledkem je mimořádně kyselé pH uvnitř žaludku.



Obr. 7.9: Mechanismus vzniku baktericidních vysoce reaktivních molekul při eliminaci patogenů neutrofilními granulocyty.

nulocytech), které pohltí bakterii. Součástí zneškodnění prokaryotických patogenů je tzv. oxidační vzplanutí, jedním z jehož substrátů je molekulární kyslík, kdy vzniká mj. peroxid vodíku a chlornany.

Vysoce extrémním prostředím, tentokrát ve zcela jiném smyslu, je pro místní stromální (vnitřní kostru orgánu vytvářející) buňky brzlík. Ten totiž slouží pro edukaci (výuku) T-lymfocytů tolerovat (nenapadat) naše vlastní molekulární struktury, která je založená na tzv. negativní selekci autoreaktivních klonů (viz brožuru **54. ročníku BiO, kap. 3**). K tomu se využívá specifický transkripční regulátor AIRE, který v podstatě nespecificky spouští expresi všemožných proteinů kódovaných příslušným genomem. Toto náhodné vzorkování genomu tzv. medulární epiteliální buňky (stromální buňky brzlíku) nemají šanci dlouhodobě přežít a v řádu dnů až týdnů jsou obměňovány diferenciací z kmenových buněk. Ještě kratší je délka života již zmíněných v podstatě sebevražedných neutrofilů, to samé platí i pro buňky trávicího traktu – jedná se o malé jednotky dnů.

Určitě nejextrémnější situací, do níž se buňky mohou dostat, je smrt organismu, jehož jsou součástí. Pro experimentátora se vzhledem k dlouhodobému přežívání buněk v mrtvole překvapivě stírá rozdíl mezi autopsií (odebrání buněk/tkání z mrtvého těla) a biopsií (odběr zaživa). Doba přežívání buněk je samozřejmě rozdílná dle buněčného typu. I ty buňky považované za nejcitlivější jsou však schopné přežít poměrně dlouho navzdory minimálního přístupu kyslíku a vysoce stresovým

podmínkám. U prasečích hlav získaných z jatek a uchovávaných za pokojové teploty se např. podařilo obnovit komplexní neuronální aktivitu a krevní oběh 4 hodiny *post mortem*¹⁸. Dále bylo popsáno, že satelitní buňky (kmenové buňky kosterních svalů) mohou po smrti přejít do dormantního stavu a udržet regenerativní aktivitu 14–17 dní *post mortem*. Ovčí fibroblasty byly z mrtvého těla kultivovány dokonce 40–160 dní *post mortem*! Byla publikována i docela důvěryhodná data o kultivaci myších buněk z vnitřního ucha myši 5–10 dní po smrti. Existují i práce studující posmrtnou transkripci, které ukazují, že poté, co v těle ukončí činnost aktivní homeostatické mechanismy, zavládne buněčná anarchie. Buňky začnou syntetizovat stresové proteiny umožňující jejich individuální přežití. Práce provedená na myším modelu ukázala, že po smrti se aktivuje v buňkách až tisíc genů, některé z nich až více než hodinu *post mortem*. Několik takto specificky aktivovaných genů je spojeno s nádorovou transformací. V tomto kontextu je diskutován fakt, že z transplantátů získaných z mrtvých těl jsou relativně často odvozeny nádorové buněčné populace.

V některých případech může buňka, která byla součástí mnohobuněčného organismu, dlouhodobě přežít „své původní tělo“. V některých případech se tak děje díky vědcům v *in vitro* podmínkách. V tkáňových kulturách ve zcela odlišném prostředí, než bylo to původní, dnes rostou desetitisíce buněčných linií. Velice známou je v tomto ohledu buněčná linie HeLa odvozená v roce 1951 z adenokarcinomu děložního hrdla Henrietty Lacksové. HeLa buňky jsou pěstovány v mnoha tisících laboratořích (včetně té naší), s jejich využitím vzniklo odhadem 100 000 vědeckých publikací a na váhu jich bylo vypěstováno mnohokrát více, než vážila jejich původní „hostitelka“. V jiných případech se o nesmrtelnost buněčné linie postará sama příroda. Jedná se zde například o infekční nádory, které se odlupují z jednoho těla a vyrostou na jiném. Příkladem zde může být pohlavně přenosný nádor psů (CTVT, z angl. *canine transmissible venereal tumor*) starý již zřejmě více než 10 000 let. Tyto původně psi buňky dnes v podstatě žijí jako jednobuněčný nepohlavně se množící (i když pohlavně přenosný) patogen.

Praktickým využitím přežívání buněk v mrtvých tělech je možnost klonování hlavně domácích mazlíčků (**obr. 7.10**). Např. firma Sinogene nabízí klonování koček, psů a koní. Na jejich webových stránkách je doporučením jak se v takové situaci zachovat a jak uchovat uhynulé zvíře: zabalte je do mokrého ručníku a zchladte na 2–8°C, pokud nemáte možnost je zchladit celé, ustríhnete ucho a to ve sterilní látce uložte do lednice, alternativně obložte tělo kostkami ledu, které často vyměňujte – a samozřejmě, co nejdříve kontaktujte Sinogene ...

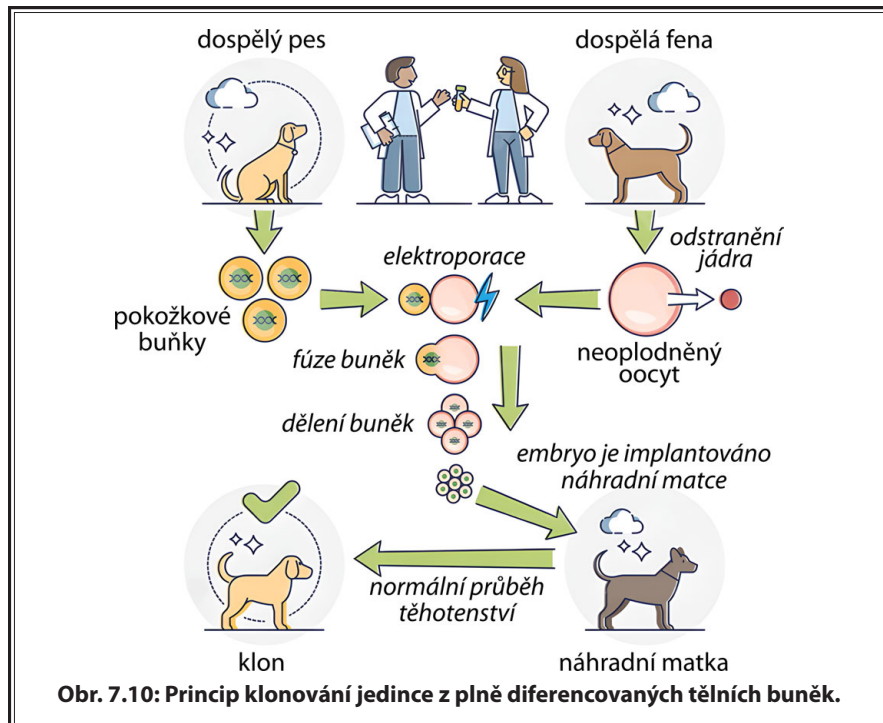
7.4 Nádory

Jedním z přímých důsledků mutací je vznik nádorů. Onkogenní transformace, která k nim vede, je zpravidla několikastupňový proces, během kterého dochází k narušení regulace buněčného cyklu (**aktivaci onkogenů a inaktivaci tumorsupresorů**)

¹⁸ Článek byl publikován v časopise Nature v roce 2019, <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1099-1>

– viz **brožuru 56. ročníku BiO, kap. 2.5**), narušení schopnosti podléhat programované buněčné smrti (rezistenci vůči apoptóze), změně metabolismu (např. tzv. Warburgův efekt – buňky provádějí pouze glykolýzu, ač je přítomen dostatek kyslíku) a v neposlední řadě dochází ke ztrátě buněčných „sociálních“ vazeb v mnohobuněčném organismu (tj. buňky získávají schopnost opustit své místo, migrovat, vytvářet metastázy, obecně „sobecky“ fungovat a ohrožovat tak zdraví a život pacienta). Jen velmi omezené množství nádorů vzniká mutací jediného genu. Příkladem mohou být některé virové infekce vnášející do genomu hostitele onkogen. Ten je často hostitelského původu, je při infekci „zcizen“ a začleněn do virového genomu. Dlouhou evolucí virem je pak optimalizovaný pro účinné narušení buněčného cyklu hostitele – nezbytné podmínky úspěšného množení viru. Příkladem může být již zmíněný **virus Rousova sarkomu**, který ve svém genomu obsahuje silný onkogen v-src – virovou variantu buněčného genu c-src – kódující permanentně aktivní tyrozinovou protein-kinázu v-Src.

Jiným příkladem onkogenů může být chimérický protein Bcr/Abl (protein kináza – enzym přenášející zbytek kyseliny fosforečné na cílový protein), který v buňce vzniká chromozomální přestavbou její vlastní genetické informace. V buňkách imunitního systému dochází k VDJ rekombinacím, což zvyšuje nebezpečí přestavby chromosomů – jejich lámání a znovuspojování nelegitímním způsobem. Pokud se

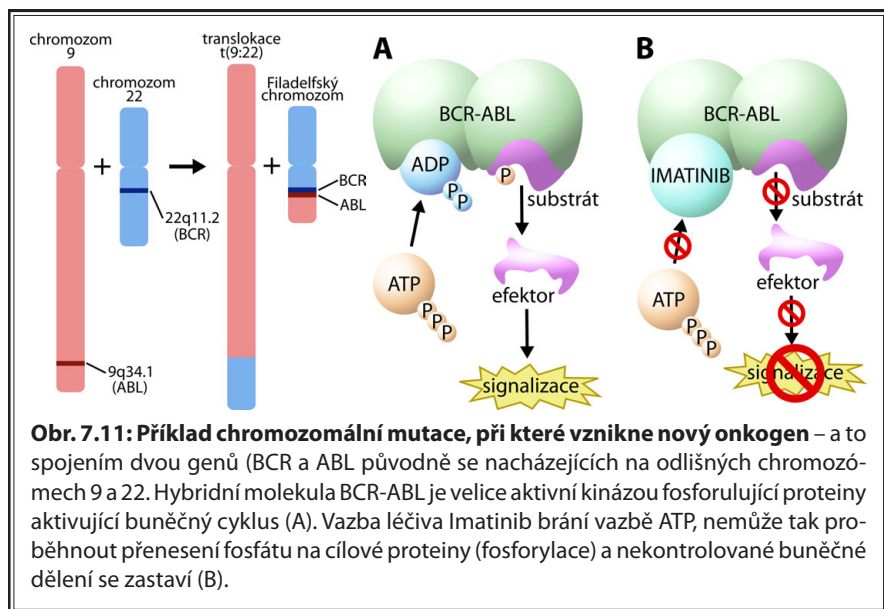


Obr. 7.10: Princip klonování jedince z plně diferencovaných tělních buněk.

to stane mezi chromosomy 22 a 9, může vzniknout maličký tzv. **Filadelfský chromosom**, kde v místě spojení dojde k „sešití“ dvou původně nezávislých genů Bcr a Abl. Vznikající proteinová chiméra je velice aktivním onkoproteinem aktivujícím v imunitních buňkách buněčný cyklus. Důsledkem je pak chronická myeloidní leukémie. Tu našťástí (vzhledem k nutnosti blokovat jen jeden jediný molekulární cíl) dokážeme poměrně účinně léčit specifickým inhibítorem této aktivační protein kinázy – léčivem Gleevec (Imatinib; **obr. 7.11**).

Naprostá většina nádorových transformací je ale několikastupňový proces, při němž budoucí nádorové buňky postupně získávají jednotlivé pro-tumorogenní vlastnosti. Pokud si příslušný jedinec ve své genetické informaci do života přináší onkogenní alelu, pravděpodobnost, že se u něj vyvine nádor, se dramaticky zvyšuje. Odhad vrozené **genetické složky vzniku nádorů se odhaduje na asi 10 %**, zbytek jsou mutace, které se hromadí během života již zmíněnými mutagenními faktory, fyzikálními i chemickými.

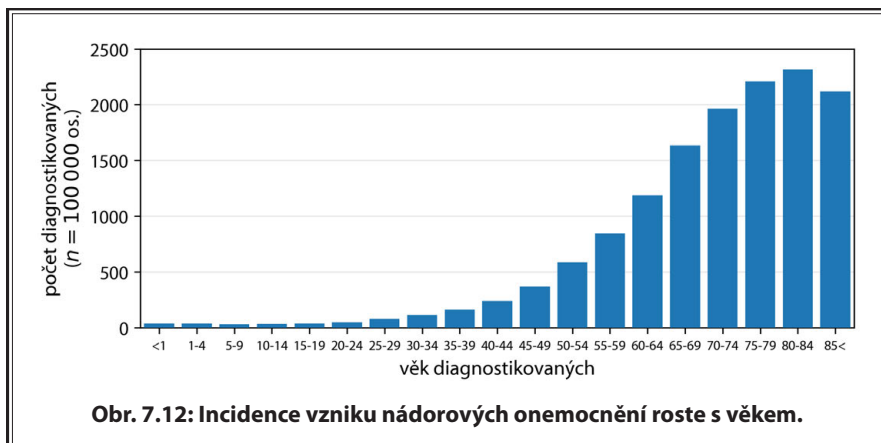
K tomu přispívají mutace vznikající s věkem v jednotlivých buňkách nezávisle na sobě. Již bylo zmíněno, že v našem těle je více než 30 bilionů buněk, z nich 3 biliony jaderných. I těch 90 % bezjaderných (červené krvinky a krevní destičky) však pro svůj vznik vyžadují celou řadu předcházejících buněčných dělení příslušných diferenciálních prekurzorů (retikulocytů a megakaryocytů). Celkový počet buněčných dělení, která se během našich životů odehrají je odhadováno na 10^{16} , tedy 10 miliard možností experimentování s genetickou informací. Pokud bychom pracovali s pravděpodobností 1 mutace na jeden buněčný cyklus – tak během našeho života dojde ve



Obr. 7.11: Příklad chromozomální mutace, při které vznikne nový onkogen – a to spojením dvou genů (BCR a ABL původně se nacházejících na odlišných chromozómech 9 a 22. Hybridní molekula BCR-ABL je velice aktivní kinázou fosforulující proteiny aktivující buněčný cyklus (A). Vazba léčiva Imatinib brání vazbě ATP, nemůže tak proběhnout přenesení fosfátu na cílové proteiny (fosforylace) a nekontrolované buněčné dělení se zastaví (B).

všech „písmenkách“ genetické informace (6 miliard párů bází v diploidním genomu) k opakovaným mutacím v nejrůznějších kombinacích. Jedná se o pomyslnou „ruskou ruletu“ otáčející se v každé buňce se zdaleka nenulovou šancí „domutovat“ k onkogenní konstelaci onkogenů a tumorsupresorů. Úmrtnost na nádorová onemocnění je u lidí 10–25 % (čísla se liší dle kvality zdravotního systému, délky dožití v konkrétním regionu, mírou zatížení mutageny, životním stylem nebo genetickými faktory). Skutečná incidence je však mnohem vyšší a s délkou života (času, po který se hraje onkogenní „ruská ruleta“) se stále zvyšuje, v podstatě exponenciálně. S velkou pravděpodobností se blíží 100 %. Pokrok medicíny a neustále se zvyšující věk dožití tak je nejvýznamnějším faktorem zvyšujícím počty nádorových případů (**obr. 7.12**). Naštěstí pokroky onkologické léčby drží s narůstajícím počtem rakovin krok. Celková úmrtnost se tedy u většiny typů nádorů nezvyšuje, ba naopak.

S tak velkou pravděpodobností vzniku nádorového bujení během života průměrně velkého savce vyvstává otázka, jak je možné, že chobotnatci nebo kytovci, žijící stejně dlouho, nebo déle než člověk, nepodlehnou rakovině již v útlém věku. Jedná se o tzv. **Petův paradox**, který byl historicky vysvětlován nejrůznějšími mechanismy – až moderní metody celogenomového sekvenování zřejmě definitivně rozlouskly tuto záhadu. Slon a člověk se dožívají přibližně stejného věku, počet buněk a hmotnost slona jsou však přibližně 100× větší, úmrtnost slonů na rakovinu je však pod 5 procenty. Enormní počet buněčných cyklů nutných pro vznik a udržování sloního těla by dle pravděpodobnosti odvozené z lidské patologie měl znamenat pro slona výrazně horší onkologickou konstelaci! Nalezený rozdíl mezi lidským a sloním genomem spočívá v počtu kopií genu pro **jeden z nejvýznamnějších tumorsupresorů – p53** (viz **tab. 7.1**). Tento protein, který se mj. v roce 2008 stal bílkovinou roku, se též označuje jako strážce genomu (angl. *guardian of the genome*) a jeho funkce spočívá v odhalování poškození DNA a koordinaci následných aktivit – oprav DNA, zastavení buněčného cyklu či dokonce spuštění programované buněčné smrti. Není tedy





náhodou, že buňky téměř poloviny nádorů obsahují mutovaný protein p53. Mutace v proteinu p53 je často podmínkou pro další mutace, které se mohou objevovat ve větší míře a nezpůsobovat automatickou likvidaci příslušné buňky.

Pokud je mutace v genu pro p53 zděděna v heterozygotním uspořádání od rodičů, jedná se o **Li-Fraumeniho syndrom**. Pacienti (často dětští) trpící touto vzácnou genetickou poruchou mají brzké mnohočetné nádory, často jinak velice vzácného typu (např. dřené nadledvinek nebo choroidního plexu – hustě prokrvené části mozku, je- jíž hlavní funkcí je výroba mozkomíšního moku).

A jak je to u těch slonů? Asi vás nepřekvapí, že mají namnožené hlídače svého genomu – a to až 20×! Celkem jejich genom obsahuje 40 alel pro p53, oproti dvěma u zdravého člověka a jedné u jedince trpícího Li-Fraumeniho syndromem. Kontrolní body buněčného cyklu jsou tak pod mnohem přísnějším dohledem, což umožňuje minimalizovat pravděpodobnost nádorové transformace v olbřímích tělech největších savců. Zmnožení genů pro tumorsupresory je lákavou genovou modifikací budoucího lidstva, zvláště za situace, kdy se díky pokrokům medicíny bude neustále prodlužovat délka lidského života. Myš, u níž byla provedena genetická modifikace inspirovaná sloním způsobem dohledu nad integritou DNA, má skutečně jednoznačně sníženou pravděpodobnost nádorových onemocnění!

Jak již bylo zmíněno, přímá genetická souvislost (jako dispoice děděná od rodičů) je u nádorů relativně nízká. Zbytek jsou vlivy vnějšího prostředí, které v některých konkrétních případech můžeme ovlivnit. Klíčové je snížení vystavení molekul DNA chemickým a fyzikálním mutagenům. Pro vyvarování se melanomu je např. zásadní **omezit expozici** (vystavení se) **ultrafialovému záření**. Obecně je důležité nebyt vystavován vysokým dávkám ionizujícího záření. Vyloučení tohoto fyzikálního

Tab. 7.1: Petův paradox a p53.^a

průměrné údaje	 člověk	 slon
délka života	71 let	65 let
hmotnost	62 kg	4 800 kg
počet buněk	$3,72 \times 10^{13}$	$3,72 \times 10^{15}$
úmrtnost na rakovinu	11–25 %	4,81 %
počet kopií genu p53	2	40

^azdroj dat: <https://sitn.hms.harvard.edu/flash/2015/the-elephant-in-the-room-gene-copy-number-and-cancer/>

mutagenního vlivu je však překvapivě také škodlivé. Všudypřítomná radiace a kosmické záření zdá se „trénují“ rozpoznávací a opravné buněčné mechanismy – na tom je mj. založena radiobalneoterapie, např. ve světoznámých jáchymovských lázních.

Vedlejší produktem civilizačního pokroku je využívání (a kontaminování životního prostředí) desítek tisíc chemických látek (nejčastěji organických), z nichž celá řada má mutagenní, popř. kancerogenní účinky. Některé je nemají samy o sobě, ale v netušených kombinacích nebo poté, co byly v našem těle metabolizovány. Chemizace našeho světa má tak zcela jednoznačně určitý podíl na zvyšující se incidenci rakovinných případů!

Některé typy nádorů vznikají jako důsledek dlouhodobých zánětů, kdy dochází k regenerativním buněčným dělením a kdy se velké míře produkují kyslíkové radikály. Celá řada civilizačních chorob doprovázených záněty je spojena s obezitou. U obézních lidí se nachází obecně prozánětlivé prostředí, zvýšený příjem potravy ve vyšší míře zatěžuje energetický metabolismus buňky – s vyšší produkcí kyslíkových radikálů v mitochondriích.

Významnými mutageny a kancerogeny jsou chemické substance vznikající při spalování cigaret. Kouření je zřejmě zdaleka nejnebezpečnějším typem chování ve vztahu k nádorovým onemocněním. Nepřispívá totiž jen ke zvýšení incidence rakoviny plic, podílí se na vzniku i celé řady jiných nádorů.

Typů nádorů je obrovské množství, určitě jich je více než buněčných typů v našem těle. Od konkrétního buněčného typu je často odvozeno hned několik typů nádorů, které se liší molekulárním mechanismem vzniku (konkrétními mutovanými onkogeny a tumorsupresory), ale i obecným genetickým pozadím konkrétního jedince. Jednotlivé buněčné typy našeho těla se liší konkrétně exprimovanými (syntetizovanými) regulátory buněčného cyklu – proto aktivace konkrétního onkogenu, popř. inaktivace konkrétního tumorsupresoru mají tkáňově specifické účinky. Příkladem může být **inaktivace tumorsupresoru Rb** vedoucímu ke vzniku retinoblastomu (zhoubného nádoru sítnice), nebo inaktivace molekul podílející se na opravách poškozené DNA, **BRCA1** a **BRCA2**, zvyšujících pravděpodobnost vzniku **rakoviny mléčné žlázy, vaječnicků a prostaty**. Mutace v proteinech rodiny BRCA jsou jednou z nejčastějších děděných dispozic pro nádorová onemocnění. Rodiny, které mají historii vyjmenovaných nádorových onemocnění, jsou dnes často pod dohledem klinického genetika, dostávají po genetické analýze doporučení, častěji docházejí na kontroly (mamografii), a pokud chtějí mít děti, nabízí se tzv. **preimplantační diagnostika** – genetická kontrola zárodků počatých *in vitro* před tím, než jsou implantovány do dělohy. Vzhledem k tomu, že cílové orgány nádorové transformace u mutací BRCA je možné odstranit bez ohrožení života, u zvláště onkogenních variant je doporučováno a realizováno odnětí mléčné žlázy a vaječnicků – typicky v postreprodukčním období.

Další mechanismus vzniku nádorů souvisí s virovými infekcemi. Již jsme zmínili virus Rousova sarkomu, který způsobuje nádory u ptáků. U lidí se jedná o několik onkogenních virů z několika skupin – např. **adenoviry**, **retroviry** nebo **papilomaviry**.

Velice zajímavé jsou právě nádory vznikající jako důsledek papilomavirové infekce, proti kterým je možné očkování. **Lidské papilomaviry (HPV)** jsou vysoce infekční viry, z nich většina nezpůsobuje žádné příznaky. Některé způsobují vznik bradavic, asi 40 z nich je označováno jako genitální (týkající se pohlavních orgánů) a jsou přenášeny pohlavním stykem. Ty pak mohou způsobit změny sliznice děložního hrdla a čípku, které během několika let mohou vést k nádorové transformaci. K tomu papilomavirům slouží vlastní onkogeny, z nichž nejvýznamnější jsou proteiny **E6** a **E7**. Protein E6 se váže na p53 a způsobuje jeho rozklad. Zároveň E6 **aktivuje telomerázu**, která napomáhá imortalizaci (možnosti nekonečného dělení) buňky prodloužením telomer (specializované koncové struktury chromozomů, které chrání integritu DNA a stabilitu chromozomů). Protein E7 zneškodňuje další tumorsupresor – po vazbě inhibuje funkci Rb (retinoblastomového) proteinu. Kromě toho se E6 i E7 váží na **inhibitory cyklin-dependetních kináz** (viz brožurka **56. ročníku BiO**), a tak znemožňují zastavit buněčný cyklus během virové infekce. Aby toho nebylo dost, tyto virové faktory se podílejí na odzbrojení protivirové obrany blokováním klíčové **interferonové** odpovědi.

Zcela specifickou a unikátní skupinou nádorů jsou ty **infekční** – přenosné z jednoho jedince na druhého. U obratlovců se jedná o tři typy zatím popsanych nádorů – jeden postihující ďábly medvědovité (*Sarcophilus harrisi*), je přenášen kousnutím (nádory ústní dutiny), druhý, postihující reprodukční orgány psů, je přenášen pohlavním stykem, a třetí postihující syrské křečky (*Mesocricetus auratus*), je přenášen prostřednictvím komárů *Aedes aegypti*. U psů je známo, že se jedná o nádor existující již tisíce let (odhad 11 tis. let – během té doby v něm došlo ke vzniku 2 milionů mutací!) přenášený z jedince na jedince po obrovské množství generací. Jedná se v podstatě o transplantaci a je překvapivé, že nedojde k rozpoznání buněk přicházejících z jiného těla buňkami imunitního systému. Podobně jako u ďáblů medvědovitých se na tom podílí genetická uniformnost příslušných populací, u psa v důsledku domestikace a vzniku jednotlivých plemen, u ďábla při vzniku východotasmánské populace z omezeného počtu jedinců. U ďáblů se jedná o onemocnění ohrožujících jejich přežití, neboť došlo k promoření více než 75 % populace. Přenosné klonální nádory se mohou vzácně vyskytnout i u lidí – ve všech zdokumentovaných případech s „pomocí“ medicíny. Nádorové buňky totiž mohou být součástí transplantátů, jejich rozvoj může podpořit i imunosupresivní léčba typicky podávaná právě transplantovaným jedincům.

Imunitní dohled je pro některé typy nádorů velice důležitý. Klíčový je např. pro eliminaci viry způsobovaných nádorů. Lidé postižení imunodeficitem získaným po infekci virem HIV (AIDS) mají zvýšenou incidenci některých typů nádorů. Z nichž je nejznámější tzv. **Kaposiho sarkom** způsobený infekcí lidským herpetickým virem 8 (HHV8). Role imunitního systému při dozoru nad nádorovými buňkami je velkou výzvou pro onkologický výzkum. V současné době je již využíváno několik biologických protinádorových strategií, např. odblokování negativních regulátorů imunit-

ního systému nebo genetickou modifikací cytotoxických T-lymfocytů a NK buněk. Ty jsou změněny tak, že jsou schopné specificky rozpoznat a následně zlikvidovat nádorové buňky. Imunoterapie má vedle chirurgického odstranění nádorů, cytostatik a radioterapie určitě velkou budoucnost.



DOPORUČENÁ LITERATURA

Vlasák, P. (1986): *Ekologie savců*. Praha: Academia, 144–179.

ZDROJE OBRÁZKŮ

- Obr. 1.1:** Albert F. Damaška
Obr. 1.2: chmi.cz
Obr. 1.3: Michal Ptáček
Obr. 1.4: Albert F. Damaška
Obr. 1.5: Jacques Desclotres, MODIS Rapid Response Team, NASA/GSFC – http://visibleearth.nasa.gov/view_rec.php?id=5863_public_domain
Obr. 1.6: Albert F. Damaška
Obr. 1.7: <http://www.klimadiagramme.de/Europa/bologna.html>
Obr. 1.8: https://en.wikipedia.org/wiki/Underwater_vision#/media/File:NOAA_Deep_Light_diagram3.jpg
Obr. 1.9: překreslil Michal Ptáček
Obr. 1.10: https://vydavatelstvi-old.vscht.cz/knihy/uid_es-002_v1/hesla/kolobeh_dusiku.html, upraveno
Obr. 1.11: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Marine_export_production.jpg, upraveno
Obr. 2.1: klimadiagramme.de
Obr. 2.2: autoři fotografií: Petr Jan Juračka, Zuzana Konvičková, Albert František Damaška, Miroslav Mikát
Obr. 2.3: Zdroj obrázku: Černý M, Petrusek A (2022) Voda je divná (a díky za to). *Živa*, 2, XLV–XLVII
Obr. 3.1: Schmidt-Nielsen (1975), *Animal Physiology, Adaptation and Environment*, Cambridge University Press and reprinted in Randall et al. (1997) *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*, W. H. Freeman and Company ©, upraveno, překresleno
Obr. 3.2: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/a1/Insect_warm-up.jpg?1645102778797
Obr. 3.3: <https://www.allaboutbirds.org/news/how-do-gulls-deal-with-cold-feeet/>, upraveno
Obr. 3.4: <https://www.jstor.org/stable/24927612>, upraveno
Obr. 3.5: <http://naturalb3auty.blogspot.com/2011/05/pacific-walrus.html> (upraveno), <https://oceanwide-expeditions.com/to-do/wildlife/walrus> (upraveno)
Obr. 3.6: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13205-019-1861-y/figures/2>, upraveno
Obr. 3.7: <https://vesmir.cz/cz/on-line-clanky/2014/07/struktura-anomalie-vody.html>, upraveno
Obr. 3.8: Podle Hsia et al. (2013): Evolution of air breathing: oxygen homeostasis and the transitions from water to land and sky. *Compr Physiol.* 3(2):849–915; upraveno
Obr. 3.9: Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, upraveno
Obr. 3.10: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Osmoseragulation_Carangoides_bartholomaei_bw_en.png, upraveno

- Obr. 3.11:** Stephen McCormick and Mark Mandica, *American Zoologist* (41:781-794), upraveno
- Obr. 3.12:** https://commons.wikimedia.org/wiki/File:EM_Spectrum_Properties_cz.svg)
- Obr. 3.13:** Pearson Prentice Hall, Inc., upraveno
- Obr. 3.14:** California Academy of Sciences, <https://www.gbif.org/occurrence/473280064>
- Obr. 3.15:** Twitter: DrDarrenRFlower, upraveno
- Obr. 3.16:** Adam Petrušek, přednáška Vodní ekosystémy.
- Obr. 3.17:** University of Aberdeen's Oceanlab
- Obr. 3.18:** foto Zuzana Musilová
- Obr. 3.19:** National Geographic, PHOTOGRAPH BY PETER DAVID, GETTY IMAGES
- Obr. 3.20:** Robert C. Vrijenhoek, Shannon B. Johnson & Greg W. Rouse - Vrijenhoek R. C., Johnson S. B. & Rouse G. W. (10 November 2009). „A remarkable diversity of bone-eating worms (*Osedax*; Siboglinidae; Annelida)“. *BMC Biology* 7: 74. doi:10.1186/1741-7007-7-74 Cropped from Figure 1.
- Obr. 3.21:** NOAA, <http://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/02mexico/logs/oct13/media/isopod.html>
- Obr. 4.1:** Michal Ptáček
- Obr. 4.2:** <http://www.nana-bio.com/e-learning/transpiration/transpiration.html>, upraveno
- Obr. 4.3:** Převzato z Voesenek et al., 2006.
- Obr. 4.4:** https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12163?fbclid=IwAR36r6e_ZkRDVikuiMzK5bLILZfkVm4P6WALbhoIru2vYY0kkjjQhr1g4Ao
- Obr. 4.5:** <https://qph.cf2.quoracdn.net/main-qimg-4290b0792c94f790632ff2d8bb64a314.webp>, https://www.researchgate.net/figure/Identification-of-active-proteoid-roots-left-and-inhibitory-effect-of-vanadate-on_fig5_226373197
- Obr. 4.6:** <http://plantsarechemists.blogspot.com/2016/08/>, upraveno
- Obr. 4.7:** https://www.geonika.cz/EN/research/ENMGRC1anky/2017_4_%C5%AOKVAREINOV%C3%81.pdf
- Obr. 4.8:** https://www.researchgate.net/figure/A-B-RGB-and-C-D-thermal-images-of-maize-plants-taken-on-the-4-th-A-C-and-12-th_fig1_332970719, http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Chlorophyll-fluorescence-imaging-of-photosynthetic-activity-with-the-flash-lamp-fluorescence-imaging-system.pdf, upraveno
- Obr. 4.9:** <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0005272811000910>, <https://journals.biologists.com/jcs/article/131/2/jcs210310/76989/Actin-mediated-movement-of-chloroplasts>, upraveno
- Obr. 5.1:** <https://doi.org/10.1126/science.1086823>, <https://dx.doi.org/10.1128%2Fjb.177.24.7050-7059.1995>, upraveno
- Obr. 5.2:** <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2021.01.030>, upraveno
- Obr. 5.3:** <https://dx.doi.org/10.1074%2Fjbc.M112.420505>, upraveno
- Obr. 5.4:** Michael T. Madigan et al. *Brock biology of microorganisms* — Fourteenth edition. ISBN 978-0-321-89739-8, upraveno
- Obr. 5.5:** <https://doi.org/10.1007/s00792-017-0939-x>, upraveno
- Obr. 5.6:** <https://sandwalk.blogspot.com/2007/12/dna-denaturation-and-renaturation-and.html>, upraveno
- Obr. 5.7:** <https://www.britannica.com/science/polymerase-chain-reaction>, upraveno
- Obr. 5.8:** <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.75>, <https://doi.org/10.1038/nrmicro1992>, upraveno

- Obr. 5.9:** <https://schaechter.asmblog.org/schaechter/2019/07/of-terms-in-biology-trophosome.html>, upraveno
- Obr. 5.10:** <https://open.oregonstate.education/generalmicrobiology/chapter/bacteria-internal-components/>, upraveno
- Obr. 5.11:** <https://onlinelibrary-wiley-com.ezproxy.is.cuni.cz/doi/10.1111/jeu.12912>, upraveno
- Obr. 5.12:** <https://algaeresearchsupply.com/pages/dundunaliella-salina-the-algae-that-s-always-pretty-in-pink>
- Obr. 5.13:** <https://www.cdc.gov/parasites/naegleria/pathogen.html>, upraveno
- Obr. 6.1:** https://www.researchgate.net/figure/Representation-of-Renin-Angiotensin-Aldosterone-System-RAAS-Regulation-mechanism-of_fig2_357836725, upraveno
- Obr. 7.1:** https://els-jbs-prod-cdn.jbs.elsevierhealth.com/cms/attachment/2993351d-d946-42d8-a125-c8c36477519a/gr7_lrg.jpg, upraveno
- Obr. 7.2:** <https://pharmrev.aspetjournals.org/content/71/2/170>, upraveno
- Obr. 7.3:** <https://doctorlib.info/neurology/harrison-neurology-clinical-medicine/43.html>, upraveno
- Obr. 7.4:** Michal Ptáček
- Obr. 7.5:** <http://www.biosciencenotes.com/wp-content/uploads/2018/07/Free-radical3.png>, upraveno
- Obr. 7.6:** Michal Ptáček
- Obr. 7.7:** <https://img.brainkart.com/imagebk28/Z3z2Xq9.jpg>, upraveno
- Obr. 7.8:** <https://assets.technologynetworks.com/production/dynamic/images/content/299776/gastric-proton-pump-structure-determined-299776-480x270.jpg?cb=9622566>, upraveno
- Obr. 7.9:** https://upload.wikimedia.org/wikipedia/en/d/d6/Respiratory_burst%2C_R0S_and_RNS_generation_in_phagolysosome%2C_March_2020.jpeg, překreslil Michal Ptáček
- Obr. 7.10:** https://vectormine.com/wp-content/uploads/Dog_Cloning_outline_diagram.jpg, upraveno
- Obr. 7.11:** https://vectormine.com/wp-content/uploads/Dog_Cloning_outline_diagram.jpg, překreslil Michal Ptáček
- Obr. 7.12:** <https://www.cancer.gov/about-cancer/causes-prevention/risk/age>, upraveno



Chcete bádát v laboratoři?

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



Chcete pracovat v terénu?

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



Chcete během studia cestovat po světě?

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



Chcete něco navíc?

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

Přehled **bakalářských** biologických studijních programů:

Biologie

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

Molekulární biologie a biochemie organismů

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

Ekologická a evoluční biologie

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

Bioinformatika

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

Biologie se zaměřením na vzdělávání

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

Praktická geobiologie

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

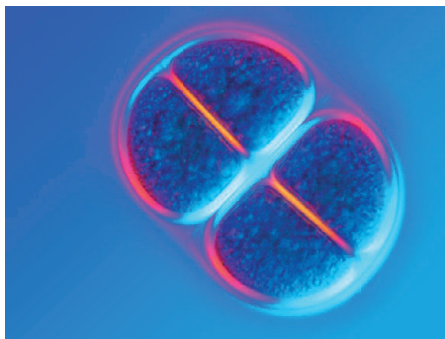
Biologická olympiáda vám může otevřít dveře na naši fakultu!

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



Přehled navazujících **magisterských** biologických programů:

- Antropologie a genetik člověka
- Botanika
- Buněčná biologie
- Ekologie
- Evoluční biologie
- Experimentální biologie rostlin
- Fyziologie živočichů
- Genetika, molekulární biologie a virologie
- Imunologie
- Mikrobiologie
- Parazitologie
- Protistologie
- Reprodukční a vývojová biologie
- Teoretická a evoluční biologie
- Zoologie
- Bioinformatika
- Geobiologie
- Učitelství biologie pro střední školy



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

Skvělou chuť odhalí tisíce receptorů v ústní dutině, zejména na hřbetu jazyka

$$V = \frac{1}{3} S_V = \frac{1}{3} \pi r^2 v$$

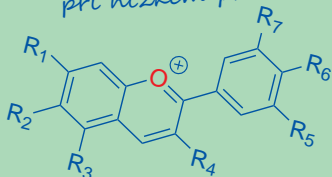


Řešení rovnice

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} - \frac{z^2}{c^2} = 0$$

s nejlahodnější naplní

Přírodní barviva antokyany červené při nízkém pH

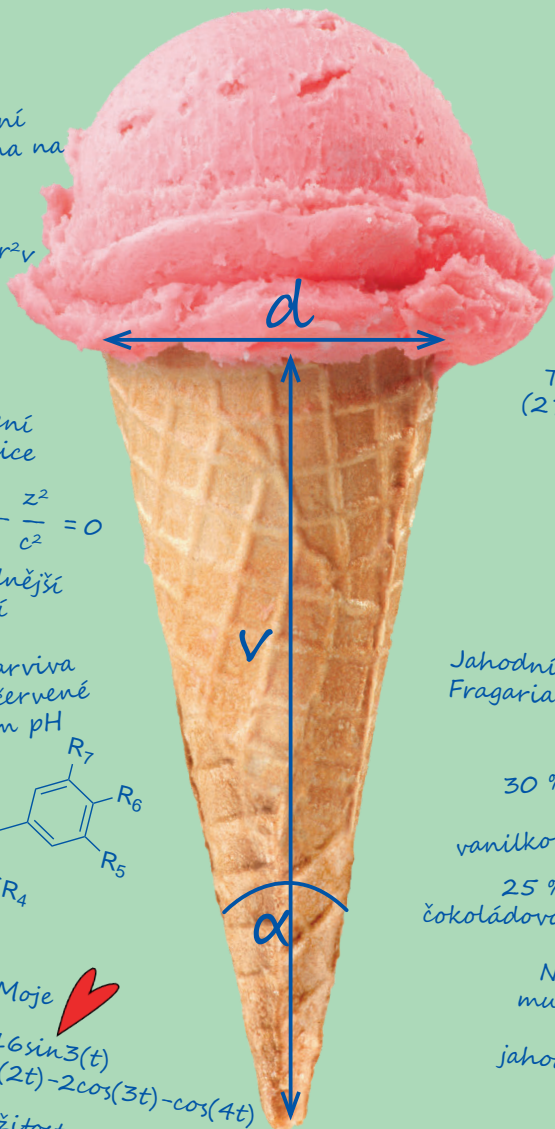


Moje

$$x = 16 \sin 3(t)$$

$$y = 13 \cos(t) - 5 \cos(2t) - 2 \cos(3t) - \cos(4t)$$

záležitost



Led (H₂O), šesterečný minerál

Tuhne při 0°C (273,15 K, 31°F)



Jahodník zahradní *Fragaria xananassa*

30 % obyvatel ČR má nejraději vanilkovou zmrzlinu

25 % preferuje čokoládovou příchuť

Na 3. místě mezi muži je pistáciová a mezi ženami jahodová zmrzlina



Fakulta životního
prostředí

Staň se profesionálem v ochraně životního prostředí
Budoucnost přírody jsi TY!

Zjisti, co všechno ti FŽP nabízí:



#naturefuture



fzp.czu.cz

Sleduj FŽP na sítích Instagram, Facebook, Twitter a YouTube



ÚSTAV PRO ŽIVOTNÍ PROSTŘEDÍ

Přírodovědecká fakulta UK

biodiverzita - změna klimatu - atmosféra a kvalita ovzduší
ochrana a využívání vodních zdrojů - aplikovaná ekologie
rekultivace a revitalizace



půda - nakládání s odpady - analýzy složek prostředí - dekontaminace
právo životního prostředí - ekotoxikologie
forenzní vědy

 www.natur.cuni.cz/fakulta/zivotni.prostredi

 @environmental.science

 @ustav_pro_zivotni_prostredi



Hledáš opravdu dobré vzdělání?

Z pestré nabídky studijních programů našich osmi fakult si jistě vybereš.

A když k tomu přidáš otevřenou a přátelskou atmosféru, pohodový univerzitní kampus s moderní knihovnou a 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



Přírodovědecká
fakulta
Faculty
of Science

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

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích nabízí studium v bakalářských, magisterských a doktorských oborech v různých oblastech biologie, chemie, fyziky, matematiky a informatiky. Součástí nabídky je i víceoborové studium pro budoucí středoškolské učitele a profesně zaměřené studium v oborech Biomedicínská laboratorní technika, Péče o životní prostředí, Aplikovaná informatika a Měřicí a výpočetní technika.



Předností studia na PŘF JU je **individuální přístup ke studentům**, kteří se již od prvního ročníku zapojují do **vědeckých týmů**. Součástí studia biologických oborů je velké množství **tuzemských i zahraničních exkurzí**.

PŘF JU již tradičně vypisuje **stipendia pro talentované nastupující studenty**. O stipendium se mohou zájemci ucházet na základě účasti a dobrých výsledků v odborných soutěžích.

Poznej vědu zblízka

Den otevřených dveří

20. ledna 2023

Více informací o studiu na PŘF JU a o akcích pořádaných pro veřejnost se dozvíte na facebookových stránkách a na webu www.prf.jcu.cz.



OSTRAVSKÁ UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

fyzika

chemie

biologie

[environmentální
sociální] geografie

informatika

matematika

TADY ZAČÍNÁ TVŮJ PŘÍBĚH...

EXPERIMENTÁLNÍHO NEBO SYSTEMATICKÉHO BIOLOGA A UČITELE BIOLOGIE

WE ARE
SCIENCE

věda
praxe
učitelství



zde
více

ZAŽIJ BRNO. STUDUJ MENDELU.

- Mendelova
- univerzita
- v Brně
-

Vyber si
program v češtině
nebo v angličtině

OBLASTI STUDIA: Architektura a design, Biotechnologie a technologie potravin, Business a management, Ekologie, Informatika, Lesnictví a dřevařství, Pedagogika, Mezinárodní studia, Zahradnictví a floristika a mnoho dalších najdeš na **mendelu.cz**



Přírodovědecká
fakulta



Studuj Přírodu

Biologie, ekologie a životní prostředí

Biologie a ekologie

Botanika

Hydrobiologie

Experimentální biologie

Biologie a environmentální výchova pro vzdělávání

Ekologie a ochrana životního prostředí

Zoologie

Molekulární a buněčná biologie

Biologie pro vzdělávání

INDIVIDUÁLNÍ PŘÍSTUP

KVALITNÍ STUDIJNÍ ZÁZEMÍ

MODERNĚ VYBAVENÉ LABORATOŘE

ZAPOJENÍ DO VÝZKUMNÝCH PROJEKTŮ



prfupol



Univerzita Palackého
v Olomouci

www.studujprf.upol.cz

Trefa do zelené

Lesnická a dřevařská fakulta

Arboristika | Design nábytku | Krajinářství
Lesnictví | Myslivost | Stavby na bázi dřeva
Technologie a management zpracování dřeva
Tvorba a výroba nábytku

„Pokud mám vybrat jednu věc, která se mi na LDF líbí, je to osobní přístup.“
(Aneta Bačová)



„K dřevinám jsem tíhl už na střední škole a oborově zaměřené předměty na LDF můj zájem jen posílily. Neocenitelné byly zkušenosti, které jsem získal na zahraničních stážích a ve fakulturních projektech.“
(Karel Novák)

„Na studiu na LDF se mi nejvíce líbí praktická výuka, kdy jdeme vyzkoušet nabitě vědomosti do terénu.“
(Filip Hvižď)



- MENDELU
- Lesnická
- a dřevařská
- fakulta

idf.mendelu.cz



[idf.mendelu](https://www.facebook.com/idf.mendelu)



[idf_mendelu](https://twitter.com/idf_mendelu)

- Alkoholové kvašení
- Dýchání semen hrachu
- EKG a sledování srdeční aktivity
- Elektrická aktivita svalů
- Fotosyntéza
- Hloubka a frekvence dýchání
- Lidské tělo v elektrickém obvodu
- Ochrana proti UV záření
- Produkce CO₂ v klidu a při cvičení
- Reakční doba na zrakový podnět
- Vitální kapacita plic

... a mnoho dalších experimentů

www.vernier.cz/BIOLOGIE





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

EVIDENT EUROPE GMBH

Caffamacherreihe 8-10, 20355 Hamburg, Germany | Postbox 10 49 08, 20034

Hamburg, Germany



Diana Biotechnologies je **přední česká biotech firma** zaměřená na **vývoj vlastních produktů** založených na **špičkovém výzkumu na poli diagnostiky a vývoje léčiv**.

V posledním roce jsme se stali **největším českým výrobcem PCR diagnostiky**, protože jsme dokázali v extrémně krátkém čase vyvinout testy patřící k **celosvětové špičce** a pomohli jsme tak **navýšit kapacitu PCR testování v ČR**.

Pokud máte vzdělání a odborné znalosti v oblasti **farmakologie, molekulární biologie, biochemie nebo lékařské chemie**, máte zájem pracovat na zajímavých projektech v **oblasti klinické diagnostiky nebo objevování léčiv** a jste ochotni pracovat v rychle se rozvíjejícím prostředí, **rádi se o vás dozvíme víc**.

VĚDECKÁ SPOLEČNOST SDRUŽUJÍCÍ PROFESIONÁLNÍ ENTOMOLGY A ZÁJEMCE O HMYZ

- zajímá Tě svět hmyzu?
- není Ti lhostejné ubývání druhů hmyzu?
- chceš se podílet na ochraně hmyzu?
- chceš přispět k výzkumu a monitoringu hmyzu v ČR?
- podporujeme hmyz vhodnou péčí o lokality
- podílíme se na výzkumu hmyzu v ČR
- vydáváme časopis Klapalekiana a Podušťák
- pořádáme entomologické exkurze a odborné přednášky

STAŇ SE NAŠÍM ČLENEM



www.entospol.cz



facebook.com/entospol



[entospol_cz](https://entospol.cz)



Život není fér!

aneb

jak se organismy vyrovnávají s abiotickým zlem prostředí

Biologická olympiáda 2022–2023, 57. ročník

přípravný text pro kategorie A, B

Bc. Kateřina Bezányiová (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

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

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

Mgr. Albert František Damaška (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

Bc. Eliška Havlíčková (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

Bc. Jakub Hradečný (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

Bc. Zuzana Konvičková (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

RNDr. Jaroslav Nunvář, Ph.D. (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

MUDr. Mgr. Tereza Schimerová (*1. lékařská fakulta Univerzity Karlovy*)

Mgr. Jan Toman (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

Ing. Radek Vítek (*Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů České zemědělské univerzity*)

Bc. Šimon Zeman (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)

Editor: Albert František Damaška

Ilustrace: Karel Kodejš

Grafická úprava: Michal Ptáček, LuaTeX

Vytiskla Tiskárna Justprint.cz s.r.o.

28. října 341/184

709 00 Ostrava – Mariánské Hory

Základní písmo Lido STF — Střešovická písmolijna,

Špálova 23, 162 00 Praha 6

Vydáno roku 2022

Neprodejné

ISBN 978-80-7444-096-0