

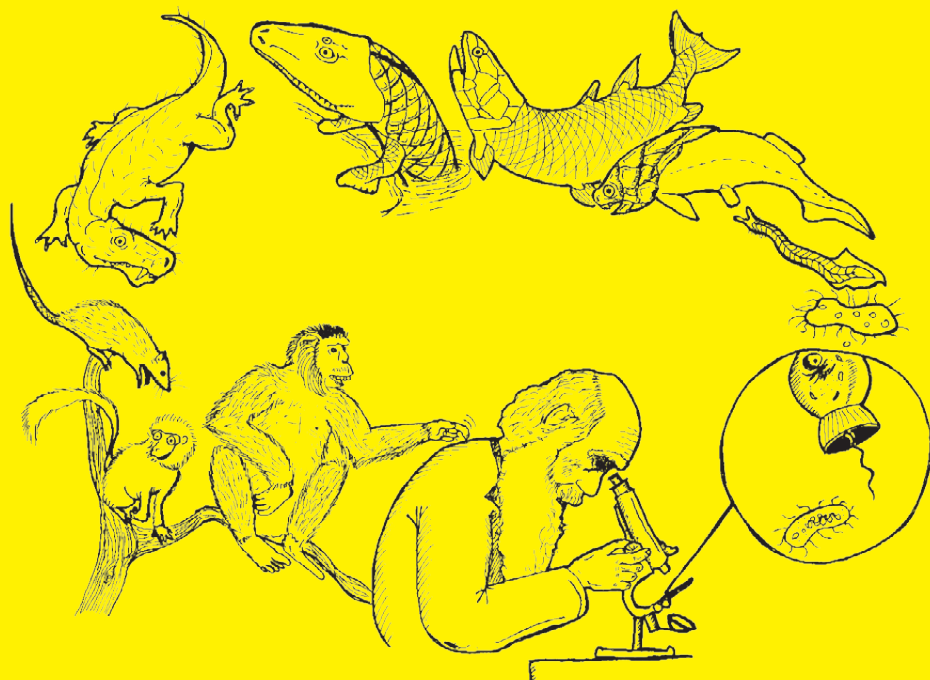
ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Biologická olympiáda 2015–2016,
50. ročník, přípravný text pro kategorie A, B

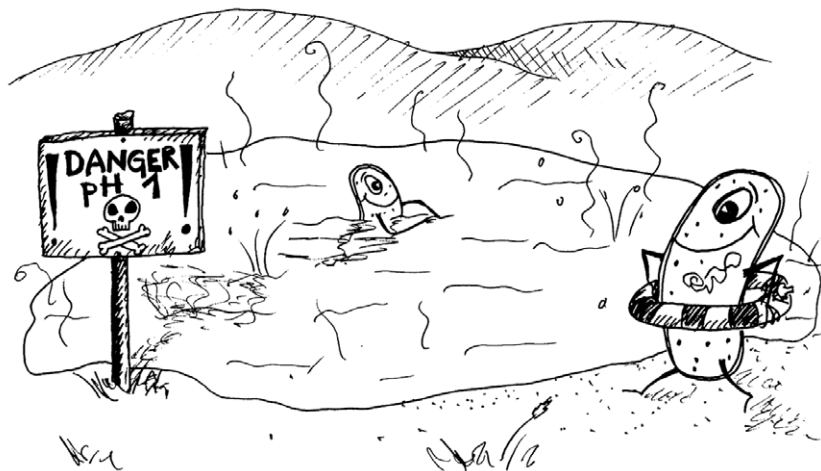
Život je jen náhoda

Evoluce života na Zemi

Alena Balážová, Jan Černý, Albert Damaška, Radka Marta
Dvořáková, Magdalena Holcová, Karel Kodejš, Michael Mikát,
Jaroslav Nunvář, Jana Pilátová, Jan Smyčka, Marie Smyčková



Česká zemědělská univerzita v Praze
Ústřední komise Biologické olympiády



Odborná recenze:

Doc. RNDr. Ivan Čepička, Ph.D.

Doc. RNDr. Anton Markoš, CSc.

Prof. David Storch, Ph.D.

Ing. Milan Štech, Ph.D.

Prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Pedagogická recenze:

Mgr. Petr Šíma

PhDr. Roman Andres

PhDr. Petr Němeček, Ph.D.

Poděkování za spolupráci:

Ivan Čepička, Lukáš Falteisek, Filip Kolář, Stanislav Vosolsobě

Alena Balážová, Jan Černý, Albert Damaška, Radka Marta
Dvořáková, Magdalena Holcová, Karel Kodejš, Michael Mikát,
Jaroslav Nunvář, Jana Pilátová, Jan Smyčka, Marie Smyčková

Život je jen náhoda aneb Evoluce života na Zemi

Biologická olympiáda 2015–2016, 50. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

© Alena Balážová, Jan Černý, Albert Damaška, Radka Marta Dvořáková,
Magdalena Holcová, Karel Kodejš, Michael Mikát, Jaroslav Nunvář,
Jana Pilátová, Jan Smyčka, Marie Smyčková, 2015

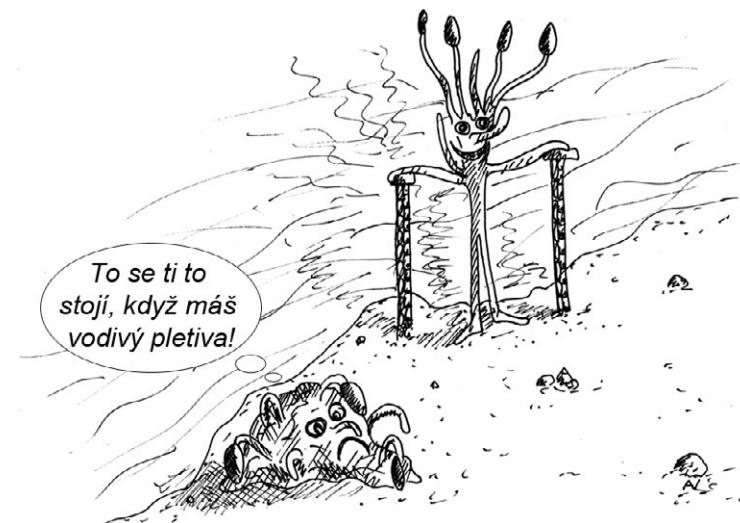
ISBN 978-80-213-2565-4

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2015

OBSAH

| | |
|---|-----|
| PŘEDMLUVA..... | 7 |
| ČASOVÁ OSA..... | 8 |
| 1. CO JE ŽIVOT? (J. Černý) | 9 |
| 2. MECHANIZMY EVOLUCE ŽIVOTA (J. Smyčka, M. Mikát) | 14 |
| 3. JAK VZNIKL ŽIVOT? (J. Černý)..... | 29 |
| 4. SVĚT PROKARYOT (J. Nunvář) | 40 |
| 5. VZNIK EUKARYOT (J. Nunvář)..... | 48 |
| 6. EVOLUCE SEMIAUTONOMNÍCH ORGANEL A RADIACE EUKARYOT (J. Pilátová) | 52 |
| 7. EVOLUCE ROSTLIN (M. Smyčková, M. Holcová) | 65 |
| 8. EVOLUCE HUB A ŽIVOČICHŮ (K. Kodejš, A. Damaška) | 86 |
| 9. EVOLUCE ČLENOVCŮ (A. Damaška, M. Mikát)..... | 103 |
| 10. EVOLUCE OBRATLOVCŮ (A. Běláňová) | 120 |
| 11. EVOLUCE ČLOVĚKA (R. M. Dvořáková) | 138 |
| 12. SHRNTÍ EDITORA (J. Nunvář) | 142 |
| POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA A ZDROJE..... | 144 |



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

www.biologickaolympiada.cz

PŘEDMLUVA

Milí čtenáři,

ve školním roce 2015/2016 slaví Biologická olympiáda jubilejní padesátý ročník své existence. Když jsme přemýšleli, jaké téma soutěže k této příležitosti zvolit, rozhodli jsme se pro jednu z nejkrásnějších a zároveň nejkompaktnějších biologických oblastí: evoluci života. Evoluce je fenomén, který „dělá biologii biologii“, zároveň se jedná o disciplínu s jistým puncem tajné nauky, jíž rozumí jen vybraná skupina zasvěcenců (a významná část světové populace ji z různých příčin odmítá). Rádi bychom vám taje evoluce poodhalili, a to ve světle současného stavu poznání. Mnoho otázek evoluční biologie bylo totiž vysvětleno až v nedávné době, s rozvojem moderních přístupů a technik.

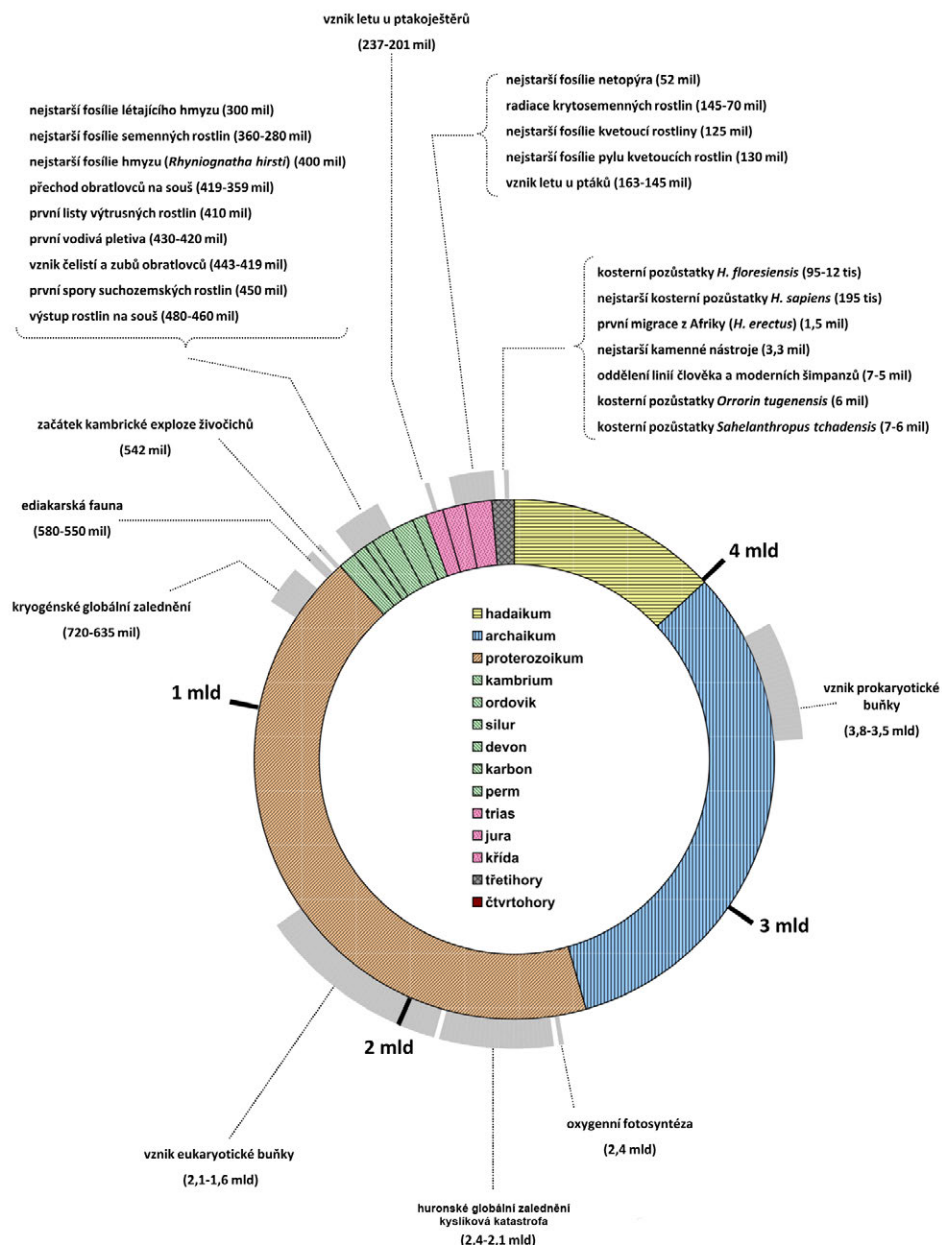
Evoluční biologie je široká disciplína, kde si snad každý najdete svou oblast zájmu. Autorský tým přípravného textu je poměrně početný, abychom pokryli celou diverzitu organismů. Jistě si všimnete, že každý autor pojal svou kapitolu originálním způsobem, s důrazem na oblasti, které považuje za nejdůležitější a nejzajímavější. Nejedná se tedy o vyčerpávající přehled evoluce života, k tomu by rozsah textu nestačil. Pokud vás některá kapitola zvláště zaujme, autorský výběr rozšiřující literatury najdete na konci brožury – neváhejte ho využívat. Rovněž můžete pracovat s dostupnými internetovými zdroji, kde jsou témata často dobře a aktuálně zpracovaná. Starší brožurky, na něž někdy odkazujeme, není nutné detailně studovat, jsou určeny případným zájemcům o rozšíření obzorů. Rovněž části textu odlišené šedou barvou písma a texty v rámečcích jsou rozšiřujícího charakteru.

Tak jako v minulých letech důrazně doporučujeme nestresovat se učením celého rozsahu textu nazpaměť. To platí obzvláště pro kategorii B, kde stačí porozumět základním zákonitostem. U kategorie A předpokládáme hlubší znalosti problematiky. V případě evoluce života jde víc než jinde o pochopení principů, často poměrně abstraktních. Mějte na paměti, že pro úspěch v olympiádě vždy byl a bude i letos rozhodující komplexní biologický přehled a myšlení.

Věříme, že vás četba následujících stránek zaujme, obohatí a třeba i nadchne pro hlubší studium biologie.

Přejeme vám příjemné čtení.

Autoři



1. Co je život?

Na tuto jednoduchou otázku bohužel nemáme podobně jednoduchou odpověď. To je dáno několika důvody. Jedním z nich je to, že definici života chápeme jako obecnou definici, a přitom zatím známe jen typ života nacházející se na naší planetě. Dalším důvodem je nemožnost se vrátit zpět a pozorovat vznik života v reálném čase, popř. jeho vznik kompletně napodobit v laboratoři. Poslední komplikací, kterou zmíníme, je fakt, že pro pochopení fenoménu života se musíme na chvíli ponořit do fyziky a chemie, na jejichž pomezí se nachází asi nejlepší možné vysvětlení. Nechceme tak odradit čtenáře hned na začátku, nemusíte se bát rovnic, ale na druhou stranu se nemůžeme spokojit s pouhým výčtem atributů života, který bez patřičného komentáře může být zavádějící. Zkusme nahradit život ohněm (ten evidentně není živý), který se sám dokáže velice dobře rozmnožovat a vyvíjet (své by mohli říct hasiči), je pokaždé v podstatě stejný, když mu ubereme kyslík a „potravu“, tak se zmenší a naopak, o přeměně látkové zde nemůže být pochyb.

Vše živé je buněčné povahy

Na začátku si zkusme zrekapitulovat fakta, která o životě všichni víme. Za prvé – vše, co považujeme za živé, je tvořeno buňkami. Buňka je základní jednotkou života. Co můžeme říct obecného o buňkách (všimněte si, jak jsme si zjednodušili práci, už nemluvíme o životě, ale o buňkách)? Určitě to, že jsou velice složité. Buňky jsou i v tom nejjednodušším provedení složeny z mnoha různých molekul s definovanou, tedy nenáhodnou strukturou. Důležité je, že tato složitost se v čase nemění, udržuje se (tedy pokud zrovna buňka neumírá), a může se dokonce i zvyšovat. Je normální být ve světě, v němž žijeme a kde fungují termodynamické zákony (viz dále), po dlouhou dobu složitý? Je to podobná otázka, jako zda je normální, aby náš pokoj byl neustále sám od sebe vzorně uklizený. Na obě otázky je jasná fyzikální odpověď – NENÍ. O tom pokoji to ale radši neříkejte svým rodičům.

Termodynamika života

Pokud zjednodušeně parafrázujeme termodynamické zákony, které mimo jiné říkají, že vše v našem světě samo od sebe spěje k rovnováze (tedy situaci, kdy cokoliv složitější je nestabilní a v čase se zjednodušuje na stavební jednotky, které se navíc v prostoru rozptylují tak, aby se vyrovnaly gradienty jejich koncentrace), tak nám bude jasné, že život je od této rovnováhy velice daleko. Pro život je typická složitost molekul, organel, gradienty iontů (rozdíly koncentrací), navíc se tato složitost v buňkách udržuje po dlouhou dobu. Z fyzikálního hlediska se tak skoro zdá, že existence života je vyloučena a je proti přírodním zákonům, minimálně termodynamickým (**rámček 1.A**). Přesně v tomto konfliktu se zřejmě skrývá možné vysvětlení, co je život vlastně zač.

Metabolický obrat bílkovin

Zkusme si představit, že se můžeme ponořit dovnitř do buňky a chvíli v ní pozorovat její stavební a funkční jednotky (složitě a jasně definované makromolekuly),

pro začátek třeba bílkoviny. Ty jsou složeny z aminokyselin, které jsou spojeny kovalentními peptidovými vazbami v přesném pořadí. Normálně je jich tak spojeno několik set, často i tisíc. Jedná se tak o jasný příklad složité soustavy **vzdálené od termodynamické rovnováhy**. Dle přírodních zákonů by se měly bílkoviny v buňce rozpadat a měnit svůj funkční tvar určený pořadím aminokyselin (konformaci), tedy denaturovat. V čase by se měly štěpit chemické vazby v nich obsažené, vznikají peptidy, pak aminokyseliny, a ty se nakonec rozložit minimálně na malé stabilní anorganické molekuly, jako je například voda, amoniak, sulfan nebo oxid uhličitý. A přesně k tomu v buňce dochází. Bílkoviny jsou struktury, které se neustále poškozuji a rozkládají. Jejich poločas „života“ je často jen několik minut, u těch mimořádně stabilních několik dnů (a za zcela mimořádných podmínek – například u krystalinů v naší oční čočce – i let) Toto chování bílkovin je tedy v podstatě podle fyzikálních termodynamických zákonů. Jak to, že jako celek buňka zůstává složitá a neplní se při rozkladu svých makromolekul molekulárním odpadem? Je to dáno tím, že bílkoviny v buňce procházejí přesně kontrolovaným cyklem vzniku a zániku. Syntetizují se podle instrukce genetické informace uložené v nukleových kyselinách, kde je přesně definováno, jak jsou jednotlivé aminokyseliny seřazeny za sebou. Po vzniku bílkovin translací pak specializované proteinové komplexy zvané **chaperony** asistují při jejich sbalení do termodynamicky optimálního tvaru (konformace), kdy na povrchu jsou exponovány hydrofilní aminokyseliny a uvnitř se nacházejí aminokyseliny hydrofobní. Pokud se během života konkrétní bílkoviny na jejím povrchu odhalí hydrofobní aminokyseliny (ty, které mají být vevnitř, důvodem může být poškození bílkoviny denaturací, prasknutí chemických vazeb, obecně se jedná o působení termodynamických zákonů směřujících složité soustavy k jednoduchosti), tak jsou rychle rozpoznány, označeny k odbourání (např. malou bílkovinou zvanou ubiquitin) a následně rozštěpeny na krátké peptidy pomocí specializovaného cytoplazmatického komplexu – **proteazomu**. Konec cyklu zajistí cytoplazmatické proteázy, které peptidy rozštěpí na jednotlivé aminokyseliny. V cytoplazmě buňky se tak objeví stavební bloky pro syntézu nové bílkoviny a cyklus se opakuje. Je zřejmé, že neustálá obnova bílkovin buňku stojí energii. Mimo jiné i proto musíme jíst, abychom měli dost energie pro udržení složitosti a uspořádanosti vnitřního prostředí svých buněk.

Vše živé je obaleno membránou

Jak jsme již zmínili, život, jak jej známe, je založen na existenci buněk. Co je na nich tak unikátního? Například to, že jsou všechny obaleny membránou. Ta je tvořena tzv. **amfipatickými molekulami fosfolipidů**, které obsahují jak část hydrofilní, tak hydrofobní a spontánně se orientují vůči vodě a vytvářejí stabilní membránové uspořádání. K čemu je životu membrána dobrá? Odpověď je zřejmá. Membrány oddělují vnitřní uspořádané prostředí buňky od okolního světa, definují tak prostor, o který je třeba pečovat, „uklízet“ v něm, udržovat jeho komplexitu vzdálenou od termodynamické rovnováhy. Vše, co považujeme za živé, je obaleno membránou. Ne vše, co je obaleno membránou, ale musí být živé – některé tzv. obalené viry

(např. retroviry) mají na svém povrchu membránu, tu ale „kradou“ hostitelské buňce, když ji opouštějí.

Nezbytnost informace

Další obecná součást všech dosud známých buněk je přítomnost genetické informace ve formě DNA, neboli návodu, jak se mají syntetizovat molekuly RNA a podle některých z nich bílkoviny. Přítomnost konkrétních bílkovin, RNA a metabolitů v prostoru omezeném membránou definuje fungování buňky. Co se týká molekuly DNA, tak ta se zdánlivě vymyká přírodním zákonům. Je totiž nesmírně složitá a zároveň přetrvává v buňce z generace na generaci. Musíme si ale uvědomit, že každá buňka investuje podstatnou část svých bílkovin a energie do neustálého vyhledávání poškození v DNA způsobených fyzikálně-chemickými ději. Pomocí sofistikovaných opravných mechanismů pak tyto chyby téměř dokonale opravuje. Není tedy pravda, že DNA se v nezměněné formě dědí z generace na generaci. Její chemické

1.A Druhý termodynamický zákon. Ve světě, jako je náš, kde platí druhý zákon termodynamiky, směřují všechny izolované systémy k maximální neuspořádanosti. Vzhledem k tomu, že živé soustavy (buňky, organizmy) dlouhodobě udržují stav o vysoké uspořádanosti, se na první pohled zdá, že je narušen jeden z fyzikálních zákonů našeho světa. Živé systémy však nejsou uzavřenými systémy, a tak se o žádné narušení nejedná! Zvyšování a udržování uspořádanosti uvnitř organismů je spláceno zvyšováním neuspořádanosti (entropie) vně organismu. Druhý termodynamický zákon je tak platný, přitom život je udržován ve vysoce uspořádaném stavu, zároveň se neuspořádanost celého vesmíru zvyšuje. Proto, aby se lokálně zvyšovala uspořádanost, jak se děje na naší Zemi prostřednictvím života, je samozřejmě nezbytná energie. Živé systémy (a vzácně i některé neživé, viz konec rámečku) jsou otevřené a „žijí“ se tzv. volnou energií z vnějšího prostředí, kterou přetvářejí na již nevyužitelné teplo, a tak zvyšují neuspořádanost/entropii ve svém okolí. Slavný biochemik a autor skvělých učebnic Albert L. Lehninger na toto téma říká: „Živé organizmy udržují svou vlastní uspořádanost tak, že ze svého okolí získávají volnou energii ve formě organických látek nebo světla a do okolí vracejí stejné množství energie ve formě tepla a entropie.“ Velice blízko k definici živého měl i fyzik Erwin Schrödinger, který v roce 1944 ve své slavné knize *What is Life?* odpovídá na otázku, jak se organizmy brání rozkladu: „Tím, že přijímají potravu, pijí, dýchají a (v případě rostlin) asimilují“. A na závěr definice života z pera Xaviera Bichata, slavného francouzského anatoma a fyziologa, zakladatele moderní histologie, který již v osmnáctém století napsal, že „život je soubor funkcí, které odolávají smrti“.

Zvyšování vlastní uspořádanosti na úkor růstu entropie v okolí není výlučnou vlastností života. Přesně to samé činí již zmiňovaný oheň, z téže kategorie je třeba vznik sněhových vloček, složitých textur v sedimentárních horninách, tvary soustav údolí v horách a mnoha dalších přírodních úkazů. Podobně vzniklé struktury označujeme jako disipativní („rozsyávající“ teplo ve svém okolí) a známe je z každodenního života, aniž bychom si to nějak zvlášť uvědomovali. Je ale pravda, že život dosáhl v tomto ohledu mimořádné účinnosti.

složení (to, z jakých konkrétních atomů se skládá) se neustále mění, a dokonce se mutacemi mění i informace v ní uložená.

Další důležitý rys života je to, že živé soustavy dokážou „číst“ strukturu určité chemické látky (nebo její pouhou přítomnost či absenci) jako informaci. Projev genu kódovaného molekulou DNA nijak nesouvisí s chemickými vlastnostmi této molekuly. Stejně tak reakce lidského těla například na určitý hormon není nijak odvoditelná z vlastností tohoto hormonu. Může se to zdát triviální (a v podstatě správně), ale schopnost zpracovávat chemické signály jako informaci je jedna z klíčových věcí, které odlišují chemické a biologické soustavy.

Metabolismus

Metabolismus (přeměna látková) je další klíčové slovo pro pochopení života. Ten je zjednodušeně definován jako soustava chemických reakcí, která je schopná zajistit výstavbu a odbourávání všech molekul přítomných v buňce. Výjimkou jsou odpadní produkty, které buňka zpravidla vylučuje. Již jsme zmínili obměnu bílkovin jako strategii proti obecné tendenci našeho světa k zvyšování neuspořádanosti – **entropie**, což vyžaduje informaci, materiál a energii. O informaci jsme již psali. Materiál je to, co jíme. Jedná se o chemické struktury, které se jako stavební bloky zabudují do našich molekul. S energií je to složitější, ta může mít několik forem. V našem případě je to energie uložená v chemických vazbách organických sloučenin, u rostlin a fotosyntetizujících bakterií se jedná o energii fotonů. Chemolitotrofní organismy získávají energii oxidací anorganických látek. V konečném důsledku se vždy jedná o energii chemickou, která se využívá pro udržení komplexnosti živých soustav. Nejdříve pro snižování entropie, a pokud se to podaří a energie zbývá, je zde možnost pro růst a rozmnožování.

Rozmnožování

Další vlastností živého je to, že se rozmnožuje. Nemusí to platit za každé situace, i v našem těle se nachází mnoho buněk, které se nedělí. Řada organismů je schopna vytvořit dlouhodobě přežívající dormantní (klidové) stadium bez jakéhokoliv náznaku množení. Obecně ale platí, že všechno živé, co okolo sebe pozorujeme, vzniklo rozmnožením, ať už pohlavním, nebo nepohlavním. Pokud promítneme všechny generace všech živých organismů na naší planetě do minulosti, tak se dostaneme k jediné prabuňce, která měla celou řadu molekulárních vlastností, které si ve své výbavě neseme jako vzpomínku na velice dávnou minulost. Tohoto posledního univerzálního předka (*Last Universal Common Ancestor* – LUCA, viz dále) všeho živého na naší planetě samozřejmě nikdo nikdy neviděl, ale z obecných vlastností všech existujících buněk můžeme usuzovat, jaké měl obecné molekulární vlastnosti.

Role entropie v evoluci

Fakt, že v současné době existuje taková různorodost živých forem, je dán tím, že snižování narůstající entropie nezvládáme úplně dokonale. Pro rozmnožování je nezbytné zkopírovat genetickou informaci, a to není možné provést při její komplexnosti a délce zcela bez chyb. Vznikají tak mutace, které jsou zodpovědné za

nové varianty potomstva, z nichž se vybírají **přírodním výběrem** ty úspěšné. Zatím jsme popisovali fyzikální zákony našeho světa jako něco, co je pro život komplikací, kterou je třeba složitě a s vynaložením velké energie překonávat. Mutace jsou však významnou „polehčující okolností“ obecně špatné pověsti našeho fyzikálního světa a poukazují na to, že i chyby mohou mít důležitý význam při vzniku různorodosti, která je základním předpokladem evoluce. Stejným způsobem jsme byli v mnoha generacích vybíráni i my. Můžeme se považovat za výsledek molekulární strategie, jak vytvořit stabilně fungující, entropii úspěšně odolávající soustavu buněk, která je mj. schopná přemýšlet o životě samém... Celý tento text, který máte před sebou, je o tom, jaké nové strategie se objevovaly během evoluce živých soustav. Budeme diskutovat ty nejdůležitější evoluční vynálezy, jejichž kombinace se objevuje ve všem kolem nás i v nás.



2. MECHANIZMY EVOLUCE ŽIVOTA

Živé organismy jsou na první pohled neodolné a křehké struktury. Při bližším pohledu ale zjistíme, že jsou schopné přežít za extrémních podmínek (pod bodem mrazu, při vyšší teplotě než 100 °C, ve vakuu, při vysoké radioaktivitě, při pH 0 atd.). Většina zemského povrchu tak kypí životem. Obrovská různorodost života schopného osídlit nejrůznější prostředí je výsledkem dlouhodobé evoluce, která je spojena se dvěma fenomény – rozmnožováním a tím, že při něm dochází k chybám, mutacím (popř. kombinaci vlastností rodičů u pohlavního rozmnožování), a tudíž ke vzniku různých variant na původní téma.

Organismy jsou adaptované (přizpůsobené) na prostředí, ve kterém žijí. Toto přizpůsobení je důsledkem biologické evoluce. Aby mohla evoluce probíhat, tak musí být splněny základní podmínky. Zároveň platí, že pokud jsou tyto podmínky splněny, tak evoluce z principu probíhat musí. První základní podmínkou evoluce je **reprodukce**, tedy schopnost produkce podobných jedinců. Vlastnosti potomků nejsou náhodné, ale jsou variantou vlastností rodičů – tedy další podmínkou je **dědičnost** vlastností. Paradoxně ovšem tato dědičnost nemůže být absolutní. Jestliže by se informace pro vlastnosti rodičů přesně kopírovaly do informace pro vlastnosti jejich potomstva, tak by byli všichni stejní, a tudíž by nemohlo docházet k přizpůsobení. Mezi potomstvem proto musí existovat **variabilita**. To, jak evoluce probíhá, je ale samozřejmě závislé i na okolním prostředí. To musí zaručovat, aby všichni jedinci nepřežili, nebo alespoň aby se různí jedinci rozmnožili různě úspěšně. Poslední podmínkou toho, aby probíhala evoluce, je tedy **nadprodukce potomstva**.

V současnosti je nám znám pouze jediný na hmotě založený systém, ve kterém biologická evoluce funguje, a to je právě život na Zemi. Pokud jsou ale splněny výše zmíněné podmínky, tak k evoluci nejen docházet může, ale dokonce nutně musí i v systémech úplně jiných. Dnes není problém vytvořit počítačové programy, v rámci nichž probíhá evoluce. Pokud by vznikl život i jinde ve vesmíru, tak by jeho evoluce měla probíhat pomocí podobných principů jako na Zemi. Samozřejmě její výsledky by byly díky náhodnosti a odlišnému prostředí diametrálně odlišné.

Malé změny, projevující se především změnami frekvencí alel (variant genů) v populaci a vznikem drobných odlišností mezi jedinci, označujeme termínem **mikroevoluce**. Tu můžeme s trochou štěstí pozorovat i okolo sebe (ve volné přírodě nebo při chovu svých domácích mazlíčků) nebo uměle v laboratoři. Důsledkem mikroevoluce (díky selekci ze strany člověka) je třeba vyšlechtění koček s různě dlouhou srstí. Vznik zásadních evolučních novinek a nových evolučních linií (taxonů), se označuje jako **makroevoluce**. Ta se obvykle projevuje až v měřítku milionů či desítek milionů let. Za makroevoluční událost můžeme považovat například osídlení souše rostlinami. Ač spolu mikro- a makroevoluční procesy jistě souvisí, platí na obou škálách velmi různé zákonitosti. Mechanismem, který spojuje mikro- a makroevoluci, je vznik nových druhů – **speciace**.

Na evoluci se můžeme dívat rovněž buď z hlediska změn v rámci jedné linie organismů, nebo z hlediska štěpení těchto linií. Vznik nových linií organismů označujeme jako **kladogenezi**. Naopak vznik nových vlastností v rámci evoluce, které v důsledku vedou k rozdílu mezi liniemi, označujeme jako **anagenezi**. Darwinovo přelomové dílo „O původu druhů přírodním výběrem“, které dalo základy moderní biologii, je vlastně nazváno z dnešního pohledu nepřesně, neboť pojednává především o vzniku nových vlastností – anagenezi – a nikoliv o vzniku nových linií – kladogenezi. Procesy anageneze a kladogeneze se vzájemně ovlivňují a často dochází k významným anagenetickým i kladogenetickým událostem současně, na druhou stranu jejich mechanismy se dosti podstatně liší.

V následujících dvou kapitolách se zaměříme nejdříve na mechanismy mikroevoluce a anagenezi a následně se přesuneme ke vzniku a zániku nových druhů, tedy kladogenezi. Konkrétní makroevoluční události v rámci jednotlivých skupin organismů jsou potom popsány v ostatních kapitolách přípravného textu (**kap. 4–11**).

2.1 Mechanizmy mikroevoluce

Mutace

Jako mutace se označuje změna sekvence DNA dceřině buňky (nebo dceřiného organismu) oproti buňce původní (původnímu organismu). Mutace jsou zásadním zdrojem genetické variability. Úplně nové alely vznikají vlastně jen díky mutacím.

Mutace se mohou týkat pouze jednoho páru bází DNA (bodové mutace), nebo v druhém extrému celého genomu (souboru všech genů v organismu). Za nejrozsáhlejší typ mutace můžeme považovat polyploidizace, kdy dojde jednorázově ke znásobení celé sady chromozomů přítomných v jádře.

Technicky mutace vznikají v důsledku nepřesnosti replikačních mechanismů či mechanismů buněčného dělení (mitózy), případně meiózy. Mutace mohou vznikat také vlivem vnějších podmínek, konkrétně mutagenů – fyzikálních či chemických vlastností vnějšího prostředí poškozujících molekulární aparát buňky (UV záření, nebo některé jedy – například aflatoxin z plesnivých burských oříšků či formaldehyd používaný při výrobě nábytku).

Dřívější evoluční teorie uvažovaly o tom, že díky mutacím se organismy mohou cíleně zlepšovat. Některé bakterie mohou měnit mutační rychlost (např. ji zvýšit ve stresových podmínkách), ale nemohou mutovat tak, jak by se jim hodilo. Jelikož účinky mutací jsou náhodné, organismus je nemůže cíleně použít k vylepšování sebe sama.

Vzhledem k náhodnosti vzniku mutací lze předpokládat, že jejich většina bude mít na svého nositele vliv spíše negativní než pozitivní. Obzvláště u mutací velkého rozsahu často platí, že nejsou slučitelné se životem. V DNA nejsou obsaženy jen geny, tedy informace pro syntézu proteinů a některých výkonných RNA (rRNA, tRNA a další), ale také regulační oblasti ovlivňující, jakým způsobem a za jakých okolností se budou geny používat. Dodnes nevíme, jaká část DNA je pouze balast, kde mutace nemají žádný vliv. Předpokládáme, že nejvíce mutací bude mít účinek

slabě negativní, tedy téměř nezatelně zhorší biologickou zdatnost (fitness) svého nositele.

Genetický drift

Osud alel není určován pouze tím, jak se vliv dané alely projeví navenek v evoluční zdatnosti jejího nositele. Občas může mít vliv na její osud jen čirá náhoda, tedy tzv. **genetický drift**. Genetický drift jsou náhodné změny frekvence alel v populaci. Jestli daný organismus přežije a jestli se rozmnoží, je dáno nejen jeho vlastnostmi, ale i tím, zdali má štěstí nebo smůlu. I kdyby byli všichni jedinci v populaci identičtí, tedy stejně schopní, tak se vlivem náhody někteří rozmnoží více a jiní méně. Všechny procesy spjaté s pohlavním množím jako rekombinace genetické informace, náhodný rozchod chromozomů do pohlavních buněk a splyvání pohlavních buněk jsou také veskrze náhodné procesy. Zároveň i řada mortalitních faktorů je náhodných, a tak není dopředu příliš jasné, jaké alely poputují do jedince, který přežije.

Vliv genetického driftu na evoluci je v zásadě ovlivněn vlastnostmi populace. Čím je populace menší, tím se genetický drift projevuje více (**obr. 2.1**). Je to dáno tím, že při malých absolutních počtech je vliv náhody celkově vyšší. V nekonečně velké populaci by se genetický drift neměl projevovat vůbec. Populace všech organismů mají ale konečnou velikost, takže nějaký vliv má genetický drift vždy. U běžných druhů organismů s dobrými disperzními schopnostmi (schopnost se šířit) je ale jeho vliv zanedbatelný. Nejnápadnější je vliv driftu naopak u vysoce ohrožených druhů, které mají velmi malé populace.

Míra vlivu genetického driftu závisí nejen na velikosti populace, ale i na dalších faktorech. Genetický drift se projevuje tím výrazněji, čím je větší rozptyl v biologické zdatnosti jedinců v populaci. Větší účinek genetického driftu je rovněž v populacích, které početně výrazně kolísají. Extrémní pokles a opětovný nárůst velikosti populace se nazývá **efekt hrdla lahve** (*bottle-neck effect*). Při něm dochází k výrazné změně skladby alel – některé alely úplně vymizí, a tudíž dojde k ochuzení genetické variability populace, dříve vzácné alely se mohou stát hojnými a naopak.

Genetický drift je pro organismy proces ve většině případů škodlivý – eliminuje určité alely z populace, ale náhodně, nikoliv podle jejich užitečnosti pro organismus.

Přirozený výběr (selekce)

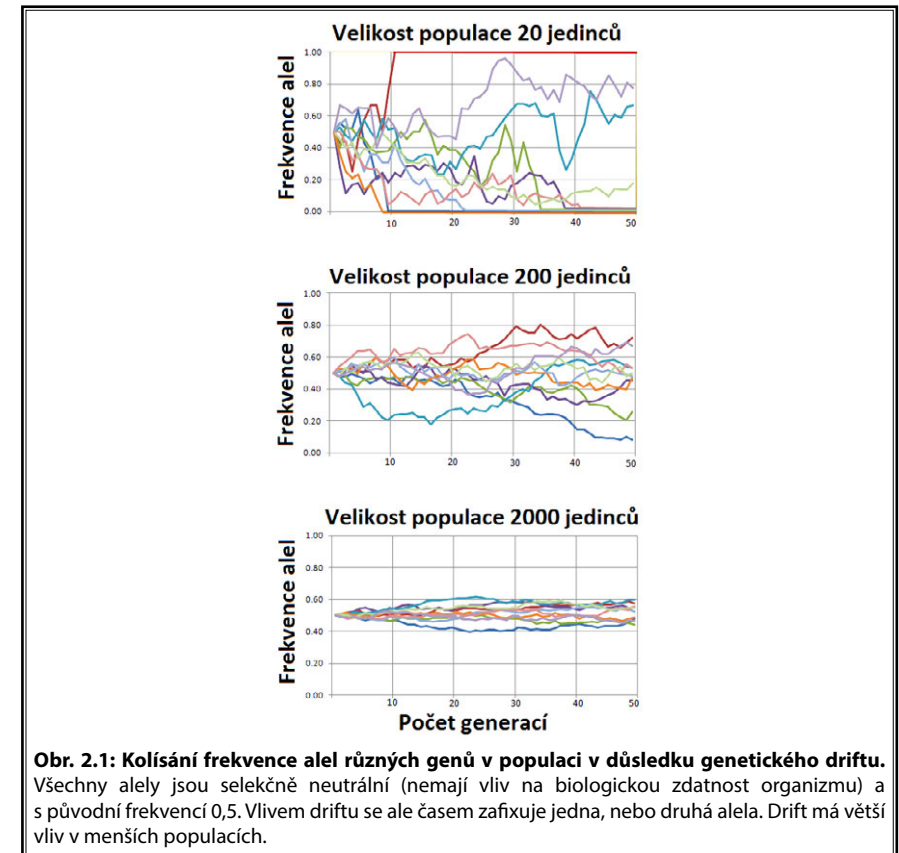
Jde o zásadní evoluční proces, protože jenom díky němu jsou vybírány vlastnosti organismů nejlépe „pasující“ do daného prostředí. Díky ostatním procesům se mění frekvence alel v populaci (drift, migrace jedinců apod.), případně i nové alely vznikají (mutace). Pouze selekce ale ovlivňuje frekvenci alel tak, aby docházelo k adaptivní evoluci.

Přirozený výběr se dělí na dvě složky: **přírodní výběr**, tedy selekci ze strany vnějšího prostředí, a **pohlavní výběr**, tedy selekci ze strany pohlavních partnerů.

Přirozený výběr neovlivňuje zastoupení alel v populaci přímo, ale skrz **fenotyp** (vlastnosti) organismu. Fenotypem je třeba barva očí, intenzita produkce chlorofylu, ale i způsob zpěvu nebo stavby hnízda. Přirozeným výběrem jsou preferovány

ty organismy, jejichž fenotyp je nejlépe přizpůsoben k přežití a rozmnožení v daném prostředí. Fenotyp nejsou organismy schopny předat do dalších generací, ale předávají pouze jakýsi „recept na to, jak tento fenotyp uvařit“, tedy svou genetickou informaci (či její část), neboli **genotyp**.

Díky působení selekce by ve většině případů měli uspět ti nejschopnější jedinci. Selektce ale může schopné jedince vybírat dvěma způsoby. Pokud uspějí ti, co splňují určitou mez, hodnotu znaku, označuje se daná selektce jako **tvrdý výběr**. A je jedno, jestli je takových jedinců v populaci polovina, všichni, nebo žádný. Na principu tvrdého výběru obvykle funguje známkování ve škole – určitou známku dostane ten, kdo se naučí určité množství učiva, a díky tomu mohou mít všichni jedničky nebo pětky. Naopak **měkký výběr** selektuje organismy podle jejich relativních schopností. Na principu měkkého výběru funguje ve většině případů postup do vyššího kola biologické olympiády – postoupí vždy určitý počet nejlepších bez ohledu na to, jaký mají absolutní počet bodů. Jako tvrdý výběr se většinou projevuje selektce ze strany abiotického prostředí. Naopak měkký výběr je často výsledkem selekce



Obr. 2.1: Kolísání frekvence alel různých genů v populaci v důsledku genetického driftu. Všechny alely jsou selekčně neutrální (nemají vliv na biologickou zdatnost organismu) a s původní frekvencí 0,5. Vlivem driftu se ale časem zafixuje jedna, nebo druhá alela. Drift má větší vliv v menších populacích.

zprostředkované konkurencí s jinými organizmy. Měkký výběr bývá pro posunutí určitého znaku obvykle efektivnější – selektuje na neustálé zlepšování, nikoliv jen na překročení určitého prahu.

V některých případech nemusí selekce na daný znak působit pořád stejně. Například pro velkého ptáka může být výhodné mít dlouhý ocas, zatímco malého ptáka by dlouhý ocas zbytečně zatěžoval. Někdy se ale může výhodnost dané vlastnosti měnit i v důsledku změn vnějšího prostředí. V případě **frekvenčně závislé selekce** je výhodnost daného znaku nikoliv absolutní, ale závislá na tom, jak je daný znak hojný v celé populaci. Tato situace se vyskytuje například u prstnatce bezového (*Dactylorhiza sambucina*), u kterého existují červenokvěté a žlutokvěté rostliny. Jelikož prstnatec bezový nedává opylovačům za opylení žádnou odměnu, tak je pro opylovače výhodné se naučit na prstnatec bezový nelétat. Jestliže se však naučí ne navštěvovat jednu barevnou formu, tak pro druhou to už neplatí, takže ta se může pomalu šířit.

Biologové dlouho vedli (a vlastně dodnes vedou) spory o to, na jakou jednotku přirozený výběr vlastně působí. V nejjednodušším pojetí, které formuloval přímo Charles Darwin, tak mezi sebou soutěží jedinci o to, kdo přežije a zanechá nejvíce potomků. Pak by měly být preferovány ty znaky, které pomáhají jedinci v přežití a rozmnožení. To je **individuální výběr**.

Dříve byla tendence vysvětlovat výskyt znaků nevýhodných pro jedince pomocí tzv. **skupinového výběru**. Tato teorie tvrdí, že v populaci se může udržet a šířit znak, který není prospěšný svému nositeli, ale je prospěšný populaci, a případně druhu. Toto pojetí se ukázalo ve většině případů jako nesprávné. Jestliže by se totiž v populaci spolupracujících jedinců objevil jeden sobecký, který by pomoc ostatních přijímal, ale neopětoval, byl by ve značné výhodě a jeho potomstvo by brzy převládalo. Skupinový výběr se může v přírodě uplatňovat za omezeného spektra podmínek (např. jestliže spolu skupiny dlouhodobě soutěží a zároveň si nevyměňují členy), ale v naprosté většině případů nefunguje.

V současnosti většina evolučních biologů předpokládá, že základní jednotkou, která v evoluci podléhá konkurenci s jinými, jsou jednotlivé alely genů v rámci lokusu (konkrétního místa na chromozomu). Tato teorie byla původně formulována W. D. Hamiltonem a následně zpopularizována Richardem Dawkinsem jako **teorie**



sobeckého genu (název je trochu zavádějící, ve skutečnosti spolu nesoutěží různé geny, například gen pro hemoglobin a gen pro barvu očí, ale různé alely, například různé formy genu pro hemoglobin liší se tím, jak dobrou molekulu hemoglobinu „vyrobí“). Podle ní se předpokládá, že v evoluci zvítězí ty alely, které samy sobě zajistí co nejefektivnější přenos do dalších generací. To se dá nejlépe udělat tak, že pomůžou svému nositeli a zvýší jeho biologickou zdatnost. Někdy se ale může alela přenést do dalších generací tak, že svému nositeli uškodí. Organismus si tedy lze představit jako společenstvo alel genů, přičemž většina zajišťuje svůj přenos do další generace kooperací s ostatními alelami genů svého nositele. Pak jsou tam ale „zločinci“, kteří se šíří do další generace na úkor většiny alel svého nositele.

Někdy může být pro alelu výhodné, aby její nositel místo vlastních sobeckých cílů pomáhal svým příbuzným, kteří sdílejí tutéž alelu. Tento jev se označuje jako **příbuzenský výběr** (*kin selection*). Podle něj je lepší pomoci příbuznému jedinci, pokud jeho zisk vynásobený podílem předpokládaných sdílených genů je větší než ztráta poskytovatele pomoci. Přesným vyjádřením tohoto je **Hamiltonovo pravidlo**: $r \cdot B > C$. V tomto vzorci je r koeficient příbuznosti (pravděpodobnost zdědění stejné alely od společného předka), B je zisk příjemce (recipienta) a C je ztráta poskytovatele (donora). Je tedy výhodné pomoci bratrovi, pokud jemu to pomůže dvakrát více, než nositeli uškodí, synovci se vyplatí pomoci, pokud mu to pomůže čtyřikrát více, než nositeli uškodí, a bratranci osmkrát více, než nositeli uškodí. Příbuzenský výběr se výrazně uplatňuje například ve společenstvích eusociálního hmyzu (vysoce organizovaná společenstva, více v **kap. 9.5**), ale také u řady dalších sociálních živočichů.

Dalším příkladem aplikace teorie sobeckého genu jsou **ultrasobeké geny**, tedy alely šířící se na úkor svého nositele. Příkladem jsou vychylovače meiózy, tedy alely, které zabijí veškeré pohlavní buňky nemající danou alelu. V důsledku toho samec, který je heterozygot a nese jednu takovou alelu, má pouze polovinu spermií (druhá polovina je zabita), ale všechny tyto spermie nesou příslušnou ultrasobekou alelu.

V některých případech se mohou šířit vlastnosti, které výrazně neovlivňují biologickou zdatnost svých nositelů, ale ovlivňují pravděpodobnost vzniku druhů (specií), popř. pravděpodobnost vymření druhů (extinkci). Tento typ selekce se označuje jako **druhový výběr**. Ten nesmí být zaměňován s výběrem mezidruhovým (typ skupinového výběru), jelikož mezi sebou nesoutěží druhy o přežití svých jedinců, ale druhy soutěží o to, kolik dalších druhů vyprodukují. Druhovým výběrem tedy budou preferovány takové vlastnosti, které zvýší pravděpodobnost speciace a sníží pravděpodobnost extinkce. Příklad znaku preferovaného druhovým výběrem může být ztráta křídel u hmyzu, neboť ta výrazně zvýší pravděpodobnost speciace (mnohem hůře se potkají jedinci ze sousedních údolí; viz dále) a nezvýší příliš pravděpodobnost extinkce, jestliže jde o druh, co využívá křídla jen příležitostně.

Míchání genetické informace

Evoluci výrazně ovlivňuje nejen vznik a zánik jednotlivých alel, ale i to, jakým způsobem si genetickou informaci jedinci, populace, a případně i druhy, vyměňují. Na

rozdíl od mutací, přinášejících vzhledem ke své náhodnosti častěji špatné než dobré vlastnosti, pomocí výměny genetické informace lze získat vlastnosti již alespoň trochu ověřené přírodním výběrem, tedy takové, které nejsou úplně špatné.

Výměna genetické informace na populační úrovni se označuje jako tok genů (*gene flow*) neboli **migrace** (bohužel stejně se označují i pravidelné přesuny živočichů, například z hnízdiště na zimoviště, to je ale jiný jev). Při migraci přechází migrant z jedné populace do populace jiné a logicky s sebou přináší svoji genetickou informaci. Čím větší je mezi populacemi migrace, tím jsou menší genetické rozdíly mezi populacemi.

Při míchání genetické informace mezi jedinci v rámci jedné populace je nejvýznamnějším procesem **pohlavní rozmnožování**. Při něm si samozřejmě nevyměňují jedinci genetickou informaci přímo, ale vytváří potomky, jejichž genetická informace je jako mozaika alel pocházejících od dvou rodičů. Pohlavní rozmnožování se vyskytuje u naprosté většiny eukaryot a má zásadní vliv na evoluci – umožňuje organismům lépe se adaptovat ke stále se měnícím abiotickým a biotickým podmínkám (např. na symbionty, konkurenty či parazity, viz přípravný text *BiO 2012 – Lásky, sex a něžnosti*), ale hlavně zásadně ovlivňuje genetickou strukturu populací. Pravidelné míchání genetické informace v populaci zajišťuje její genetickou stejnorodost. Umožňuje to, že jestliže se objeví v podobnou dobu na různých genech dvě pozitivní mutace, tyto nově vzniklé alely spolu nemusí soutěžit. Naopak pokud se sejdou v jednom organismu, mohou spojit své síly a šířit se zároveň.

Z definice druhu (viz **kap. 2.2**) dochází k míchání genetické informace v naprosté většině případů mezi příslušníky stejného druhu. Někdy ale může dojít i ke zkřížení (hybridizaci) mezi příbuznými druhy. Ve většině případů je potomstvo neživota-schopné, ale v některých případech přežije. V takových případech může díky hybridizaci dojít ke vzniku nového druhu.

Kromě pohlavního rozmnožování existují i další možnosti výměny genetické informace. Souhrnně se označují jako **horizontální genový transfer** (viz **obr. 4.3**). Zatímco při pohlavním rozmnožování se míchá genetická informace jedinců stejného druhu (vzácně jedinců blízce příbuzných druhů), při horizontálním genovém transferu dochází k výměně genetické informace mezi velmi odlišnými liniemi. Většinou se ale přenáší jen malé kusy genetické informace, obvykle jednotlivé geny či malé skupiny genů. Horizontální genový transfer je velmi častý především u prokaryot. V rámci eukaryot je vzácnější, ale taktéž se vyskytuje. Nejčastější je u linií, u nichž je pohlavní rozmnožování vzácné, nebo se nevyskytuje vůbec. Typickým příkladem jsou vířníci ze skupiny pijavenky (*Bdelloidea*), kteří žijí bez sexu již alespoň několik desítek milionů let a vyznačují se naopak velkou četností horizontálního genového transferu.

Pohlavní výběr

Při pohlavním výběru jsou preferovány takové znaky, které se „líbí“ pohlavnímu partnerovi jedince daného organismu. Logicky se tak pohlavní výběr uskutečňuje

pouze u organismů s pohlavním rozmnožováním (podrobněji se o něm dočtete v přípravném textu *BiO 2012 – Lásky, sex a něžnosti*).

Obvykle platí, že výroba samičích pohlavních buněk, tedy vajíček, je podstatně „dražší“ než výroba samčích pohlavních buněk, tedy spermií. Proto si samice musí své partnery vybírat mnohem pečlivěji než samci. V důsledku toho pohlavní výběr působí podstatně více na samce. Samci proto bývají barevnější, mají více ozdob a vydávají zajímavější zvuky. Existují živočichové, u kterých se vyskytuje **reverze pohlavních rolí** – tedy samci si vybírají samice. Příkladem jsou severští bahňáci lyskonohové (*Phalaropus*). V takovém případě pak bývají naopak samice barevnější a agresivnější. Tato situace nastává například v případě, že samci pečují o potomstvo výrazně více než samice.

Pohlavní výběr je často zodpovědný za výrazné (**excesivní**) tělní **struktury**, které jsou danému organismu k přežití spíše na škodu. Příkladem je nápadně zbarvený paví ocas, který se sice líbí samičkám, ale samečkovi páva se pak hůře létá a predátoři jej spíše najdou a uloví. Zdá se, že řada živočichů je tak extrémně selektována pohlavním výběrem, že jsou na úplné hraně toho, aby vlivem přírodního výběru nevyhynuli. Je ale možné, že ve skutečnosti jde pohlavní výběr proti přírodnímu méně často, než si myslíme. V případech, kdy pohlavní výběr selektuje na stejný znak jako výběr přírodní, tak jeho vliv nejsme schopni odhalit, jelikož daný jev vysvětlujeme jednodušší možností, tedy výběrem přírodním. Naopak ale platí, že některým směrem pohlavní výběr nemůže působit moc efektivně – například s menší pravděpodobností může selektovat tichý zpěv nebo kryptické zbarvení, protože by se samečci stávali tiššími a skrytějšími, až by je samičky vůbec nenašly.

Existují dvě základní hypotézy, podle čeho se znaky vybírané pohlavním výběrem ustanovují. Tyto hypotézy se označují jako „hypotéza sexy synů“ a „hypotéza dobrých genů“.

Hypotéza sexy synů tvrdí, že je pro samice výhodné preferovat jakýkoliv znak, který preferují i ostatní samice. Důvodem je to, že jestliže si samice vybere samce s oblíbeným znakem, třeba modrou chocholkou, zdědí tuto modrou chocholku i její synové, kteří se pak budou líbit samicím v dalších generacích. Ostatně módní trendy v lidské společnosti fungují na podobném mechanismu – moderní šaty nebo tablet lidé chtějí ne proto, že by se to k něčemu hodilo, ale proto, že to mají ostatní.

Hypotéza dobrých genů předpokládá, že preferovány budou takové znaky, které ukazují na životaschopnost a odolnost daného samce. Mělo by jít o znaky, které je obtížné ošidit – tedy samec si je může dovolit pouze v případě, že je opravdu v dobré kondici. Jde například o selekci na barevné vzory tvořené obtížně syntetizovatelným barvivem, nebo bohatý a energeticky náročný zpěv. V extrémním případě, podle tzv. **handicapové hypotézy**, budou pohlavním partnerem preferovány takové znaky, které přežití svého nositele výrazně ztěžují. A to proto, že si partnerka například řekne: „To musí být ale borec, když přežil i s takto nesmyslně dlouhým ocasem, že ani nemůže létat.“

2.2 Vznik a zánik druhů

Speciace

V předchozích kapitolách jsme si ukázali, jak mohou fungovat mikroevoluční procesy, tedy evoluce na úrovni genů, organismů, případně populací. Nyní se pokusíme vysvětlit, jak funguje evoluce na úrovni druhů. **Druh** můžeme definovat jako skupinu organismů, které se spolu běžně pohlavně rozmnožují, tvoří plodné potomstvo a zkrátka v takové skupině dochází k míchání genů. Těto definici říkáme „biologický koncept druhu“. Alternativní „evoluční koncept druhu“ říká, že druhem je evoluční linie, u které je nepravděpodobné, že časem splyne s jinou, což prakticky znamená totéž, co biologická definice. Existuje několik dalších definic druhu, často založených na víceméně umělých kritériích, jako jsou rozdíly v morfologii populací (pro přehled konceptů druhu viz <https://en.wikipedia.org/wiki/Species>). V evoluční biologii se však slovem „druh“ zpravidla rozumí druh podle biologického nebo evolučního konceptu.

Jak probíhá speciace (vznik nových druhů), nám přímo naznačuje definice biologického druhu. Nové druhy vznikají tak, že je původní druh rozdělen na populace, které spolu již nadále geneticky nekomunikují (vznikne mezi nimi tzv. reprodukční bariéra) a jejichž osudy se, z hlediska evoluce, stávají nezávislými. Konkrétních způsobů, kterými může dojít k rozdělení druhu, však existuje hned několik. Tradiční dělení typů speciace má původ v biogeografii a dělí je podle role prostoru ve vzniku druhů. Druhy mohou vznikat **alopatricky**, kdy k oddělení dojde díky geografické izolaci nově vznikajících druhů, nebo **sympatricky**, kdy nově vznikající druhy obývají stejné území.

Pravděpodobně nejčastějším způsobem vzniku druhů je **alopatrická speciace**. K té dochází, když se dvě populace jednoho druhu ocitnou na různé straně fyzické bariéry, která jedincům z jedné populace zabrání rozmnožovat se s jedinci té druhé. To může nastat, pokud je původní areál druhu rozdělen překážkou v důsledku klimatických nebo geologických změn, například pokud se vysychající jezero rozdělí na dvě, což je mechanismus zodpovědný třeba za vznik mnoha druhů ryb v amerických Velkých jezerech. Další možností vzniku geografické bariéry je, když nějaká populace provede dálkový výsadek na místo, ze kterého již není schopná komunikovat s mateřskou populací. To nastává například u ostrovních forem živočichů. V průběhu čtvrtohor žili na Krétě endemičtí sloni vzniklí tímto mechanismem.

V případě alopatrických specií občas není jasné, co vlastně je a není druh (ve smyslu výše zmíněného biologického druhu). Někdy se stává, že dva organizmy vypadají jinak, mají odlišné areály, a tudíž byly popsány jako samostatné druhy. Nicméně pokud se provede experimentální křížení, potomstvo je životaschopné a schopné dalšího rozmnožování. Jestli takovéto populace jsou nebo nejsou jedním druhem, je potom otázkou spíše filozofického charakteru. Křížení v laboratorních podmínkách totiž nemusí nutně svědčit o schopnosti křížit se ve volné přírodě. Stejně tak reprodukční bariéra může být takové povahy, že prakticky vylučuje možnost přirozeného kontaktu dvou populací (např. při rozdělení kontinentů).

Křížící experiment nebo jiný lidský zásah je pak jediným mechanismem, jak se mohou jedinci obou populací dostat do kontaktu. Nicméně obvyklejší je, že alopatricky vzniklé druhy časem ztratí schopnost se spolu křížit. Pokud jsou totiž izolované po dostatečně dlouhou dobu, vznikají mezi nimi náhodné změny v rozmnožovacím systému (různé počty chromozomů, různé mechanismy rozpoznání gamet, různé způsoby výběru partnera) a také v tělním plánu a ekologii. Ty brání vzniku, nebo alespoň životaschopnosti jejich kříženců, i když se nově vzniklé druhy dostanou opět do kontaktu po zániku geografické bariéry.

U dvou populací může dojít k reprodukční izolaci, i pokud obývají stejné území. Tomuto způsobu vzniku druhů se říká **sympatrická speciace** a v přírodě existuje celá plejáda možností, jak k tomu může dojít. V první řadě existuje množství pouhým okem nepozorovatelných fyziologických či molekulárních mechanismů, které mohou znemožnit genový tok mezi skupinami jedinců v rámci druhu. Například u živočichů jsou na povrchu vajíčka i spermie různé proteiny, které slouží k jejich vzájemnému rozpoznávání. Pokud dojde k mutaci v některém z těchto proteinů, je možné, že se pohlavní buňky vůbec nepoznají, a tedy nedojde k oplození. Je prokázáno, že evoluce proteinů sloužících k rozpoznávání pohlavních buněk (ať již se jedná o spermie a vajíčka, nebo o pylovou láčku u rostlin) je podstatně rychlejší než evoluce většiny ostatních proteinů. Dalším typickým molekulárním mechanismem speciace jsou například změny počtů chromozomů. Pokud v jedné z populací nějakého druhu dojde ke změně počtu chromozomů, obvykle od té chvíle její jedinci nebudou schopni mít plodné potomky s jedinci s normálním chromozomovým počtem. To proto, že takovýto potomek s nespárovanými chromozomy není schopen provést správně redukční dělení (meiózu) a tím pádem mít funkční pohlavní buňky. Ke změnám v počtu chromozomů dochází třeba díky splynutí (fúzi) dvou chromozomů, což bylo pozorováno například u některých populací myši domácí (*Mus musculus*), nebo díky zmnožení celé chromozomové sady (polyploidizaci), což je mechanismus velice běžný u rostlin (viz **kap. 7.4**). Zajímavým mechanismem vzniku druhů je i náhlá změna tělního plánu, která brání možnosti rozmnožování s jedinci původního druhu. Příkladem je změna stáčení ulity plžů, která může být buď pravotočivá, nebo levotočivá. Kvůli stavbě pohlavních orgánů se může pravotočivý plž spářit pouze s jiným pravotočivým, a nikoliv levotočivým. Jestliže vznikne levotočivý mutant, jeho jedinou možností rozmnožení je tedy spářit se s jiným levotočivým. Za pravo/levotočivost je zodpovědný jediný gen a k jeho vypínání a zapínání docházelo v průběhu evoluce plžů opakovaně.

Mechanismem sympatrické speciace, který ovšem již od svého popsání budí kontroverze, je speciace na základě ekologického rozrušení populací. Pokud původní druh provozuje dvě různé ekologické strategie – například živočich se živí dvěma dobře odlišnými druhy potravy, nebo rostlina obývá dvě odlišná prostředí – mohou se jedinci v rámci takového druhu specializovat jen na jednu z nich. Potomstvo, které vzniklo z jedinců s různými strategiemi, je potom méně životaschopné, protože není dobře přizpůsobené ani jedné z nich. V extrémním případě, kdy

takovéto potomstvo vůbec není schopné přežít a rozmnožit se, může teoreticky dojít k okamžitému oddělení druhů, protože neexistuje způsob, jak by se geny jedinců s jednou strategií dostaly do jedinců s druhou strategií. K takovéto situaci může dojít například u parazitů adaptovaných na jeden nebo druhý typ hostitele, nebo obecně u organismů závislých na těsné biotické vazbě. Realističtější je ale představa, že jedinci s nevyhraněnou strategií budou mít sice nižší biologickou zdatnost, ale budou se nadále rozmnožovat. V takovém případě bez dalšího není možné, aby se od sebe populace oddělily (což je přesně bod budící kontroverze kolem tohoto mechanismu). Nicméně pro všechny jedince v rámci druhu je výhodnější se rozmnožovat s partnery se stejnou strategií. Pokud tedy vznikne mechanismus, pomocí kterého bude jedinec schopen rozpoznat partnery se stejnou strategií a množit se výhradně s nimi, budou nositelé tohoto mechanismu evolučně zvýhodněni (vytváří v průměru kvalitnější potomstvo), zároveň nebudou geneticky komunikovat se zbytkem druhu, a ke speciaci může dojít. Takovýmto mechanismem může být například pohlavní výběr podle vzhledu či zpěvu u ptáků nebo výše zmíněné molekulární mechanismy rozpoznávání gamet.

S pomocí výše uvedených mechanismů speciace dokážeme popsat, jak vznikají nové druhy ve smyslu skupin jedinců reprodukčně izolovaných od jiných takových. Nicméně ještě zbývá vysvětlit, proč různé druhy vypadají různě. Tedy proč se druhy liší ve svých **ekologických vlastnostech a tělních plánech**. V případě sympatrické speciace existuje evoluční tlak, aby se nově vzniklé druhy ekologicky rozrůznily. Oba druhy totiž využívají stejné zdroje, a pokud nedojde k přeorientování na různé, jeden z druhů časem kompetičně vyloučí ten druhý, který zanikne. Zajímavější je situace v případě alopatrické speciace. Zde nejsou nově vzniklé druhy v přímém kontaktu, který by vedl k „rozdělení sfér vlivu“. Nicméně i tak se mezi druhy hromadí náhodné rozdíly, čistě na základě toho, že evoluce obou druhů běží nezávisle na tom druhém. To časem vede k tělním a ekologickým rozdílům (a jak bylo napsáno výše i rozmnožovacími bariérami) i mezi alopatricky vzniklými druhy. Pokud se alopatricky vzniklé druhy opět dostanou do kontaktu, platí pro ně totéž, co pro druhy vzniklé sympatricky – mohou dlouhodobě koexistovat, pouze pokud budou ekologicky rozrůzněné.

Konceptem, který propojuje rychlost evoluce (ve smyslu změn v tělním plánu a ekologii druhů) se speciálními událostmi, je **teorie přerušovaných rovnováh**, někdy známá v rozšířené verzi jako teorie zamrzlé evoluce. Ta říká, že k nejrychlejším evolučním změnám by mělo docházet v geneticky homogenních populacích, jakými jsou typicky nově vzniklé druhy krátce po speciální události. Pokud tato teorie platí, znamenalo by to, že k tělním a ekologickým změnám dojde obvykle krátce po speciaci, a pokud rozdělení původního druhu proběhlo nesouměrně, pak spíše u druhu, který vznikl z menšího počtu jedinců v rámci mateřského druhu.

Zajímavou otázkou je, na čem závisí **intenzita speciace** (to, jak často vznikají nové druhy) v konkrétní evoluční linii. Nejčastějším mechanismem speciace je alopatrie, takže významnou roli hraje existence potenciálních šířících **bariér**

2.A Evoluce, strom života a taxonomický systém. Významnou informací o průběhu evoluce organismů nám přináší znalost jejich **fylogeneze**, tedy, zjednodušeně řečeno, jejich příbuzností s ostatními až ke společnému předku všech organismů. V průběhu evoluce dochází opakovaně ke speciaci (vzniku nových druhů), a díky tomu i k rozrůžňování organismů do různých evolučních linií. Jelikož ke speciacím dochází podstatně častěji než ke splyváním vzdálených evolučních linií, můžeme průběh fylogeneze většinou efektivně zjednodušit do podoby stromu.

Fylogenetika, tedy věda zkoumající vývojové vztahy mezi organizmy, vytvoří pro znázornění takové fylogeneze **fylogenetický strom** (oblíbeným typem fylogenetického stromu je tzv. kladogram, občas se tedy slovo kladogram rovnou zaměňuje za slovo fylogenetický strom, ač to není úplně správně). Ve fylogenetickém stromě jsou taxony pospojovány čarami tak, že to vyjadřuje jejich vzájemnou příbuznost, tedy to, v jakém pořadí se od sebe oddělovali. Jednotlivé čáry se spojují v uzly (nody), a to vždy tak, že se setkávají dvě čáry v jednom místě, a strom se tedy dichotomicky větví. Dvě skupiny, které se spojují v jednom uzlu, se označují jako sesterské skupiny.

Důležité je to, jak jsou taxony ve stromě pospojovány čarami, a nikoliv to, která skupina je více vpravo nebo vlevo – strom může podél uzlů libovolně rotovat, a zda daná linie vede vpravo od uzlu nebo vlevo od uzlu, je ustanoveno náhodně a nutně jenom proto, aby byl kladogram na papíře čitelný (**obr. 2.2B**).

Počet druhů organismů je obrovský, a proto je třídění organismů již dlouho jednou ze stěžejních součástí biologie. Vzhledem k tomu, že biologický systém zavedl Carl Linné ještě v době, kdy byly evoluční představy v podstatě kacířstvím, byly původně organizmy tříděny především podle umělých kritérií. V současnosti se snažíme, aby taxony nebyly umělé škatulky, ale skupiny definované společným předkem a všemi jeho potomky.

Taxony, které zahrnují společného předka a všechny jeho potomky, označujeme jako **monofyletické** (přirozené) (**obr. 2.2A**). Občas se stane, že vznikne nějaká významná **evoluční novinka (apomorfie)** (**obr. 2.2D**), například přechod ze souše do vody. To má za následek, že jednu z větví, kterou toto monofylum zahrnuje, máme tendenci vyčlenit jako samostatný taxon. Taxon, který po vyčlenění určité skupiny zbude, se označuje jako **parafyletický** a zahrnuje společného předka, avšak ne všechny jeho potomky. Jak monofyletické, tak parafyletické skupiny jsou založeny na analýze **homologických znaků** (**obr. 2.2C**), tedy znaků, které sobě vzájemně evolučně odpovídají (měl je předek a zdědili je potomci). Monofyletické taxony jsou založeny na **apomorfii**, tedy znaku, který de novo vznikl u nějakého organismu, který se stal společným předkem skupiny, která tento znak zdědila. Lze tedy říci, že například ztráta ocasu je apomorfii lidoopů. Parafylum bývá naopak založeno na znacích, které označujeme jako **pleziomorfie**. Ty zdědil už společný předek skupiny od svých předků. Parafyletické taxony však lidé nemají tendenci tvořit jenom kvůli existenci výrazné pleziomorfie – spíše je tvoří na základě nějaké pleziomorfie v případě, že v rámci monofyla došlo k významné apomorfii, která tento pleziomorfní znak nějak změnila. Příkladem je situace, která nastala v taxonu plazi (Reptilia). Zde se jedna z velmi odvozených skupin plazů vyznačuje tím, že se její šupiny zčásti změnilly v peří. Tyto plazy nazýváme ptáky (Aves). Lidé mají tendenci ptáky považovat za „třídu“ a dávat je na roveň „třídě“ plazů – to ale nedává smysl, neboť ptáci jsou jen přeměněnými plazy – patří tedy do „třídy“ plazů. Skupina plazů je v případě vyřazení skupiny ptáky parafyletická.

Apomorfie a pleziomorfie jsou ale znaky homologické. Krom homologií existují také tzv. **homoplázie**, tedy znaky, které jsou si podobné, ale vznikly **konvergentní evolucí** nezávisle na sobě (pokud společný předek obou skupin, které srovnáváme, daný znak neměl, je tento znak homoplázií). Taxony, založené na konvergentních znacích, nazýváme **polyfyletické**. Příkladem lze uvést, že například hmyz je taxon monofyletický, zmínění plazí bez zařazení ptáků taxon parafiletický a taxon „byliny“ by byl polyfyletický. Parafiletické ani polyfyletické taxony nelze vzhledem k neobjektivitě jejich ustanovování uznávat jako rovnocenné monofyletickým. Samozřejmě můžou být situace, kdy se nám hodí nějakou skupinu organismů, ať již parafiletickou, či polyfyletickou, nějak pojmenovat, a to například kvůli tomu, že jde o organizmy, které se chovají ekologicky podobně. V takovém případě je ale nutné mít na paměti, že jsme si tuto skupinu vymezili na základě jiného kritéria než evoluční příbuznosti, a musíme být velmi opatrní v evolučních interpretacích.

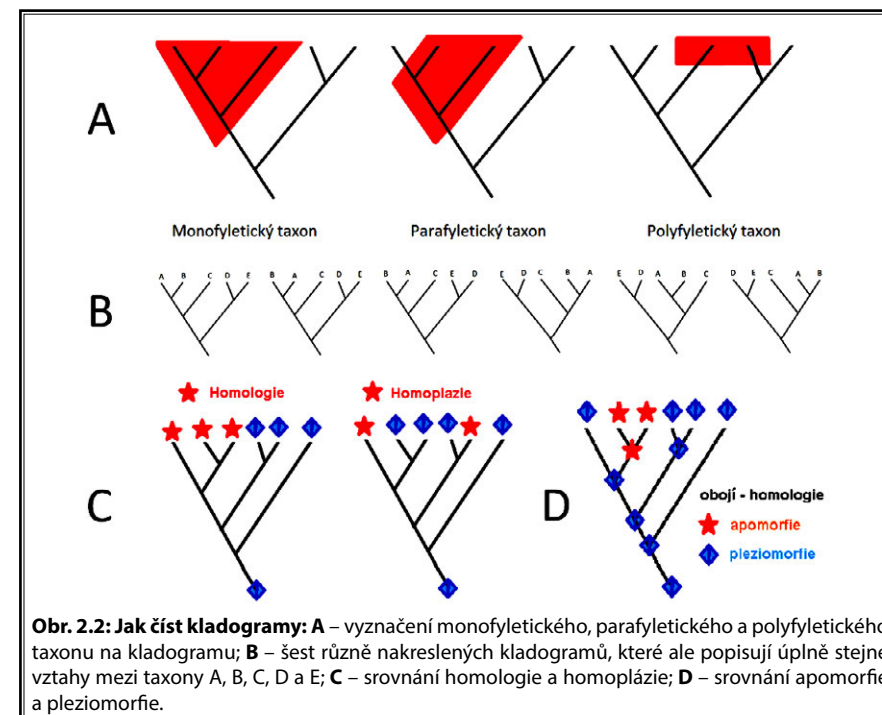
U vyšších taxonů (nad úroveň druhu) je velmi rozumné trvat na tom, aby byly monofyletické, protože pouze monofyletický taxon odráží nějaké objektivně hodnotitelné biologické zákonitosti (průběh evoluce), kdežto parafiletických a polyfyletických taxonů si můžeme vytvořit nekonečné množství (jednou můžeme z plazů vyřadit ptáky, protože mají peří, ale stejně tak můžeme vyřadit želvy, protože mají krunýř – ještěrce je obojí podobné asi stejně). A obvykle není uznávání konkrétních parafiletických taxonů podpořeno ničím jiným než tradicí. Výjimkou je ale druh, u kterého díky speciálním mechanismům může dojít k tomu, že se z něj oddělí jiný, malý druh. Z toho důvodu je mateřský druh z podstaty parafiletický. Obvykle jde ale jen o dočasnou záležitost, protože pokud mateřský druh splňuje definici biologického druhu (tedy dochází ke křížení mezi jeho populacemi), tak časem dospěje opět do monofylie.

Velmi často se setkáte s tím, že daný taxon je označen jako rod, čeleď, třída, řád, kmen a podobně. Tyto kategorie formuloval už zakladatel taxonomie Carl Linné. Je nutné si ale uvědomit, že do jaké úrovně je daný taxon postaven, je z velké části subjektivní. Problém je totiž v tom, že na rozdíl od druhu, který je v zásadě rozumně definovaný, tak ostatní kategorie objektivní definicí a jsou definovány obvykle od oka často pouze podle zkušenosti taxonomů. Proto tedy obvykle platí, že nemá smysl jednotlivé rody či čeledi srovnávat, zvláště mezi nepříbuznými taxony. Zatímco např. u savců jsou čeledi obvykle třetihorního stáří, u hmyzu obvykle druhohorního. Srovnání s čeleděmi rostlin pak nedává smysl už vůbec.

v prostředí, kde se mateřský druh vyskytuje. Z toho důvodu vzniká velké množství druhů například v horách, systémech ostrovů, nebo vodních ploch. Druhou stranou téže mince je **schopnost šíření** mateřského druhu, která výrazně snižuje pravděpodobnost alopatrické speciace (neustávající migrace nedovolí ani prostorově vzdáleným populacím se rozrůznit). To je pravděpodobný důvod, proč dobře pohybliví a migrující živočichové (např. velcí savci) či rostliny s dobře šířitelnými diasporami (např. kapradorosty s létavými výtrusy) tvoří spíše jeden druh s velkým areálem než geografickou mozaiku mnoha malých druhů. Vliv na intenzitu speciace má také **rychlost molekulární evoluce**, potažmo rychlost mutací. Ta totiž ovlivňuje, jak rychle se oddělené populace od sebe rozrůzní natolik, aby mezi nimi vznikly nepřekročitelné reprodukční bariéry, které brání opětovnému splnutí. Mutační

rychlost je pozitivně závislá na teplotě (mutace jsou chemické reakce a ty ve vyšších teplotách probíhají rychleji) a tento mechanismus je jednou z možných příčin, proč je v tropech hodně druhů. Podle tohoto vysvětlení zkrátka proto, že je zde tepleji a druhy rychleji vznikají. Kromě těchto obecných vlivů existuje velké množství konkrétních vlastností organismů, které mohou zvyšovat pravděpodobnost sympatrické speciace, ať již jde o náchylnost ke změnám v **chromozomových sadách** (např. u rostlin dochází daleko častěji k polyploidizaci než u živočichů), specifické rozpoznávací mechanismy při rozmnožování a podobně. Zajímavou proměnnou, která výrazně zvyšuje pravděpodobnost speciace, je množství **těsných biotických vazeb**, ve kterých je druh zapojen. Například u parazitů nebo mutualistů často stačí, aby specioval jeden z partnerů vztahu, a druhý jej následuje.

Na závěr je dobré si uvědomit, že rozdělení evoluce na kladogenezi (vznik druhů a vyšších taxonů) a anagenezi (vznik nových tělních plánů, ekologických strategií) platí pouze u **sexuálních** organismů. Právě jen u sexuálně se množících organismů existuje něco jako druh ve smyslu množiny organismů, které si spolu vyměňují genetickou informaci. A právě jen zde má smysl zkoumat, jak se taková množina může rozdělit na dvě. U **asexuálních** organismů se také někdy definují druhy, a to například na základě ekologické podobnosti (druh je to, co zastává dostatečně výlučný způsob života), nebo na základě morfologické podobnosti, která obvykle s tou



ekologickou souvisí. Z evolučního hlediska je však u asexuálních organismů každý jedinec druhem, protože je izolovanou evoluční linií. Například tak platí, že všechny geny, které kdy budou nést jeho potomci, vzniknou mikroevolučními procesy z jeho vlastních genů, na rozdíl od sexuálních organismů, kde by mohly přijít od jiných jedinců téhož druhu. V takovém případě nám pojmy kladogeneze a anageneze splývají – změna v rámci jedince je změnou v rámci druhu. A také nemá smysl uvažovat o speciaci – každé asexuální množení dává vzniknout izolované evoluční linii, tedy vlastně druhu.

Extinkce

V předchozí kapitole jsme si popsali, jak biologické druhy vznikají. To se děje po celou dobu od vzniku pohlavního rozmnožování, a to tím rychleji, čím více druhů existuje. Přesto se nezdá, že by počet druhů rostl nade všechny meze, a dokonce platí, že většina druhů, které kdy na zemi vznikly, již neexistuje. Musí tedy nutně docházet i k jejich zániku – vymírání.

Na rozdíl od speciací k extinkcím (vymírání) dochází téměř vždy primárně z ekologických příčin. Typickým scénářem je, že se přírodní prostředí nebo biotické vazby (např. parazitismus nebo predace) druhu změní natolik, že se jim jedinci druhu nedokážou dostatečně rychle přizpůsobit a začnou produkovat méně potomků, než je třeba k udržení početních stavů. Zásadní vlastností, která ovlivňuje pravděpodobnost extinkce, je velikost populace. Druhy s hodně jedinci vymřou s menší pravděpodobností než ty s málo jedinci. Pokud se sníží velikost populace pod určitou mez, může docházet k jejímu dalšímu zmenšování již na základě populačně genetických procesů v tzv. extinkčním víru. Zmenšením populace totiž dochází k výraznému genetickému ochuzení. Z toho důvodu je taková populace ještě méně schopná odolávat dalším změnám prostředí. U celé řady druhů také dochází k tomu, že většina přeživších jedinců jsou příbuzní a příbuzenská plemenitba (*inbreeding*) vede k další ztrátě životaschopnosti populace. K vlastnímu vymření pak dochází velmi často na základě víceméně náhodných procesů, které jsou pomyslným posledním hřebíčkem do rakve. U velkých kopytníků se zkrátka občas stane, že deset jedinců z jednoho stáda zemře na infekční nemoc. U koní takový jev povede k ekonomickým problémům chovatele, u bílých nosorožců k extinkci.

Z výše uvedeného je jasné, že pravděpodobnost extinkcí je nižší u druhů, které mají velkou vnitrodruhovou variabilitu. U těch platí, že i v případě velké změny podmínek existuje v populacích určitá skupina jedinců, kteří budou v takových podmínkách prosperovat. Extinkce je také méně pravděpodobná u druhů, u nichž probíhají rychleji mikroevoluční procesy (mutace). Existuje u nich totiž větší pravděpodobnost, že vhodné přizpůsobení vznikne už během působení negativních změn prostředí. Naopak více pravděpodobná je extinkce u druhů, které mají těsné biotické vazby. Specializovaný predátor nebo mutualista (organismus v oboustranně prospěšné symbióze) totiž vyhyne nejen v případě vlastních problémů, ale navíc i v případě, že mu vyhyne kořist, respektive druhý partner mutualistické interakce.

3. JAK VZNIKL ŽIVOT?

“But if (oh what a big if) we could conceive in some warm little pond with all sorts of ammonia and phosphoric salts, light, heat, electricity present, that a protein compound was chemically formed, ready to undergo still more complex changes, at the present day such matter would be instantly devoured, or absorbed, which would not have been the case before living creatures were formed.”

„Pokud (ó – a jak velké pokud!) bychom mohli uvažovat o nějakých malých vodních nádržích se všemi druhy amonnií a fosforečnými solí, světlem, teplem, elektřinou a tak dále, zdá se, že proteinová struktura se zformovala cestou chemickou, připravena na ještě složitější proměny.“

Charles Darwin, dopis J. D. Hookerovi, 1. února 1871

Ani na tuto otázku nemáme jednoduchou a jednoznačnou odpověď. Vzhledem k tomu, jak dávno se život objevil na Zemi a vzhledem k chemické povaze prvotních buněk, je jasné, že se nám nezachovaly fosilie obsahující jakoukoliv informaci o tom nejzajímavějším – tedy jak vypadal prvotní metabolismus nebo jaké molekuly nesly genetickou informaci. Jednou z možných výjimek jsou mikrofosilie staré 3,4 miliardy let nalezené v západní Austrálii obsahující mikrometrové krystalky pyritu, z čehož by se dalo usuzovat, že minimálně některé životní formy v té době mohly využívat jako zdroj energie oxidaci sirných sloučenin – viz dále. Samozřejmě žádný fosilní záznam nemáme ani o ještě dřívějších stádiích tzv. abiotické evoluce. Na to, jak život vznikal, můžeme usuzovat pouze ze znalostí o vývoji naší planety (v nichž organizmy zanechaly významný otisk) a z toho, jaké obecné vlastnosti mají dnes žijící organizmy.

Není důvod si myslet, že existuje právě jediný možný způsob vzniku života. Jde o typickou historickou událost, u které máme šanci zjistit, jak se v principu mohla odehrát (což samo bude obrovský úspěch), ale nikdy nebudeme znát její konkrétní průběh (asi jako se nedozvíme, kdo koho bodl mečem v bitvě u Lipan, i když zhruba víme, proč husiti prohráli a kolik bylo padlých).

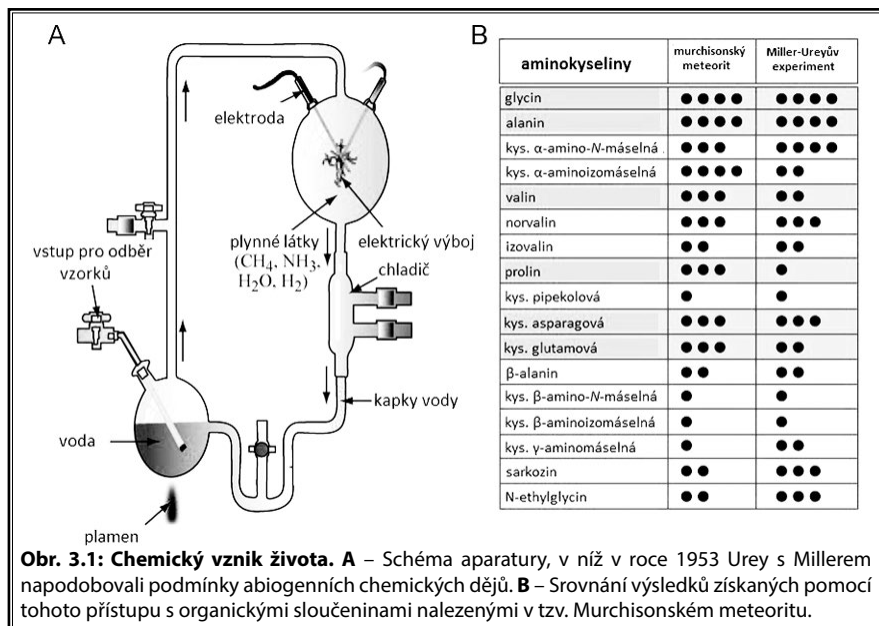
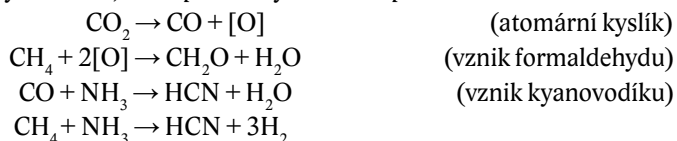
3.1 Abiotické období

Život, jak ho známe dnes, si nedokážeme představit bez existence tekuté vody. Stejně to platí i pro vznik života, který je pravděpodobně též vyloučen v podmínkách, které nahrávají procesům zjednodušujícím strukturu molekul, tedy například v přítomnosti silných oxidantů (mezi které patří molekuly kyslíku nebo ozonu). Pokud uvažujeme povrch naší planety, tak podmínky vhodné pro vznik života na Zemi nastaly asi před 4 miliardami let, kdy došlo k dostatečnému ochlazení planety, vytvoření zemské kůry a kondenzaci vody. Důležitým předpokladem abiotických procesů vedoucích ke vzniku života bylo, že kyslík, který se mohl v té době uvolňovat do atmosféry, na rozdíl od jiných plynů (N_2 , HCN, CH_4 , CO_2 , NH_3) velice rychle reagoval s horninami zemské kůry. Koncentrace kyslíku byla tudíž zanedbatelná a atmosféru Země v době vzniku života tak můžeme považovat za redukční. Pokud pomineme

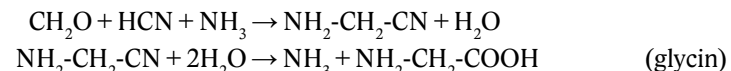
některé významné výjimky (např. to, že oxidace redukováného chlorofylu pohání biosféru), tak redukční děje v buněčném metabolismu obecně ztotožňujeme s ději anabolickými. Při redukčních reakcích se spíš „buduje“, na rozdíl od katabolických dějů, jejichž základem jsou vesměs oxidace, kdy se obecně odbourává a zjednodušuje.

O tom, jak v tomto prostředí vznikaly organické sloučeniny, které mohly sloužit jako stavební kameny pro stavbu složitějších molekul, si můžeme udělat představu například pomocí experimentu, který provedli v roce 1953 Miller s Ureyem. Ti vytvořili jednoduchou aparaturu naplněnou plyny, o nichž předpokládali, že se nalézaly v abiotickém období v zemské atmosféře (methan, amoniak a vodík), dále doplnili vodu, celou směs průběžně zahřivali a ochlazovali (voda s rozpuštěnými plyny a později i organickými látkami se tedy cyklicky vypařovala a kondenzovala). Aby zvýšili podobnost své aparatury podmínkám prastaré Země, tak ještě doplnili elektrické výboje a čekali (viz **obr. 3.1**). Po týdnu trvání experimentu Miller a Urey pozorovali, že 10–15 % uhlíku se přeměnilo v organické sloučeniny. Ze dvou procent se pak staly aminokyseliny, a to mimo jiné všechny, které známe ze současných bílkovin; přítomny byly i sacharidy, nikoliv však dusíkaté báze.

Příklady chemických reakcí, které probíhaly během experimentu:



Formaldehyd, amoniak a kyanovodík spolu poté reagují a vytvářejí aminokyseliny a jiné biomolekuly:



Voda a formaldehyd spolu navíc za specifických podmínek (zásadité prostředí, jíl) mohou reagovat a vytvořit různé sacharidy (např. ribózu).

Významným přínosem tohoto experimentu bylo to, že nám dodal odvalu ke zkoumání něčeho tak špatně uchopitelného, jako je vznik života. Miller a Urey též inspirovali další badatele. Jeden za všechny, Joan Oró objevil v roce 1961, že z kyanovodíku (HCN) a amoniaku může ve vodě vzniknout dusíkatá báze adenin (spolu s celou řadou aminokyselin). Adenin je jedním z důležitých stavebních bloků nukleových kyselin a mimo jiné ATP, univerzálního přenašeče chemické energie v buňce. Následovala řada dalších experimentů, díky kterým dnes máme poměrně přesnou představu o tom, jaké molekuly se mohly vyskytovat nedlouho potom, co se na naší planetě vytvořily vhodné podmínky pro syntetické reakce. Pokud ovšem celý tento scénář není špatně a abiogenně vzniklé organické sloučeniny nejsou zcela jiného původu. Je tudíž třeba zmínit alternativní zdroj organických molekul, který mohl sehrát důležitou roli při vzniku života.

Podobné podmínky, jako použili Miller a Urey ve svém experimentu, se nacházejí v různých oblastech sluneční soustavy. Například tzv. Murchisonský meteorit, který v roce 1969 dopadl do Austrálie, obsahoval více než 90 různých aminokyselin, z čehož devatenáct se nachází v živých organizmech na Zemi. Mladá Země byla často bombardována kosmickými tělesy (např. kometami), o nichž se předpokládá, že se na nich vyskytují velká množství složitých uhlíkatých sloučenin, a které mohly dodávat na naši planetu nezanedbatelné množství složitých organických sloučenin spolu s vodou.

Od organických molekul, a to i ve vysoké koncentraci, je ale ještě daleká cesta k prvním buňkám. Navíc je otázka, zda výše zmíněné procesy mohly efektivně probíhat v **primordiálním bujónu** (prapolevce, *primordial soup*) – komplexním roztoku organických sloučenin vzniklých abiotickou syntézou, a tedy v podstatě v homogenním prostředí. Celá řada badatelů se přiklání k názoru, že značná část abiotických chemických procesů vedoucích k složitým molekulám mohla probíhat uvnitř tzv. „primordiální pizzy“, která vznikla po vysušení a zakonzentrování bujónu. Pokud k tomu došlo například v prostředí jílových částic charakteristických velkým povrchem, mohlo dojít k dramatickému urychlení chemické evoluce. Další teorií, která se snaží vypořádat s pomalostí chemických reakcí v naředěném vodném roztoku, je teorie tzv. „sendvičů v bujónu“. Zdá se, že tenké vrstvičky slůdy jsou schopné zajistit mikroprostředí, v němž může ve spoustě malých prostůrků probíhat přírodní výběr kombinací chemických reakcí vedoucích k rozmanitosti kombinací chemických látek, které se navzájem omezeně mísí. Diskuze se vede i nad tím, zda místem efektivní syntézy organických sloučenin byly vodní rezervoáry

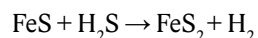
na povrchu Země, nebo se jednalo o hlubokomořské prostředí typu bílých a černých kuřáků, které by měly tu výhodu, že by zajišťovaly neustálý přísun „potravy“ – oxidovatelných anorganických látek, které se na kontaktu s vodou obvykle sráží do mikroskopických částic, které také mají velký povrch. Hlubokomořské prostředí u hydrotermálních vývěrů vulkanických plynů by tedy mohlo zajistit dlouhodobý přísun vhodných substancí, navíc zde existují různé typy gradientů (např. teplotní nebo koncentrační). Ty by mohly být ve správných kombinacích ideálním prostředím pro biosyntetické pochody. Nevýhodou je samozřejmě vysoká teplota (až více než 400 °C) v místě vývěru, ale nikdo netvrdí, že by vše muselo probíhat při teplotách vyšších než 100 °C – všude okolo vývěru je dnes teplota mořské vody pouze 4 °C, tedy krásný gradient teploty pro experimentování!

Pokud aminokyseliny, popř. jiné organické molekuly, zkoncentrujeme, případně navážeme na porézní materiály s velkým povrchem (ideálně v přítomnosti katalyzátorů), tak můžeme pozorovat jejich polymeraci. Tento děj však není ničím řízen, postrádá informaci a výsledné sekvence (pořadí stavebních jednotek) jsou náhodné. Tyto procesy je možné napodobit v laboratoři, a vytvořit tak složitou směs makromolekul komplexního chemického složení. Od koncentrované směsi makromolekul o náhodné sekvenci je ale stále ještě daleká cesta k prvním buňkám!

3.2 Koacerváty

V tomto okamžiku se dostáváme na nejtenčí led. O tom, co mohlo následovat, nevíme téměř nic. Můžeme jen spekulovat, že amfipatické molekuly v primordiálním bujónu mohly vytvářet membránám podobné útvary a obalovat kapičky tekutiny. Podobné útvary označujeme jako koacerváty, a ty ve většině scénářů vzniku života mají nezastupitelné místo. Jejich význam spočívá v tom, že stejně jako v případě buněk oddělují vnitřní prostředí (kde se mohou vybrané molekuly koncentrovat) od vnějšího prostředí (kde mohou převažovat rozkladné procesy). Pokud by navíc byla membrána koacervátů selektivně propustná, pak bychom si mohli představit zjednodušený systém pro příjem potřebných látek z vnějšího prostředí a naopak vylučování látek nepotřebných.

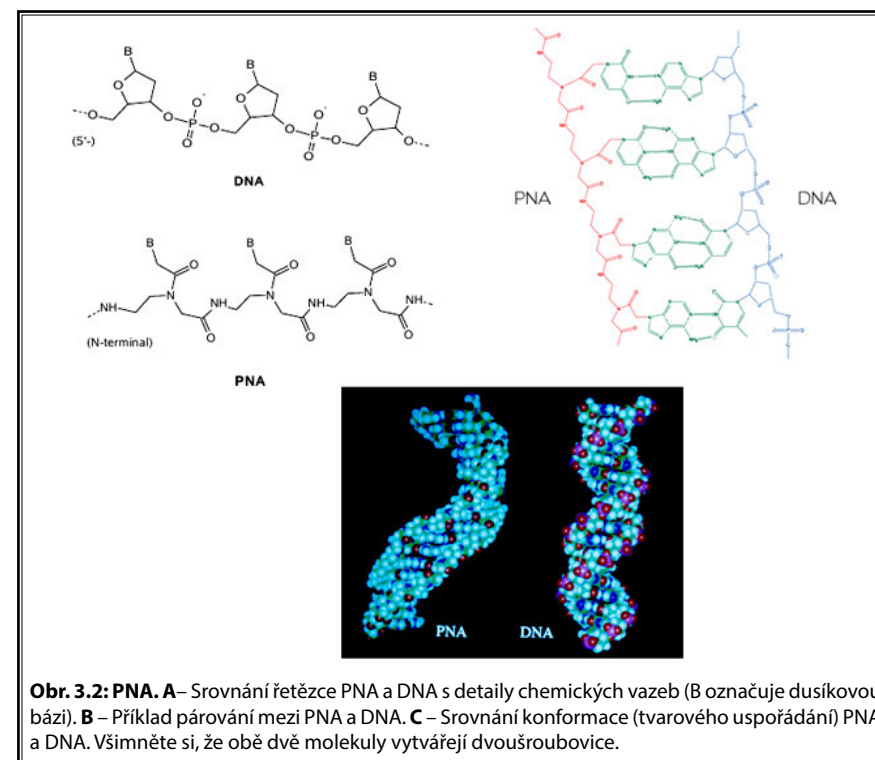
Možným zdrojem energie pro biochemické děje v době vzniku života mohla být oxidace sulfanu v přítomnosti sulfidu železnatého za vzniku pyritu. Při reakci



se uvolňuje vodík, který je možné použít na redukce (tedy na začlenění vodíku do organických sloučenin nebo do molekul obsahujících dusík). Dále se při této reakci uvolňuje poměrně velké množství energie, které mohlo pohánět primitivní metabolismus a obecně skladné (anabolické) procesy v primordiálním bujónu. Doklady o tom, že sloučeniny železa a síry mohly být při vzniku života důležité, můžeme nalézt v metabolismu našich buněk. Zde se sloučeniny železa a síry vyskytují na nejrůznějších (často klíčových) místech zabudované jako kofaktory celé řady enzymů. Ty se pak nacházejí hlavně v metabolických drahách, kde se pracuje s energií – například v citrátovém cyklu nebo v dýchacím řetězci.

3.3 Svět PNA a RNA

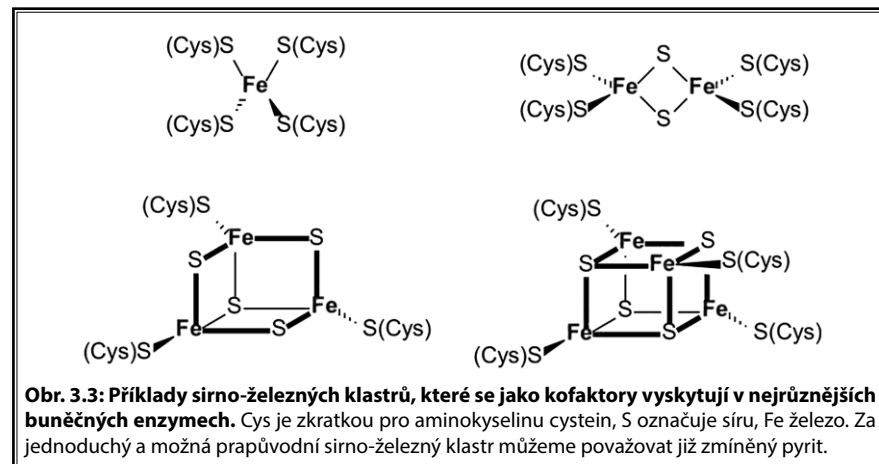
Jak jsme zmínili v **kap. 1**, pro fungování živých soustav je nezbytná informace, která je návodem pro syntézu bílkovin. Je téměř nemožné si představit situaci, kdy v jednom okamžiku začne fungovat centrální dogma molekulární biologie, tedy tok informace od DNA k RNA (transkripce) a od RNA k proteinům (translace). Můžeme předpokládat, že celý tento systém využívající několika molekulárních systémů se poměrně dlouho vyvíjel a optimalizoval a že mu nezbytně předcházela jednodušší řešení. Jedním z nich mohou být tzv. **peptidové nukleové kyseliny PNA** (*peptide nucleic acid*) syntetizované v laboratořích. Jedná se o hybridní molekuly mezi ribonukleovými kyselinami a bílkovinami, kde jednotlivé monomery obsahující dusíkaté báze (které jsou součástí nukleových kyselin) jsou navzájem spojeny peptidovou vazbou (stejně jako v bílkovinách). Existence PNA řeší problém s nepřítomností vhodných cukrů a navzájem pospojovaných fosfátových skupin (které jsou nezbytným předpokladem vzniku nukleových kyselin, jak je známe dnes) v experimentálních systémech simulujících primordiální bujón a jeho chemickou evoluci. Syntetizované PNA jsou překvapivě strukturně podobné nukleovým kyselinám. Vytvářejí dvoušroubovice, jsou schopné replikace i katalyzovat chemické reakce, a dokonce velice dobře párují s DNA (viz **obr. 3.2**).



Obr. 3.2: PNA. A – Srovnání řetězce PNA a DNA s detaily chemických vazeb (B označuje dusíkovou bázi). **B** – Příklad párování mezi PNA a DNA. **C** – Srovnání konformace (tvarového uspořádání) PNA a DNA. Všimněte si, že obě dvě molekuly vytvářejí dvoušroubovice.

Samozřejmě je možné (opravdu toho víme strašně málo), že mezistupeň PNA nebyl nutný a přímo se objevily ribonukleové kyseliny. O těch je dobře známo, že jsou schopny katalyzovat celou řadu chemických reakcí – pokud to umějí, tak je nazýváme **ribozomy** (zkratka z **ribonukleová kyselina** a **enzymy**). Je možné, že si původní jednoduchý metabolismus vystačil pouze s RNA. V evolučních scénářích je tento stupeň vzniku života označován jako **RNA svět**. Mnoho vědců se dnes zabývá ribonukleovými kyselinami jako katalyzátory, které jsou schopné rychlé evoluce své specifity vůči substrátům (dokonce je lze využít i komerčně). Důkazem toho, že v evoluci života hrála RNA podstatnou roli, je například to, že podobně jako **siřno-železné klastry** (viz **obr. 3.3**), nalézáme ribonukleotidy (stavební prvky RNA), nebo dokonce přímo krátké RNA jako nezbytné kofaktory bílkovinných enzymů. **Ribonukleoproteinová částice ribozom** (absolutně nezbytná pro translaci – tedy buněčnou syntézu proteinů) je dobrým příkladem možné molekularní „vzpomínky“ na dávnou existenci RNA světa. Ribozom slouží nejen jako řešení k zavěšení proteinů a orientaci translace jako takové, ale obsahuje i důležitou katalytickou aktivitu – tzv. peptidyltransferázovou reakci, kdy se nově vznikající bílkovina přesouvá z jedné transferové RNA na druhou.

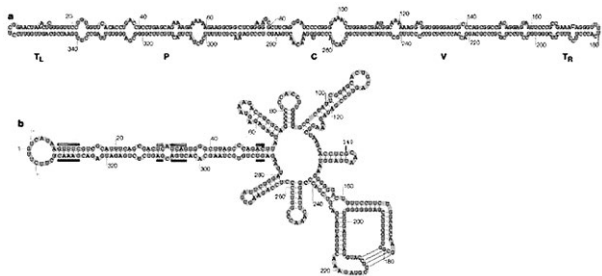
Jak se prvotní metabolismus, označovaný často jako **protometabolismus**, katalyzovaný s velkou pravděpodobností pouze RNA, změnil v dělbu práce mezi RNA a bílkovinami s výraznou převahou enzymů (tedy bílkovin) v moderních buňkách, je záhadou. Stejně tak nevíme téměř nic o tom, jak vznikal **genetický kód**, o něco málo víc můžeme spekulovat o dělbě práce mezi RNA a DNA při zajišťování buněčné paměti. Jedním z důvodů naší nejistoty je to, že všechny „polotovary“ neměly šanci na přežití v porovnání s lépe a efektivněji fungující optimalizovanou konkurencí. Neznáme tedy například žádné meziprodukty genetického kódu, až ten výsledný, univerzální, který se v mírných modifikacích vyskytuje ve všech buňkách a některých organelách (mitochondrie a chloroplasty). Ten se zdá být poměrně kvalitní, i



když někteří vědci tvrdí, že se jim podařilo vymyslet (spíše namodelovat) ještě lepší. Zcela jistě existovalo období postupného vylepšování genetického kódu, který však od okamžiku, kdy se stal plně funkčním a velikost překládaného genetického materiálu překročila určitou mez, „zamrzl“ ve stavu, který známe s malými obměnami ve všech dnešních buňkách. Důvod „zamrznutí“ genetického kódu je nasnadě, jakákoliv (třeba i velice malá) změna by totiž vedla k obrovskému množství záměn aminokyselin (tedy mutacím) v překládaných buněčných proteinech (buněčném proteomu). Záměna většího množství aminokyselin by se nutně promítla do struktury proteinů, což by vedlo k jejich nefunkčnosti, a to je pravděpodobně neslučitelné se životem. Původní genetický kód mohl fungovat pouze s dvěma typy molekul a s RNA jako informační molekulou, v níž je uložena genetická informace, a tRNA, která začala fungovat jako jakási miniaturní slovníková hesla. V jedné molekule tRNA je totiž obsažen význam z obou jazyků – antikodon pro RNA (triplet, trojice nukleotidů kódujících konkrétní aminokyselinu) a příslušná kódovaná aminokyselina pro bílkoviny. Zdá se, že přechod od RNA k DNA (která má významně vyšší chemickou stabilitu ve srovnání s RNA a je jedním z významných vynálezů mladého života) se mohl uskutečnit poté, co se objevil enzym ribonukleotidreduktáza. Přechod proběhl minimálně ve dvou krocích. První DNA zřejmě obsahovala uracil (jak je tomu v RNA), který byl později nahrazen thyminem (díky nově „vynalezenému“ enzymu thymidylátsyntáze).

3.4 Role virů a viroidů

Přechod od RNA k DNA, univerzální informační molekule uchovávající v moderních buňkách genetickou informaci, je etapou evoluce živých soustav, kde bychom mohli mít svá tvrzení trochu lépe podložená. Je to umožněno úžasnou různorodostí virů, u kterých může být nositelem genetické informace jak RNA, tak DNA (v obou případech jak v jednovláknové, tak ve dvouvláknové variantě). U retrovirů se v jejich životním cyklu mohou tyto molekuly dokonce střídát. DNA je transkribována na RNA enzymem RNA polymerázou a ta je opět reverzní transkriptázou kopírována do DNA. Například **viroidy** jsou tvořeny pouze kruhovou molekulou RNA, která je „zazipována“ do tyčkovité (popř. různě větvené) molekuly (viz **obr. 3.4**). Ta je sice množena (replikována) pomocí enzymů hostitelské buňky, vzniklá dlouhá molekula obsahující mnoho viroidových kopií je však rozstříhána a pospojována do kruhových funkčních viroidů pomocí sebe sama, vlastní ribozymovou aktivitou. Otázkou samozřejmě je, zda se v těchto případech jedná o „vzpomínky na minulost“, tedy jakési molekularní latimétrie, nebo zda jde o odvozené vlastnosti, a tedy evoluční novinky. Pravda bude asi složitější, některé viry jsou zřejmě zjednodušené prastaré buňky (např. megaviry nebo pandoraviry, které mají více genů, a jsou dokonce větší než nejmenší buňky). U jiných se asi jedná o nově vzniklé parazitární molekularní strategie. To, že by se ve virech mohly zachovat původní molekularní mechanismy typické například pro RNA svět, je do určité míry zpochybňováno faktem, že všechny viry jsou pro svou reprodukci zcela závislé na hostitelských buňkách a musí s nimi být v mnoha ohledech kompatibilní. Na druhou stranu existují



Obr. 3.4: Sekundární struktura dvou viroidů. Všimněte si „zapípaného“ cyklického uspořádání, které může být replikováno pomocí enzymů, které normálně v buňce zajišťují transkripci. Výsledkem je velice dlouhá molekula RNA, která musí být následně rozstříhána na jednotlivé viroidy pomocí vlastní ribozymové aktivity, stejně tak jsou i spojeny konce takto vzniklých lineárních molekul do kruhu pomocí viroidové ligázy.

„virocentrické“ teorie vzniku života, které tvrdí, že virům podobné molekulární soustavy mohly existovat před vznikem prvních buněk a mohly být využity jako funkční moduly pro vznik buněčnosti. Dokonce existuje představa, že viry jako první „objevily“ DNA coby informační molekuly a tuto dovednost „naučily“ první buňky!

Nevíme, jakým přesným sledem událostí vznikla první funkční buňka, dokážeme ale s poměrně velkou přesností odvodit z vlastností současných forem života to, jaké vlastnosti musel mít jejich poslední společný univerzální předek – tzv. LUCA (*Last Universal Common Ancestor*).

3.5 LUCA (*Last Universal Common Ancestor*)

"Therefore I should infer from analogy that probably all the organic beings which have ever lived on this earth have descended from some one primordial form, into which life was first breathed."

„Mohli bych tedy z obdoby vyvozovat, že pravděpodobně všechny ústrojně bytosti, které kdy žily na této zemi, vznikly z nějaké jediné prapůvodní formy, v níž byl vdechnut první život.“

Charles Darwin, 1859, The Origin of Species

Podobně jako se lingvistům podařilo prokázat, že všechny lidské jazyky mají společný původ, tak se ukazuje, že i všechny formy života mají společný původ. Předchůdce veškerého života na Zemi je dnes označován jako LUCA (označení, které jako první použil v roce 1999 Carl Woese), což je zkratka pro *Last Universal Common Ancestor* (poslední univerzální společný předek). Existenci LUCA podporuje univerzálnost genetického kódu (viz výše). LUCA je posledním organismem, jehož potomky jsou všechny dosud známé organizmy obývající dnes naši planetu. Předpokládá se, že mohl žít v období před 3,5–3,8 miliardami let (nejstarší důkazy o existenci života na Zemi jsou z tohoto období – grafit organického původu nalezený v západním Grónsku je starý 3,7 miliard let). Pozor, nejedná se o první vzniklou

3.A Kde vznikl život? Mnoho teorií o vzniku života má jedno zásadní omezení. Předpokládají, že proběhl v moři nebo podobném homogenním prostředí o velkém objemu – jedno z mála míst, kde ho z důvodu velkého naředení organických molekul můžeme nejspíš vyloučit. Jakou máme alternativu? Zajímavým způsobem se to pokusil vyřešit Armen Mulkidjanian se svými kolegy. Zaměřili se na další evolučně konzervovaný a starý znak, na chemické složení cytoplazmy. Cytoplazma organismů ze všech tří domén života obsahuje asi desetkrát více draslíku než sodíku, málo chloridů a vápníku a také řádově víc železa, zinku a fosforu, než má mořská voda i než měla voda předpokládaného prebiotického moře. Nejzajímavější na tom je vysoký poměr K:Na, který dnes nemá téměř žádná přirozeně se vyskytující voda na Zemi. Vzácnou výjimkou jsou některé termální vývěry vzniklé kondenzací páry pocházející z přehřátých podzemních vod ve velkých hloubkách. Tyto vody mají teplotu výrazně vyšší než 100 °C a při svém výstupu k zemskému povrchu díky poklesu tlaku začnou vřít. Vznikající pára pak uniká ven skrz horninové prostředí, se kterým po cestě reaguje, obohacuje se o rozpustnější draslík a ochuzuje o méně rozpustný sodík. Horninové prostředí tu slouží v podstatě jako mnohapatrová destilační kolona. Voda, která pak vyvěrá, obsahuje ve zvýšeném množství draslík, fosfor, zinek, křemík a rozpuštěné plyny, jako je sulfan, oxid uhličitý a amoniak. Takový roztok je poměrně dobře srovnatelný s cytoplazmou moderních buněk. Během jeho chladnutí na zemském povrchu se začne srážet sulfid zinečnatý, sfalerit. Tento minerál je jako jiné sulfidy polovodič (to si můžete vyzkoušet, např. pyrit je tak vodivý, že přes něj lze rozsvítit diodovou svítilnu; galenit se zase používal na první diody do rádií, tzv. krystalek) a má tak příhodné vlastnosti, že po absorbování UV záření dokáže předat elektron na atom uhlíku a redukovat ho. Na světlo na povrchu sfaleritu může dokonce docházet k syntéze jednoduchých organických látek! Další předpoklad vzniku života je splněn. Jemně rozptýlené částice sfaleritu ve vodě navíc působí jako silný UV filtr chránící organické molekuly před zničením.

Další zajímavou věc zjistili stejní autoři, když se podívali, jaké kovy používají různé enzymy jako své kofaktory. Běžně to je železo, mangan nebo hořčík. Pokud se ovšem zaměříme na evolučně staré enzymy, které jsou podobné u bakterií, archeí i eukaryot, ukáže se, že jejich kofaktorem je podezřele často zinek. Právě tento kov dosahoval ve vývěrech nejvyšší koncentrace. Kromě toho tam zcela jistě byly přítomné i sulfidy železa, které byly též zřejmě už v časných stádiích vývoje života adoptovány do enzymů energetického metabolismu (viz výše). V prostředí „destilovaných“ vývěrů také dobře polymerují ribonukleotidy, takže geotermální původ života je slučitelný i s teorií RNA světa.

Významnou roli jistě hrál i velký obsah kyseliny křemičité v kondenzované geotermální páře. Z mineralizovaných roztoků obsahujících křemík se při ochlazení nebo smíchání s roztokem o jiném složení snadno srážejí nejrůznější minerály, v popisovaném prostředí to mohou být třeba zeolity. Na místech setkání dvou různých roztoků (což je v geotermálních polích běžné) dokonce vznikají struktury podobné membránám, jak ví každý, kdo někdy dělal školní pokus obecně nazývaný „čertova (chemikova) zahrádka“. Podobný jev můžeme vidět i dnes v naší přírodě, například na místech, kde tečou mírně kyselé vody s těžkými kovy do zásaditých, křemíkem bohatých podzemních vod. To ovšem znamená, že tu máme abioticky vzniklé membrány, navíc oddělující roztoky o různém složení. Nepřipomíná vám to něco z biologie buňky?

Nárůsty porézních křemičitanů obohacených o sulfidy kovů vznikající kolem vývěru představují ukázkovou termodynamicky nerovnovážnou (disipativní) strukturu. Když mírně popustíme uzdu fantazii, můžeme si představit první organické molekuly, které obsazují volná místa v zeolit-sulfidové houbě a soupeří o ně mezi sebou. Pak už není daleko k selekci molekul, které se dokážou vázat účinněji, nebo tu dokonce katalyzují nějakou příhodnou chemickou reakci, například syntézu vlastních prekurzorů s využitím chemického gradientu na křemičité membráně. Právě tento děj mohl představovat klíčový první krok na cestě od kupy jakéhosi dehtu k živým organizmům.

Vývěry geotermální páry nabízejí hned několik důležitých podmínek pro vznikající život:

- roztok má podobné iontové složení jako cytoplazma;
- je tu zdroj organického uhlíku;
- může tu docházet k samovolné kondenzaci nukleotidů;
- vytváří se tu disipativní struktura schopná hostit první potenciální biomolekuly;
- existují tu omezené zdroje, o které lze soutěžit.

Takovýmto výčtem ideálních vlastností pro vznik života se mnoho jiných prostředí chlubit nemůže. Odpověď na otázku, zda si totéž myslely i první buňky, však pochopitelně nemáme. Parní vývěry existují i dnes. S těmi prehistorickými je ale nemůžeme srovnávat z toho prostého důvodu, že v dnešní atmosféře se tam oxidují sulfidy na kyselinu sírovou, a je v nich tudíž extrémně kyselé prostředí. Ty prehistorické ale byly bezesporu pH-neutrální. Možná by bylo zajímavé kolem nějakého vývěru vytvořit umělou atmosféru a chvíli se dívat...

(Lukáš Falteisek)

buňku ani o jediný organizmus, který tehdy žil! LUCA mohlo předcházet mnoho generací buněčných živých struktur, v nichž mohlo docházet k optimalizaci metabolických procesů a práce s informačními molekulami.

Z toho, jaké vlastnosti nacházíme u dnes žijících skupin organizmů, můžeme odvodit, že LUCA byl malý jednobuněčný organizmus, pravděpodobně s buněčnou stěnou a s kruhovou molekulou DNA lokalizovanou v cytoplazmě. Je pravděpodobné, že byl složitější než nejjednodušší dnešní buňky.

Informační molekuly a metabolismus LUCA:

- základní informační molekulou přenášenou z generace na generaci byla DNA obsahující čtyři nukleotidy: deoxyadenosinfosfát, deoxycytidinfosfát, deoxythymidinfosfát a deoxyguanosinfosfát. Zde je třeba konstatovat, že existují alternativní teorie postulující RNA jako informační děděnou molekulu LUCA, která byla později v eubakteriích a archeích vylepšena na DNA (důvodem jsou významné odlišnosti v proteinech zajišťujících replikaci DNA);
- genetický kód byl podobný/identický s univerzálním genetickým kódem moderních organizmů (tedy třípísmenový využívající 64 kodónů, celkem bylo kódováno 20 aminokyselin);

- DNA byla dvouvláknová a byla replikována pomocí DNA-dependentní DNA polymerázy;
- o DNA se starala celá řada pomocných proteinů jako DNA topoizomerázy, DNA ligázy, řada reparačních enzymů, DNA byla pravděpodobně chráněna pomocí DNA-vazebných proteinů typu histonů;
- informace z DNA byla přepisována do jednovláknové RNA pomocí DNA-dependentní RNA polymerázy;
- RNA byla překládána do proteinů s využitím 20 aminokyselin (jejich L-izomerů) pomocí transferových RNA a ribozomů (ty byly složeny ze dvou podjednotek tvořených komplexem RNA a proteinů, přičemž ribozomální RNA plnila nejen strukturní, ale i katalytickou funkci), pro přenos chemické energie bylo využíváno ATP;
- metabolismus byl katalyzován několika stovkami enzymů, využíval jako produkty stejné molekuly, které známe z moderních buněk, tedy tuky, cukry, aminokyseliny a dusíkaté báze;
- buňka obsahovala cytoplazmu, jejíž podstatnou část tvořila voda;
- od vnějšího prostředí oddělovala vnitřní uspořádané prostředí buňky fosfolipidová dvojrstevná membrána;
- uvnitř buňky byla koncentrace sodných iontů nižší a draselných vyšší než ve vnějším prostředí;
- buňka byla schopná zdvojit svůj obsah včetně replikace DNA a následně se rozdělit;
- využívala pro získání energie redoxní reakce, dokázala redukovat CO_2 nebo oxidovat methan na organické sloučeniny a oxidovat H_2S pomocí acyl-thioesterů, popř. sloučenin přechodných kovů a síry.

4. SVĚT PROKARYOT

Nejjednodušší, nejpůvodnější, nejdéle se vyskytující na Zemi. Taková jsou **prokaryota** – jednobuněčné organizmy s nejprimitivnějším známým uspořádáním mikroskopického „těla“ (prokaryota svou stavbou těla zhruba odpovídají LUCA – viz kap. 3).

Informační molekulou prokaryot je kruhová molekula genomové DNA (tzv. nukleoid) uložená přímo v cytoplazmě, vlastním vnitřním prostředí buňky. Cytoplazma je od vnějšího prostředí (tj. vodných roztoků nebo vlhkých míst, v nichž se prokaryota výhradně vyskytují) oddělena cytoplazmatickou membránou, nad níž je zpravidla přítomná buněčná stěna, která funguje jako mechanická bariéra proti prasknutí buňky důsledkem osmotického příjmu vody (koncentrace osmoticky aktivních látek v cytoplazmě je vždy vyšší než ve vnějším prostředí, což platí i pro prokaryota žijící v prostředích s extrémně vysokou koncentrací iontů – například nasycený roztok solí v Mrtvém moři).

4.1 Evoluce v éře prokaryot

Prokaryota představovala **jediné živé formy** na Zemi po úctyhodně dlouhou dobu – alespoň **jednu miliardu let** od vzniku buněčného života před asi 3,5 miliardami let. Prokaryota tehdy obývala vodní biotopy a živila se vším, co bylo v tomto prostředí k dispozici. Jako všechny ostatní organizmy potřebují pro svůj růst a množení **energii** a **zdroj uhlíku** (pro syntézu organických molekul vlastních buněk – organické látky jsou z definice uhlíkaté) a další **biogenní** (pro život nezbytné) **prvky**. Energie se uvolňuje během **exotermických chemických reakcí** a organizmy tyto děje katalyzují. Prokaryota se, patrně kvůli vysoké konkurenci o omezené zdroje energie a uhlíku, stala přeborníky ve využívání mnoha různých chemických látek a tyto schopnosti si zachovala dodnes. Jinými slovy – prokaryota mají největší **diverzitu metabolismů** (přeměna látek a energií) mezi všemi organizmy. Prokaryota jsou typicky schopná vystačit si s jedinou chemickou látkou jako zdrojem uhlíku a energie pro své potřeby. Tato jediná živina může být například glukóza, ale i různé obskurní a pro vyšší organizmy toxické látky jako nikotin, fenol, pesticidy atd. Vzhledem k tomu, že prokaryotní buňka přijímá zásadně **rozpuštěné živiny**, není jisté, že bude mít ve svém prostředí k dispozici všechny potřebné látky. Prokaryota proto umí z jediné živiny chemicky vyrobit všechny molekuly potřebné pro stavbu a funkci své buňky (nukleové kyseliny, aminokyseliny, fosfolipidy, vitamíny a další). Těchto „jediných zdrojů uhlíku a energie“ dokáže typická prokaryotní buňka za různých situací zpracovat stovky. Taková metabolická soběstačnost se nazývá **prototrofie** a je patrně evolučním dědictvím nevyzpytatelných podmínek, které na Zemi panovaly v raných fázích biologické evoluce. S mírnou nadsázkou je možné říct, že co se dá metabolizovat, to některý prokaryot metabolizuje, co se dá oxidovat, to je oxidováno. Kde je možné získat elektrony pro redoxní děje (např. fotosyntéza a chemoautotrofie), tam jsou využívány. Svět prokaryotních organizmů využívá pro

tyto účely více než polovinu prvků Mendělejevovy tabulky, včetně například uranu, technecia nebo arzenu.

Zvláštní typy metabolismu umožňují prokaryotům prosperovat i v extrémních podmínkách, kde by například člověk neměl šanci přežít. Podobně extrémní podmínky panovaly na Zemi v raných fázích evoluce života, extrémní metabolismy tak můžeme také považovat za dědictví evoluční minulosti prokaryot. Mezi druhy metabolismu, které jsou **typické** pro prokaryota (u eukaryot se téměř nebo vůbec nevyskytují), patří:

- **anaerobní respirace** – získání energie oxidací organických látek anorganickými látkami (typicky ionty NO_3^- , SO_4^{2-} nebo Fe^{3+} a další kationty kovů)
- **chemoautotrofie** – získání energie redoxní reakcí mezi dvěma anorganickými látkami (např. H_2 a SO_4^{2-} , NH_4^+ a NO_3^- , Fe^{2+} a O_2 a mnoho dalších kombinací)
- **asimilace vzdušného dusíku** – cyanobakterie (sinice), bakterie v kořenových hlízkách vyšších rostlin i mnoho volně žijících prokaryot (tzv. diazotrofové)
- **methanogeneze** – tvorba methanu z jednoduchých organických látek nebo z vodíku a oxidu uhličitého

Zásadní evoluční inovací byla schopnost využívat pro buněčné procesy i jinou energii než tu, jež se uvolňuje při exergonických chemických reakcích. Jedná se o vám dobře známou **fotosyntézu**, jejímž principem je zachycení energie světelného kvanta a jeho převedení do chemických vazeb organických látek. Evolučně původní typ fotosyntézy ještě neprodukoval kyslík, namísto vody byl oxidován plynný vodík nebo sulfan (H_2S). Bezokyslíková fotosyntéza těchto typů se dochovala dodnes (pro zajímavost, příslušná prokaryota se nazývají purpurové/zelené a siřné/bezsiřné bakterie.). U jedné skupiny prokaryot (**cyanobakterie – sinice**) došlo k modifikaci fotosyntetického aparátu a získání schopnosti fotosyntetizovat i bez vodíku nebo sulfanu, jen s využitím všudypřítomné a v zásadě nevyčerpatelné **vody**. Vedlejším produktem reakce byl kyslík – zrodila se **oxygenní fotosyntéza**. Reakce probíhala v podstatě totožným způsobem, jaký najdeme u řas a zelených rostlin. Díky vysoké výkonnosti a jedinečným vlastnostem procesu oxygenní fotosyntézy se sinice masově namnožily, což s sebou přineslo tvorbu velkého množství kyslíku (**rámeček 4.A**).

Před asi 2,3 miliardami let dochází důsledkem činnosti sinic ke **kyslíkové katastrofě**. Prokaryota (mimo sinic samotných), která se tehdy na Zemi vyskytovala, byla **anaerobní** a nebyla zvyklá se vyrovnávat s přítomností kyslíku (tento plyn prakticky nevzniká abiotickou cestou a je poměrně reaktivní, a tudíž dlouhodobě nestabilní). Z pokusů s dnes žijícími zástupci víme, že kyslík je pro anaerobní prokaryota toxický, protože reaguje s biomolekulami za vzniku **reaktivních forem kyslíku**. Oxygenní fotosyntéza tak vedla k velkému vymírání a výrazně změnila složení prokaryotních organizmů obývajících Zemi. Anaerobní prokaryota patrně přežila v místech pro kyslík těžko přístupných (např. sedimenty nebo útroby zemské kůry), ostatně vyskytují se tam dodnes. Jiné druhy se na kyslík v prostředí adaptovaly – vyvinuly se u nich enzymy rozkládající toxické kyslíkaté sloučeniny a chránící

DNA před oxidativním poškozením (viz **rámeček 4.B**). Dále se některá prokaryota naučila využívat molekulární kyslík pro svůj metabolismus jako akceptor elektronů – vzniká tak aerobní respirace (s vysokou energetickou účinností) a postupně se ustavuje nová hierarchie toku látek a metabolitů v prostředí. Tyto dva vzájemně

4.A Sněhová koule. Efekt kyslíku, produkovaného sinicemi, byl zpočátku tlumen chemickou cestou. Tehdejší oceány obsahovaly značná množství kationtů kovů, včetně dvojmocného železa (Fe^{2+}), které se kyslíkem oxidovaly, a tak jej likvidovaly (vázaly v redukované formě do železitých oxidů). Toto období můžeme označit jako „globální rezivění“ naší planety. Nerozpustné železité sloučeniny se usazovaly na dně a daly vzniknout hornině s názvem páskovaná železná ruda (*banded iron formation*). Teprve po vyčerpání rozpuštěného železa dochází k rychlejšímu zvyšování koncentrace kyslíku v atmosféře. I zde však kyslík nezůstal volný. Tehdejší atmosféra, na rozdíl od té dnešní, obsahovala relativně vysoké koncentrace **methanu**. Vlivem kyslíku došlo k prudkému úbytku methanu, který se oxidací přeměnil na oxid uhličitý. Vzhledem k tomu, že methan je asi dvanáctkrát silnější **skleníkový plyn** než oxid uhličitý, jeho úbytek v atmosféře se projevil zeslabením skleníkového efektu. To vedlo k tzv. huronskému zalednění (glaciaci) před 2,4 miliardami let. Na rozdíl od čtvrtohorních dob ledových ale tehdy **zamrzla téměř celá planeta**. Není divu, že se tomuto geologickému období (a podobným obdobím z pozdějších dob) říká „sněhová koule“ (*Snowball Earth*). Tehdejší prokaryotní ekosystémy jistě prodělaly velké vymírání. Nicméně mnoho zástupců přežilo v místech, kde byl efekt sněhové koule přebit geotermálními procesy, tj. u pozemských a podmořských vývěrů horké vody a žhavého magmatu (**obr. 4.1**), nebo kolem rovníku, kde se mohla vyskytovat nezamrzlá moře. Lze očekávat, že extrémní podmínky během sněhové koule a z nich plynoucí jevy (**vymírání, rozvrat metabolických sítí, zvýšená konkurence o zdroje**) pomohly nastartovat anebo urychlit **vývoj nových životních forem**.

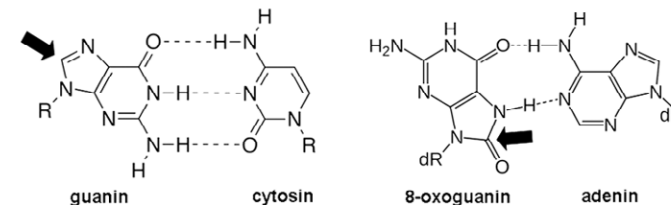


Obr. 4.1: Vývěry horké vody v ledové krajině (Yellowstone, Wyoming, USA). Podobné oázy života patrně fungovaly jako útočiště během období sněhové koule.

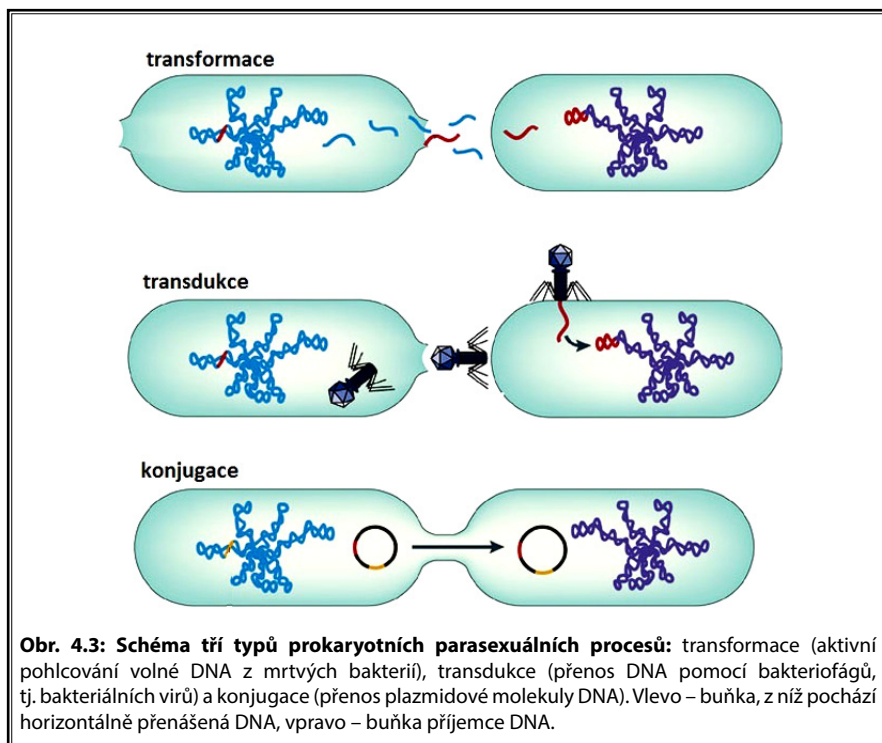
protichůdné metabolické děje (oxygenní fotosyntéza a aerobní respirace) dominují v planetárním metabolismu dodnes.

V průběhu evoluce prokaryot docházelo ke klasickým „darwinovským“ jevům – nadprodukcí potomstva (často obrovské nadprodukcí) a selekci (často velice striktní) nejlépe vybavených potomků (v případě prokaryot dceřiných buněk). Určitým evolučním omezením prokaryot je to, že se rozmnožují nepohlavně. Nepohlavně se množící organizmy jsou nuceny vystačit si v evoluci jen s geny, které měly v genomu při svém „narození“ po rozdělení rodičovské buňky. Proto se u prakticky všech prokaryot vyskytují tzv. **parasexuální procesy (obr. 4.3)**. Během parasexuálních procesů dochází k **horizontálnímu přenosu genů**, tj. přesunu genů mezi organizmy, které mezi sebou nemají vztah rodičovský/dceřiný (takový „klasický“ přenos genů se nazývá vertikální, podle jeho směru v zákresech rodokmenů). Pro horizontální přenos je charakteristické, že nedochází k výměně celé genetické informace (genomu), ale typicky jen několika desítek genů. I toto množství stačí k efektivnímu sdílení genů mezi prokaryoty, jehož hlavním účelem je **obohacovat si genetický repertoár** některým z palety genů, které kódují funkce využitelné mikroorganizmem. S velkou nadsázkou lze parasexuální procesy označit jako jistou formu mutualizmu, z níž mají prospěch všechna zúčastněná prokaryota (samozřejmě ne vždy a ne okamžitě, efekt se zde počítá z dlouhodobého evolučního hlediska).

4.B 8-oxoguanin – vnitřní nepřítel. Způsob kódování dědičné informace v DNA je společný všem živým organismům. Naneštěstí je guanin, jedna ze čtyř bází v DNA, mimořádně náchylný k oxidaci na svém uhlíku s číslem 8. Oxidací vzniká **8-oxoguanin (8-OG, obr. 4.2)**, který kvůli pozměněné struktuře páruje kromě cytozinu (jak se na guanin sluší a patří) i s adeninem. Pravděpodobnost, že při replikaci DNA bude k 8-OG na templátovém vlákně přiřazen adenin místo cytozinu, je dokonce asi 50 %! To činí z 8-OG velice silný **endogenní mutagen**. Spontánní oxidace guaninu na 8-OG je u aerobních organismů nevyhnutelná a bez obranných mechanismů buněk by vedla k mutagenезi v míře, která není dlouhodobě evolučně udržitelná (genetická informace organismů by byla vysoce nestabilní). Aerobně respirující organismy proto disponují velmi sofistikovaným opravným systémem. Ten se skládá ze tří enzymů, z nichž jeden brání včleňování 8-OG do nově vzniklého vlákna DNA, druhý vystřihuje 8-OG z DNA a třetí vystřihuje z DNA adenin, které párují s 8-OG.



Obr. 4.2: Guanin párující s cytozinem (vlevo) a 8-oxoguanin párující s adeninem (vpravo). Uhlík guaninu C8, který je u 8-OG oxidován, je vyznačen šipkou.



Obr. 4.3: Schéma tří typů prokaryotních parasexuálních procesů: transformace (aktivní pohlcování volné DNA z mrtvých bakterií), transdukcce (přenos DNA pomocí bakteriofágů, tj. bakteriálních virů) a konjugace (přenos plazmidové molekuly DNA). Vlevo – buňka, z níž pochází horizontálně přenášená DNA, vpravo – buňka příjemce DNA.

Prokaryota se velmi záhy v evoluci rozdělila na dvě velké vývojové větve – **bakterie** a **archea** (dříve označovány jako archebakterie, tento název se již nepoužívá). Obě domény jsou **sesterské skupiny** – vznikly ze společného předka (dávno již vymřelého), ale dále se vyvíjely samostatně.

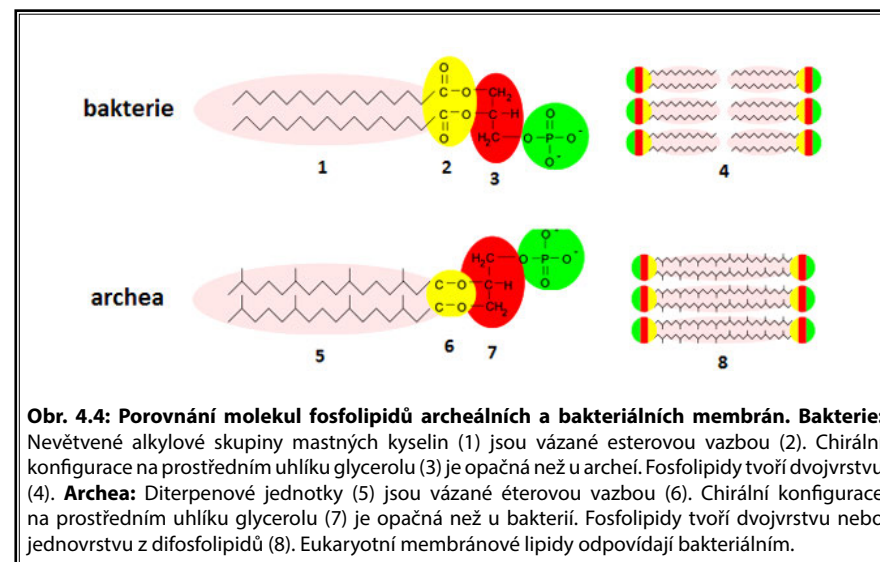
4.2 Archea

Jelikož sdílejí typickou morfologii prokaryotické buňky, byla archea dlouhou dobu zařazována mezi bakterie. Až v 70. letech 20. století se díky studiu sekvencí nukleových kyselin podařilo vizionáři molekulární fylogenetiky Carlu Woesemu prokázat, že se jedná o samostatnou skupinu organismů. Nebohému Woesemu se namísto zasloužené slávy a věhlasu v prvních deseti letech po publikování jeho výsledků dostalo výsměchu a opovržení mnoha slavných kolegů...

Archea typicky najdeme v **extrémních biotopech**, často v těch nejextrémnějších. Jedná se například o hlubokomořské vývěry vody o teplotě až 121 °C (voda je zde stále kapalná, neboť je přetlakovaná oceánským vodním sloupcem), extrémně kyselé biotopy se zápornou hodnotou pH (tj. více než 1M koncentrací vodíkových kationtů), sodná jezírka s pH vyšším než 11 nebo nasycené roztoky solí ve slaných nádržích. Jako by to nestačilo, extrémní biotopy obývané archei často kombinují několik fyzikálně-chemických extrémů – hyperacidické vody bývají horké a

zásaditá jezírka velmi slaná. Kromě extrémofilie je pro jednu velkou skupinu archei charakteristická **methanogeneze** (tvorba methanu jako konečného metabolického produktu), která se u bakterií nevyskytuje. Na rozdíl od bakterií nenajdeme mezi archei žádné zástupce s patogenním životním stylem. I v našem těle si archea našla poměrně extrémní prostředí – a to anaerobní obsah našich střev. Zde jsou zapojena do složitého mikrobiálního společenstva, a jak již bylo zmíněno, produkují typický konečný produkt metabolismu – methan. Vzhledem k tomu, že archea se dají velice těžko kultivovat mimo přirozené prostředí, se zdálo, že jsou velice vzácná mimo extrémní biotopy. Pokrok metod čtení genetické informace ukazuje, že jsou mnohem rozšířenější, než jsme si mysleli, a jistě nás budou čekat velká překvapení, jakou skutečnou roli hrají v pozemských ekosystémech.

S extrémofilii mnoha archei souvisí stavba jejich membrán, čímž se odlišují od bakterií i eukaryot. Fosfolipidy, základní stavební jednotky membrán, jsou u archei odolnější vůči extrémním fyzikálně-chemickým podmínkám, a to díky své unikátní struktuře, kde mastné kyseliny jsou nahrazeny polyizoprenoidy a esterová vazba vazbou éterovou. V případě extrémofilů se navíc vyskytují jednovrstevné membrány složené z molekul tyčkovitého tvaru, které si můžeme představit jako dva normální fosfolipidy spojené „nožičkami“ mastných kyselin nebo diterpenů do jedné molekuly. Membrána je tak složena z molekul, z nichž každá má dvě hydrofilní „hlavičky“, jednu orientovanou ven z buňky a druhou do cytoplazmy, a hydrofobní střední část, která je uvnitř membrány. Není asi překvapivé, že jednovrstevná membrána je odolná vůči působení vysokých teplot a zachovává si integritu až do teplot vyšších, než je teplota varu vody (**obr. 4.4**).



Obr. 4.4: Porovnání molekul fosfolipidů archeálních a bakteriálních membrán. Bakterie: Nevětvené alkylové skupiny mastných kyselin (1) jsou vázány esterovou vazbou (2). Chirální konfigurace na prostředním uhlíku glycerolu (3) je opačná než u archeí. Fosfolipidy tvoří dvojvrstvu (4). **Archea:** Diterpenové jednotky (5) jsou vázány éterovou vazbou (6). Chirální konfigurace na prostředním uhlíku glycerolu (7) je opačná než u bakterií. Fosfolipidy tvoří dvojvrstvu nebo jednovrstvu z difosfolipidů (8). Eukaryotní membránové lipidy odpovídají bakteriálním.

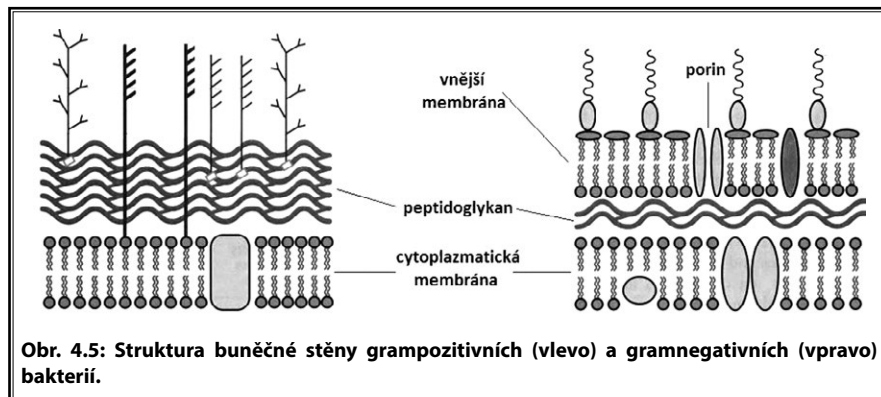
4.3 Bakterie

Důsledkem miliard let evoluce bakterií je obrovská plejáda jejich zástupců a metabolických typů. Tato diverzita, byť pouhým okem neviditelná, tvoří jakýsi „biochemický základ“ všech ekosystémů na Zemi – bakterie se rozhodujícím způsobem podílí například na koloběhu biogenních prvků (viz přípravný text *BiO 2006 – Organismy a abiotické faktory prostředí*). Bakterie s přehledem dominují nad archei (a eukaryoty) třeba v půdních ekosystémech – jeden gram půdy obsahuje minimálně tisíc druhů bakterií (většinou však několikanásobně více)! U mnoha druhů bakterií se v evoluci vyvinul **fakultativně** nebo **obligátně patogenní** způsob života – parazitovat mohou na mnoha rostlinných a živočišných hostitelích. Z evolučního hlediska je patogenní životní styl bakterií odvozený a následoval logicky až po vzniku hostitelských organizmů.

Všechny bakterie dělíme do dvou skupin podle způsobu, jak se barví speciální metodou (vyvinutou dánským mikrobiologem H. C. Gramem), na **grampozitivní** a **gramnegativní**. Jejich rozdílná barvitelnost je způsobena odlišnou stavbou buněčné stěny (**obr. 4.5**). Na rozdíl od grampozitivních buněk mají gramnegativní bakterie mnohem tenčí polymerní část buněčné stěny (ta je tvořena molekulou peptidoglykanem neboli mureinem). To kompenzují přítomností **vnější membrány** nad polymerní vrstvou. Aby se živiny a další látky důležité pro růst bakterií dostaly k cytoplazmatické membráně (kde jsou pro ně připravené přenašečové systémy), je vnější membrána opatřena proteinovými **póry**, jimiž živiny procházejí.

Vědci si stále kladou těžko zodpověditelnou otázku, který z těchto dvou typů bakteriální buněčné stěny je evolučně původní a který naopak odvozený. Obě skupiny bakterií se od sebe totiž oddělily v tak dávné minulosti, že ani nejmodernější metody molekulární fylogenetiky nám neposkytují dostatek potřebných informací. Několik indicií naznačuje, že původním typem by mohly být grampozitivní bakterie:

- 1) Je logičtější předpokládat, že v původním stavu měla prokaryotní buňka jednu membránu, která se u gramnegativních bakterií nějakým způsobem zdvojila.

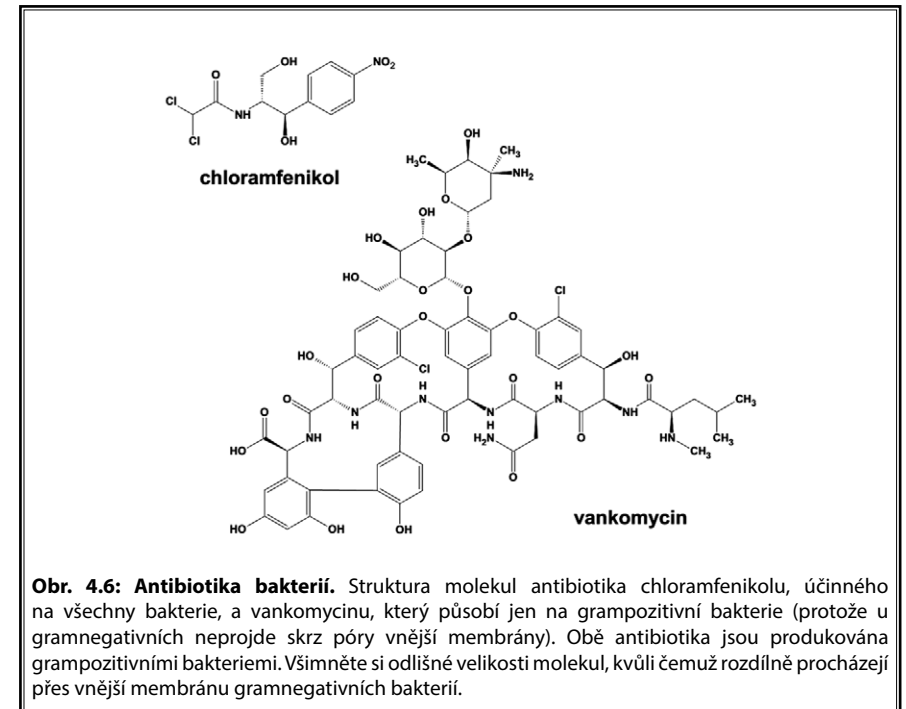


Obr. 4.5: Struktura buněčné stěny grampozitivních (vlevo) a gramnegativních (vpravo) bakterií.

2) Archea, sesterská skupina bakterií, nemají vnější membránu, což může upomínat na stav u společného předka bakterií a archei.

3) Vnější membrána gramnegativních bakterií funguje jako filtr – nepropustí dovnitř buňky větší molekuly, které neprojdou jejími póry. Takovými molekulami jsou některá **antibiotika**.

Gramnegativní bakterie jsou obecně mnohem rezistentnější vůči mnoha antibiotikům (**obr. 4.6**). Velkou většinu známých antibiotik **produkují v přírodě grampozitivní bakterie**. Tato antibiotika slouží jako prostředek biologického boje v mikrobiálních společenstvech (produkují je tedy i houby), prostřednictvím antibiotik jsou likvidováni kompetitoři o živiny a životní prostor. Lze proto předpokládat, že vnější membrána gramnegativních bakterií se mohla vyvinout jako ochrana před antibiotiky produkovanými jejich evolučně původnějšími kolegy.



Obr. 4.6: Antibiotika bakterií. Struktura molekul antibiotika chloramfenikolu, účinného na všechny bakterie, a vankomycinu, který působí jen na grampozitivní bakterie (protože u gramnegativních neprojde skrz póry vnější membrány). Obě antibiotika jsou produkována grampozitivními bakteriemi. Všimněte si odlišné velikosti molekul, kvůli čemuž rozdílně procházejí přes vnější membránu gramnegativních bakterií.

5. VZNIK EUKARYOT

„Svět se dělí na dvě skupiny – věčná prokaryota a proměnlivá eukaryota.“

Nick Lane

V evoluci pozemského života bychom našli jen málo událostí, které se svým významem vyrovnají vzniku prvních **eukaryotických buněk**. V následujícím textu vás seznámíme s tím, jak **eukaryogeneze**, neboli vznik eukaryot z prokaryot, pravděpodobně probíhala. Slovo „pravděpodobně“ je zde na místě, zdaleka se nejedná o jednoznačně uzavřenou kapitolu (nicméně jistá shoda snad již ve vědecké obci panuje). Následující text se bude týkat eukaryotické buňky, z níž v evoluci vznikly všechny známé eukaryotní organizmy. Tato buňka se nazývá **LECA** (z anglického *Last Eukaryotic Common Ancestor*) – nezaměňovat s LUCA, viz **kap. 3**.

5.1 Vznik eukaryotické buňky

Definujícím znakem eukaryot je, jak název napovídá, právě **jádro** neboli buněčný kompartment sloužící k uchování DNA a oddělený od cytoplazmy membránou. Jádro mohlo vzniknout v podstatě dvěma způsoby. Buď vchlípením membrány prokaryotní buňky došlo k izolaci nukleoidu a zformování jaderné membrány, nebo mohlo jádro vzniknout pohlcením jednoho prokaryota jiným a takto pohlcená buňka se přeměnila v jádro. Kterou z těchto dvou cest probíhala evoluce jádra, není vůbec jasné. Co však nyní jasné je (a jedná se o velký objev, který by nebyl možný bez nejmodernějších molekulárních metod), je původ jádra. **Jádro vzniklo z archeální buňky**. To jsme tušili již dřív – aparát pro realizaci dědičné informace (tj. replikace, transkripce a translace) eukaryot je mnohem podobnější archeím než bakteriím. Nicméně se soudilo, že tento předek jádra byl sesterský všem známým archeím. Tak tomu ale není, předkem jádra byl zástupce archeí a na fylogenetických stromech jsou eukaryota přímo tzv. vnitřní skupinou archeí (jak je patrné na **obr. 5.1**).

Nemůžeme však říci, že eukaryota jsou jen „upgradovaná archea“. V eukaryogenezi totiž spolu s vytvořením jádra dochází k další klíčové události – **pohlcení bakterie** ze skupiny α proteobakterií. Tato bakterie, jež se proměnila v **mitochondrii**, byla aerobní, což chránilo rodičího se eukaryotního předka před toxickými účinky kyslíku (viz **kap. 4.1**). Aerobní α -proteobakterie kromě toho umožňovala buňce energeticky velmi výhodnou **aerobní respiraci**, což bylo důležité vzhledem k stabilní produkci tohoto plynu oxygenní fotosyntézou sinic.

Eukaryota jsou tedy **chimérou (hybridem)** minimálně dvou prokaryotních buněk a plně si proto zaslouží samostatnou taxonomickou doménu, kterou jim vydělujeme. Mohly bychom je též označit jak společný podnik – *joint venture*, kdy se v rámci jednoho organismu spojily evoluční zkušenosti dvou větví života, a vznikla tak skokem nová kvalita, která by možná samostatně nebyla dosažitelná. Je to příklad evolučního „multikulturalizmu“, který se nesmírně osvědčil. Cesty evoluce jsou fascinující. Prapůvodní prokaryot se jednou vyvinul v bakterie a archea, aby se za nějaký čas jeho vzdáleně příbuzní odrostlí potomci opět spojili v jednu

superbuňku, která ovládne biosféru. O intimitě výsledného spojení svědčí i to, že archea a bakterie se vlastně sešly uvnitř jádra eukaryotické buňky. K původně archeální genetické výbavě se totiž v průběhu času připojilo mnoho genů pohlcené α -proteobakterie.

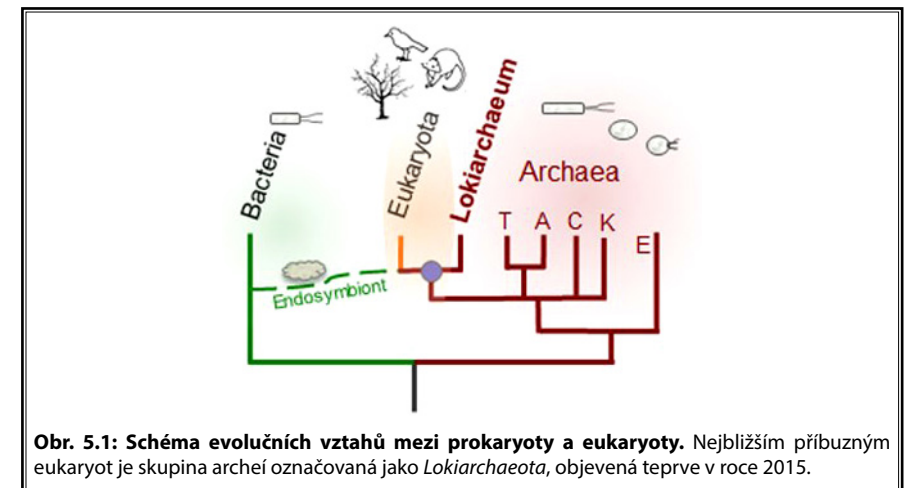
5.2 Vlastnosti a životní styl LECA

Z hlediska uspořádání buňky představoval LECA ohromný **evoluční skok** kupředu v porovnání s prokaryoty. Je zajímavé, že se nám nedochovaly žádné přechodné články – LECA byl stavbou buňky velmi moderní a jeho vývoj musel být značně složitý proces s mnoha kroky.

Z čeho usuzujeme, jak LECA vypadal? Jednoduše mu připisujeme řadu znaků, které se vyskytují napříč celou diverzitou v současné době žijících eukaryot (**obr. 5.2**).

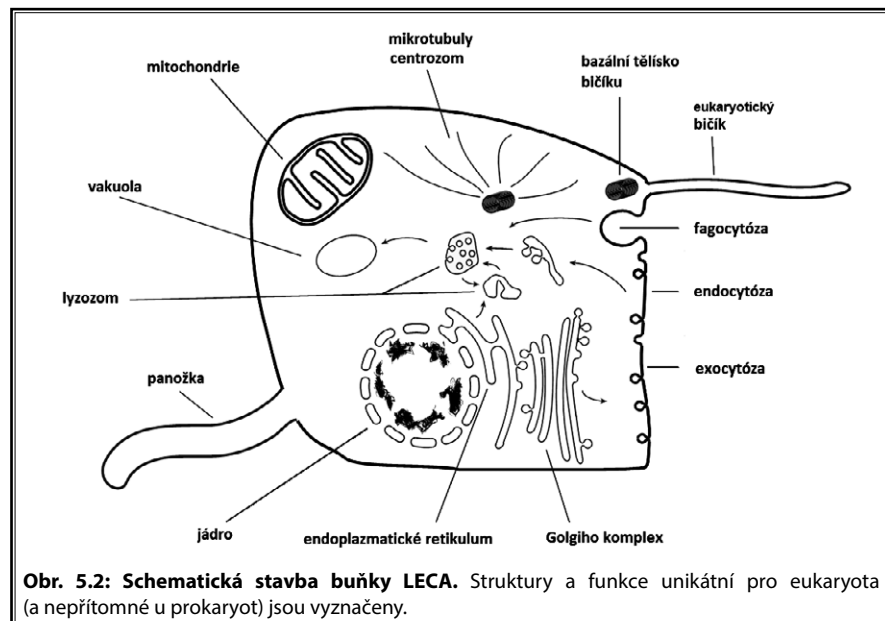
Jedním z nejdůležitějších znaků LECA je přítomnost vnitrobuněčného **membránového kontinua**. Jedná se o systém plochých cisteren (**endoplazmatické retikulum, Golgiho komplex**) a kulatých váčků (**lysozomy, vakuoly** a další), které jsou funkčně propojené mezi sebou a s jadernou a cytoplazmatickou membránou. V těchto **membránových kompartmentech** je udržováno vlastní, poměrně izolované vnitřní prostředí, umožňující průběh specifických dějů. Splývání a pučení membrán zajišťují speciální proteiny a pohyb a transport váčků je zprostředkován **cytoskeletem**. Cytoskelet je rovněž zásadní evoluční inovací eukaryot a umožňuje jim mnoho funkcí. Kromě již zmíněného transportu váčků je zodpovědný i za pohyb bičíků, tvorbu panožek, oddělování chromozomů a udržování vnitřního uspořádání buňky.

Přítomnost endomembránového systému a cytoskeletu umožňuje **fagocytózu**, aktivní pohlcování větších částic a jejich následné buněčné trávení. A právě fagocytóza se mohla rozhodujícím způsobem podílet na evoluční úspěšnosti prvních



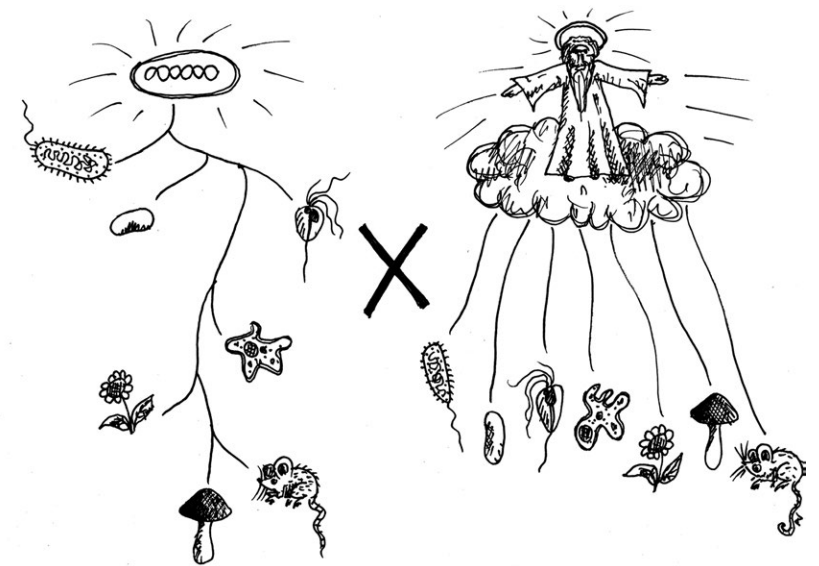
eukaryot. Ve světě, kde zcela dominovala prokaryota, panovala obrovská konkurence o rozpustné živiny (jimiž se prokaryota živí, viz **kap. 4.1**). Schopnost konzumovat prokaryota, ať již živá nebo mrtvá, celá nebo jejich části, umožnila LECA zbavit se závislosti na omezených zdrojích a otevřít novou, predanční cestu získávání potravy. Lovem a požíráním prokaryot se ostatně mnoho jednobuněčných eukaryot živí dodnes. Prokaryota v podstatě permanentně napůl hladoví a zároveň se zoufale snaží množit rychleji než jejich konkurenti, aby na ně něco z živin (nepředvídatelného složení) zbylo. Mají proto malé genomy, které dokáží rychle replikovat. Tím, že fagocytující pradávna eukaryota získávala predací prokaryot potravu definovaného složení (buněčná potrava v sobě obsahuje všechny potřebné látky pro vývoj buňky) a v poměrně štedrých dávkách, mohla si dovolit vyvinout **větší** a zároveň **komplikovanější genomy** (průměrný eukaryotní genom je stokrát větší než prokaryotní, ale obsahuje jen asi desetkrát více genů). Komplikovanost spočívá v přítomnosti **intronů** (úseků v genech, které se nepřepisují do sekvencí proteinů) a jiné **nekódující DNA**, která je často **pohyblivá** (skáče v genomu z místa na místo) a běžně svým množstvím kódující DNA několikanásobně převyšuje. Eukaryotní genomy, ač komplikovanější, jsou mnohem **plastičtější** a jejich jakoby ledabylé a plýtvavé uspořádání je z dlouhodobého evolučního hlediska zdrojem ohromné kombinační variability.

Zcela klíčovou evoluční inovací eukaryot, je **sexuální rozmnožování**. Sexuální rozmnožování se skládá z **meiózy**, jejímž prostřednictvím se snižuje ploidie (počet sad chromozomů) buňky, a následného **splývání gamet**, které diploidní stav



obnovuje. Velmi významnou součástí meiotického jaderného dělení je **crossing-over**, vzájemná výměna homologních částí rodičovských chromozomů. Geny zajišťující správný průběh meiózy včetně crossing-overu byly nalezeny i u těch eukaryot, kde nebylo pozorováno sexuální rozmnožování, sexualita je tedy společným znakem eukaryot. Evoluční význam sexuality je zřejmý: splýváním buněk získávají eukaryota genetickou informaci ve dvou kopiích, které navíc nejsou zcela identické, což jim může přinést významnou adaptivní výhodu (viz *přípravný text BiO 2012 – Láska, sex a něžnosti*). Je zajímavé, že eukaryota tímto v podstatě opakují stejný vzorec, který stál u jejich vzniku (viz výše), s tím rozdílem, že zde programované splývají buňky stejného druhu.

U jednodušších eukaryot se často sexuální rozmnožování vyskytuje nepravidelně a je, v porovnání s nepohlavním rozmnožováním, v menšině. Ve vyhovujícím životním prostředí bývá preferováno nepohlavní množení, jehož důsledkem je rychlé vytvoření geneticky uniformní a tím pádem stabilizované populace, která je na dané životní podmínky dobře přizpůsobená. Je-li však takový eukaryot vystaven **stresu**, například v nepříznivých fyzikálních podmínkách nebo při hladovění, spouští se u něj tvorba gamet. Sexualita, jak bylo řečeno výše, dává naději na přežití nepřízně prostředí s pomocí genetické informace bližního svého.



6. EVOLUCE SEMIAUTONOMNÍCH ORGANEL A RADIACE EUKARYOT

Semiautonomní organely, jako mitochondrie a plastidy, jsou buněčné kompartmenty ohraničené minimálně dvěma membránami, které původně byly volně žijícími prokaryotickými organizmy, nyní se však mezi generacemi buněk přenášejí vertikálně (zejména po mateřské linii u organizmů s oogamií). Jejich tzv. semiautonomnost odráží skutečnost, že jsou pouze částečně závislé na své hostitelské buňce. Část jejich proteinů je kódovaná v jádře, avšak menší část své bílkovinné výbavy si často obstarávají samy vlastní proteosyntézou, k níž je zapotřebí udržovat poměrně nákladný aparát a organelovou DNA.

Dnes se odhaduje, že během evoluce došlo minimálně k deseti endosymbiotickým událostem, které vyústily až ke vzniku semiautonomní organely. Kromě mitochondrie, jejíž původ se předpokládá být společným pro všechny eukaryota, do této statistiky spadají především plastidy označované jako primární, sekundární a terciární podle toho, z čeho byly odvozeny (primární ze sinice, sekundární z eukaryotické řasy s primárním plastidem a terciární z eukaryotické řasy se sekundárním plastidem). Situace často není tak jednoduchá, jak se může zdát z poměrně jasných definic. Poznání o struktuře a původu plastidů se překotně navyšuje a v podstatě se právě nyní nacházíme uprostřed vědecké revoluce bez ustanoveného konsenzu. Primární plastid mají skupiny Archaeplastida – tedy glaukofyty, ruduchy, zelené řasy a rostliny; nezávisle a poměrně nedávno¹ vzniklý je primární plastid krytenky *Paulinella chromatophora*. Aspoň čtyřikrát vznikly sekundární plastidy (u skupin Stramenopiles, Cryptophyta, Haptophyta, Euglenozoa a Chlorarachniophyta, některé cize znějící skupiny znáte a s dalšími se seznámíte níže). Terciární plastidy vznikly aspoň třikrát, a to opět u obrněnek, endosymbiotických přeborníků (viz **obr. 6.4**). Lze si představit i kvarterní a vyšší úroveň endosymbiózy, tyto však doposud nebyly pozorovány. Jak se typy plastidů od sebe liší, se dozvíte v následujících řádcích.

Kromě zásobování buňky energií mají mitochondrie a plastidy další důležité funkce v biosyntéze hemu, železo-sirných klastrů nutných pro funkci mnohých enzymů, aromatických sloučenin, některých aminokyselin a terpenoidů. Dále se významně uplatňují v buněčné signalizaci a regulaci některých pochodů.

Kromě těchto nejznámějších příkladů endosymbiotického vzniku organel existují i další, poměrně méně prozkoumané. Jedním z nich je tzv. kulovité tělíčko (*spheroid body*) vyskytující se v některých druzích rozsivek. Je to produkt endosymbiózy se sinicí, která však postupem času ztratila svou fotosyntetickou aktivitu (rozsivky přeci mají svůj sekundární hnědý plastid) a ponechala si pouze nástroje na fixaci dusíku (srovnejte podobný fenomén v symbióze lišejníků). Tím mohou být rozsivky (skupiny *Rhopalodiaceae*) zvýhodněny mezi ostatními.

6.1 Mitochondrie a její vznik

Mitochondrie (**obr. 6.2A**) jsou drobné (asi mikrometr velké nebo menší) semiautonomní organely obalené dvěma membránami, které zásobují eukaryotické buňky energií (a to mj. díky Krebsovu cyklu, dýchacímu řetězci a β -oxidaci mastných

kyselin) a ve kterých současně vedle rozkladných procesů probíhá syntéza hemu a steroidů. Mají také nezastupitelnou roli v regulaci buněčných pochodů včetně řízené buněčné smrti čili apoptózy (viz *přípravný text BIO 2008 – Smrt jako součást života*). Poruchy jejich funkce jsou příčinou závažných onemocnění, pokud jsou vůbec slučitelné se životem. Obrázek mitochondrie, obsažený v kdekjaké základní učebnici biologie, naznačuje fazolovitý tvar žíhaný množstvím krist, které mají u různých skupin eukaryot různý tvar (tubulární – trubičkovitý, planární – plochý nebo diskovitý). Takto jsou mitochondrie skutečně patrné v transmisní elektronové mikroskopii. Když se ale pozorují *in vivo* (např. díky fluorescenčnímu značení), je obrázek jiný – uvidíme dynamickou síť vzájemně propojených pavoučků, kteří se různě spojují a rozdělují a přemísťují po buňce ze strany na stranu.

Nikdy v buňce nevznikají *de novo*, ale dělením již existujících organel a jsou děděny z generace na generaci. U lidí (a většiny zvířat) je tento fenomén ovšem zúžen na **maternální dědičnost**, protože mizivé množství mitochondrií, které obsahuje spermie, se při oplodnění do vznikajícího embrya nedostane, všechny mitochondrie potomka pocházejí pouze z matčina vajíčka. Podle této teorie by tedy mohl být možné vypátrat první předkyni všech lidí podle mitochondriální DNA, tzv. mitochondriální Evu, která žila v oblasti dnešní Etiopie, Keni a Tanzanie před asi 100 000–200 000 lety.

Vznik mitochondrie podobně jako plastidů (viz níže) je vysvětlován endosymbiotickou teorií, která je dnes široce přijímaná, i když si kdysi musela projít svou anabází. Poprvé ji vyslovil ruský vědec Konstantin S. Merežkovskij na počátku 20. století, nicméně se neprosadila a byla zapomenuta. O půl století později ji vzkřísila američanka Lynn Margulisová, která formulovala teorii seriální endosymbiózy, kdy upozornila na možnost, že současné organely byly historicky samostatně žijícími buňkami. Ta popisuje vznik eukaryotické buňky s mitochondrií tak, že její amitochondriální předek pohltil α -proteobakterii a z ní vznikla mitochondrie. Následně mohl některý z těchto eukaryotických předků dál vstupovat do endosymbiotických vztahů se sinicemi, z nichž se postupem evoluce vyvinuly plastidy.

6.2 Evoluce mitochondrie

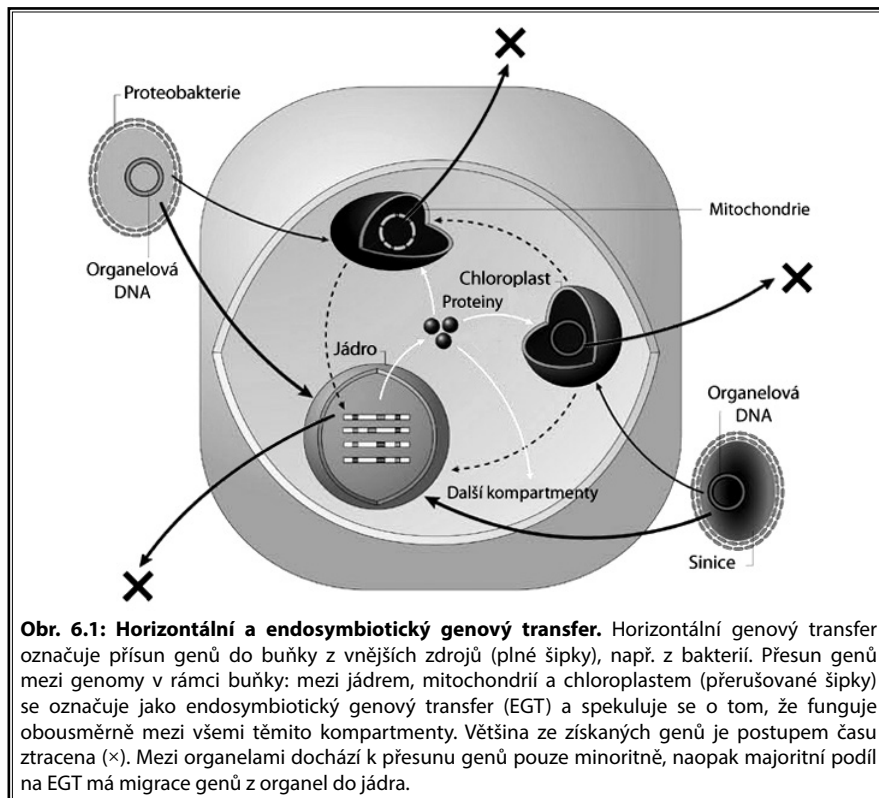
To, co je činí semiautonomními, je jejich vlastní genom a proteosyntetický aparát. Proces endosymbiózy se obecně vyznačuje **zjednodušením genomu dotyčné organely**, a to ztrátou většiny genů, které nebyly nutné pro její fungování v buňce nebo jejichž alternativa již byla obsažena v eukaryotickém jádře, anebo přechodem některých z nich do jádra **endosymbiotickým genovým přenosem**² (viz **obr. 6.1**),

¹ Rozuměj desítky milionů let starý oproti miliardě let starému primárnímu plastidu rostlin.

² Kromě endosymbiotického genového přenosu může zároveň docházet k horizontálnímu genovému přenosu, kdy se do genomu dostávají úseky DNA z jiných (většinou velmi fylogeneticky vzdálených) organizmů. Nejčastěji lze horizontální genový transfer pozorovat mezi bakteriemi (viz **kap. 4.1**), ale jsou popsány případy přenosů z eukaryot do prokaryot a naopak. a dokonce i mezi různými skupinami eukaryot.

který neustále probíhá – pomalu, ale dodnes. Soudí se, že přesun genů do jádra byl důležitý zejména zpočátku proto, aby hostitelská buňka mohla začít kontrolovat metabolismus endosymbionta a jeho dělení, a tak si jej podrobit a synchronizovat jeho fungování ve své buňce. Někteří endosymbionti ale ztratili svou mitochondriální DNA úplně – to jsou redukované mitochondriální deriváty u anaerobních prvoků, kterým se říká hydrogenozomy a mitozomy (viz rámeček 6.A a obr. 6.2). Vyskytují se u anaerobně žijících organismů, kde již netrvá selekce ve smyslu nutnosti vypořádat se s toxickým efektem kyslíku a nejsou ani výhody z aerobního metabolismu.

Asi jen 15 % mitochondriálních proteinů je α -proteobakteriálního původu – tyto proteiny jsou zapojené v samotném energetickém metabolismu nebo proteosyntéze, k nimž se připojují další geny zděděné od jiných bakteriálních (ne)příbuzných. Většina zbylých proteinů je buďto jasně eukaryotického původu (jsou často regulační), anebo zatím neidentifikované. Zároveň je zajímavé zmínit, že spousta původně bakteriálních proteinů se nachází a funguje ve zcela jiných kompartmentech – například enzymy glykolýzy (štěpení glukózy) a glukoneogeneze (novotvorba glukózy



Obr. 6.1: Horizontální a endosymbiotický genový transfer. Horizontální genový transfer označuje přísun genů do buňky z vnějších zdrojů (plné šipky), např. z bakterií. Přesun genů mezi genomy v rámci buňky: mezi jádrem, mitochondrií a chloroplastem (přerušované šipky) se označuje jako endosymbiotický genový transfer (EGT) a spekuluje se o tom, že funguje obousměrně mezi všemi těmito kompartmenty. Většina ze získaných genů je postupem času ztracena (X). Mezi organelami dochází k přesunu genů pouze minoritně, naopak majoritní podíl na EGT má migrace genů z organel do jádra.

například z kyseliny mléčné) se nacházejí v cytoplazmě. Není to ale tím, že by pocházely přímo z mitochondrie.

Proč si mitochondrie stále drží některé geny a k tomu nákladný proteosyntetický aparát? Představte si hypotetický příklad, kdy by veškeré proteiny byly kódovány v jádře a několik málo ze stovky mitochondrií by signalizovalo potřebu po dodávce určitého proteinu, ale ostatní by signalizovaly opak. Pokud potřebné mitochondrie nedostanou, co potřebují, dereguluje se elektron-transportní řetězec a začnou vznikat velmi nebezpečné volné radikály, což ve výsledku může celou buňku zahubit. Nicméně mitochondrie si může zařídit dostavení potřebných komplexů tak, že jim sama vztyčí proteinové základní kameny, které slouží jako majáky signalizující ostatním přicházejícím podjednotkám komplexů z cytoplazmy, zda a kde jsou žádány. Tak si může každá jednotlivá mitochondrie nezávisle na ostatních velmi plynule

6.A Deriváty mitochondrie.

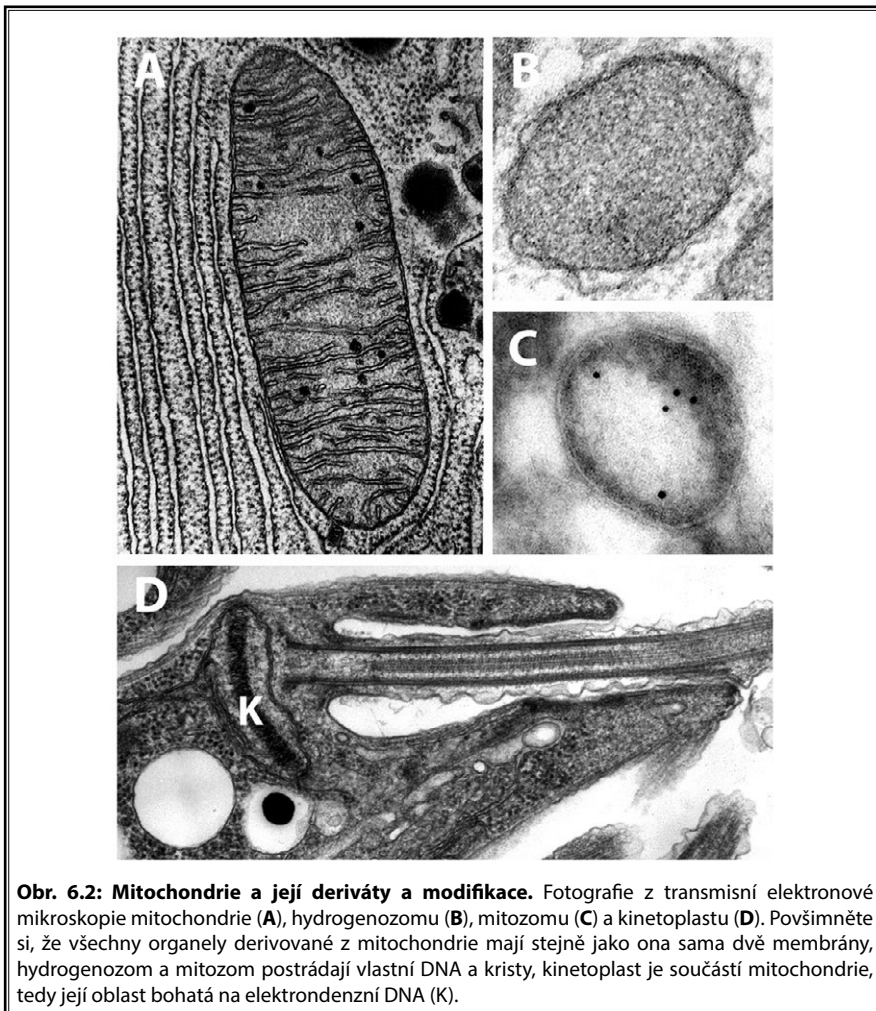
Mitozom (obr. 6.2C)– organelový derivát mitochondrie objevený před patnácti lety u anaerobních nebo mikroaerofilních prvoků, jejichž mitochondrie ztratila schopnost oxidativní fosforylace (tvorba ATP spřažená s oxidací živin pomocí kyslíku) a dalších procesů, nicméně si často zachovala tvorbu železosírných klastrů nezbytných pro funkci mnohých enzymů. Mitozomy se nacházejí v parazitických organizmech (viz obr. 6.6), např. měňavka úplavičná – *Entamoeba histolytica* (Amoebozoa), diplomonády (lamblie střevní – *Giardia intestinalis* – Excavata), hmyzomorky (*Microsporidia* – Opisthokonta).

Hydrogenozom (obr. 6.2B)– organela anaerobních prvoků, která vznikla několikrát nezávisle na sobě z mitochondrie, je podobně jako ona obalená dvojitou membránou, někdy má i krystal podobné výchlípky, produkuje ATP, nikoliv však oxidativní fosforylací vzhledem k anaerobnímu způsobu života majitelů hydrogenozomu. Své jméno má odvozeno od své funkce – produkuje molekulární vodík, který mohou využívat methanogenní archea (viz kap. 4.1) při produkci methanu mimo jiné i v našich střevech nebo střevech přežvýkavců. Hydrogenozom se vyskytuje v organizmech navzájem nepříbuzných, mezi nimiž vedou kromě několika anaerobních nálevníků (Ciliophora) a ruminálních chytridiomycet z bachoru přežvýkavců (*Neocallimastix*, houby – Opisthokonta) především různí paraziti – např. trichomonády a mezi nimi bičenka poševní (*Trichomonas vaginalis*), viz obr. 6.6.

Kinetoplast (obr. 6.2D)– je denzně uspořádaná mitochondriální DNA dobře patrná i ve světelném mikroskopu – většinou lokalizovaná poblíž bazálního tělíska bičku – struktura to specifická pro skupinu organismů Kinetoplastea, prvoky zahrnující mimo jiné trypanozomy a leishmanie, patogenní pro lidi a zvířata, viz obr. 6.6. Kinetoplast tvoří desítky maxikroužků, ale k tomu vyžadují rozsáhlé posttranskripční úpravy kódované na minikroužcích. Tisíce minikroužků síťovitě propojují maxikroužky (asi desetkrát větší než jsou samy) a nesou informaci pro tzv. *guide* RNA. Ta umožňuje masivní vkládání nebo naopak vyštěpování bází uridinu pro úpravu mRNA, aby byla správně překládána do odpovídajících proteinů. Hypoteticky mohl tento mechanismus modifikací RNA existovat před vznikem polymeráz, anebo dnes jednoznačně preferované vysvětlení je prostě to, že se jedná o slepou evoluční uličku, kam Kinetoplastea dospěla, nicméně teď z ní už není cesty zpět.

a přesně řídit rychlou odezvu na své potřeby, přičemž produkce mitochondriálních proteinů kódovaných v jádře může být v podstatě neměnná.

Pestrá směs proteinů společného původu tvořící ve vzájemné svornosti funkční komplexy dýchacího řetězce dnes pro eukaryota zabezpečuje jeden z bezesporu nejzávažnějších procesů – buněčné dýchání. Namísto 2 ATP z glykolýzy je efektivita navýšena o 1 700 % na 36 ATP. Nelze si však dost dobře představit, že tento nanejvýš sofistikovaný systém vznikl rovnou na samotném počátku bakteriální endosymbiózy. Postupný proces proměny do dnešní podoby musel být ale něčím motivován, endosymbióza tedy jistě musela přinést nějakou okamžitou výhodu, která vedla k selekci buněk s předchůdcem mitochondrie.



Obr. 6.2: Mitochondrie a její deriváty a modifikace. Fotografie z transmisní elektronové mikroskopie mitochondrie (A), hydrogenozomu (B), mitozomu (C) a kinetoplastu (D). Pověšměte si, že všechny organely derivované z mitochondrie mají stejně jako ona sama dvě membrány, hydrogenozom a mitozom postrádají vlastní DNA a kristy, kinetoplast je součástí mitochondrie, tedy její oblast bohatá na elektrondenzní DNA (K).

Jednou z nich mohl být podle **Ox-Tox modelu** fakt, že aerobní metabolismus předchůdce mitochondrie mohl chránit svého anaerobního archeálního hostitele, pro kterého byl kyslík toxický. Další hypotéza vychází ze znalosti přibuzenství mitochondrií s rickettsiemi a mluví o **parazitické** invazi archeobakterie, která ale vetřelce využila ve svůj prospěch a postupně si ho ochočila. **Vodíková hypotéza** zas popisuje, jak anaerobní autotrofní vodík metabolizující archeum pohltilo eubakterii produkující vodík. Takových hypotéz je mnoho, ale podstata vzniku mitochondrie je stále obestřena tajemstvím.

6.3 Plastidy – solární elektrárny a kyslíkové generátory

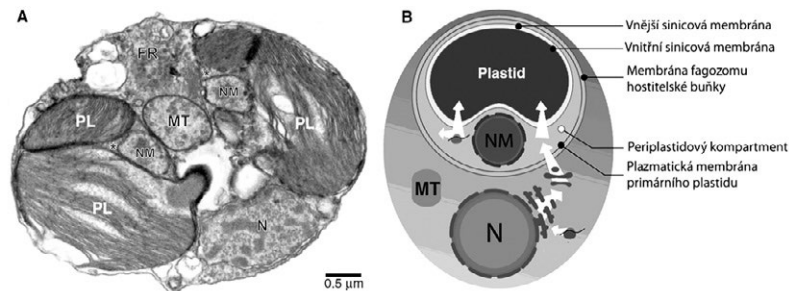
Primární plastid vznikl minimálně dvakrát nezávisle na sobě, když heterotrofní predátor sinic svou kořist nestrávil, nýbrž si ji začal „ochočovat“ až do té míry, že mu vyráběla energii ze světla, a vznikla z toho závislost na život a na smrt. Díky sinicím a z nich vzniklým plastidům vděčíme za svět, jaký známe dnes, konkrétně za kyslíkovou atmosféru. Sinice jsou jediné bakterie, které umí oxygenně fotosyntetizovat s kyslíkem jako vedlejším produktem. Dokladem takové endosymbiózy je poměrně recentní endosymbiotická událost v případě *Paulinella chromatophora* mající plastid připomínající sinici, zatímco její příbuzná heterotrofní *Paulinella ovalis* sama požírá sinice. Fascinující mezičlánek endosymbiotického procesu ilustruje, jak to vše mohlo probíhat i v případě podle všeho mnohem staršího plastidu v linii rostlin. Tam spadají **glaukofyty (Glaucophyta)** – velmi stará skupina s primitivně vypadajícím plastidem, který ještě stále nápadně připomíná sinici i v tom, že obsahuje fykobilizomy³ a peptidoglykan (polymerní molekulu tvořící buněčnou stěnu sinic a bakterií obecně). **Ruduchy (Rhodophyta)** mají červený primární plastid, jehož barviva jsou modifikována na fykobiliproteiny, které svojí rozměrnou strukturou zamezují fúzí membrán plastidů do gran thylakoidu, jak je tomu u **linie zelených řas a rostlin** (jejichž plastid znáte z učebnic).

Sekundární plastidy vznikly z primárních plastidů zelených řas nebo ruduch pohlčených eukaryotickým heterotrofem, jenž si nechal pouze plastidy s částí cytoplazmatické membrány a cytoplazmy endosymbionta, a zbytek řasy zanikl (ve dvou případech se dochovaly také pozůstatky jader endosymbiontů – viz rámeček 6.B). Zelené řasy se staly sekundárními plastidy krásnooček (Euglenoidea, Excavata) a skupiny Chlorarachniophyta (Rhizaria). K pohlčení ruduchy a vzniku červené linie sekundárních plastidů došlo u společného předka skupiny Stramenopiles a zřejmě také dalších skupin, například Haptophyta a Cryptophyta (skrytěnek), vzájemně nepříbuzných. Nicméně ne všichni dnešní pozůstalí si své plastidy zachovali, mezi

³ Fykobilizomy jsou velké světlosběrné komplexy složené z proteinů absorbujících v různých oblastech spektra, obsahují především barviva fykocyaniny a fykoerytriny. Sinice díky nim mohou operativně reagovat na světelné podmínky prostředí, které se mění i s hloubkou, a tím také měnit svou barvu. Například v hlubším prostředí, kam proniká spíše modrozelené světlo, dosyntetizují fykoerytrin, který je schopný vyšší absorpce v modré, na úkor fykocyaninu absorbujícího spíše v červené části spektra v nižších hloubkách.

stramenopily je postrádají kupř. řasovky (Oomycota) a opalinky (Opalinida), v rámci alveolát můžeme jmenovat v určitém smyslu výtrusovce (Apicomplexa), kteří mají modifikovaný nefotosyntetizující plastid nazývaný apikoplast (viz rámeček 6.C). Ti, jimž sekundární plastidy dodnes slouží, je mají obaleny čtyřmi membránami (splývajícími s endoplazmatickým retikulem) krom výjimky v případě obrněnek (Dinoflagellata), které mají pouze tři a jsou i jinak výstřední každým coulem (mají například permanentně spiralizované chromozomy, tzv. dinokaryon atd.). Stramenopiles jsou největší skupinou dřívě hnědých řas, kam se dnes řadí rozsivky (Bacillariophyceae), chaluhy (Phaeophyceae), zlativky (Chrysophyceae) a mnoho dalších.

6.B Nukleomorf je pozůstatkem jádra endosymbionta řasy, který dvakrát nezávisle na sobě přežil v sekundárním plastidu – buď pochází ze zelené linie řas (Chlorarachniophyta, Rhizaria) a v případě červené linie sekundárních plastidů je najdete u skrytének (Cryophyta), popř. se jimi pyšní terciární plastidy obrněnek (Dinophyta) vzniklé z rozsivek. Nachází se pod svrchními dvěma membránami z celkem čtyřmembránového plastidu. Jeho genom je značně redukován podobně jako v případě mitochondriálního či plastidového, kdy pravděpodobně došlo k horizontálnímu genovému transferu genů do jádra hostitelské buňky, nicméně tři chromozomy se zachovaly. U velké většiny řas bez nukleomorfu se veškerá DNA endosymbionta postupně ztratila. Proč se několikrát nezávisle na sobě nukleomorfy zachovaly? V těchto případech došlo k přerušení EGT a plastid je stále závislý na proteinech kódovaných v nukleomorfu bez jejich suplementace hostitelskou buňkou. Spočítejte si tedy, kolik oddělených genomů má taková skryténka nebo Chlorarachniophyta. Nepřipomíná vám to žijící matrijošku?



Obr. 6.3: Nukleomorf. *Bigelowiella natans*, zástupce skupiny Chlorarachniophyta, na elektronmikroskopickém snímku (A) a její zjednodušené schéma (B), sekundární plastid je ohraničen čtyřmi membránami, dvě vnitřní jsou sinicového původu, následuje periplastidový kompartment, tedy zbytek cytoplazmy primárního plastidu zelené řasy s nukleomorfem a její původní cytoplazmatická membrána překrytá membránou fagozomu hostitelské buňky. Bílé šipky naznačují směr transportu proteinů do plastidu, některé dokonce musejí překonávat všechny čtyři membrány. * – pozůstatek cytoplazmy zelené řasy, FR – kořen bičíku, MT – mitochondrie, N – jádro (nucleus), NM – nukleomorf, PL – plastid.

6.C Apikoplast je nefotosyntetizující plastid obalený čtyřmi membránami, který je specifický pro parazitické výtrusovce (Apicomplexa, Alveolata), kam patří i nechvalně proslulí původci malárie (*Plasmodium*) a toxoplazmózy (*Toxoplasma gondii*). Buňku zásobuje mastnými kyselinami, aminokyselinami, izoprenoidy a mnohými dalšími látkami nezbytnými pro její život. Je ale Achillovou patou prvoků, na kterou cílí různá léčiva (v tomto případě se, vzhledem k „rostlinné evoluční historii“ výtrusovců, tedy jedná v podstatě o herbicidy), která pokud naruší takřka jakýkoli ze zmiňovaných metabolických pochodů „bývalého plastidu“, znemožní rozmnožování parazita ve svém hostiteli.

Terciární plastidy jsou doménou obrněnek, které své sekundární plastidy „vyměnily“ za jiné, a to z řas, které měly taktéž sekundární plastidy – ze stramenopil, haptofyt nebo skrytének (viz obr. 6.4). Plastid rozsivkového původu v řase rodu *Kryptoperidinium* má až šest membrán a stále zachovaný nukleomorf (viz rámeček 6.B).

6.4 Organelové kleptomani mezi zástupci skupin Alveolata i Opisthokonta

Fenomén kleptoplastidů se opět objevuje nezávisle na sobě mezi nepřibuznými organizmy, jako jsou nálevníci, obrněnky, a dokonce měkkýši (viz obr. 6.5). Jejich majitelé si je většinou ponechávají jako nestrávené zbytky potravy, které si nechávají pro sebe fotosyntetizovat, nicméně je musí čas od času obnovovat a doplňovat (v rádech desítek či stovek dnů). Ke svému životu je často nutně nepotřebují, ale byly objeveny i obligátně kleptoplastidické organizmy.

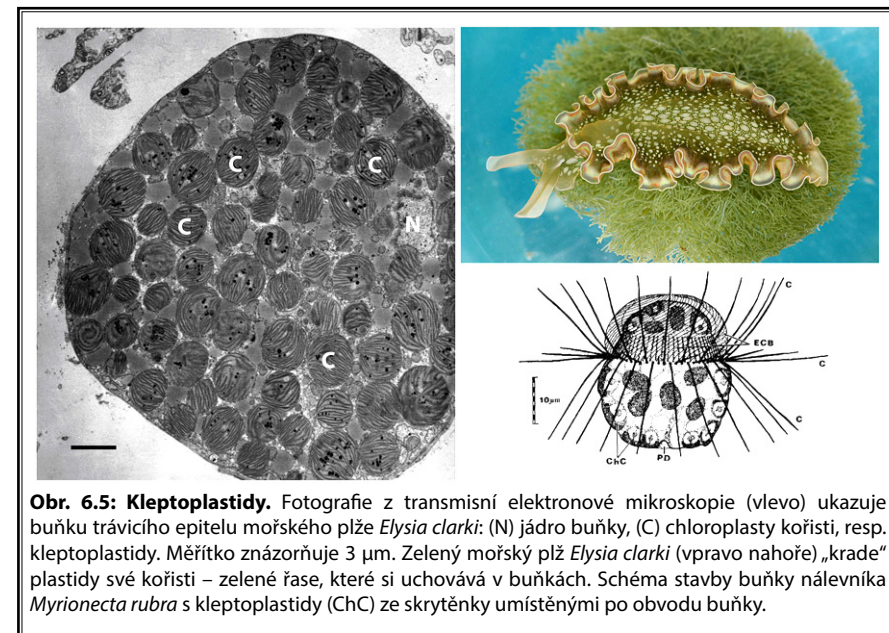
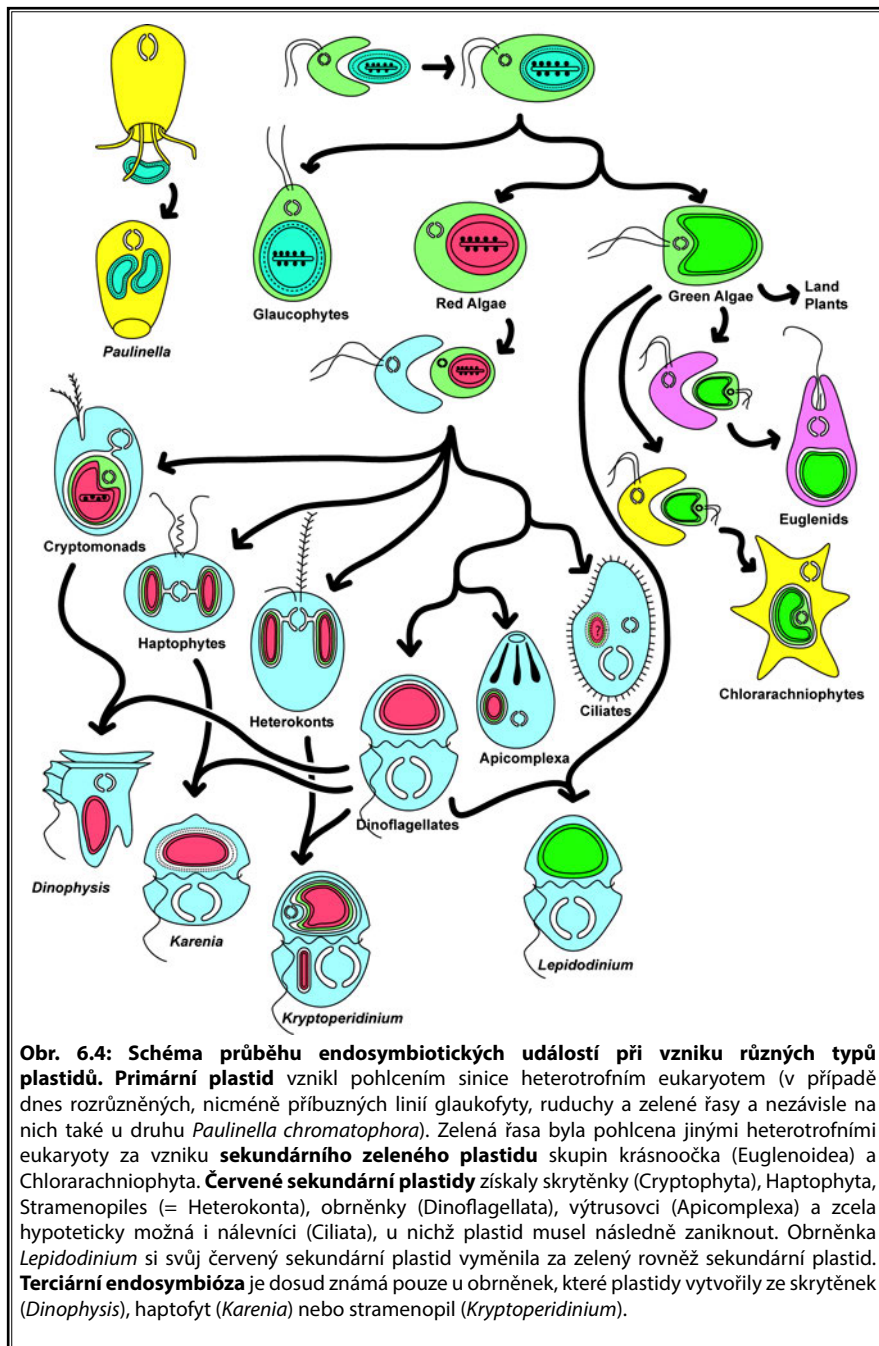
Obrněnky jsou známí plastidoví uchvatitelé (viz výše), jistě vás moc nepřekvapí, že se navíc dopouštějí častých krádeží cizích plastidů. V případě kleptoplastidů se jedná o heterotrofní nebo mixotrofní druhy obrněnek. Jen považte, že taková obrněnka by mohla mít rovněž plastid s nukleomorfem původem ze skryténky, nicméně po jejím pozření si zachovává plastid prostý dvou vnějších membrán i nukleomorf, které stráví.

Velmi podobně se chovají i někteří nálevníci. Nejznámější je *Myrionecta rubra* s plastidem červené barvy uzmutým skryténce. Možná i díky němu je tento schopný jako jediný mezi nálevníky tvořit mořské vodní květy, když se namnoží do takových hustot, že zbarví barvu vody do ruda. Aby v nálevníkově přetrvával plastid déle, zachovává si i jeho jádro, provozuje tedy zároveň tzv. karyokleptii. Jádro je zachováno a plastid je suplementován proteiny díky stále funkční transkripci a translaci.

Dlouho se myslelo, že plastidy a fotosyntéza jsou doménou pouze rostlin a řas, pak se ale objevil nápadně zelený mořský zadožábřý plž *Elysia*, který se pase na zelených řasách a jejich plastidy si s výhodou nechává. Ve střevě nejsou tráveny, nýbrž fagocytovány, a tak se dostávají přímo dovnitř buněk, kde pro svého zmocnítele i několik měsíců fotosyntetizují.

6.5 Jak se (ne)ztrácejí plastidy

Další zajímavou otázkou je, proč jsou plastidy zachovávány u rostlin a protist (včetně svých plastidových genomů), které sekundárně ztratily schopnost fotosyntézy a



živí se heterotrofně. Proč se jejich plastidy nezdjednodušily až na struktury odpovídající v případě mitochondrií anaerobních prvoků mitozomům nebo hydrogenozomům? Zatím jediným kandidátem na úplnou ztrátu **plastomu** (genomu plastidu) se zdá být asijská parazitická rostlina *Rafflesia*, známá největšími a zároveň jedněmi z nejsmrdutějších květů na světě. Z jakého důvodu si své plastidy svěřepě drží parazitické výtrusovci (Apicomplexa), jejichž plastid se modifikoval na apikoplast (viz **rámec 6.C**), některá krásnoočka (Euglenoidea), holoparazitické rostliny jako zárazy (*Orobancha*), podbílky (*Lathraea*) a kokotice (*Cuscuta*)?

Příčiny mohou být mnohé a je možné, že každá linie stále vlastní svůj plastid i ho drží z jiného důvodu. Spousta genů je schopná přestupu do jádra, kde se z nich buď mohou stát relevantní náhrady za své plastidové protějšky, které pak mohou zaniknout, nebo jsou nefunkční, tj. pseudogeny. U různých linií nefotosyntetizujících organismů to jsou různé geny. Jediné, které vždy zůstávají, jsou ty kódující tRNA kyseliny glutamové, jež mimo jiné figuruje v syntéze hemu. Plastid tedy zřejmě hraje nezastupitelnou roli v biosyntéze esenciálních látek, jakou je hem. Proč plastidovou tRNA pro glutamát nenahradí jaderná tRNA, se zatím neví – ta plastidová má patrně jinou strukturu a zároveň více funkcí než jaderná). **Holoparazitické rostliny**, ač nezelené, přeci jen mají své plastidy a plastomy, které se postupem času zmenšují, a z genů zaplavených mutacemi vznikají pseudogeny, protože již neexistuje selekční tlak na udržování takové struktury, která ztratila svou primární fotosyntetickou funkci. Je možné, že k postupnému vymizení plastomů u holoparazitických rostlin skutečně dojde, je to ale zdlouhavý proces.

6.D Rozčepýřený strom života eukaryot. Současné třídění a klasifikace organismů se snaží aspoň do určité míry kopírovat jejich příbuzenské vztahy a evoluční původ, který již ne zcela věrně odráží jejich morfologie. Dnes se takovéto rekonstrukce zakládají na molekulárních znacích sekvence DNA (zejména konzervovaných oblastí sdílených všemi organismy). Díky tomuto přístupu šlo přesvědčivě revidovat starý systém, který se ale poměrně zkomplikoval a zároveň se stal jaksi dynamickým – se zlepšujícím se poznáním jak používat nové nástroje se i nový systém stále proměňuje.

Veškerou diverzitu eukaryot dnes lze rozdělit do pouhých tří **superskupin**: Amorphea, Diaphoretickes a Excavata; ty se dále dělí na pět **říší**: Opisthokonta, Amoebozoa, Archaeplastida, SAR a Excavata (Excavata je superskupinou i říší).

Superskupina **AMORPHEA** zahrnuje říše Opisthokonta a Amoebozoa a několik drobných skupin bičíkatých protist. Název této skupiny odráží amébovitě proměnlivý tvar, který však sdílí i jiní zástupci v obou zbývajících superskupinách.

Říše **Opisthokonta** získala svůj název („zadobičíkovci“) podle svého bičíku směřujícího vzad (viz lidské spermie). Řada opisthokont (např. převážná většina hub) však bičíky ztratila, anebo má naopak mnohobičíkaté buňky (mnoho živočichů). Je zdaleka největší říší s více než milionem popsanych druhů. Dvě ústřední evoluční linie zahrnují Holozoa – živočichy (Metazoa) a jim příbuzné jednobuněčné trubénky (Choanoflagellata) – a Holomycota – houby (Fungi) a malou skupinu měňavek Nucleariida (= Cristidiscoidea).

Říše **Amoebozoa** je druhově mnohem chudší než Opisthokonta (s asi 3 000 známých druhů). Některé jsou běžnou améboou, jiné mívají navíc také nějaký ten bičík. Nejznámější rody měňavek *Amoeba* a *Chaos* spadají mezi Tubulinea, mnohobuněčné hlenky do linie Dictyosteliida, plazmodiální hlenky, např. včlí mléko (*Lycogala*), do Myxogastria a nechvalně proslulá měňavka úplavičná (*Entamoeba histolytica*) do Archamoebae.

Superskupina **DIAPHORETICKES** („různotvarci“) je tak diverzifikovaná, že nesdílejí žádný společný znak a patří sem naprostá většina eukaryot s plastidy: Archaeplastida, SAR a několik dalších protistních linií: skryténky (Cryptophyta), haptofyty (Haptophyta) a heterotrofní centrohelidní slunivky (Centrohelida).

Zástupce říše **Archaeplastida** spojuje přítomnost primárního plastidu, patří sem tedy již výše zmiňované zelené rostliny (Viridiplantae = Chlorobiota), červené řasy (ruduchy, Rhodophyta) a glaukofyty (Glaucochyta).

Jméno říše **SAR** (= **Harosa**) je zkratka z počátečních písmen názvů tří skupin, které ji na základě fylogenetických analýz tvoří – **Stramenopiles**, **Alveolata** a **Rhizaria**.

Stramenopiles je největší skupina původně hnědých řas, patří sem např. rozsívky (Bacillariophyceae), zlativky (Chrysophyceae) a chalupy (Phaeophyceae), ale také nefotosyntetické linie jako např. řasovky (Oomycota) a opalinky (Opalinida).

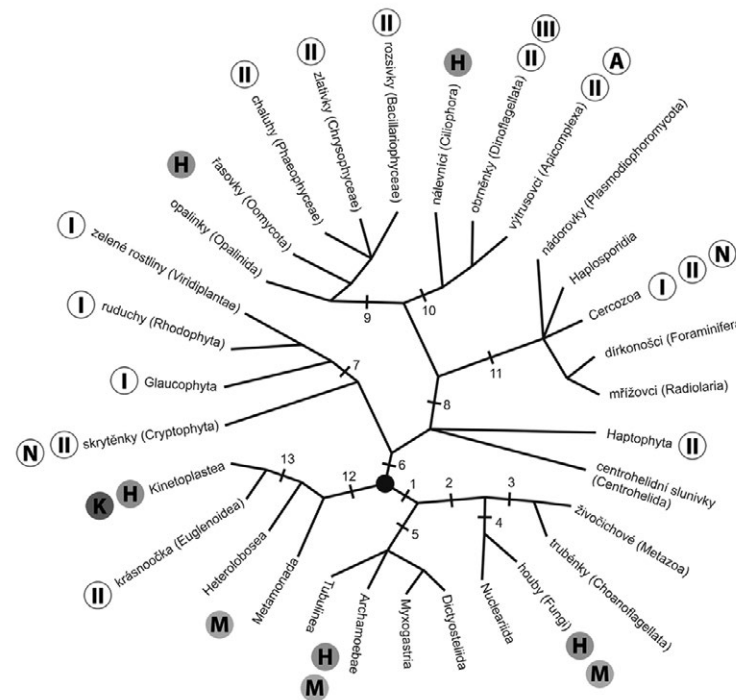
Společným znakem skupiny **Alveolata** je systém plochých vakuol přímo pod cytoplazmatickou membránou (alveoly). Obrněnky (Dinoflagellata) je často mají vyplněny celulóznými pláty jako brnění. Mnohobičíkatí nálevníci (Ciliophora) jsou obaleni do zmnožených bičíků. Nebezpeční vnitrobuněční paraziti výtrusovci (Apicomplexa) si často zachovávají apikoplast (viz rámeček 6.C).

Jméno skupiny **Rhizaria** připomíná již nepoužívané jméno Rhizopoda (kořenonožci), kam byly dříve (přibližně do roku 1980) řazeny všechny měňavkovité organismy, a dodnes jich zde spousta stále je – např. dírkonošci (Foraminifera) a mřížovci (Radiolaria) a navíc i bičíkovci skupiny Cercozoa (s krytenkou *Paulinella chromatophora* vlastníci primární plastid) či parazitické nádorovky (Plasmodiophoromycota).

Superskupina (a zároveň říše) **EXCAVATA**, druhově poměrně chudá s cca 2000 druhů, byla

snad jako jediná říše definována na základě morfologických znaků, a to charakteristickou rýhou na břišní straně buňky, kudy prochází bičík. Vlněním bičíků vzniká proud vody, který strhává bakterie do buněčných úst uložených tamtéž. Řada exkavát však tuto rýhu ztratila a jejich příslušnost k „pravým“ exkavátům lze doložit pouze pomocí molekulárně fylogenetických analýz. Velikou skupinou exkavát jsou metamonády (Metamonada) se čtyřmi bičíky, někdy i tisícinásobně zmnoženými. Žijí jako anaerobní komenzálové nebo prospěšní symbionti ve střevích živočichů včetně člověka, několik druhů je však parazitických, např. bičenka poševní (*Trichomonas vaginalis*) nebo lamblie střevní (*Giardia intestinalis*). Skupina Heterolobosea zahrnuje améboflageláty (tj. organismy střídající fázi měňavky s fází bičíkovce), se svým nejznámějším zástupcem, smrtelně působícím parazitem *Naegleria fowleri*, který napadá mozek. Dále tato skupina zahrnuje ekologicky značně odlišné skupiny organismů jako krásnoočka (Euglenoidea) – některé z nich se sekundárními zelenými plastidy – a kinetoplastidi (Kinetoplastea) – původci významných lidských chorob, trypanozoma spavičná – *Trypanosoma brucei* (spavá nemoc), trypanozoma americká – *T. cruzi* (Chagasova choroba) a ničivka – *Leishmania* (leishmaniózy) – obě spadají do jediné skupiny Euglenozoa.

(Ivan Čepička a Jana Pilátová)



Obr. 6.6: Přehled současného náhledu na fylogenezi hlavních skupin eukaryot. 1. AMORPHEA, 2. Opisthokonta, 3. Holozoa, 4. Holomycota, 5. Amoebozoa, 6. DIAPHORETICKES, 7. Archaeplastida, 8. SAR, 9. Stramenopiles, 10. Alveolata, 11. Rhizaria, 12. EXCAVATA, 13. Euglenozoa. I – primární plastid, II – sekundární plastid, III – terciární plastid, A – apikoplast, H – hydrogenozom, K – kinetoplast, M – mitozom, N – nukleomorfo.

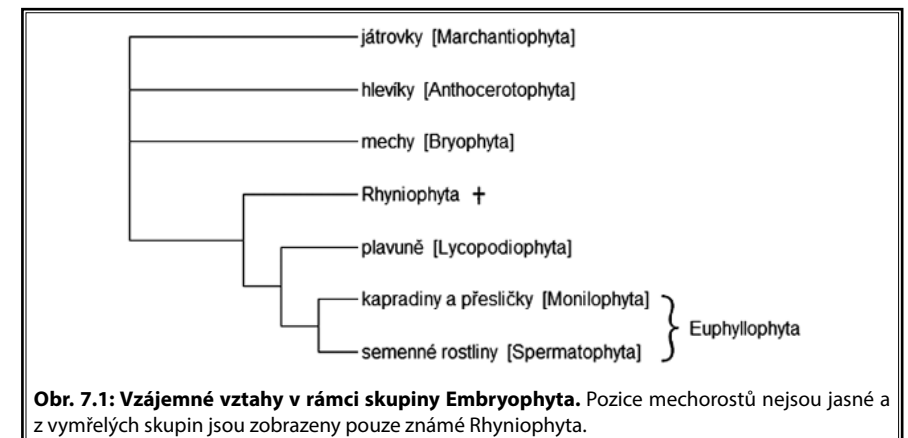
Pro zajímavost lze zmínit konkrétní příklad toho, proč plastid zřejmě perzistuje u zimničky (*Plasmodium*), nejstudovanějšího zástupce výtrusovců (Apicomplexa), s jedním z nejmenších mitochondriálních genomů. V 70. letech byl u ní objeven další jakoby druhý mitochondriální genom, který se ale později přisoudil pozůstatku plastidu. Nicméně dnes se ukazuje, že spojitost mezi oběma je skutečně těsnější. Mitochondrie ztratila mnohé geny na úkor plastidu, jehož ultimátní funkcí se stalo zásobování mitochondrie produkty svých genů, aby mohla fungovat – je to především tRNA pro start kodon, která je odlišná od eukaryotické, a možná i další tRNA nutné pro translaci. Zároveň výtrusovci nepotřebují tRNA pro glutamát s ohledem na syntézu hemu, protože jej vyrábí pozměněnou biochemickou cestou.



7. EVOLUCE ROSTLIN

V kapitole věnované vybraným zajímavým událostem v evoluci rostlin bychom se s ohledem na její název měli věnovat celé skupině Archaeplastida, což znamená zeleným řasám, vyšším rostlinám, ruduchám a drobné skupině Glaucophyta. Kvůli rozmanitosti tématu a pro přehlednost se ale zaměříme pouze na (z našeho subjektivního pohledu) nejzajímavější a nejdůležitější „vynálezy evoluce“ u vyšších rostlin (Embryophyta). Vznik vyšších rostlin souvisí s jejich postupným přechodem na souš, při kterém se vyvinuly mnohé adaptace zmíněné v **kap. 7.1**. Další řadu novinek přinesl vznik semenných rostlin v devonu (**kap. 7.2**). Přelomovou událostí z hlediska dnešní flóry byl pak vznik a rozvoj květu související se vznikem krytosemenných, popsány v **kap. 7.3**. Pozoruhodnou inovací rostlin obecně je velká proměnlivost ve způsobech pohlavního i nepohlavního rozmnožování. Zastavíme se také u vynálezu podivné formy nepohlavního množení, apomixie, která stojí za obrovským počtem nedávno vzniklých druhů v rámci některých skupin – **kap. 7.4**, ačkoliv tato událost je pravděpodobně spíše evoluční slepou uličkou než krokem kupředu.

Než se ponoříme do jednotlivých zlomových událostí, zopakujme si, co dnes víme o **fylogenetice vyšších rostlin**. Skupina Embryophyta je z fylogenetického pohledu vlastně jednou z linií zelených řas a dohromady tvoří skupinu Viridiplantae, zelené rostliny. Mezi nejbližší příbuzné vyšších rostlin patří zřejmě řasy parožnatky a spájivky. Podle současného poznání (viz např. *projekt Tree of Life* v seznamu literatury) proběhlo ve vývoji vyšších rostlin několik klíčových okamžiků (viz **obr. 7.1**). Nejprve se odštěpily mechy, játrovky a hlevíky. Bohužel ale dodnes nevíme, v jakém pořadí. Ostatní rostliny se rozdělily na plavuně (Lycopodiophyta) a všechny další skupiny – Euphyllophyta. Ty se poté rozdělily na Monilophyta – kapradiny, ke kterým patří i přesličky, a semenné rostliny, Spermatophyta. Většina našeho textu se právě na semenné rostliny zaměřuje, a proto se podívejme i na jejich další



Obr. 7.1: Vzájemné vztahy v rámci skupiny Embryophyta. Pozice mechorostů nejsou jasné a z vymřelých skupin jsou zobrazeny pouze známé Rhyniophyta.

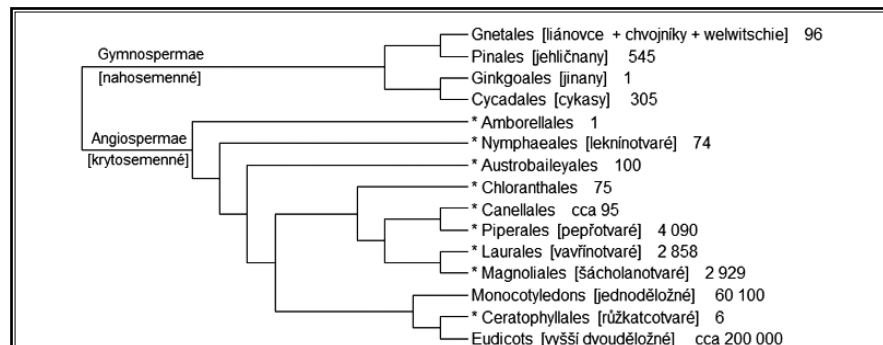
vývoj a větvení (současné skupiny jsou shrnuty na **obr. 7.2**). Semenné rostliny se rozdělily na linie nahosemenných rostlin a krytosemenné rostliny. Krytosemenné rostliny zahrnují mnoho linií, z nichž jsou obvykle vyčleňovány dobře definované větve jednoděložných (Monocots) a pravých dvouděložných (Eudicots). Ostatní linie mohou být shrnuty do skupiny „Magnoliida“ (parafyletická skupina zahrnující převážně bazální dvouděložné, někdy nazývána „nižší dvouděložné“ nebo „bazální krytosemenné“). Do skupiny „Magnoliida“ patří několik samostatných linií rostlin vyznačujících se mnoha starobylými znaky (např. neustálený počet květních částí, gynecium z volných pestíků, tyčinky primárně zmnožené a nerozlišené na nitku a prašník). Z jejich zástupců v naší květeně jmenujme například podražec (*Aristolochia*), kopytník (*Asarum*), leknín (*Nymphaea*), růžkatec (*Ceratophyllum*), ale určitě znáte i cizokrajné rody vavřín (*Laurus*), pepřovník (*Piper*) a šácholan (*Magnolia*).

7.1 Přechod rostlin na souš

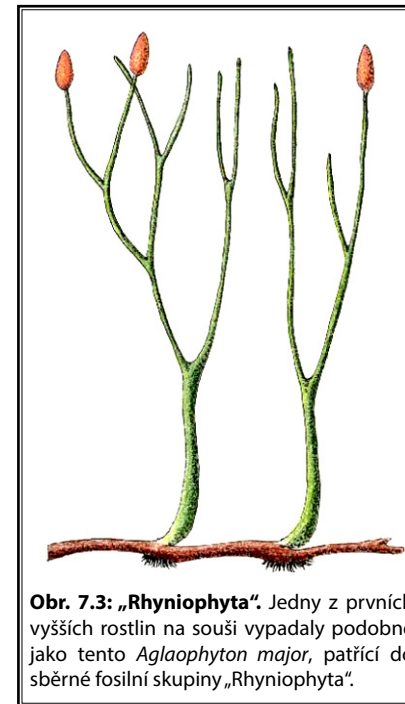
Přechod rostlin z vodního prostředí na souš je jednou z nejvýznamnějších změn, které zelené rostliny ve svém vývoji podstoupily. Život na souši předkládá rostlinám zcela novou škálu ekologických možností a výzev, ale i nové problémy, na které nebyly přizpůsobeny během života ve vodě.

Přechod vyšších rostlin z vody na souš začal v ordoviku. Rostliny ale zdaleka nebyly prvními fotosyntetickými organizmy, osidlujícími souš. Už zhruba 600 milionů let před nimi se ve fosilním a geochemickém záznamu objevují suchozemské **fotosyntetizující mikroorganismy**, například sinice a řasy.

Suchozemské vyšší rostliny se vyvinuly ze zelených řas, zřejmě podobných dnešním parožnatkám (*Charophyceae*), které jsou jejich nejbližšími příbuznými. Tyto řasy charakterizuje haploidní životní cyklus a jejich jediná diploidní buňka (zygota) se přímo meioticky dělí a nevytváří složitější pletivo – více se o změně životního cyklu dočtete v **kap. 7.2**. První fosilie rostlin na souši nám ukazují stélkaté organizmy



Obr. 7.2: Příbuzenské vztahy v současnosti žijících skupin semenných rostlin (Spermatophyta). Hvězdičkou jsou označeny skupiny zahrnované do parafyletické skupiny „Magnoliida“. Čísla u jednotlivých větví ukazují počet druhů v dané skupině (někdy jen přibližný odhad).



Obr. 7.3: „Rhyniophyta“. Jedny z prvních vyšších rostlin na souši vypadaly podobně jako tento *Aglaoophyton major*, patřící do sběrné fosilní skupiny „Rhyniophyta“.

přežívající na sezónně zaplavovaných místech (**obr. 7.3**). Zdaleka nejvíce dokladů o jejich existenci máme z jejich fosilizovaných spor krytých **sporopoleninem**. Tato látka zajišťuje zesílení a odolnost stěny spor vůči vysychání, což je schopnost, která je potřebná jen a pouze u suchozemských rostlin. Sporopolenin je látka významná i pro dnešní rostliny. Chrání pylové zrno a je to téměř nesmrtná látka umožňující nalézat zbytky pylu z dávno minulých dob.

Nezbytným znakem skupiny Embryophyta, jak už jejich název napovídá, je přítomnost **embrya** (zárodku), tedy potomka vyživovaného přímo na mateřské rostlině. Embryo vzniká jako diploidní pletivo z oplozené zygoty. Vyvinulo se v souvislosti s přechodem na souš – parožnatky jsou ještě celé až na zygotu haploidní. Jak se dozvíte v dalších kapitolách, s postupem evoluce začal sporofyt převládat a gametofyt se redukoval až do stadia několika málo buněk.

Zatímco řasy přijímají minerální látky a vodu celým povrchem stélky, pro cévnaté rostliny je klíčovým orgánem příjmu nezbytných látek **kořen**. Z fosilií však víme, že pradávné suchozemské rostliny pravý kořen neměly – v zemi je kotvil jen podivný předchůdce stonku (možná sem tam s nějakým předchůdcem kořene) a pořádně větvený kořenový systém si vyvinuly až posléze. Takovýmto rostlinám mohl pomoci svazek s houbami, který většina rostlin praktikuje dodnes – **mykorhiza**. V tomto vzájemně prospěšném vztahu podzemních orgánů (dnes většinou kořenů) rostlin s vlákny hub dodává houba rostlině vodu a minerální látky, zatímco rostlina ji zásobuje organickými látkami, které vyprodukovala (asimiláty). Ačkoliv má tento zdánlivě ideální vztah pravděpodobně původ v nějakém druhu parazitizmu, pomáhá rostlinám v dnešní době vypořádat se s životem ve stresujících podmínkách (nedostatek některých živin), například v rašelinistích nebo na nově vzniklých substrátech (sopečných ostrovech, výsypkách...). A pravděpodobně pomáhal rostlinám přežít i v nehostinném prostředí tehdejší souše.

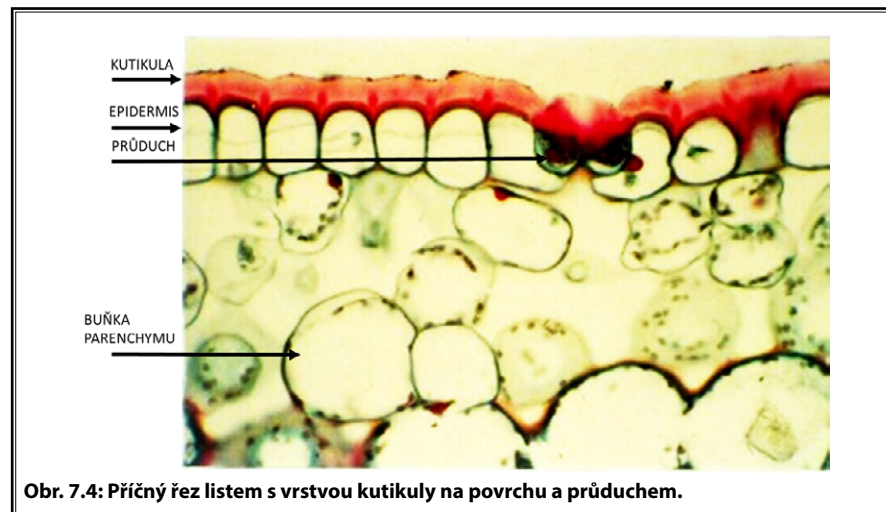
Dalším problémem, kterému je potřeba čelit až s přechodem na souš, je **vysychání**. Po osídlení souše existovaly dva způsoby, jak se s novým prostředím a vysycháním vypořádat. První bylo utlumit v suchých obdobích životní pochody, vyschnout a **přečkat** do období vlhka. Tuto strategii zaujaly mechy, játrovky a hlevíky, které ani dnes většinou nemají schopnost efektivně regulovat ztráty vody (tzv.

poikilohydrické rostliny). Cévnaté rostliny postoupily o něco dál, začaly s vysycháním **bojovat** a novému prostředí se přizpůsobovat (**homoiohydrické rostliny** – nejsou schopné snášet větší ztráty vody, takže se těmto ztrátám brání). Na souši si vyvinuly nesmáčivou **kutikulu**, která zabraňuje úniku vody z rostliny. Kutikula je voskovitá vrstva na povrchu pokožkových buněk nadzemních částí rostlin. Nesmáčivá povaha látek, které jí tvoří, přinesla rostlinám výhodu, ale zároveň je postavila před další problém. Nejenže funguje jako skvělá obrana proti úniku vody, ale také zabraňuje výměně plynů, především CO₂ nezbytného pro fotosyntézu a O₂ pro dýchání. Tento problém rostliny vyřešily vznikem **průduchů**, jejichž uzavíráním a otevíráním mohou výměnu plynů dokonce i regulovat (**obr. 7.4**).

Vodu, kterou rostliny složitě přijaly a uchránily před vyschnutím, však bylo stále potřeba rozvést po celém těle. Mechorosty vyřešily **rozvod vody** transportem převážně **po povrchu** těla (i když nějaké ty vodivé buňky u nich občas také najdeme). Povrch jejich lodyžek a lístků je velmi jemně rozbrázděný nebo hrbolkatý, a mezi takovými nerovnostmi se většinou vede voda velmi rychle a snadno (zkuste kápnout kapku vody na suchý mech, během chvilky se rozvinou i ty části, na něž kapka nedopadla). Cévnaté rostliny, jak už jejich název napovídá, vodí tekutiny uvnitř těla pomocí specializovaných buněk, které spolu s dalšími buňkami tvoří složitý systém **vodivých pletiv**. Více se dozvíte v následující **kap. 7.2** a v **ráměčku 7.A**.

Vznik a vývoj xylému

Jak už jsme zmiňovali v úvodu kapitoly, rostliny potřebují **přijímat oxid uhličitý**, CO₂, ze svého okolí, aby mohly fotosyntetizovat. Příjem CO₂ je možný díky otevření průduchů, tím je ovšem umožněn také odpar vody. V průběhu prvohor došlo vlivem fotosyntézy rostlin, které kolonizovaly souš, k úbytku CO₂ v atmosféře. Čím méně bylo CO₂ v ovzduší, tím více vody se ztratilo během jeho příjmu (zjednodušeně



řečeno průduchy musely být déle otevřeny, aby se do listů dostalo stejné množství CO₂). Uvádí se, že rozdíl mezi ztrátou vody při příjmu stejného množství CO₂ mezi silurem a dneškem je sedmnáctinásobný! Rostliny si proto musely vyvinout způsob, jak efektivně transportovat vodu z půdy do svých pletiv.

První suchozemské rostliny vodu transportovaly pouze difúzí v buněčných stěnách. Jenže tento způsob brzy začal být nedostačující, protože neumožňoval rozvod

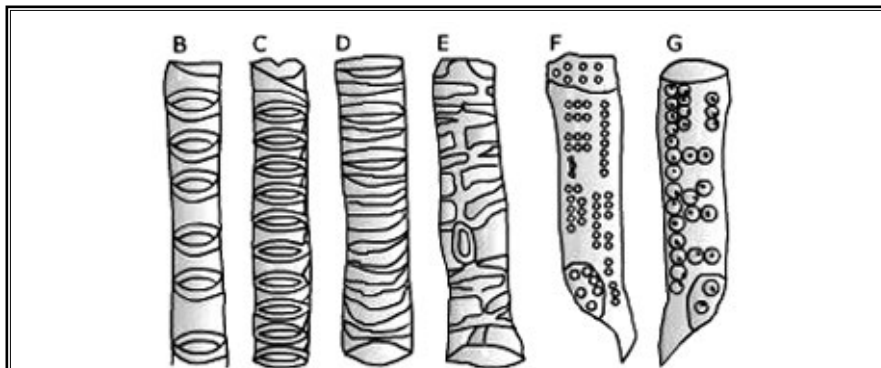
7.A Cévy, dřevo, lignin a evoluce rostlin. Čím se vlastně liší rostliny od řas? Není to tím, že kolonizují souš, to umí i sinice. Nová dovednost prvních rostlin spočívala ve schopnosti růst nad úroveň hladiny tehdejších jezírek a bažin. Rostliny se musely naučit vést vodu k výše položeným pletivům. Buňky, které řízeně odumřou a pak slouží jako trubičky na rozvod vody, se nalézají již u mechorostů a nazývají se hydroidy – vodivé buňky. Od skutečných cév vyšších rostlin se ale liší absencí **dřevnatých výztuží**, které jsou pro jejich funkci klíčové. Tok vody rostlinou je umožněn odparem vody z listů, což generuje podtlak v cévách a nasává vodu z kořenů (tzv. **transpirační sání**). Obyčejná buňka s celulóзовou buněčnou stěnou však podtlakem zkolabuje (stěny se zbotí dovnitř). Revolučním krokem v evoluci byl tedy vynález ligninů, hlavní složky dřevní hmoty, které umožnily vyztužení cév. **Ligniny** (**obr. 7.5**) jsou fenolické sloučeniny s dvojnými vazbami a hydroxylovými skupinami v postranních řetězcích, které umožňují polymeraci ligninů. Ligniny se propojují vzájemně, ale i s ostatními složkami buněčné stěny, čímž vznikne dokonale tvrdá hmota. Polymerace je spouštěna enzymy v buněčné stěně, které produkují radikály (sloučeniny s nespárovaným elektronem, např. peroxid, OH radikál aj.), jež vyvolají reakci fenolické -OH skupiny s dvojnými vazbami. Podobné fenolické sloučeniny (lignany) jsou už u řas a jejich hlavní funkce spočívá v ochraně před UV zářením a primárně byly důležité při výstupu řas z vody na souš. Toto přizpůsobení původně jinému účelu (exaptace) poté druhotně skvěle posloužilo k vynálezu dřeva. S trochou přehánění můžeme vynález ligninu označit za nejdůležitější událost za poslední půl miliardy let. Dřevo, které jako nový prvek biosféry neuměl nikdo odbourat, zpočátku fosilizovalo a došlo i k ochlazení díky významné fixaci oxidu uhličitého do dřevní hmoty. Až houby se naučily lignin degradovat a prodělaly díky tomu obrovskou evoluční radiaci. Rostliny, s nimi asociované houby (slouží jako mykorhizní symbiont a zároveň rozkladač odumřelé hmoty) a první bezobratlí živočiši se houbami vytváří společně stabilní suchozemský ekosystém. Bez dřeva a z něho vznikajícího humusu by mohl být život na Zemi úplně jiný.

(Stanislav Vosolsobě)

Obr. 7.5: Obecná struktura ligninu.

vody rostlinou větší než několik centimetrů. Proto se v průběhu evoluce začalo vyvíjet dokonalé zásobovací potrubí – **vodivá pletiva**. První buňky, specializované na rozvod vody, se vyztužily ligninem (dřevnatěly), což bránilo jejich vnitřnímu zhroucení (viz **rámeček 7.B**). Tyto vodivé buňky také prošly programovanou buněčnou smrtí, aby svůj vnitřek zcela uvolnily pro transport vody. Nové, specializované a prázdné buňky (respektive jejich buněčné stěny) se staly mnohonásobně efektivnějším nástrojem pro vedení vody než byl transport skrz buněčnou stěnu (je to srovnatelný rozdíl, jako byste vedli vodu houbou na nádobí a zahradní hadicí). Udává se, že rozdíl mezi původním transportem a transportem přes první vodivá pletiva byl až milionnásobný!

Vývoj vodivých pletiv ovšem pokračoval dál. Buňky začaly být vyztuženy ligninovým proužky, kroužky nebo si vytvořily souvislou ligninovou stěnu jen s občasnými ztenčeninami, tečkami (**obr. 7.6**). Takto tvořené buňky se nazývají **tracheidy** (cévice) a jsou odolné vůči vnitřnímu podtlaku. V evoluci se prvně vyskytly u hlevíků (přestože nejsou cévnatými rostlinami) a dále je nalézáme u všech skupin cévnatých rostlin. Tracheidy jsou tvořeny **jednotlivými buňkami**. Každý článek systému je tvořen samostatnou tracheidou s buněčnou stěnou na konci, což tok vody dutým vnitřkem buněk značně znesnadňuje. Krytosemenné rostliny (a před nimi liánovce) přišly s novým vynálezem – **pospojovaly** více buněk vodivých elementů za sebe, přerušily mezi nimi buněčné stěny a vytvořily tak mnohem širší, delší a efektivnější vodivé elementy připomínající už skutečné „potrubí“ – tzv. **tracheje** (cévy). Díky své několikanásobně větší šířce (maximální šířka cévice je 80 μm, zatímco cévy až 500 μm) vedou cévy až stokrát více vody na stejnou plochu průřezu dřeva, což představuje pro vodní zásobení rostliny velkou výhodu. Z toho by mohlo vyplývat, že rostlina díky cévám nejenže lépe transportuje vodu, ale nemusí tolik investovat do stavby dřeva, které je jimi tvořeno. Není tomu ovšem tak, protože rostlina musí vložit spoustu energie do zesílení cévních elementů, aby zabránila zhroucení stěn cév a kavitaci (viz **rámeček 7.B**).



Obr. 7.6: Typy vyztužení cévic: kroužky, spirály, pruhy a podobné útvary brání vnitřnímu kolapsu buněk.

Se zlepšujícím se transportem vody z půdy do těla rostliny vyvstal další problém – jak zajistit příjem jen těch látek rozpuštěných ve vodě, které rostlina opravdu potřebuje, a jak regulovat tok vody do rostliny? Příjem vody a v ní rozpuštěných iontů (ale i některých rostlinných patogenů) do vnějších vrstev kořene (tzv. primární kůry) není nijak aktivně kontrolován, protože probíhá především skrz buněčné stěny. Ty totiž nejsou neprostupnou zdí, ale spíše jakousi pevně pospojovanou sítí vláken či „klec“ kolem buňky (vodu vedou podobně jako houba na nádobí). Do primární kůry tak může proniknout takřka cokoliv, co je smáčivé ve vodě a dostatečně malé. Problém vyřešili rostliny na přelomu siluru a devonu vynálezem **endodermis**. Z jejího názvu vyplývá, že jde o jakousi vnitřní (předpona endo-) pokožku (dermis) – vrstvu buněk uvnitř v kořeni, která obepíná střední válec a díky přítomnosti voskovité složky suberinu ve své buněčné stěně jej nepropustně odděluje od primární kůry kořene. Pokud putuje voda a jí unášené látky **do středního válce**, je **zastavena** nesmáčivým suberinem. Další přenos dovnitř je potom umožněn pouze přes plazmatickou membránu a dále symplastickou cestou přes cytoplazmu buněk (**obr. 7.7**). Přenos látek přes membránu je **přísně regulovaný** přenašeči, takže si rostlina dobře může „zkontrolovat“, jaké látky potřebuje a chce pustit dále do svého těla, a které látky (a patogeny) projít nenechá (**obr. 7.7**). Buňky endodermis také umí vyvinout pozitivní tlak na vodní sloupec aktivním „pumpováním“ vody přes jejich membránu do vnitřní části kořene (tzv. **kořenový vztlak**), a tak společně s podtlakem, daným **transpiračním sáním**, rozpoehybovat tok vody rostlinou. Souhrn procesů, stojících za pohybem vody v rostlině, si můžete prohlédnout na **obr. 7.8**.

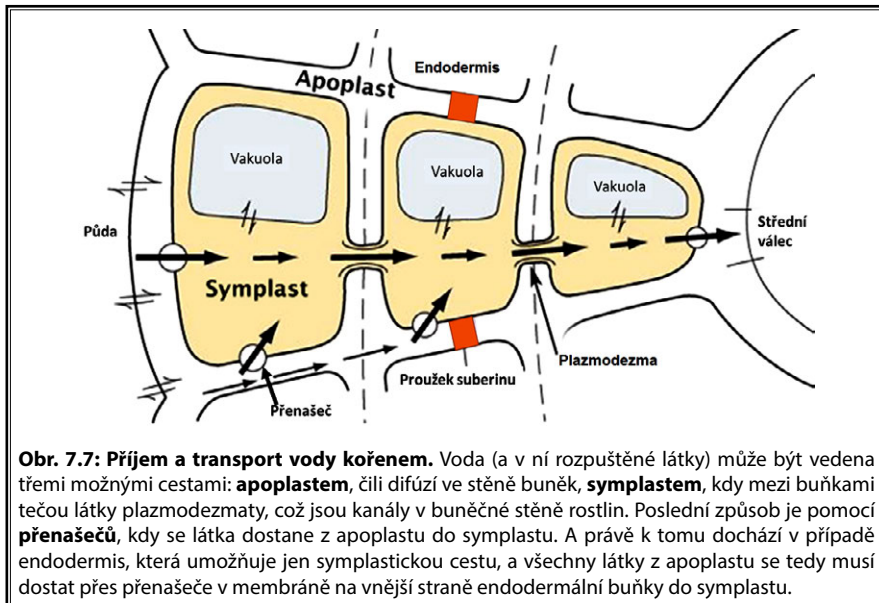
7.B Kavítace, embolie a průměr tracheid. S postupem evoluce docházelo ke zvětšování maximálního průměru cévic. Je to proto, že stejně tak jako má potrubí o větším průměru schopnost přenést více vody, tak i širší tracheidy vedou vodu rychleji. Během evoluce ovšem často dochází k jevu popisovanému jako „něco za něco“ (tzv. *trade-off*), a tak je tomu i v případě rozšiřování vodivých elementů. Čím je tracheida širší, tím sice vede vodu efektivněji, ale zároveň je náchylnější k vytvoření vzduchové bublinky ve svém nitru. Ve chvíli, kdy je ve vodivém elementu přítomna bublinka, přeruší se souvislý vodní sloupec uvnitř, držený kohezními silami, a dojde k zastavení toku vody. Vytvoření bublinky se nazývá **embolie** (podobně jako přerušení toku v cévách u člověka) a celý proces zastavení toku vody v tracheidě **kavítace**. Nejčastější příčinou kavítace bývá poškození tracheidy vlivem mrazu a následného tání vody uvnitř nebo v létě velkým teplem, kdy se vlivem podtlaku v tracheidě voda doslova vaří. Kavítovaná tracheida si často nedovede znovu obnovit tok vody uvnitř a zůstává nefunkční. Rostliny však nezůstanou vždy napospas osudu a proti kavítaci někdy bojují. U jednoděložných rostlin může bublinu vytlačit vztlak z kořene, dvouděložné umí vyplnit mezeru pomocí akumulace cukru v poškozeném místě, což osmoticky zvýší tlak vody. Dále umí ucpat otvor mezi vodivými elementy pomocí tzv. dvůrkatých ztenčenin, „špuntíků“, uzavírajících podtlakem otvory v xylému. Nejradikálnějšími řešeními pak je vytvořit novou vrstvu dřeva s novými tracheidami, což dřeviny mírného pásu dělají každý rok za vzniku nápadných letokruhů.

Vznik a vývoj listu

Listy byly a jsou v mnoha ohledech skvělou novinkou rostlin, zvláště protože díky nim mohou rostliny výrazně zvýšit plochu sloužící k zachycení slunečního záření potřebného pro fotosyntézu. Fotosyntéza pochopitelně není jedinou funkcí listu, i když je funkcí nejvýznamnější. Díky nejrůznějším tvarovým i funkčním proměnám (metamorfózám) listu se může proměnit na obranný orgán (trny kaktusů), úponky (hrách), orgán lákající opylovače (listen černýše) nebo vražednou zbraň masožravých rostlin. Konečně i květ a jeho části jsou listového původu. Význam listu v evoluci přesahuje přínos, který má pro samotnou rostlinu. Má v sobě totiž na rozdíl od stonku vyšší koncentraci proteinů, čímž slouží jako cenná potrava širokému spektru býložravců.

List je definován jako orgán vyrůstající ze stonku, a to ze stonku diploidní fáze rostliny (sporofytu – viz **kap. 7.2**). Možná jste někdy přemýšleli nad tím, proč se v hodinách biologie nazývají fyloidy mechů listky a ne listy. Důvodem není jejich velikost, ale to, že vyrůstají na haploidním gametofytu, tedy na zcela jiné generaci v životním cyklu rostlin (**obr. 7.9**).

List je tedy vynálezem cévnatých rostlin. Neznamená to ovšem, že by všechny cévnaté rostliny měly list společného původu a stejného typu. Rozlišujeme totiž dva nezávisle vzniklé typy listů – tzv. **mikrofyly** a **megafyly** (**obr. 7.9**). Mikrofyly jsou drobné, nedělené listy plavuní, které vznikly vychlípáním pokožky a jejím následným rozšířením a nemusí být vždy cévně zásobeny. Megafyly jsou zpravidla větší a tvarově rozmanitější listy všech ostatních rostlin, kapradin, přesliček a semenných, které jsou díky tomu zahrnuty do velké skupiny Euphyllophyta, což



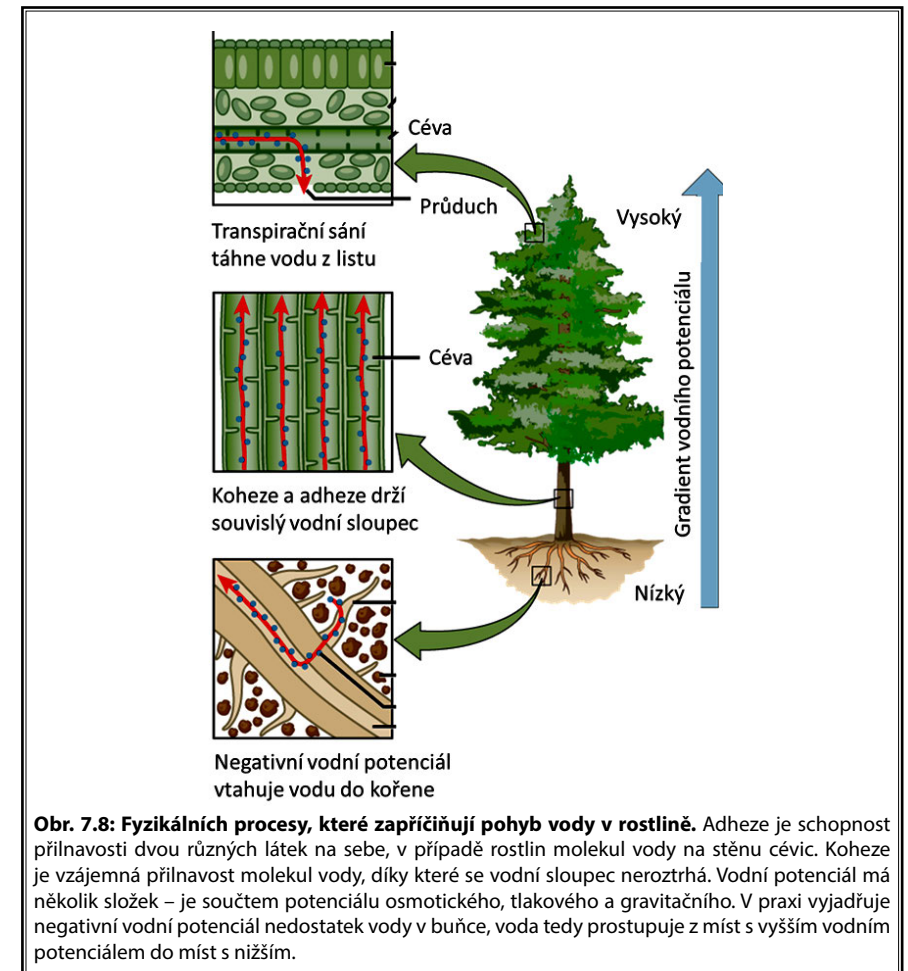
Obr. 7.7: Příjem a transport vody kořenem. Voda (a v ní rozpuštěné látky) může být vedena třemi možnými cestami: **apoplastem**, čili difúzí ve stěně buněk, **symplastem**, kdy mezi buňkami tečou látky plazmodezmaty, což jsou kanály v buněčné stěně rostlin. Poslední způsob je pomocí **přenašečů**, kdy se látka dostane z apoplastu do symplastu. A právě k tomu dochází v případě endodermis, která umožňuje jen symplastickou cestu, a všechny látky z apoplastu se tedy musí dostat přes přenašeče v membráně na vnější straně endodermální buňky do symplastu.

v překladu znamená pravolistí. Protože mezi rostlinnými biology dodnes panují velké pře o způsobu vzniku megafyly, tak ho nebudeme popisovat a pouze zdůrazníme, že v evoluci vznikl několikrát nezávisle.

Na závěr upozorníme, abyste se nenechali zmást předponami mikro- a mega-. Názvy se vztahují opravdu jen k původu listu a ne jeho velikosti – drobné jehličky modřínu tak stále představují megafyly, zatímco fosilní plavuně se pyšily až metrovými mikrofyly.

7.2 Vznik semenných rostlin

Významným milníkem z hlediska vývoje dnešní flóry je bezesporu samotný vznik semenných rostlin (Spermatophyta), potažmo jednotlivé kroky s ním spojené. Semenné rostliny spolu sdílejí celou řadu pokročilých znaků souvisejících zejména



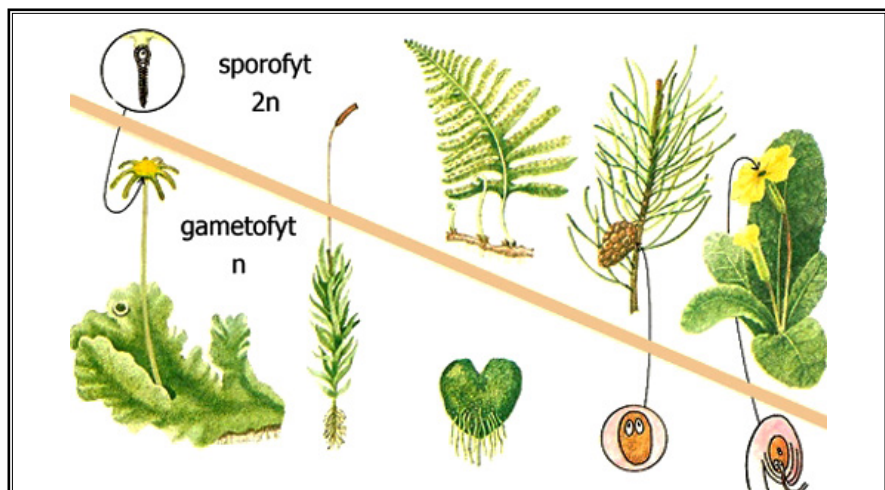
Obr. 7.8: Fyzikálních procesy, které zapříčiňují pohyb vody v rostlině. Adheze je schopnost přilnavosti dvou různých látek na sebe, v případě rostlin molekul vody na stěnu cévic. Koheze je vzájemná přilnavost molekul vody, díky které se vodní sloupec neroztrhává. Vodní potenciál má několik složek – je součtem potenciálu osmotického, tlakového a gravitačního. V praxi vyjadřuje negativní vodní potenciál nedostatek vody v buňce, voda tedy prostupuje z míst s vyšším vodním potenciálem do míst s nižším.



Obr. 7.9: Tři obdobné struktury, tři jiné evoluční příběhy. Fyloid ploníku (vlevo), mikrofyl plavuně (uprostřed) a megafyl přesličky (vpravo), označeny šipkou. Upozornění: neplette si přeslenité rozvětvený stoněk přesličky s listem! Srostlými listy je skutečně pouze označena pochva, obepínající hlavní stoněk.

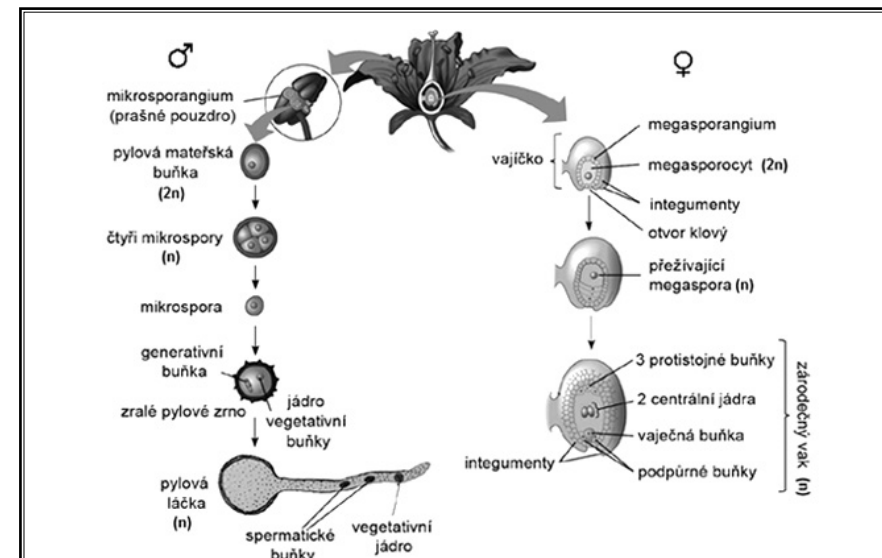
se zdokonalenou podobou rozmnožování a šíření potomstva. Jedná se především o odlišení samčí a samičí fáze životního cyklu už ve stadiu spor (tzv. vznik heterosporie – různovýtrusnosti, která ovšem vznikla nezávisle i u jiných skupin, viz dále), vznik pylu, vznik vajíčka a semene a redukci gametofytu ve prospěch sporofytu (obr. 7.10), ale důležité jsou i méně známé procesy, jako je evoluce rostlinného hormonu auxinu (viz rámeček 7.C) nebo rozvoj proteinů umožňujících dehydrataci embrya.

První suchozemské rostliny se rozmnožovaly podobně jako dnešní mechorosty – z haploidních spor vyklíčil gametofyt, který produkoval samčí pohlavní buňky. Ty se



Obr. 7.10: Gametofyt a sporofyt u jednotlivých skupin rostlin a postupná redukce gametofytu ve prospěch sporofytu. Gametofyt je v evoluci vyšších rostlin čím dál tím menší a následně i více závislý na sporofytu. Gametofyt je vždy haploidní (n), tedy jeho buňky obsahují jen jednu sadu chromozomů. Naproti tomu sporofyt je vždy diploidní (2n), s dvěma sadami chromozomů.

ve vodní kapce dostaly na samičí pohlavní orgány toho samého nebo ještě lépe jiného gametofytu, kde splynuly s vaječnou buňkou za vzniku diploidního embrya. To pak vyrostlo ve sporofyt. Klíčovým zdokonalením tohoto jednoduchého schématu bylo rozrušení spor na velké spory (megaspory) klíčící do gametofytu produkujícího samičí gamety (megagametofyt) a malé mikrospory, z nichž vzniká gametofyt produkující samčí gamety (mikrogametofyt) – toto velikostní i funkční rozrušení je podstatou již zmiňované **heterosporie** (viz obr. 7.11). Výhodou heterosporických rostlin je právě jakási „dělba práce“, rozrušení na samčí a samičí role, které je efektivnější než je jeden typ nespécializovaných buněk. Ačkoliv heterosporie vznikla v evoluci rostlin několikrát (kromě semenných ještě u části plavuní a jedné obkurné skupiny vodních kapradin, údajně také u některých fosilních přesliček), její výhody dokázaly nejlépe využít semenné rostliny. V jejich **vajíčku**, což je vlastně několik samičích výtrusnic srostlých dohromady, z nichž je ale plodná jen jediná (nucellus) a ostatní tvoří vaječné obaly (integumenty), vznikne meiózou jedna čtveřice megaspor. Tři megaspory hned zanikají a ve vajíčku tak zůstává jediná. Ta dá vznik samičímu gametofytu, kterému se u krytosemenných říká zárodečný vak a v němž se teprve nachází ona jedna haploidní pohlavní buňka, která po oplození dá vznik embryu – samičí gameta (tzv. vaječná buňka – pozor, nezaměňujte s vajíčkem!).



Obr. 7.11: Vývoj samčího a samičího gametofytu krytosemenné heterosporické rostliny. Samčí gametofyt (klíčící pylová láčka) nese dvě samčí gamety (spermatické buňky). Samičí gametofyt (zárodečný vak) obsahuje samičí gametu (vaječnou buňku). Oba gametofyty vznikají ze spor vzniklých meiózou – diploidní (2n) fáze životního cyklu rostliny se mění na haploidní (n) fázi.

Naopak v samčí části celého cyklu je produkováno velké množství dobře šířitelných stadií – mikrospor (znáte je jako **pylová zrna**). Pylové zrno je kryté odolným sporopoleninem (stejně jako spory již u prvních suchozemských rostlin) a ve svém nitru ukrývá a chrání mladý samčí gametofyt. V okamžiku, kdy pyl dopadne na bliznu (případně polinační kapku vajíčka u nahosemenných) toho správného druhu a vyklíčí, rozvíjí se samčí gametofyt do podoby pylové láčky. Pylová láčka dopraví samčí gamety (obrněné spermatozoidy nebo nepohyblivé bezbrvé spermatické buňky, záleží na skupině) k samičí gametě čekající ve vajíčku. Oproti plavuním i kapradinám je tak již zcela odstraněna zranitelná fáze klíčení spor a pohybu gamet ve vnějším vodním prostředí. Po oplození se pak celé vajíčko mění v **semeno** (obr. 7.12).

Předek semenných rostlin je známý už ze středního devonu a již u něj můžeme pozorovat jakási „pravajíčka“ na půli cesty mezi typickým sporangiem výtrusných

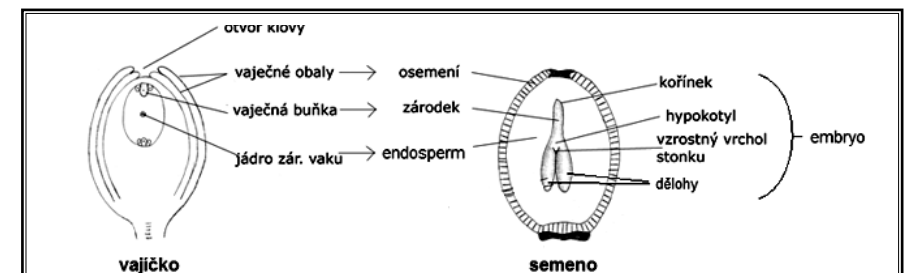
7.C Vynález auxinu. Auxin jako metabolit aminokyseliny tryptofanu není vzácný, tvoří ho i živočichové a mnoho bakterií. U rostlin ale plní speciální úlohu. Umožňuje, aby rostlina vládla svým vlastním buňkám. Tam, kde se koncentruje auxin, může vzniknout nový list či kořen, prodlužují se buňky, nebo dokonce buňky umírají a mění se ve vodivá pletiva. Auxinovou signální dráhu tvoří tři hlavní složky – 1) proteiny zajišťující syntézu, degradaci a transport auxinu mezi buňkami, 2) receptory auxinu a 3) proteiny regulované pomocí těchto receptorů. Tyto regulované proteiny slouží jako transkripční faktory spouštějící přepis z DNA do mRNA u cílových genů, které realizují konkrétní růstové a funkční změny buněk v odpovědi na auxin. Jak probíhala evoluce takové signální dráhy? Pro auxinovou a řadu dalších signálních drah u rostlin je typické, že se vlastnosti regulované signální dráhou nespouštějí ze stavu „vypnuto“, ale ze stavu „zablokováno“. V evoluci tedy vznikla nová vlastnost realizovaná konkrétními proteiny, jejichž exprese se spouští specifickým transkripčním faktorem. K němu se ale vytvořil i specifický inhibitor, který blokuje jeho funkci. A aby to mohlo fungovat, k inhibitoru evoluce přidává další protein, který funguje jako degradátor inhibitoru. Ten je odvozen od klasické ubiquitinové dráhy, kterou se běžně degradují poškozené proteiny v buňce. A tento degradátor je také neaktivní, neboť ho evoluce naučila aktivovat se až po navázání signální molekuly. V našem případě je tímto degradátorem samotný auxinový receptor a celé to funguje tak, že se auxin naváže na svůj receptor, tento receptor zajistí degradaci inhibitoru, který blokoval transkripční faktory, a ty po osvobození spouštějí transkripci cílových genů, které vyvolají konkrétní změnu, kterou auxin reguluje. Vidíme, že evoluce takovéto **signalizace** je poměrně jednoduchá. Jádrem změny je to, že od obecného procesu degradace proteinů v buňce byl odvozen specifický proces, který funguje jen v dané dráze. Pokud tedy třeba spatříme rostlinu kvést, není správné říci "rostlina aktivovala kvetení", ale "rostlina dereprimovala kvetení", což přesně znamená, že byla zrušena inhibice kvetení. Náznaky komponent auxinové signalizace nalézáme již u řas, ale není jasné, k čemu slouží. Je možné, že auxin byla původně třeba toxická látka, které se buňky musely zbavit. Po vzniku mnohobuněčnosti mohly rostliny zjistit, že s jeho pomocí mohou ovládat sousední buňky, a tak se ustavila jeho signální role.

(Stanislav Vosolsobě)

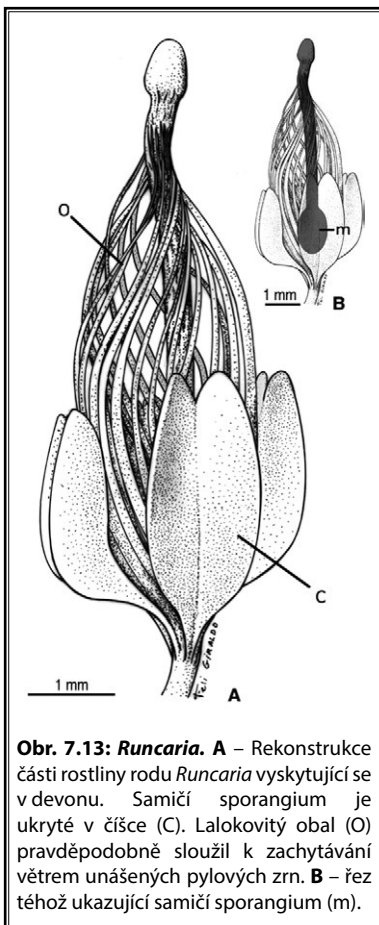
rostlin a vajíčkem. *Runcaria* (viz obr. 7.13) měla samičí sporangium obalené zvrášeným obalem a číškou. Ze samičího sporangia vyčnívaly výrůstky, o kterých se předpokládá, že mohly usnadňovat zachycení větrem unášeného pylu. *Runcaria* měla podle fosilních záznamů všechny znaky dnešních semenných rostlin, kromě pevného semenného obalu a způsobu, jak navést pyl k vajíčku. Ze stejné doby byly objeveny fosilie několika různých typů primitivních vajíček nebo jim podobných struktur, které ale neměly přítomny vždy všechny znaky semenných rostlin – heterosporii, jedinou megasporu uvnitř samičího sporangia, megasporangium kryté obaly, vytrvání megasporangia na těle mateřské rostliny alespoň do zachycení pylového zrna (mikrospory) a oplození – nelze je tedy ještě považovat za semenné rostliny.

Evoluce semen a struktur s nimi souvisejících probíhala samozřejmě i dále a jednotlivé skupiny semenných rostlin se tak navzájem liší v řadě důležitých detailů. Nejstarší fosilie semenných rostlin pocházejí z pozdního devonu a jsou známy jako rostliny kapradosemenné (Pteridospermatophyta). Kromě podobných zpeřených listů ale neměly s kapradinami nic společného. Jednalo se o dřeviny stromovitého nebo liánovitého vzrůstu, které produkovaly jednotlivá „nahá“ vajíčka, jež nebyla uspořádána do šiřtic ani krytá v semenících, jak to známe u většiny dnešních semenných rostlin. Dnešní semenné rostliny mají semena chráněná osemením (vzniklým z vaječných obalů) a podle další ochrany semen se dělí na dvě hlavní skupiny. Nahosemenné obvykle mají neobalené „nahé“ vajíčko (a následně semeno), které bývá chráněno typicky pouze dřevnatou nebo dužnatou šiřticí (řada jehličnanů a cykasů), nebo mají dokonce zcela nahá vajíčka na dlouhých stopkách zdánlivě tak připomínající podivné „peckovice“ (jinan). Krytosemenné rostliny pak mají semena uzavřena v plodolistu tvořícím základ pestíku, který je součástí jejich jedinečného a stěžejního vynálezu – květu.

Vynález semene pak umožnil rozvoj další důležité inovace – v nich skrytá embrya snáze odolávají vyschnutí a mohou tak přečkávat delší dobu v neaktivním stavu, hovoříme o tzv. **dormanci** semen. Obaly semene jsou pro tento stav důležité, ale zcela zásadní roli hraje přechod semene do dormance umožněný řízeným vyschnutím pletiv pomocí LEA proteinů. Vytvoření, udržení i ukončení dormance může



Obr. 7.12: Přeměna oplozeného vajíčka v semeno. U krytosemenných je vajíčko ukryto v semeníku, ze kterého se stává plod (jeho stěny se mění na oplodí).



Obr. 7.13: Runcaria. A – Rekonstrukce části rostliny rodu *Runcaria* vyskytující se v devonu. Samičí sporangium je ukryté v číšce (C). Lalokovitý obal (O) pravděpodobně sloužil k zachytávání větrem unášených pylových zrn. B – řez téhož ukazující samičí sporangium (m).

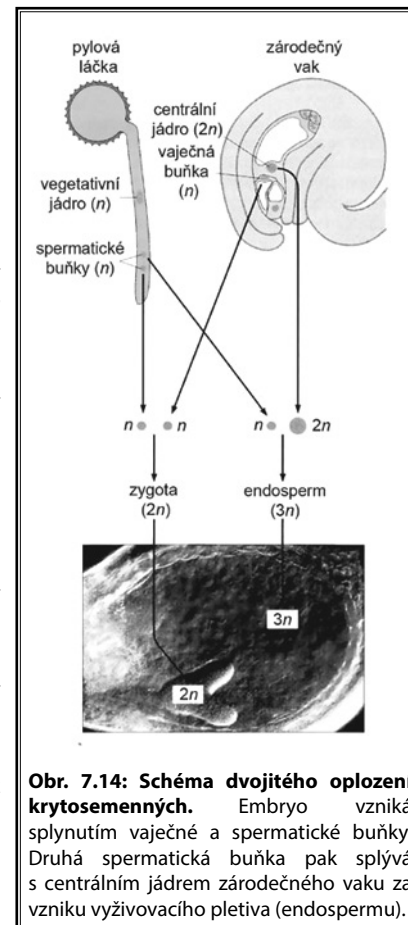
být velmi různé a jednotlivé typy (fyzikální i chemické) se často prolínají a doplňují. V dormantním semeni ukryté embryo může přežít několik (i stovek) let nepříznivých podmínek, než vyklíčí (i zdánlivě zranitelné populace jednoletků tak díky dormanci semen mohou přežít špatné roky bez větší úhony). Semena obsahující embryo (což ukazuje na časový odstup mezi oplodněním a vyklíčením) byla nalezena ve vrstvách z pozdního karbonu, z doby postupného vysušování klimatu. Dormance se tedy možná vyvinula jako odpověď na nepříznivá období sucha, ale mohla také umožnit rostlinám rozšířit se na do té doby neobyvatelná místa vzdálenější od stálých vodních zdrojů. Zároveň se ale předpokládá, že první semenné rostliny rostly ve vlhkém podrostu pralesů pozdního devonu a spodního karbonu. Ačkoliv určitě nevznikla kvůli tomu, jsou tedy semena mimořádně vhodná dormantní stadia. Semena ale umožňují nejen přečkání nevhodných podmínek. Díky **živnému pletivu** (endospermu), „přibalenému“ k embryu, umožňují také rychlé klíčení a počáteční vývoj semenáčku i v nehostinných podmínkách. Například v suchém prostředí by semena bez endospermu neměla dost sil dorůst k hladině podzemní vody – semenáček bez zásob by se brzy vyčerpал nebo uschl. Stejně tak semena klíčí ve stinném

podrostu potřebují v počátku více živin, aby mohl semenáček vyrůst dostatečně vysoký a dosáhl k místům s dostatkem světla. V neposlední řadě bývají semena (u krytosemenných pak i plody) vybavena různými „udělátky“ na efektivnější dálkové šíření (dužnaté obaly u tisu či třešně, létající struktury borovic či pampelišek, háčky k zachytávání na srsti živočichů u řepíku či dvouzubce atd.). Shrnuto a podtrženo, semeno představuje pro jinak nepohyblivé rostliny ideální cestovní prostředek pro jejich potomky, v němž jsou embryo bezpečně obalena, chráněna před stravením (i když ne vždy dokonale, vzpomeňme například vlašské ořechy) i vyschnutím, zvenku uzpůsobena k šíření a navíc mají v nitru dostatek zásob pro první fázi samostatného života nové generace. Během tvorby embrya bývá nezralé semeno navíc ještě drženo přímo na těle matky a jeho výživa je zajišťována z původně mateřských pletiv (nebo pletiv odvozených z gametofytu). Tímto propracovaným

systémem péče o potomstvo se semenné rostliny přibližují i pokročilým skupinám obratlovců. S nadsázkou můžeme zralé semeno s vytvořeným embryem a zásobními látkami přirovnat například ke snesenému (a opuštěnému) vejci.

Tyto výhody měly už první semenné rostliny, přesto v devonských lesích převažovali jejich předchůdci, například stromy s kapradovitými listy rodu *Archaeopteris* (již měli heterosporii, ale ještě ne semena). Výraznější uplatnění alespoň v některých společenstvech měly semenné rostliny (konkrétně nahosemenné) už v karbonu, v druhohorách pak dominovaly pravděpodobně ve většině společenstev. K výraznému rozrůznění druhů a dramatické změně rostlinných dominant ale došlo až s rozvojem krytosemenných v křídě. Ty se dovedly nejlépe přizpůsobit měnícímu se klimatu a rozvinuly předchozí „vynálezy“ – obalily semena do plodolistů, z nichž vznikly semeníky a plody, a to vše obalily dalšími přeměněnými listy za vzniku dokonalého rozmnožovacího orgánu jménem květ (blíže v následující kapitole). I na úrovni vývoje samotného semene došlo při vzniku krytosemenných ke zdokonalení. Zatímco jedna samčí gameta u všech semenných oplodňuje vaječnou buňku za vzniku embrya, druhá spermatická buňka u nahosemenných zanikala. U krytosemenných je však využita i tato druhá samčí gameta – oplodní jinou část zárodečného vaku (tzv. centrální jádro) za vzniku triploidního výživového pletiva, sekundárního endospermu. Tomuto procesu se říká **dvojitě oplodnění**, viz **obr. 7.14**.

Výrazná diverzifikace krytosemenných rostlin je pozorovatelná i na úrovni semen. Nápadné jsou především evoluční trendy související s poměrem **množství embrya a endospermu**. U původních skupin najdeme převážně semena, kde je embryo obaleno mnohonásobně větším množstvím endospermu. U odvozených skupin dvouděložných rostlin je poměr endosperm:embryo výrazně nižší, často je endosperm zralých semen téměř kompletně redukován a živiny jsou uskladněny ve speciálně utvářených prvních listech samotného embrya, tzv. dělohách. Přesto



Obr. 7.14: Schéma dvojitěho oplodnění krytosemenných. Embryo vzniká splynutím vaječné a spermatické buňky. Druhá spermatická buňka pak splývá s centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku výživového pletiva (endospermu).

samořejmě existuje mnoho výjimek z tohoto trendu (např. jednoděložné jsou nejpodobnější bazálním krytosemenným).

Zajímavé je, že do jisté míry podobný proces jako u semenných rostlin proběhl paralelně také u některých skupin plavuňovitých rostlin (Lycopodiophyta, jednalo se např. o většinu známých stromových plavuní z karbonu). Z dnešních zástupců plavuňovitých rostlin jsou heterosporické vranečky (Selaginellales) a šidlatky (Isoëtales), jejichž megaspory jsou obaleny vegetativními pletivy (sporofyly) a klíčí do samičího gametofytu přímo ve spoře stejně jako ostatní dnes známé heterosporické rostliny. Byly dokonce nalezeny fosilie s megasporami velkými až jeden cm v průměru, což je víc než leckterá semena. Nicméně tyto útvary nemohou být považovány za semena, protože jejich obal není zcela uzavřený. Spora je tedy stále vystavena vnějším vlivům, a proto není zcela odolná proti vyschnutí.

7.3 Květ a opylování

S dalším rozvojem semenných rostlin velmi úzce souvisí vznik květu a rozvoj opylování. Květ zajišťuje rostlinám nejen ochranu semen, jak jsme již zmiňovali, ale také umožňuje větší efektivitu při přenosu pylu (lepší komunikaci s opylovačem) a z květu vzniklý plod slouží i k efektivnějšímu šíření semen.

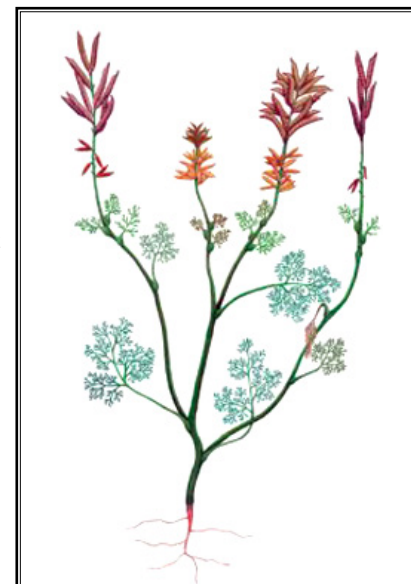
K rychlému rozvoji krytosemenných rostlin a s ním i k objevení se prvních květů ve fosilním záznamu dochází v křídě. Definice květu je však obtížná. Struktury podobné květům (šišťice tvořené zároveň mikro- i megasporangii, podepřené listy) se nezávisle na květech krytosemenných rostlin objevily i u několika již vymřelých řádů rostlin, například u cykasů vzhledem podobných, avšak nepříbuzných Bennettitales. Barevné a výrazné šišťice známe i od některých současných cykasů (ty jsou ovšem dvoudomé). Za nejstarší fosilii kvetoucí rostliny je obvykle považován *Archaeofructus sinensis* (obr. 7.15) starý asi 125 milionů let. Do přibližně stejné doby spadá podle většiny morfologických analýz také vznik nejstarobylějších dvouděložných rostlin (z dosud nevymřelých jsou to keř z Nové Kaledonie *Amborella*, vodní rostliny lekninotvaré a malá skupina tropických dřevin *Austrobaileyaaceae*, viz obr. 7.2). Podle molekulárních analýz je však celá skupina krytosemenných mnohem starší než podle fosilního záznamu (který navíc není příliš hojný) a v poslední době se vážně spekuluje o vzniku krytosemenných ještě před začátkem křídě.

V křídě také došlo k víceméně současné radiaci krytosemenných rostlin a hmyzu (především brouků), což se často vysvětluje jejich vzájemně prospěšným (mutualistickým) vztahem souvisejícím s opylováním. Toto vysvětlení se mimo jiné opírá o paralely „v současnosti“ probíhající například na ostrovech. Některé semenné rostliny však byly pravděpodobně opylovány hmyzem již v triasu, stejně jako některé ze současných nahosemenných (některé cykasy a liánovce – Gnetophyta). Je tedy otázkou, proč a jak přesně k radiaci obou skupin (krytosemenných rostlin a brouků) došlo. Nicméně první **opylovači** krytosemenných rostlin se na květech živilí pylem, který jim postupně rostliny začaly nabízet jako odměnu. Obvykle se uvádí, že těmito opylovači byli brouci a dvoukřídlí, jako pro ostatní tvrzení tohoto typu však pro to nejsou jasné důkazy⁴. Jisté však je, že tyto druhy hmyzu měly kousací ústní ústrojí

a jimi opylované květy produkovaly velké množství pylu. Ke konci křídě naznačuje rozvoj nektarií (struktur tvořících sladkou šťávu, nektar) a lepivých pylových zrn počátek vztahu krytosemenných rostlin s blanokřídlým hmyzem a dalšími pokročilejšími opylovači. Ke konci křídě také začal i u některých krytosemenných rostlin hrát důležitou roli přenos pylu větrem. Někteří paleontologové dokonce předpokládají, že existovaly rostliny přizpůsobené k opylování větrem i hmyzem zároveň.

Jak již bylo naznačeno, vzhled a stavba květu velmi souvisí s tím, kteří opylovači (biotičtí nebo abiotičtí) budou rostlinu opylovat. Tomuto vztahu se říká **opylovací syndrom** (*pollination syndrome*) a v extrémním případě může vést k naprosté specializaci jednoho opylovače na jednu rostlinu a obráceně. Charakteristiky květu ovlivněné opylovacím syndromem jsou například velikost, tvar a délka, barva (včetně vzorů viditelných pouze v ultrafialovém spektru světla), vůně, množství nektaru a jeho umístění atd. Například květy opylo-

vané nočními motýly bývají světlé a silně voní, otevírají se navečer. Květy opylované ptáky naopak bývají nevonné, zato jsou často robustní a nápadně červeně zbarvené. Rostliny opylované větrem mívají redukované květní obaly a jejich prašníky a blizny obvykle vyčnívají z květu ven. Obrázky těchto i dalších příkladů najdete například na stránkách *Bioimages* (viz seznam literatury) nebo na *Wikipedii*. Opylovací syndrom byl pozorován a v klasické podobě popsán už v 19. století, a přestože ho lze bezpochyby v přírodě pozorovat, je dnes spíše zatracován. Jedním z hlavních jeho problémů je fakt, že většina rostlin je poměrně nesespecializovaná a může být opylována více různými opylovači (např. včelami, motýly i brouky). Dobře přiřadit k opylovacímu syndromu lze přibližně pouze jednu třetinu rostlin. Dalším problémem jsou pak různé podivné opylovací vztahy – některé rostliny mohou být opylovány třeba plazy (pagekon *Hoplodactylus* a rostlina železatec *Metrosideros excelsa*). Je také vhodné mít na paměti, že podobu květů neovlivňují jen opylovači, ale také



Obr. 7.15: Rekonstrukce pradávné krytosemenné rostliny *Archaeofructus sinensis*. Předpokládá se, že rostla ve vodě, ale květenství vyčnívala nad hladinou, plody se šířily po hladině a semena klíčila v mělkých vodách.

⁴ Existují fosilie obsahu střev, struktury křídel a ústního ústrojí brouků a dvoukřídlých, které naznačují, že tyto skupiny opylovaly květy. Zároveň struktura pylových zrn z fosilního záznamu z křídě je velmi podobná pylovým zrnům dnešních rostlin opylovaných hmyzem.

predátoři semen a další symbionti rostliny (a samozřejmě i evoluční omezení dané skupiny).

7.4 Nepohlavní rozmnožování a apomixie

Podivný způsob rozmnožování, o kterém si něco řekneme v poslední kapitole, apomixie, se v protikladu k výše popsaným „vynálezům“ vyskytuje u mladých a v současnosti dynamicky se rozvíjejících skupin rostlin. Důsledkem toho je, že není všudypřítomná či typická v rámci nějaké velké skupiny rostlin, ale „umí“ ji pouze pestré, velmi mladé a dynamické skupiny.

Buňky rostlin jsou až na výjimky **totipotentní** (viz rámeček 7.D). To je společně s **modulárním** tělním uspořádáním a **přisedlostí** rostlin (viz rámeček 7.E) jednou z hlavních příčin jejich rozsáhlé schopnosti nepohlavního množení, tedy množení bez splývání pohlavních buněk, při kterém vznikají geneticky naprosto identičtí potomci (**klony**) svých rodičů. Nepohlavní množení pomocí vegetativních orgánů je u rostlin původní znak a pozorujeme ho napříč celým systémem: ať už jde o lámání stélky mechů, oddenkové výhonky kapradin nebo rákosu, šlahouny jahodníku a mochny nebo množení pomocí orgánů, jako jsou hlízy nebo cibule u mnoha druhů krytosemenných rostlin. Rostliny jsou na vegetativní množení opravdoví mistři a na příklady tohoto rozmnožování narazíme snad na každé louce.

Rostliny ovšem nezůstaly jen u nepohlavního množení vegetativními orgány, ale vyvinuly si novinku, která jim přinesla v evoluci jak nové výzvy, tak možnosti – nepohlavní rozmnožování využívající jejich původně generativních (pohlavních) orgánů – **apomixii**.

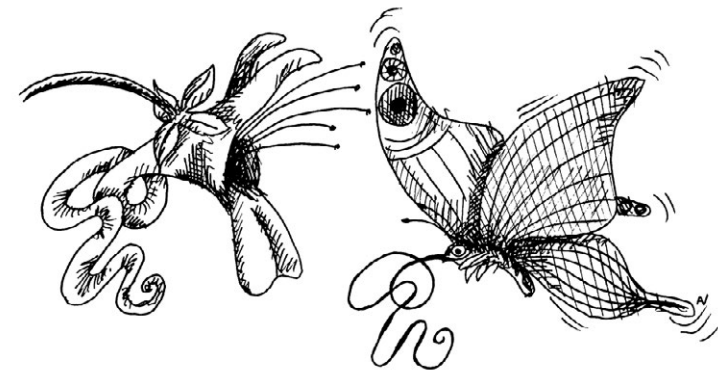
Apomixie je typem nepohlavního rozmnožování, při kterém si rostlina zdánlivě „normálně“ vytvoří květy a poté semena, ke všemu však dochází **bez oplození** samičí gamety. Semena totiž vznikají z neredukovaného (diploidního) zárodečného vaku (který nevznikl meiózou, ale mitózou). Vzniklé embryo tedy neprošlo žádnou haploidní fází a je úplnou kopií své matky. Apomixie je vlastně rostlinnou obdobou živočišné **partenogeneze**, tedy vývoje mláďat z neoplozeného vajíčka, a také se pro ni někdy používá označení partenokarpie. Možná se teď ptáte, co je na apomixii tak

7.D Totipotence. Rostlinné buňky mají schopnost, kterou jim diferencované živočišné buňky mohou jen závidět – totipotenci. Jde o schopnost diferencovat se v jakékoliv typy tělních buněk (tedy i v ten dělivý). Představte si buňku výstelky travíci soustavy – nového jedince z ní ani v laboratorních podmínkách nenakultivujete. Oproti tomu z buňky listového parenchymu při správném zacházení vypěstujete celou novou rostlinu. Proč si rostliny totipotenci buněk uchovávají? Nejspíše kvůli přisedlosti a níže popsané modularitě. Velmi snadno se může stát, že nepříznivé podmínky prostředí nebo býložravci rostlinu připraví o značnou část jejích orgánů (podívejte se na pokosený trávník nebo spasenou louku). Rostlina před negativními vlivy neuteče. Jedinou šancí na pokračování života jedince s poškozenými orgány je regenerace a náhrada poškozených částí novými. A taková náhrada se bez totipotentních buněk schopných opětovného dělení neobejde. A když už umím dorůst, proč se nezačít rovnou množit?

7.E Modularita. Na rozdíl například od lidského těla, které je jako celek jedinou jednotkou, se tělo rostlin skládá z **hierarchicky uspořádaných jednotek**, tzv. modulů. Základním vzorem je uzlina a článek – nodus a internodium, které se v rostlině neustále opakují, větví a staví nad sebe. Skládankou modulů je vystavěno celé rostlinné tělo, včetně květů, které jsou extrémně pozměněné listy s redukovanými internodii. A jaký je vztah mezi schopností vegetativního rozmnožování a modularitou? Pokud se na celou rostlinu podíváme jako na uspořádaný shluk modulů, je velmi snadné představit si, že se některý modul odštěpí a doroste v rostlinu novou. Tak může být např. všechen jetel plazivý na louce původně jediným jedincem, který se pomocí výhonků rozrostl do mnoha dílčích rostlinek a obsadil i bez schopnosti aktivního pohybu poměrně rozsáhlé prostředí.

mimořádného, že je v některých skupinách hojně rozšířená? Odpověď není úplně jednoznačná a nabízí se různé pohledy. Zajímavý a obecně přijímaný názor je, že se vlastně jedná o významnou, ale poměrně často „slepu“ uličku rostlinné evoluce. Podle tohoto názoru rostliny získají schopnost apomixie v podstatě náhodou, nějakým zádrhelem v pohlavním rozmnožování. Poté jim nezbývá nic jiného, než se s touto změnou nějak vypořádat (často díky **fakultativní apomixii**, tj. část potomstva u nich vzniká normální pohlavní cestou). Skupiny, které se s výzvou vypořádají, mají tendenci rychle se rozrůznit, vytvořit celou škálu různých linií, ale také rychle zaniknout. Jako generátor nových a krátkodobě velmi úspěšných linií se tak apomixie jeví být vynikajícím prostředkem, ovšem z dlouhodobého hlediska může být pro celou skupinu cestou k záhubě.

V evoluci rostlin je velmi častým jevem **polyploidizace**, tedy jev, kdy dojde náhodou nebo v důsledku mezidruhového křížení ke znásobení počtu sad chromozomů v rostlině. Pokud vše zjednodušíme a zobecníme, základní počet chromozomových sad ve sporofytické části životního cyklu rostlin je dvě. Říkáme proto, že je rostlina diploidní. Při polyploidizaci vzniká jedinec tetraploidní (čtyři sady chromozomů),



Obzvlášť závažný případ opylovacího syndromu...

zpětným křížením s diploidním rodičem (hybridizací) pak může vzniknout jedinec triploidní (tři sady). Ten může zpolyloidizovat na hexaploidního (šest sad) a celý proces může probíhat znovu, až k neuvěřitelně vysokým počtům sad chromozomů. Rekordmanem v tomto znásobování je kapradina hadilka *Ophioglossum reticulatum*, která může být až 84ploidní, s celkovým počtem 1262 (!) chromozomů (obr. 7.16).

Nově vzniklí polyploidii čelí mnoha problémům, souvisejícím s pohlavním rozmnožováním. Jejich meiotický aparát se musí vypořádat s výzvou, kterou mu předkládá dvojnásobná dávka chromozomů, než na kterou je zvyklý. Meióza je proto často chybná a vytváří se velké množství nefunkčních gamet. Nová polyploidní rostlina je v populaci často ojedinelá a všichni okolní potenciální poskytovatelé pylu jsou diploidní. Po rozmnožování s nimi vznikají rostliny s přechodnou ploidií (např. triploidní, $3n$, v případě křížení diploidů, $2n$, a tetraploidů, $4n$) a ty čelí stejným problémům. Polyploidie je pro rostliny v mnoha ohledech přínosná (více např. *Suda 2009* v seznamu literatury), umožňuje jim například tvorbu nových genů. Proto se snaží problémy s pohlavním rozmnožováním po polyploidizaci překonat. Jedním z řešení, které bylo pro tuto situaci navrženo, je zcela se pohlavnímu rozmnožování vyhnout a začít se množit nepohlavně, například apomixií. To může být řešením především pro polyploidy s lichou ploidií, protože ti mají s rovnoměrným rozchodem chromozomů největší problémy. Paradoxní je, že spojitost mezi polyploidii a apomixií většinou funguje naopak. Ukazuje se, že polyploidie může být podmínkou pro fungování apomixie, a ne apomixie řešením těžkostí s pohlavním rozmnožováním u polyploidie, jak by se na první pohled (a zamyšlení) mohlo zdát. Pro tento jev bylo navrženo několik vysvětlení, týkajících se především maskování letálních

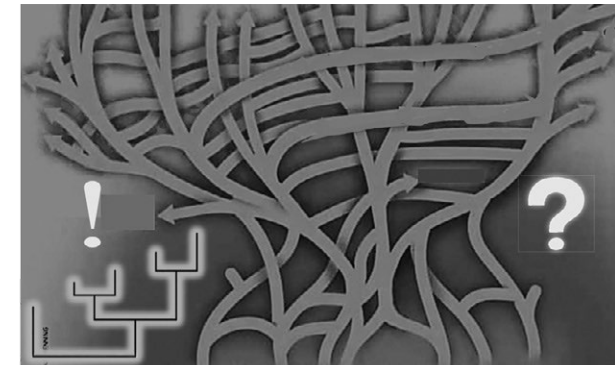


Obr. 7.16: 1262 chromozomů kapradiny hadilky *Ophioglossum reticulatum*. Nejvyšší počet chromozomů, jaký kdy byl napočítán u živého organismu.

(neslučitelných se životem) alel v diploidních gametách, které mohou být spojené s alelami pro apomixii.

Apomixií vzniklí potomci tvoří společně se svým (často polyploidním) rodičem novou evoluční linii izolovanou od původního druhu, která má potenciál nasbírat v průběhu času mutace, odlišit se a dát vzniknout úplně novému druhu. Jak už jsme popsali výše, rostliny většinou nejsou úplně striktně apomiktické a sem tam si nějaké to pohlavní rozmnožování dopřejí. V tu chvíli se mohou zkombinovat dvě odlišné ploidní linie a dát vzniknout kříženci, který je opět apomiktický. Ten se začne množit, vytvoří novou oddělenou linii a na světě je nový druh. Evoluce rostlin může tímto způsobem probíhat velmi dynamicky a nám přímo před očima. Není proto divu, že si botanici někdy nevědí s vymezováním a oddělováním apomiktických druhů rostlin rady. Příkladem může být rod jestřábník (*Pilosella*). Některé jeho linie (tvořící vlastně samostatné druhy) jsou tak mladé, že jsou od počátku své existence vázány pouze na sekundární, antropogenní (člověkem vytvořená) stanoviště, jako jsou louky nebo pastviny.

Na závěr je dobré zmínit, že hybridizace (a obecně mechanismy speciace) u rostlin velmi často a dobře fungují i bez apomixie. Ta je spíše zajímavostí, která může evoluci rostlin „zpestřit“. Výše popsaný hybridní vznik druhů u rostlin má ještě jeden důsledek. Obecně se má za to, že evoluce a vznik nových druhů probíhá jako rozdělování, větvení „strom života“. Z původního druhu se odštěpí populace, ta se přizpůsobí novým podmínkám, postupně se mezi ní a původním druhem vytvoří reprodukční bariéry a po nějaké době vzniknou dva odlišné druhy. U rostlin ovšem pozorujeme tzv. **retikulární** (síťovitou) **evoluci**: máme dva odlišné druhy, které se mohou zkřížit a vytvořit třetí druh (někdy s jinou ploidií), který je ihned izolovaný od svých rodičovských druhů. Všechny tři nové druhy se se mohou znovu vzájemně křížit a vytvářet stále nové a nové kombinace linií a druhů. Onen idealizovaný „strom života“ tak na konci svých větví připomíná spíše spleť křoví (obr. 7.17).



Obr. 7.17: Kam až může dojít zasítování fylogeneze některých skupin rostlin?

8. EVOLUCE HUB A ŽIVOČICHŮ

Jednou z významných linií eukaryot jsou **Opisthokonta**, zahrnující ze známých velkých skupin především houby (Fungi) a živočichy (Animalia/Metazoa). Blízká příbuznost těchto zdánlivě nepodobných organismů byla (jak už to v dnešní biologii bývá) potvrzena na základě molekulárních studií, je ale podpořena řadou morfologických znaků, které Opisthokonta charakterizují.

Ten asi nejzásadnější by si každý biologii protřelý antický Řek domyslel už z názvu skupiny. Pojmenování Opisthokonta vychází z řeckých slov opísthios (οπισθιος) – zadní a kontós (κοντος), znamenající v originále tyč, v přeneseném slova smyslu bičík. Zadní, neboli **tlačný bičík**, jaký jistě důvěrně znáte od našich spermií, je opravdu odvozená vlastnost skupiny Opisthokonta (jejich **apomorfie**). Způsob pohybu zástupců ostatních linií eukaryot pomocí bičíků je zcela odlišný – nemají-li bičíků více, pak je bičík umístěn na přední části buňky a táhne buňku za sebou (anterokontní pohyb; proč ale žádná komplementární skupina „anterokonta“ neexistuje, si odvodíte po přečtení předchozích kapitol – jednalo by se o skupinu **parafyletickou**).

Další, ne už tak patrné znaky, spojující všechny zástupce řazené mezi Opisthokonta jsou na molekulární úrovni, například přítomnost unikátního typu tyrozyl-tRNA syntetázy, nebo inserce (včlenění) 12 aminokyselin do sekvence jinak vysoce konzervovaného proteinu EF-1 α (jeden z elongačních faktorů účastnících se translace).

8.1 Zvířátka, houbičky a ti druzí

Jak už jsme si řekli, mezi Opisthokonta patří především živočichové a houby. Obě tyto skupiny tvoří výrazné mnohobuněčné a snadno pozorovatelné formy, což je ostatně, jak si povíme dále, cesta k jejich evolučnímu úspěchu. Tak trochu stranou zůstávají jejich „chudí příbuzní“, jednobuněčné formy nepochybně spadající do opisthokontní linie, nicméně nikoli jedlé, chlupaté, plovoucí, pozorovatelné pouhým okem či jinak „zajímavé“. Tyto organizmy byly odedávna označovány spolu s ostatními podobnými napříč stromem života jako prvoci. V rámci skupiny Opisthokonta jim byl „vyhrazen“ kmen Choanozoa, který je, jak se dnes ukazuje, parafyletický.

Novější studie fylogeneze Opisthokont totiž tak trochu dala za pravdu intuitivnímu názoru, že by se Opisthokonta měla dělit na „houbovou“ a „živočišnou“ linii. Skupina se dělí na dvě vývojové větve – **Holozoa**, obsahující živočichy a **Holomycota**, obsahující houby. Zástupci „kmene Choanozoa“ pak patří buď do jedné, nebo druhé větve.

Nejbližšími příbuznými živočichů (Metazoa) a také nepochybně nejnámější z těchto skupin jsou **trubénky (Choanoflagellata)**, se kterými jste se už ve středoškolských učebnicích možná setkali. Tyto vodní, jednobuněčné, někdy koloniální organizmy mají okolo jediného bičíku charakteristický límeček, sloužící k zachytávání mikroskopické kořisti. Je tvořen těsně vedle sebe stojícími tenkými panožkami

(filopodiemi), které se někdy nazývají **mikroklky** (analogicky ke vzdáleně podobné struktuře na našich střevních buňkách). Z evolučního hlediska je zajímavé, že stejnou strukturu bičíku a límečku nalezneme na specializovaných límečkových buňkách, choanocytech, sloužících k příjmu potravy u houbovců (neboli živočišných „hub“; Porifera). Na této podobnosti a skutečnosti, že řada druhů je alespoň část životního cyklu koloniální, je založena asi nejrozšířenější teorie o vzniku mnohobuněčnosti živočichů. Skutečně není těžké si představit přechod mezi kolonií choanoflagelát a tělem houbovce.

Paradoxně však právě tato podobnost vedla k domněnkám, že houbovci vlastně nejsou živočichové, neboť u ostatních skupin (minimálně u těch v době formulování teorie dobře prostudovaných) se s podobnou organizací těla neseťkáváme.

8.2 Houby

Definice skupiny hub není jednoduchá. Intuitivně houby chápeme jako organizmy, které alespoň v určité části své evoluce prokazatelně měly své tělo uspořádané do **hyf**, které ale u řady skupin vůbec nenacházíme. Hyfy rozumíme vlákno, které může být buď rozdělené přehrádkami na jednotlivé buňky, nebo bez přehrádek, tedy v podstatě jednobuněčné, zato často mnohobuněčné. Zároveň mají houby **buněčnou stěnu**, která obvykle sestává z chitinu.

Srovnáme-li s ostatními eukaryoty, ukazuje se, že v evoluci hub došlo k velmi zajímavé vzácné evoluční události měnící způsob jejich výživy. Lze předpokládat, že předkové hub byli s nejvyšší pravděpodobností jednobuněčné eukaryotické organizmy, které se živily **fagotrofně** – svou potravu přijímaly za pomoci fagocytózy, pohlcování relativně velkých částí potravy. Houby na to ale jdou jinak – vzdaly se fagocytózy ve prospěch **osmotrofie** – příjmu rozpustných živin ze substrátu rozloženého mimo hyfu. Společně s rozvojem mycelia to byl jeden z důvodů, proč se staly tak úspěšnou skupinou organismů.

Osmotrofní výživu lze využívat v mnoha potravních specializacích. Houby se mohou například chovat jako **saprotrofové**, tedy rozkládat mrtvý organický materiál. Mnoho dnešních hub se také tohoto úspěšného potravního konceptu drží. Jak tomu ale už u velkých skupin organismů bývá, vyskytuje se mezi houbami i nepřeborné množství parazitických linií (ostatně tak to možná činily i první houby). Značně „oblíbená“ je mezi houbami strategie **nekrotrofního parazita** – houba při ní napadne svého hostitele, toho následně usmrtí a dále na něm roste coby saprotrof. Podobnou strategii nenajdeme prakticky u žádné jiné skupiny organismů.

Tu a tam se mezi houbami objeví také nějaký predátor. **Dravé houby**, jak se této ekologické skupině po právu přezdívá, vytvářejí nejrůznější pasti (např. oka z hyf), do kterých chytají nejčastěji zástupce hlístic, kterými následně prorůstají a rozkládají je (**obr. 8.1**).

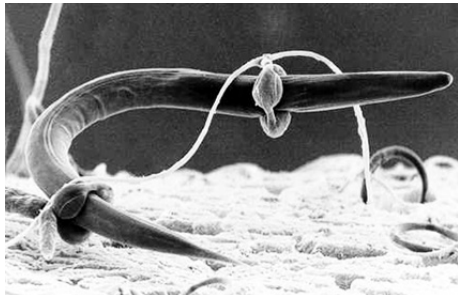
Celá řada hub vykazuje nějaký vztah s rostlinami. Někdy jde o **parazitizmus** (ostatně houby, které napadají rostliny, zná snad každý, jako příklad lze uvést padlí a rzi), řada hub však vsadila na zajímavý druh soužití – rostou v mezibuněčných prostorech rostlinných pletiv (**endofyticky**), aniž by způsobovaly nějaké

patologické symptomy. Endofytická houba zkrátka roste uvnitř rostlinného pletiva, rostlina si jí po většinu času nevšímá, a houba se chová jako neškodný komenzál (někdy může být rostlině dokonce prospěšná a chránit ji před herbivory nebo stresem ze sucha). Některé endofytické houby ale dokáží přejít k parazitickým projevům v situaci, kdy je rostlina oslabena, a dále se chovají jako nekrotrofní parazité. Jiné zůstávají komenzály a po přirozeném zestárnutí rostliny (nebo jejího orgánu, např. listu) se mění v klasické saprotrofy. V každé rostlině, v každém listu, větvičce, pupenu, plodu nebo květu se skrývá netušená (a doposud jen málo popsaná) diverzita endofytických hub.

Ačkoliv jsou houby obecně heterotrofní organizmy, najde se mezi nimi několik zajímavých pokusů o přechod přímo k asimilátům z fotosyntézy díky velmi těsnému soužití s fotosyntetickými organizmy. Prvním příkladem toho, jak se houby začleňují do autotrofních systémů, aby získaly potřebné asimiláty, je **mykorhiza**.

My se ale přesuneme ke dvěma dalším specifickým příkladům mutualizmu hub. Prvním z nich je *Geosiphon pyriforme*, houba ze skupiny Glomeromycota (ta se dříve řadila do parafyletického taxonu spájkivé houby – Zygomycota). Tato houba obrůstá svými hyfami buňky sinice rodu *Nostoc* a následně sinice de facto pohltí a udržuje uvnitř váčkovitých struktur, které vytvoří na konci hyf. Tento případ je v rámci hub naprosto ojedinělý a může tak působit bizarně, ale máme i spoustu dalších hub, které si našly nejrůznější sinice (či zelené řasy), ochotné s nimi koexistovat (byť už ne uvnitř hyf). Nazýváme je houby **lichenizované** (lišejníky) – nejedná se však o systematickou skupinu. Lišejníky najdeme z drtivé většiny v rámci **vřeckovýtrusých (Ascomycota)**, částečně pak i v rámci **stopkovýtrusých hub (Basidiomycota)**.

Posledním jevem, na který se u hub podíváme, je rozmnožování a s ním spojené rozšiřování. Houby disponují množstvím mimořádně zajímavých rozmnožovacích systémů pohlavního rozmnožování (podrobněji se o nich dočtete v *přípravném textu BIO 2012 – Láska, sex a něžnost*). Velmi zajímavá je ale především skutečnost, že mnohé houby si vyvinuly schopnost vytvořit kromě pohlavních výtrusů ještě výtrusy nepohlavní (sporangiospory a konidie), anebo se rozmnožovat a rozšiřovat čistě fragmentací hyf. U vývojově původnějších skupin vznikají uvnitř sporangií



Obr. 8.1: Dravá houba. Hádátka polapené zduřelými hyfami houby druhu *Arthrotrichum antonia*, která se na něm bude posléze živit.

(**Chytridiomycota**) nebo volně na myceliu (**Zygomycota**) po pohlavním procesu. U vřecko- a stopkovýtrusých hub vznikají pohlavní spory ve zcela speciální struktuře, která se nazývá plodnice. Vřeckovýtrusé houby často střídají fázi pohlavního a nepohlavního rozmnožování, přičemž tyto fáze jsou výrazně morfologicky, ekologicky a časově odlišeny (což vede k nejrůznějším zmatkům v taxonomii a nomenklatuře hub, kdy řada druhů nese dva názvy, jeden pro pohlavní a druhý pro nepohlavní stadia).

Nahlédněme ještě na jeden zásadní trend v rozmnožování jednotlivých skupin hub. Tímto evolučním trendem v rámci skupiny Fungi je **ztráta bičíku**. Bičík si na svých gametách (**zoosporách**) zachovávají pouze zástupci bazální parafyletické skupiny Chytridiomycota, ostatní houby bičíkatá stadia nemají (výjimkou je druh lahvičkovka zelná *Olpidium brassicae*, původce padání klíčnic rostlin brukvovitých).

Výrazné rozdíly v životním cyklu najdeme mezi největšími skupinami vřeckovýtrusých (Ascomycota) a stopkovýtrusých (Basidiomycota) hub. U první jmenované je po většinu života stélka haploidní a to včetně plodnice. Jediná diploidní buňka je mladé vřecko, které vzniká na dikaryotické hyfě (v každé její buňce se nacházejí dvě haploidní jádra). Askospory, které vznikají meioticky, jsou pak opět haploidní a jsou aktivně odštělovány z vřeka. Jinak je tomu u hub stopkovýtrusých. Pomineme-li z hlediska rozmnožování poněkud obskurní rzi (Pucciniales) a sněti mazlavé (Tilletiales), klíčí zde z haploidní bazidiospory primární, haploidní mycelium, které vzápětí splývá s jiným primárním myceliem za vzniku mycelia dikaryotického. Další život houby probíhá ve stadiu dikaryotického mycelia, dokud houba nevytvorí plodnici, kde se objeví bazidie – opět jediné diploidní buňky v celém životním cyklu, ve kterých jádra splynula v jedno. Meioticky pak vznikají bazidiospory, které jsou aktivně odštělovány z výběžků na bazidii, sterigmat.

V textu jsme často zmiňovali (nebo aspoň předpokládali) skutečnost, že hyfy (nebo spory s hyfami) během pohlavního procesu musejí nějak splývat – tedy, že musí docházet k jevu analogickému oplození či opylení. Zajímavé je, že stejně jako řada jiných eukaryot, i houby disponují rozlišeným pohlavím, takže splývat mohou pouze jedinci opačného pohlaví. Často se ale nejedná o pohlaví dvě (ty nacházíme pouze u skupiny Chytridiomycota a hub spájkivých), nýbrž o celou řadu tzv. párovacích typů (*mating types*). K pohlavnímu procesu může dojít pouze tehdy, potkají-li se dvě mycelia s odlišně laděnými párovacími typy, kterých ale může být více jak dvě (záleží na tom, kolika geny a jejich alelami jsou kódované).

8.3 Metazoa a vznik mnohobuněčnosti

Monofyletická skupina zahrnující mnohobuněčné živočichy se v dnešní době nazývá Metazoa (pro odlišení od Holozoa, tedy celé linie včetně jejich jednobuněčných zástupců – viz **kap. 8.1**). Co se týká vzniku mnohobuněčnosti, v dnešní době se většina zoologů přiklání k teorii, že živočichové měli nějakého jednobuněčného koloniálního předka, čehož jsou v dnešní době analogií právě koloniální trubénky.

Vznik mnohobuněčnosti nebyla žádná skoková záležitost, jak dokazuje i fakt, že jakési náběhy k ní lze pozorovat i u oněch „jednobuněčných“ organismů patřících mezi Opisthokonta. Jmenujme jednak již zmíněnou kolonialitu trubének i zatím vám zatajenou agregativní mnohobuněčnost skupiny Fonticullidae, patřící mezi Holomycota (a podobně mezi Holozoa náležící *Capsaspora*), kde se jednotlivé amébovitě buňky slezou dohromady a vytvoří mnohobuněčné sporangium homolovitěho tvaru, kryté jakousi mezibuněčnou hmotou. Podobné typy mnohobuněčnosti jsou ostatně rozšířené i u pravých hlenek, patřících mezi Amoebozoa, která jsou patrně sesterskou skupinou Opisthokont (viz **kap. 6**). Náběhy k jakési mnohobuněčnosti jsou v této linii tedy patrně ještě starší.

Domněnky předchozího odstavce v nedávné době plně podpořila i molekulární data. Jelikož dnes není technický problém osekvenovat genom prakticky všeho, od čeho máte k dispozici dostatek biologického materiálu, neminula podobná analýza ani trubénky. V genomu jedné z nich, jednobuněčné *Monosigia brevicollis*, byly objeveny některé geny pro proteiny svou funkcí podmiňující existenci mnohobuněčnosti u živočichů, některé z nich dokonce dříve u žádné jiné skupiny neobjevené. Jedná se především o rozsáhlou skupinu adhezivních molekul účastnících se spojení mezi buňkami, jako jsou kadheriny nebo integriny, dále proteiny mezibuněčné hmoty – extracelulární matrix, třeba „typicky živočišné“ kolageny a laminin. Překvapující se ukázala také přítomnost enzymů buněčné signalizace využívající fosforylaci tyrozinu, opět záležitost pokládaná za apomorfní živočichů. Zcela přelomové je ovšem zjištění, že se v genomu trubénky vyskytují geny pro transkripční faktory, jako je známý protein p53 (u živočichů regulující buněčný cyklus a zabráňující nádorovému bujení – viz *přípravný text BiO 2008 – Smrt jako součást života*), a dokonce zástupci skupiny hedgehog proteinů, účastníci se u živočichů spolu s dalšími homeoboxovými proteiny organizace tělního uspořádání jako takového. Co tyto geny dělají konkrétně u zkoumaného jednobuněčného planktonního organismu je minimálně zčásti záhadou, jisté ale je, že základ pro pozdější mnohobuněčnou tělní organizaci nevznikl *de novo*. Strukturální geny, signální dráhy a transkripční faktory tak nejsou novinkou skupiny Metazoa, patrně byly přítomné minimálně u jejich společného předka s trubénkami, nicméně pro organizaci budoucích živočichů se zjednodušeně řečeno hodily.

Organizmy se stavbou těla odpovídající primitivním mnohobuněčným se ve fosilním záznamu objevují náhle v době asi před 600 miliony let a vytvářejí charakteristická společenství, nazývaná **ediakarská fauna**, jež oplývá bohatstvím tvarů a vzorů. Co mohlo být příčinou náhlé radiace těchto společenstev? Ediakarským fosilním přímo předcházelo mnoho milionů let trvající geologické období nazvané kryogén. Jak název napovídá, během kryogénu panovaly mrazivé podmínky – jednalo se o období **globálního zalednění**, které svým rozsahem připomínalo předchozí huronskou „sněhovou kouli“ (viz **kap. 4.1**). Extrémní podmínky spojené se zamrznutím valné části planety tak pravděpodobně nastartovaly evoluční změny, vedoucí ke vzniku mnohobuněčných. O životním stylu ediakarských makroorganismů se

jen spekuluje, patrně se živily „pasením“ na mikrobiálních povlacích v mělkých mořích.

Nicméně s počátkem prvohor ediakarská biota vymírá a objevují se příslušníci „moderních“ skupin živočichů, jež známe ze současnosti. Rozvoj těchto forem probíhal velmi rychle – hovoříme právem o tzv. **kambrické explozi**. V průběhu několika málo desítek milionů let vznikly téměř všechny hlavní skupiny (kmeny) dnešních živočichů, včetně například členovců a strunatců! Na rozdíl od ediakarských organismů bylo mnoho kambrických živočichů pohyblivých a živili se jako **predátoři** (čímž mohli rozhodujícím způsobem přispět k vymření ediakarských forem). Dochází tak k zásadnímu „upgradování“ globálního potravního řetězce a trofických vztahů.

8.4 Vzorník tělních plánů

V následujícím textu ve zkratce projdeme evoluční historií živočichů tak, jak si ji dnes představujeme na základě našich znalostí o žijících i fosilních skupinách.

Od kolonie k tělu

Prvotního živočicha si představujeme jako kolonii organismů podobných trubénkám. Od kolonie se mnohobuněčný organizmus liší především tím, že jsou spolu jednotlivé buňky více propojené a je umožněna komunikace mezi nimi, jak z hlediska přenosu živin, tak informačních molekul. Díky tomu se postupně začaly jednotlivé populace buněk specializovat na různé role. Tento typ tělní organizace nám mohou přiblížit současní zástupci houbovců (**Porifera**). Jejich tělo tvoří několik málo populací buněk, tvořících jednak **epitely** na povrchu, jednak **pojivovou tkáň**. Významným typem buněk tvořících součást epitelů jsou již zmíněné choanocyty, sloužící k příjmu potravy filtrací. Neméně zajímavé jsou také buňky pohlavní, o těch ale ještě bude řeč. U houbovců (a na základě jejich bazálního postavení soudíme, že tomu tak bylo i u předků všech živočichů – viz **obr. 8.2**) existuje možnost zpětné dediferenciace buněk, je-li potřeba například opravit nějaké poškození. Funguje to do té míry, že pokud experimentálně tělo houbovce rozšleháte na jednotlivé buňky a dáte zpět do původního prostředí, buňky se změny do měňavkovité podoby, živočich se po několika dnech „sleze“ dohromady, buňky se opět vrátí do původních rolí a živočich funguje dál, jako by se nic nestalo. S vaším oblíbeným křečkem, coby zástupcem odvozenějších živočichů, to prosím nezkoušejte, nevyšlo by to.

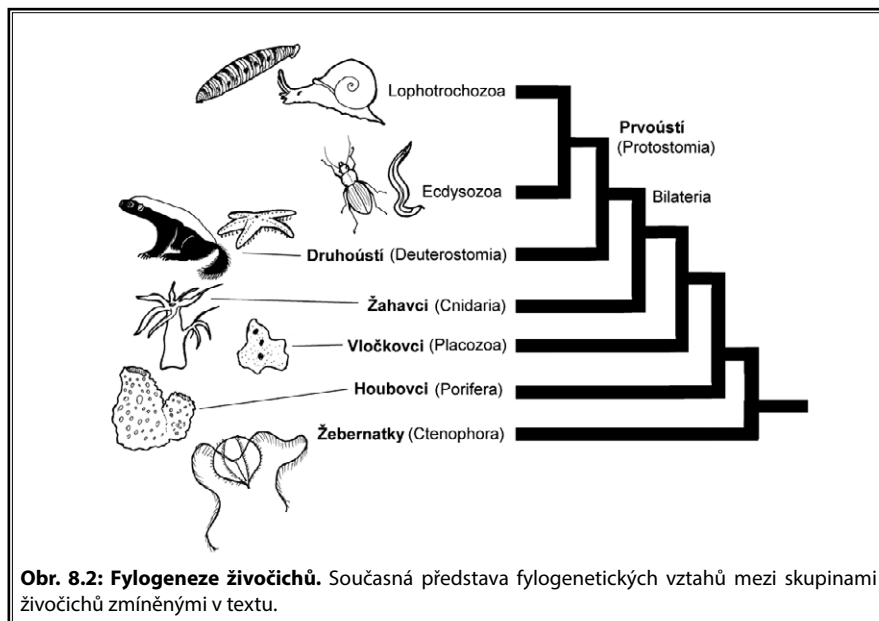
S narůstající složitostí tělní stavby živočichů se totiž zužuje i specializovanost jednotlivých buněčných typů. Většina buněk v našem, hlísticím nebo kroužkovcím těle ztrácí jakoukoli schopnost návratu do nespécializovaného stavu, často i dělení a k obnově dochází jen pomocí kmenových buněk, které jsou ale vesměs **pluripotentní**, schopné dát vzniknout jen několika málo buněčným typům (často jen jedinému – pak se označují jako unipotentní).

Diblastica

Podíváme-li se na zbytek živočichů, v zásadě můžeme odlišit dva typy tělní organizace. První mají (alespoň zdánlivě) radiálně symetrické tělo, slepou trávicí láčku a

dvouvrstevnou tělní stěnu, druhé lze přibližně rozdělit na dvě zrcadlové poloviny, vyznačují se složitější anatomii a mají trávicí trubici. Do druhé skupiny patříme například my, hlístice a vlastně téměř všichni ostatní, které si představíte jako typického živočicha, jak bude popsáno dále. Mezi radiálně symetrické skupiny patří především žahavci (Cnidaria) a žebertatky (Ctenophora). Podle počtu takzvaných zárodečných listů je označujeme jako **Diblastica** (zde se jedná spíše o označení tělní organizace, na základě **obr. 8.2** vidíte, že by to byla skupina jasně parafyletická). Jejich tělo je tvořeno dvěma populacemi buněk, které si prozatím můžeme představit jako dva epitely – vnější **ektoderm** a trávicí dutinu vystylající **entoderm**. Mezi nimi se nachází nepříliš organizovaná pojivová tkáň, označovaná jako mezoglea. Trávicí soustava je, jak už jsme si popsali, tvořená slepou **láčkou**.

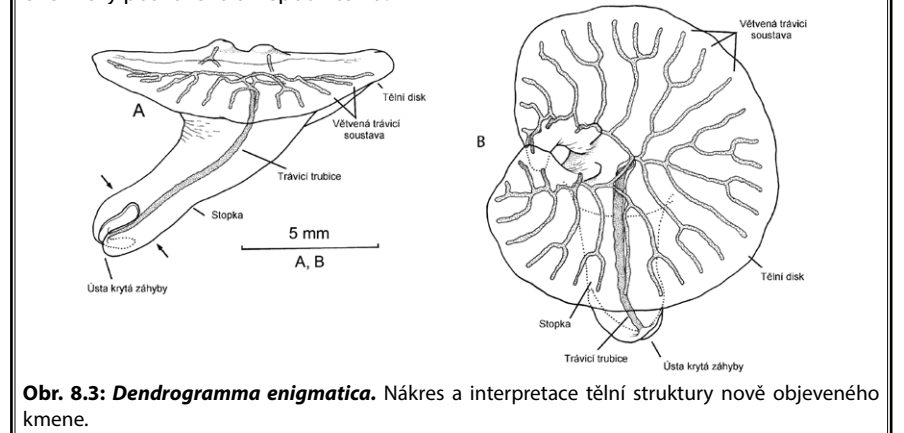
V rámci životního cyklu části žahavců lze odlišit dvě životní formy, vyskytující se v rámci jednoho druhu – přisedlého **polypa** a volně pohyblivou **medúzu**, která je co do tělní organizace v podstatě pohyblivým polypem otočeným „vzhůru nohama“. V typickém případě reprezentuje polypové stadium nepohlavní část životního cyklu, tvořící klony pomocí pučení, medúza naopak tvoří pohlavní buňky. Existují nicméně i pohlavně se množící polypi, stejně jako medúzy bez existence přisedlého stadia. Polyp obvykle vzniká pučením nebo přeměnou planktonní larvy, **planuly**, medúza pučením a následným odškracením z těla polypa – a to různým způsobem a na různých místech. Planula je v podstatě plovoucí obrvená gastrula (první stadium vývoje zárodka, kdy je vyvinut ektoderm a entoderm), což ale z pohledu základní tělní organizace nemá k dospělému žahavci daleko.

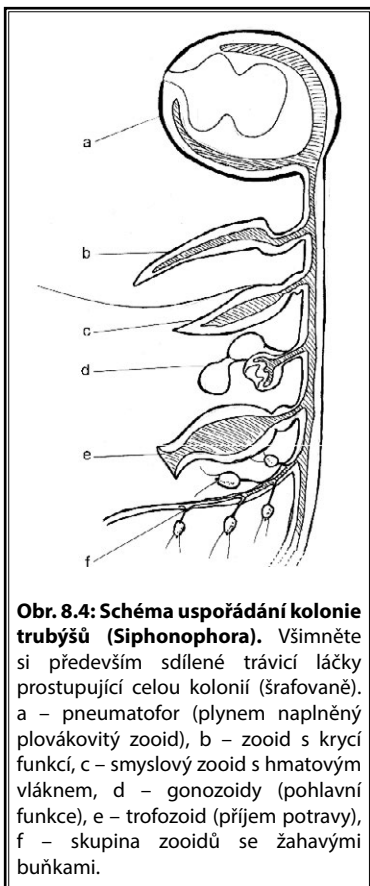


8.A Vločkovci a jiné podivnosti. Mezi živočichy existují i linie, které jako by se vymykaly obecným evolučním trendům a jejichž existence je i pro zkušené zoology poněkud překvapivá. Představíme si alespoň dvě z nich, vločkovce a čerstvě objevený rod *Dendrogramma*.

Vločkovci (Placozoa) jsou vědě známí už od konce 19. století, kdy byl doposud jediný druh objeven v mořském akváriu (!), detailnějšího zájmu se však dočkali teprve o sto let později. Jedná se o ploché živočichy (přesně to v překladu znamená i název skupiny), žijící po celém světě v litorálu moří, s tělem tvořeným horním a spodním obrveným epitelem, mezi nimiž se nachází ještě několik málo vrstev buněk. Pohybují se pomocí pohybu bičíků na spodní části těla, která je také zodpovědná za příjem potravy. Placozoa se stala objektem zájmu evolučních biologů především díky tomu, že je jejich tělesná organizace jednou z nejjednodušších v rámci Metazoa. Podle některých teorií podobně vypadaly první formy živočichů. Spodní povrch vločkovců by měl odpovídat entodermu a jeho vchlípením v další evoluci vznikla trávicí dutina. Trochu proti této koncepci mluví současné stále se zpřesňující molekulární studie fylogeneze živočichů (**obr. 8.2**), na základě kterých by měli být vločkovci spíše sekundárně zjednodušení. Přesto si tato enigmatická skupina zaslouží další pozornost.

Zatímco předchozí skupina je prozkoumaná téměř všemi myslitelnými metodami, totéž rozhodně nejde říci o rodu *Dendrogramma* (**obr. 8.3**). Tyto organizmy byly popsány ve dvou druzích teprve v roce 2014. Jedná se o vskutku zvláštní tvory houbovitého tvaru těla, objevené ve starých vzorcích hlubokomořské fauny Tasmanova moře. Jelikož živou dendrogrammu nikdo neviděl, lze si jejich fungování v místě výskytu jen domýšlet. Podobně záhadné je i jejich postavení v rámci živočichů. Alespoň rámcově podobné formy lze nalézt ve fosilním záznamu tzv. ediakarské fauny, existující ještě před vznikem současných kmenů živočichů v rámci kambrické exploze (viz **kap. 8.3**). Dendrogrammy by podle názoru některých vědců (včetně jejich objevitelů) mohly být pozůstatkem této jinak zmizelé kapitoly v evoluci skupiny Metazoa. Konzervativnější zoologové vidí v dendrogrammách specializované příbuzné některé ze současných skupin. A co na to jindy velmi užitečná molekulární genetika? Mlčí, jedině dosud známé exempláře byly totiž přes 20 let uchovávány ve formaldehydu, tudíž je veškerá v nich obsažená DNA již chemicky poškozená a nepoužitelná.





Obr. 8.4: Schéma uspořádání kolonie trubýšů (Siphonophora). Všimněte si především sdílené trávicí láčky prostupující celou kolonií (šrafované). a – pneumatofor (plynem naplněný plovákový zooid), b – zooid s krycí funkcí, c – smyslový zooid s hmatovým vláknem, d – gonozoidy (pohlavní funkce), e – trofozooid (příjem potravy), f – skupina zooidů se žahavými buňkami.

Z obecného hlediska je na žahavcích zajímavá hlavně míra flexibility jejich tělní organizace. Prakticky veškeré tkáně u nich mohou vznikat nanovo, což jim umožňuje nejen obdivuhodnou schopnost regenerace, možnost nepohlavního množení, ale i vznik alternativní tělní organizace. U některých z nich se setkáváme s **modulárním** uspořádáním organismu, u živočichů známým jen u několika dalších skupin, ale stojícím spolu s dalšími faktory za evolučním úspěchem jiné skupiny – rostlin (kap. 7.4).

Modulární uspořádání vzniká tak, že po vypuštění dceřiného jedince nedojde k jeho oddělení od mateřského polypa a zůstává s ním spojený. Ve chvíli, kdy je taková kolonie propojena společnou trávicí láčkou, nemusí se všichni polypi zabývat příjmem potravy a může docházet k úzké specializaci jedinců na různé role. Tedy jedinců... Podobně jako u rostlin je tu pojetí individuality dost problematické. Dají se v rámci kolonie považovat za jedince jednotliví polypi? Je jedincem celá kolonie, díky svému vzniku geneticky jednotná a i z ekologického hlediska fungující jako jediný organismus? Ačkoli jde o zdánlivě povrchní „pojmový“ problém, čistě intuitivně si určitě uvědomujete, že polyp je něco jiného než kolonie. Proto se

v případě kolonií obvykle pro jednotlivé jejich členy používá pojem **zooid**, označující něco na půl cesty mezi orgánem a jedincem.

Patrně nejdál dotáhli koloniální uspořádání volně žijící planktonní **trubýši (Siphonophora)**, u kterých se setkáváme se zooidy vyplněnými plynem a sloužícími jako plováky, pohlavními, omračujícími kořist, přijímajícími potravu a zprostředkujícími hmatové vjemy (obr. 8.4). Tato tzv. modularizace je celkem elegantní způsob vzniku tělního plánu velkého predátora (kolonie trubýšů měří na délku několik (až desítek) metrů a živí se lovem ryb a podobných velkých vodních živočichů), aniž by se organismus ve své evoluci musel potýkat s problémy souvisejícími se zvětšováním jedince jako takového, jako je nutnost opory rostoucího těla, potíže s transportem metabolitů k buňkám (objem živočicha se zvětšuje o 2/3 rychleji než jeho povrch). Navíc je zvětšení cestou modularizace řádově rychlejší procesem než postupné zvětšování těla jednoho jedince. Mimo žahavce se s podobnou

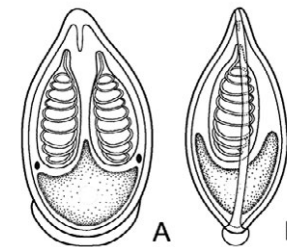
kolonialitou v rámci živočichů setkáváme u mechovek (Ectoprocta), jim podobných mořských mechovnatců (Entoprocta), a u části obratlovců sesterských pláštěnců (Tunicata), ani jedni z nich ovšem mezi Diblastica nepatří.

Triblastica

Zbylí živočichové náleží do velké monofyletické skupiny **Bilateria**, tedy dvoustranně symetričtí. Jejich zásadní apomorfii (evoluční novinkou) je přítomnost třetí populace buněk. Zatímco entoderm dává vzniknout trávicí soustavě a jejím derivátům a ektoderm je základem pro vznik povrchových struktur a nervové soustavy, přičemž oba si zachovávají v podstatě epitelovou strukturu, chceme-li nějak charakterizovat roli mezodermu, musíme konstatovat, že dělá ledacos. Tkáně mezodermového původu jsou obvykle pojivové (svaly, oporná tkáň), případně také epitelového charakteru (výstelka cévní obratlovců a

8.B Parazit – cesta tam a zase zpátky. Ačkoli je evoluce v obecném povědomí synonymem postupného zesložitování tělní stavby a „cestou pokroku“, existují situace, kdy je naopak výhodnější mít stavbu těla co nejjednodušší. V rámci živočichů se s tímto způsobem vzniku nových forem setkáváme překvapivě často, typicky u endoparazitů, kde je ve stálém prostředí hostitele výhodné investovat co nejvíce energie do množení, a to i na úkor redukce tělní stavby. Notoricky známou je redukce u koryšů rodu kořenohlavec (*Sacculina*), kteří v těle svého krabiho hostitele tvoří tenkostěnné „mycelium“, které prorůstá jeho tělem a na kterém se tvoří vak s vajíčky.

S ještě pozoruhodnější redukcí se setkáváme u skupiny **rybomerek (Myxozoa)**. Jedná se o organizmy dlouho řazené mezi prvoky, tvořící zdánlivě jednobuněčné spory, které napadají hostitele za pomoci dlouhého spirálně stočeného vlákna. V jeho těle pak tvoří mnohjadernou masu a produkují další spory. Jelikož některé druhy patří mezi patogeny komerčně chovaných ryb, byla tato skupina známá a zkoumaná dlouhou dobu, přesto se teprve nedávno definitivně potvrdila domněnka, že se ve skutečnosti jedná o extrémně redukované zástupce žahavců. Struktura spor připomíná jejich žahavé buňky a i přítomnost typicky živočišných homeotických genů napovídá, že byl jejich předek mnohobuněčným organizmem. S redukcí coby adaptací na určitý typ prostředí se setkáváme i leckde jinde, jmenujme například vložkovce (viz rámeček 8.A) nebo pláštěnce (Tunicata), kde se plovoucí larva mění na přisedlého dospělce bez jakékoli svalové tkáně a s redukovanou nervovou soustavou. Nutno říct, že se u některých skupin (hlístice) jedná o cestu velice úspěšnou.



Obr. 8.5: Myxozoa. Spora rybomorky. A,B – dva navzájem kolmé pohledy.

pásnic). Mezoderm může v embryogenezi vytvářet buď kompaktní masu buněk – **mezenchym**, nebo tvořit povrch sekundární tělní dutiny – **coelomu** (viz rámeček 8.C).

Současné studie většinou podporují rozdělení skupiny Bilateria na **prvoústé (Protostomia)** a **druhoústé (Deuterostomia)**, přičemž tyto živočichy rozděluje odlišný průběh embryogeneze. Triblastica se oproti předchozím totiž vyznačují průchozí, trubicovou trávicí soustavou, což si kromě jiného žádá vznik nikoli jednoho, ale dvou otvorů.

Prvoústa (blastoporus) jsou otvor, kterým se v raném embryu vchlipuje entoderm a který (zřejmě) odpovídá otvoru láčky žahavců. U prvoústých ústní a řitní otvor vzniká obvykle tak, že se prvoústa protahují směrem dozadu, přičemž následně dojde ke srůstu krajů uprostřed vzniklé štěrbině.

U druhoústých se ústní otvor tvoří na jiném místě, přičemž řitní otvor je blastoporem, nebo také vzniká *de novo*.

Ve skutečnosti je (opět) situace o něco složitější – pokud bychom se řídili touto definicí, mají funkčně druhoústý vývoj i někteří prvoústí, navíc ne u všech skupin živočichů je osud blastoporu jasný.

Linie druhoústých zahrnuje **strunatce (Chordata)**, kterým se věnuje **kap. 10**, mořské **polostrunatce (Hemichordata)** a **ostnokožce (Echinodermata)**. Co se poslední jmenované skupiny týče, těžko si lze představit organizmy méně podobné

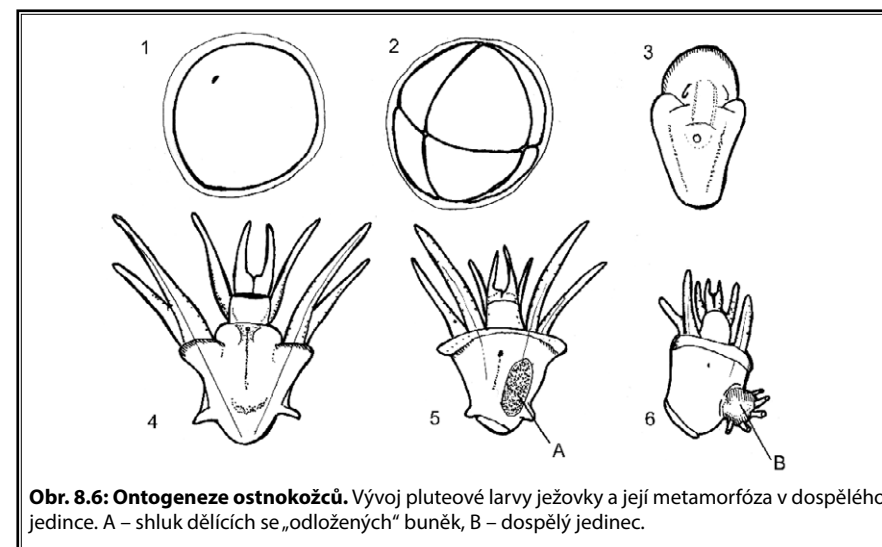
8.C Coelomologie a systematika. S coelomy jako pojmem jste se možná setkali v hodinách biologie (nebo vás to teprve čeká). Jejich typ, případně nepřítomnost byly totiž dlouhou (v dobách „předmolekulárních“) dobu, především v německém kulturním okruhu, základem systematiky (a bohužel – středoškolská biologie má, především v tomto oboru, velké zpoždění). Rozlišovaly se skupiny zvířat acoelomátních, tedy bez coelomové dutiny (rozuměj s rozptýlenými volnými buňkami mezenchymu), pseudocoelomátních (kde mezoderm tvoří jen vnější stranu sekundární dutiny, zatímco vnitřní je entodermální) a nakonec coelomátních (s pravým coelomem, tedy alespoň nějakou dobu přítomnou dutinou obklopenou mezodermem). Dnes již víme, že typy tělních dutin nejsou příliš dobrým nástrojem pro odhalení příbuznosti jednotlivých skupin, především proto, že každý typ může vznikat několika různými, často hodně odlišnými způsoby, navíc jsou velmi časté i jeho redukce. Mezoderm se někde zakládá dělením jedné jediné buňky, jindy vychlípěním entodermu, takže není vůbec jednoduché rozhodnout, jestli jsou ve výsledku podobně vypadající dutiny homologické a navíc zda zadané „druhy“ coelomů opravdu existují. Stav coelomu je poměrně dobrým znakem pro charakterizaci a popis dané skupiny, žádná „vývojová posloupnost“ ve stylu acoelomata → pseudocoelomata → coelomata však neexistuje. Coelom kupříkladu nemají ploštěnci, v současné době se nejvíce jako bazální, navíc blízké příbuzní například typicky coelomátním kroužkovicům.

ostatním živočichům. Stavbu těla dospělých ostnokožců je těžké s něčím srovnávat, díky jejich unikátnímu způsobu vývoje téměř všechny na nich pozorovatelné struktury vznikají úplně jinak než u ostatních skupin. Dospělý ostnokožec je živočich vskutku zvláštní, druhotně radiálně uspořádaný. Mezi výrazné apomorfie této skupiny patří ambulakrální soustava – soustava cév vyplněných mořskou vodou z vnějšího prostředí, sloužící jako opora a hydraulický „pohon“ panožek používaných jako hlavních orgánů pohybu. Něco podobného u žádné jiné skupiny živočichů nenacházíme.

Embryonální vývoj ostnokožců však probíhá obvyklým způsobem, dokonce na 100 % shodným s obrázky embryí ve vašich učebnicích – pro větší názornost se totiž raná embryogeneze, probíraná obvykle v kapitolách o člověku, ukazuje na kulatém zárodku ježovky, ačkoli většina stadií vypadá u obratlovců úplně jinak. Obvyklým způsobem probíhá do té doby, než vznikne planktonní larvicka, obvykle nazývaná **pluteus**, vypadající jako celkem běžný bilaterální živočich. **Uvnitř** této larvy se začne malá populace do té doby nediferencovaných „odložených“ buněk, uložená asymetricky v jejím těle, dělit, až nakonec právě z ní vznikne dospělec (**obr. 8.6**).

Vzhledem k podivnosti ostnokožců a obdobné podivnosti strunatců (viz dále) dané tím, že u obou skupin dochází k vývoji dospělého zvířete poněkud jinak, než je mezi živočichy obvyklé, nám pro představu o tom, jak vypadá typický druhoústý, nejlépe poslouží **polostrunatci (Hemichordata)** (**obr. 8.7**).

Jedná se o mořské, červovité živočichy, jejichž tělo je viditelně rozděleno na tři části. Pro filtraci potravy mají vyvinuto mnoho žaberních štěrbin po stranách hltanu (faryngotremie). Podobně jako ostnokožci mají planktonní larvy.



Obr. 8.6: Ontogeneze ostnokožců. Vývoj pluteové larvy ježovky a její metamorfóza v dospělého jedince. A – shluk dělicích se „odložených“ buněk, B – dospělý jedinec.

Druhá velká linie – **prvouští (Protostomia)** byla jako monofyletická potvrzena teprve nedávno a i o vzájemné příbuznosti jednotlivých skupin prvouštých se vedly vášnivé spory. Tradičně například docházelo k řazení kroužkoců do příbuzenstva členovců, tato skupina se nazývala Articulata a mělo se za to, že článkování kroužkoců je homologické článkování členovců. Podobně hlístice byly tradičně vnímány jako bazální („primitivní“) skupina prvouštých. Molekulární práce nicméně ukázaly něco jiného – kroužkovci jsou příbuzní spíše měkkýšům a ploštěncům (a spolu s dalšími menšími skupinami tvoří **Lophotrochozoa**), naopak členovci patří do blízkosti hlístic (**Ecdysozoa**). Všechny ostatní malé prvouště skupiny (zřejmě kromě mořských **ploutvenek** – Chaetognatha) by měly patřit do jedné z těchto linií. Tato koncepce byla následně podpořena i řadou morfologických znaků a dnes je široce přijímána. Segmentace těla vznikla několikrát nezávisle. S hlísticemi to je ve skutečnosti složitější, než se zdálo. Jejich „jednoduchá“ stavba těla je jejich evoluční novinkou. Najdeme u nich například z našeho pohledu podivný **determinovaný** vývoj – už od začátku má každá buňka v embryu naprogramovaný svůj osud – kolikrát se bude dělit a co z ní vznikne. Odebereme-li z embrya hlístice buňku, jejímž dělením vzniknou buňky tvořící později hltan, bude vzniklému živočichovi tato část



Obr. 8.7: Hemichordata. Jedna ze skupin polostrunatců – žaludovci (Enteropneusta) na nákresech J. W. Spengela (1893).

těla chybět (odebereme-li polovinu časného embrya u obratlovce, vznikne normální jedinec, protože buňky se mohou ve vývoji zastoupit – takovému vývoji říkáme **regulační**).

8.5 Milníky v evoluci živočichů

V následující kapitole si nastíníme některé důležité aspekty života živočichů a ukážeme si naši představu o tom, jak v evoluci vznikaly a měnily se. Zúročíte zde znalosti z předchozí kapitoly, takže pokud jste ji ještě nečetli, vrhněte se napřed na ni nebo alespoň text srovnávejte s kladogramem živočichů (**obr. 8.2**), což doporučujeme dělat i tak.

Homeotické geny

Mluvíme-li o tělní organizaci živočichů, byla by chyba nezmínit existenci homeotických genů. Jedná se o skupinu genů, jejichž proteinové produkty fungují jako regulátory exprese dalších genů a v podstatě tak „říkají“ buňkám v embryu, v jaké části těla leží a v co se mají diferencovat. Tyto molekuly patří mezi tzv. **morfogeny** a fungují na principu gradientu produktů. Příslušný gen je exprimovaný v určité části embrya a kam až se difúzí dostanou jeho produkty, tam účinkuje. Důležitá je navíc i koncentrace morfogenu v konkrétní části embrya. Jednou z hlavních rolí homeotických genů je určení tělních os vznikajícího živočicha. Zjednodušeně řečeno, v raném embryu existuje gradient produktů v předozadní a dorzoventrální (hřbetobřišní) ose těla. Další funkcí je určení tělní segmentace. Na něm se podílejí známé genové rodiny HOX a OTX, jejichž kombinací dochází k identifikaci jednotlivých článků těla. Na základě exprese shodných homeotických genů v částech těla rozdílných živočichů lze provést i dříve těžko myslitelné srovnání tvorů se zcela odlišnou tělní organizací a homologizovat navzájem jejich tělní části. Například díky přítomnosti hranice mezi vlivem genů OTX a HOX se zjistilo, že by si měly navzájem odpovídat kráčlivé končetiny pavoukoců a ústní ústrojí hmyzu.

Nervová soustava a smysly

To, co dělá živočicha živočichem, je míra rozvoje nervové soustavy. Ostatně i český název živočich odkazuje na schopnost čítí, smyslového vnímání, tedy činnosti nervové soustavy. Nervová soustava je systém buněk specializovaných na přenos informace napříč tělem. Mezi živočichy se setkáváme s několika základními typy – rozptýlenou (difúzní) u žahavců, trubcovitou u strunatců a zauzlinovou (gangliovou) u většiny ostatních, přičemž u houbovců a vložkovců žádné specializované nervové buňky nenacházíme. Bez jakékoli evoluční souvislosti by se opět jednalo jen o výčet pojmů.

Jak to tedy s nervovými soustavami (patrně) bylo? Podíváme-li se na kladogram (**obr. 8.2**) a uvědomíme si, které skupiny jakou nervovou soustavu mají, zjistíme nejednu pozoruhodnou věc.

Jako zcela bazální skupina živočichů v současné době vycházejí **žebernatky (Ctenophora)**, na první pohled připomínající medúzy žahavců, a to včetně obdobné nervové soustavy. Dalšími skupinami, které se odvíjejí hned po nich, jsou houbovci

(Porifera) a vložkovci (Placozoa), které žádné specializované nervové buňky nemají, žahavci a bilateria pochopitelně ano. Nabízí se tedy otázka, je-li složitá nervová soustava žebnatek a zbytku živočichů vůbec homologická. Můžeme předpokládat dvě situace, buďto došlo k minimálně dvojnásobné ztrátě složité nervové soustavy u houbovců a vložkovců, nebo vznikla paralelně dvakrát u žebnatek a u společného předka bilaterií a žahavců. I když je intuitivně pravděpodobnější několikanásobná ztráta, výsledky analýz naznačují, že by se mohlo spíše jednat o nezávislý rozvoj původní jednoduché nervové soustavy u žebnatek a předka skupiny Bilateria.

Nervové soustavy žebnatek a ostatních jsou si totiž až překvapivě podobné, a to i s ohledem na přítomnost enzymů pro syntézu neurotransmiterů, iontových kanálů a jiných molekul nutných pro funkční nervový přenos. Na druhou stranu jen málo které z nich nejsou alespoň v jedné kopii přítomny u houbovců a vložkovců – jak u jedněch, tak druhých navíc existuje schopnost změny polarizace membrány a přenos vzruchu v reakci na okolí, ovšem na běžných tělních, nikoli na specializovaných nervových buňkách, jaké najdeme u skupiny Bilateria, žahavců a žebnatek. To by mohlo naznačovat společný původ nervové soustavy a její redukci u houbovců. Vyloučit nicméně nelze ani variantu paralelního dvojnásobného vzniku u žebnatek a ostatních, a to sice z jednoduchého prekursoru zhruba na úrovni houbovců, přítomného u předka živočichů. Představíme-li si aktivně se pohybující dravé žebnatky, není divu, že u nich byl podobný selekční tlak na vznik složité nervové soustavy jako u obdobně žijících prvních zástupců skupiny Bilateria a možná i žahavců.

Na evoluci nervového systému je zajímavá i tendence k jeho **centralizaci**. Vždyť pohyblivé mnohobuněčné tělo se lépe řídí a koordinuje z jednoho místa než pomocí neuronů náhodně rozmístěných po těle. Dokonce i na difuzní (roztrošené) soustavě žahavců najdeme kruh více soustředěných nervových buněk umístěný okolo otvoru láčky.

U ostatních živočichů dochází mnohokrát paralelně k tzv. **cefalizaci**, tedy soustředění nervových center vpředu, do hlavy. U většiny se tak děje prostřednictvím **objícnového ganglia**, původně opět kruhu nervové tkáně okolo začátku trávicí soustavy, například u hmyzu rozlišeného na ganglia nad- a podjícnová. Zbytek nervové soustavy má u prvoústých charakter břišní nervové pásky tvořené dvěma provazci, někde propojenými příčnými spojkami, někde zcela splynulými. Představí si, jak vznikla u prvoústých břišní nervová soustava, nám může pomoci způsob vzniku trávicí trubice a přítomnost nervového kruhu okolo vstupu do láčky u žahavců. Prvoústa (a okolo nich i buňky budoucí nervové soustavy) se protahují dozadu a následně se k sobě přibližují okraje vzniklého otvoru uprostřed něj. Tak se k sobě dostanou i dvě postranní větve původního kruhu, spojí se nebo splynou – a máme tu nervovou soustavu umístěnou na břiše, i s objícnovým prstencem.

U dvou největších skupin druhoústých se setkáváme se zcela jinými typy uspořádání nervové soustavy (jak už bylo podotknuto výše, pokud má nějaká skupina něco utvářeno jinak, jsou to strunatci a ostnokožci). Ostnokožci a polostrunatci se vyznačují jednoduchou, prakticky roztroušenou nervovou soustavou tvořenou

kruhem okolo trávicí trubice a z něj radiálně do těla vycházejícími nervy. U obratlovců dochází k procesu neurulace – vchlipování ektodermu, z něhož vzniká nervová trubice, se kterou se u jiných skupin nesetkáme.

S nervovou soustavou jsou nedílně spjaty i **smyslové orgány**. Zde se z úsporných důvodů jen zběžně zmíníme o problematice z evolučního hlediska asi nejlépe prozkoumaných zrakových orgánů, jelikož na smysly a jejich evoluci bychom potřebovali minimálně celou další brožuru.

Oči jsou jako složitý orgán používány často kreacionisty coby důkaz, že evoluce neexistuje. Kreacionisté tvrdí, že oči musely být stvořeny účelově, nemohly vznikat postupným přirozeným výběrem, neboť žádné mezistupně při vzniku očí nemohou fungovat. Taková interpretace ale pramení z hrubé neznalosti jiných živočichů, než je člověk. Ve skutečnosti si fungování „nedokonalých“ očí představit dokážeme velice dobře a také se mezi živočichy setkáváme s celou plejádou různých typů zrakových orgánů od jednoduchých shluků fotoreceptorů přes komorové oči hlavonožců a obratlovců až po složené oči hmyzu (více viz *přípravný text BiO 2013 – Komunikace*). Jednotlivé typy očí jsou svým fungováním a morfologií velmi rozrůzněné, navíc mozaikovitý výskyt různých zrakových orgánů napříč fylogenezí živočichů nám naznačuje, že ke vzniku očí došlo několikrát nezávisle na sobě. Přesto však mají všechny něco společného – v první řadě samotné molekuly zprostředkující vnímání světla (rhodopsiny). Na druhou stranu se ale podobné molekuly vyskytují u většiny organizmů, bakteriemi počínaje, takže není divu, že je mají i všichni živočichové. Mnohem překvapivější bylo zjištění, že vznik všech typů očí je podmíněn aktivitou stejného homeotického genu – **Pax6**. Podotýkáme, že **stejného**, nikoli konvergentně podobného. Zdá se tedy, že zrakové orgány v evoluci vznikaly mnohokrát nezávisle, nicméně na základě stejné genetické predispozice. Takové situaci říkáme **paralelizmus**, neboli „*deep homology*“.

Trávení

Jelikož je dominantní strategií živočichů tvorba relativně velkého a složitého těla, musel se tomuto trendu přizpůsobit i způsob příjmu potravy. Zatímco většina protist, rostlin a hub se živí buďto **fagocytózou**, nebo **osmotrofně** (viz **kap. 8.2**), u živočichů je tento způsob výjimečný, setkáme se s ním například u houbovců. U nich jsou při (**intracelulárním**) trávení částičky potravy zachycovány **choanocyty** (límečkovými buňkami), které je fagocytují, a do zbytku těla vypouštějí už zpracované metabolity. Většina ostatních skupin vsadila na rychlejší způsob zpracování velkého množství hmoty a vyvinulo se u nich **extracelulární trávení**. Do prostoru trávicí soustavy jsou specializovanými buňkami vypouštěny enzymy, které zprostředkují rozklad potravy mimo buňky. Vstřebávají do těla jsou až základní složky, jako sacharidy, lipidy a proteiny. Některé organizmy dovedly tuto strategii ještě dál a tráví dokonce **mimotělně**, enzymy jsou aplikovány přímo do potravy. Příkladem takových živočichů jsou pavouci a hvězdice. Bez zajímavosti není ani to, že se i zde setkáváme se sekundárními návraty k původnímu stavu. Intracelulárně tráví svou potravu například klíšata (Ixodidae).

Rozmnožování

Pozoruhodná je také otázka rozmnožování živočichů a vzniku gamet. Živočichové patří mezi typické organizmy s **oogamíí**. Jejich pohlavní buňky jsou rozrůzněné a tvoří je nepohyblivé vajíčko a pohyblivá spermie, u většiny z nich opisthokontní, tak jak ji známe od obratlovců. Výjimkou jsou podivné anterokontní (s tažným bičkem) spermie vírníků (Rotifera), které ale nejspíš vznikly druhotně. Mezi živočichy se setkáme s **gonochoristy** i **hermafrodity**, přičemž obě strategie se vyskytují víceméně u všech skupin. V tomto ohledu je zajímavá otázka často formulované domněnky o hermafroditizmu jako adaptaci na parazitizmus. Pravdou je, že mezi parazity se dost často setkáváme s hermafrodity, na druhou stranu téměř všichni patří do skupiny ploštěnců (Platyhelminthes), skupiny, u které i volně žijící zástupci jsou hermafroditičtí. Pokud je tato vlastnost pro parazity výhodná, nejedná se v tomto případě o adaptaci na parazitizmus, nýbrž o **exaptaci** – vlastnost, která existovala už dříve a ukázala se výhodnou v nové situaci. Ve skutečnosti není tolik hermafroditických ploštěnců, protože jsou to paraziti, ale spíše je mezi ploštěnci tolik úspěšných parazitů, protože jsou to hermafroditi. Ironií je, že jedinou skupinou ploštěnců s odděleným pohlavím je čeleď Schistosomatidae (krevničky), která je celá parazitická.

Kromě pohlavního rozmnožování se setkáváme i s **partenogenezí**, způsobem rozmnožování, kdy se zárodky vyvíjejí bez otce z neoplozených vajíček. Kromě známého výskytu partenogeneze u některých zástupců členovců, jako jsou pakobylky, včely, perloočky nebo často v akváriích chovaný rak mramorovaný *Procambarus fallax*, se setkáváme i s celou linií organizmů, která je obligátně partenogenetická a samci u nich ani nebyli nalezeni. Jedná se o vírníky nadčeledi Bdelloidea, pijavenky, se kterými se běžně setkáváte i v našich vodách. Nepohlavním množením je i výše zmíněné pučení žahavců, mechovek a několika dalších skupin.

Co se týká gamet jako takových, u houbovců a žahavců dochází ke vzniku pohlavních orgánů a gamet prakticky kdykoli v těle dospělého živočicha jednoduše tak, že se tělní buňky diferencují na spermie a vajíčka. U houbovců se jedná dokonce o již předem diferencované buňky – spermie u nich mohou vznikat mimo jiné přeměnou choanocytů. Situace je tedy podobná jako u rostlin, kde obdobně vyrostou pohlavní orgány a některé buňky se diferencují v gamety.

U většiny zástupců skupiny Bilateria oproti tomu existuje fenomén **Weismannovy bariéry**, nazvaný po Augustu Weismannovi, který jeho existenci formuloval už roku 1886. **Germinální** (rozmnožovací) **linie** buněk, která dá následně vzniknout gametám, se od **somatické**, tedy tělní, odděluje už ve velmi rané embryogenezi a tyto dvě buněčné populace už se navzájem neovlivňují. Důsledkem tohoto procesu je, že jakékoli mutace, které se nedotknou přímo germinálních buněk (obvykle bezpečně uložených uvnitř těla), se nepřenesou na potomstvo.

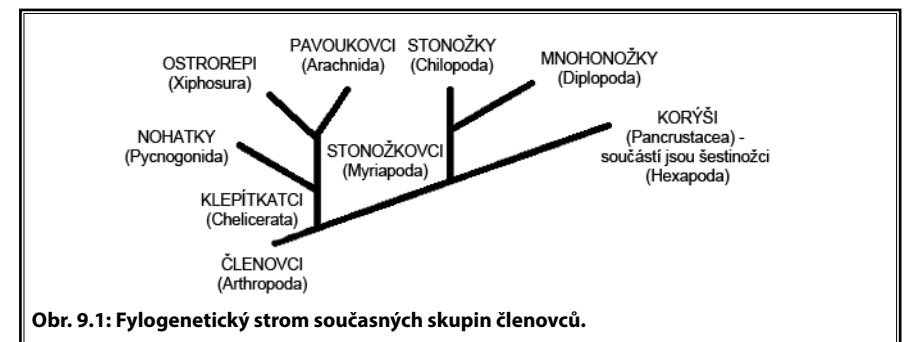
9. EVOLUCE ČLENOVCŮ

Členovci jsou co do počtu druhů jednoznačně nejúspěšnějším živočišným kmenem. Tři hlavní skupiny, na které se dnes členovci dělí, jsou klepítkatci (Chelicerata), stonožkovci (Myriapoda) a koryši (Pancrustacea). Zjednodušený kladogram členovců vidíte na **obr. 9.1**. Do skupiny **Pancrustacea** se řadí koryši v úzkém, tradičním pojetí a také šestinoží (Hexapoda), tedy hmyz a jeho nejbližší příbuzní. Koryši bez hmyzu jsou tak naprosto typickým **parafyletickým taxonem** (viz **rámeček 2.A**). V minulosti se předpokládalo, že šestinožci jsou sesterskou skupinou stonožkovců, a celý tento taxon se nazýval vzdušnicovci (Tracheata). To, že hmyz je jen jedna z větví koryšů, a nikoliv taxon příbuzný stonožkovcům, je jedním z překvapivých zjištění moderní fylogenetiky. Není bez zajímavosti, že poprvé s touto hypotézou přišli čeští zoologové Jan Zrzavý a Pavel Štys.

9.1 Členění těla členovců a tělní přívěsky

Členovci jsou obvykle protáhlého tvaru, a jak již název napovídá, jejich tělo je diferencováno na řadu tělních článků (segmentů). V minulosti se předpokládalo, že jsou tyto články homologické s články kroužkovců, avšak ukázalo se, že tomu tak v žádném případě není.

Segmentace obvykle vzniká již v embryonálním vývoji. Nejdříve se vytvoří gradienty koncentrace některých proteinů. Primárně tyto gradienty vznikají již díky poloze vajíčka v rámci těla matky, přičemž mateřské buňky sekretují tyto proteiny do určitých pólů vajíčka. V rámci embryonálního vývoje vznikají gradienty dalších proteinů. Tyto gradienty nesou informaci, která později umožňuje rozčlenění těla na články. U některých skupin (např. mnohonožek či klanonožců) ovšem dochází k jevu zvanému **anamorfóza**, tedy přirůstání článků během vývoje. Dva články se v rámci těla členovců nazývají jako nepravé. Jedná se o **akron**, článek na úplném začátku těla, a pak **telson** naopak na úplném konci. Tyto články jsou nekompletní a vznikají v rámci ontogeneze odlišně. Telson je například úplný konec ocasní ploutvičky raka či článek s jedovým bodcem štíra. V rámci těla členovců mohou články splývat do větších celků, tedy tělních oddílů, které nazýváme **tagmata**. U hmyzu rozlišujeme tři tělní oddíly – hlavu, hrud a zadeček. Naopak u pavoukovců obvykle



Obr. 9.1: Fylogenetický strom současných skupin členovců.

rozlišujeme **hlavohruď** (prosoma) a **zadeček** (opistosoma). U dalších skupin členovců se může tělo členit ještě jinak, například roztoči mají tělo kompaktní v jednom celku, zatímco nohatky disponují segmentací zcela obskurní. Právě dle členění těla na tagmata často můžeme na první pohled hlavní skupiny členovců odlišit.

U dávných předků členovců pravděpodobně každý článek, kromě akronu a telsonu, nesl **přívěsky**, tedy končetiny. Předpokládá se, že původně byly všechny končetiny v podstatě stejného tvaru (jak tomu je dnes například u kráčivých končetin stonožek). Dnes jsou u všech skupin členovců některé končetiny přeměněny nebo redukovány. Končetiny v průběhu evoluce mohly získávat různý tvar a funkci. Například u hmyzu se končetiny článků, jejichž splynutím vznikla hlava (hlava tedy není článek, nýbrž tagma složené z několika, v případě hmyzu šesti, článků), proměnily v hlavové přívěsky, tedy například tykadla nebo ústní ústrojí. Na zadečku naopak z končetin vznikly některé části pohlavních orgánů. Morfologická diverzita členovců spočívá z velké části v různých modifikacích končetin.

Členovci, jak napovídá latinský název Arthropoda, mají **končetiny článkované**. Jednotlivé články si lze snadno prohlédnout na téměř jakémkoliv kráčivé končetině členovce. Původní končetina členovce pravděpodobně vypadala dosti odlišně od dnešních kráčivých končetin hmyzu. Kromě hlavní větve, která se na nich dobře zachovala, měl nejspíše každý článek končetiny (nebo většina článků končetiny) ještě výběžek směrem nahoru (exit) a výběžek směrem dolů (endit). I řada dnešních skupin členovců disponuje **větvenými kráčivými končetinami**. Například u raků slouží druhá větev kráčivé nohy k dýchání, u hmyzu jsou zase větvené některé články ústního ústrojí. Zároveň se některé původní články končetiny zanořily do tělní stěny, a tudíž má dnešní kráčivá končetina hmyzu méně článků než končetina původní. Z končetin vznikla možná také **hmyzí křídla**, o tom ale více v dalším textu.

Jaký typ končetiny nebo výrůstku končetinového původu na daném článku vyrostl, je ovlivněno různou expresí specifických homeotických genů, tzv. **HOX genů**. Mutacemi v HOX genech obvykle vznikají živočichové s výrazně odlišným fenotypem. Například mutace v genu Antennapedia u hmyzu může způsobit, že místo tykadla vyrostl na hlavě kráčivá končetina. Mutace v genu Ultrabithorax (Ubx) u dvoukřídých zase způsobí, že se druhý pár křídel, který normálně slouží jako kyvadélka, vyvine jako normální blanité křídlo podobné prvnímu páru. Samozřejmě že řada mutací v HOX genech (či dalších genech, které regulují, v kterých článcích je který HOX gen aktivní) je neslučitelná se životem. Lze ale přepokládat, že právě mutace HOX genů stály z velké části za utvářením morfologické diverzity dnešních členovců.

Podívejme se teď na to, jak změněné mohou končetiny členovců být. Z tohoto hlediska stojí za povšimnutí především **hlava**, případně **hlavohruď**, kde se objevují nejzajímavější přeměny končetin. Klepítka mají na hlavohruď samozřejmě **čtyři páry kráčivých nohou**, krom toho ovšem v okolí ústního otvoru disponují i dvěma páry nohou, které jsou funkčně přeměněny na orgány k lapání a rozměšňování potravy. Prvním párem jsou **chelicery** (klepítka). Mohou mít různý počet článků –

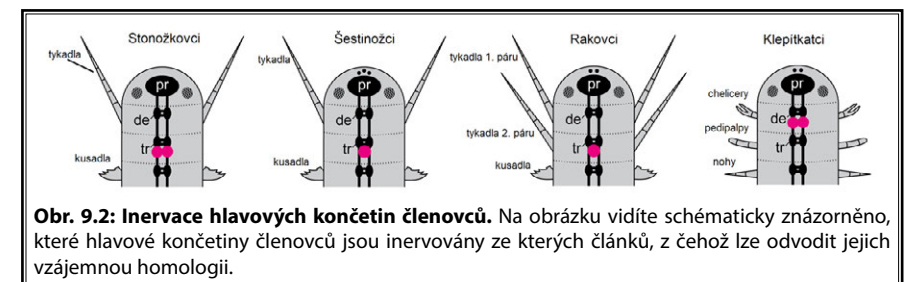
někdy tři, například u pavouků články chelicer srůstají a mají je tak jen dvoučlánkové. Někteří pavoukovci mají pak chelicery značně přeměněné, například **klíště** (*Ixodes ricinus*), které je má modifikovány pro svůj parazitický způsob obživy. Druhým párem přeměněných končetin klepítka jsou **pedipalpy** (makadla). Někdy plní funkci smyslovou (např. u pavouků či solifug), jindy obrannou a uchvacovací (např. u štírů nebo štírků). U samečků pavouků se navíc uplatňují při rozmnožování.

Složitější uspořádání noh mají koryši. U desetinožých koryšů (Decapoda) se vyvinuly dva páry smyslových končetin – **antény** (tykadla prvního páru) a **antenuly** (tykadla druhého páru). Kromě nich mají ještě řadu přeměněných končetin k příjmu potravy, konkrétně jeden pár **mandibul** (kusadel), dva páry **maxil** (čelistí) a tři páry **maxilipedů** (příústních nožek). Hmyz (Insecta) zase disponuje jedním párem **tykadel** (nazývají se antény, přestože jak se zanedlouho dozvíte, odpovídají antenulám ostatních koryšů) a pak komplikovaným ústním ústrojím, které může být různě přeměněno. Pleziomorfní (původní) je však ústrojí **kousací**. Tvoří jej **labrum** (svrchní pysk), **mandibuly** (kusadla), **maxily** (čelisti) s **čelistními makadly**, **labium** (spodní pysk) s **pyskovými makadly** a **hypofarynx**.

Odpusťte tu smršť morfologických pojmů – teď se totiž konečně můžeme dostat k tomu zajímavému. Jak zjistit, které končetiny jsou se kterými homologické? Odpověď lze zjistit podle toho, odkud jsou jednotlivé páry končetin inervovány. První tři články původního členovčího těla disponovaly vždy po jedné nervové zauzlině – **gangliu**. Ganglium prvního článku se nazývá **protocerebrum**, druhého **deutocerebrum** a třetího **tritocerebrum**. V těle recentních členovců sice články i ganglia splynula dohromady, lze je však stále vysledovat a zjistit, jaké inervují končetiny (**obr. 9.2**). Protocerebrum u většiny členovců žádné končetiny neinervuje a místo toho inervuje oči. Homologie alespoň prvních hlavových přívěsků jsou zakresleny na následujícím obrázku.

9.2 Důležité inovace v evoluci hmyzu

Hmyz je extrémně úspěšnou skupinou organismů, proto se u něj chvíli zdržíme. Podíváme se, které podstatné evoluční inovace mohly stát za jeho rozsáhlou radiací, a také si u některých z nich (konkrétně u eusociality a péče o potomstvo) posvítime na to, kterak se tyto jevy projevují u jiných skupin organismů.



Let: kterak hmyz ovládl vzduch

Naprosto zásadní evoluční inovací, která je pravděpodobně jednou z těch hlavních, které hmyzu umožnily jeho úspěch, je vznik **schopnosti létat**. Hmyz je vůbec první skupinou živočichů, která se naučila létat, a až do příchodu ptakoještěřů začátkem druhohor tuto niku žádní další živočichové pravděpodobně neobývali. Zcela zásadní význam mají pro hmyzí let samozřejmě jeho **křídla**. Ta se u veškerého známého okřídleného hmyzu nacházejí na hrudi, a to přesněji na **středohrudi** a **zadohrudi** (druhý a třetí článek hrudi). U žádné dnešní skupiny hmyzu nejsou přítomna křídla na předohrudi. Jak křídla vznikla, to není přesně známo – neexistuje totiž žádný fosilní hmyz, na kterém by bylo možné pozorovat nějaké „evoluční předchůdce“ křídel. Známe buď fosilní hmyz zcela bezkřídlý, nebo s již plně vyvinutými křídly.

Je však zřejmé, že se křídla hmyzu neobjevila zčistajasna, ihned schopná plně aktivního letu – struktury, ze kterých křídla vznikala, musely nositeli původně přinášet i jiné výhody a až následně se mohla ukázat jejich použitelnost pro let (znak, který v evoluci vznikl selektován na jinou úlohu, než kterou zastává nyní, nazýváme **exaptace**). K čemu tedy byla primitivní křídla hmyzu dobrá a ze kterých částí původního těla bezkřídlého hmyzu vlastně vznikla? V této věci se obvykle uznávají dvě základní teorie.

První (ta méně uznávaná) počítá se vznikem křídel z tzv. **paranotálních laloků**, tedy z vychlípenin svrchní části hrudních článků. Teorie se opírá o fakt, že některé rybenky (*Zygentoma*) dovedou využívat rozšířených paranotálních laloků ke kontrole a zmírnění pádu. Jedná se sice o jev zcela pasivní (rybenka samozřejmě nedovede laloky nijak pohybovat), je však možné, že tato výhoda stála za vývojem hmyzích křídel. Navíc se ve fosilním záznamu karbonského hmyzu objevují podivné formy křídlatého hmyzu (konkrétně se jedná především o vymřelý řád *Palaeodictyoptera*), u nichž se krom klasických křídel objevují na předohrudi tyto paranotální laloky značně široké a opatřené žilnatinou. Často se dokonce setkáme s tvrzením, že *Palaeodictyoptera* disponovala **třemi páry křídel**. Ve skutečnosti však struktury na předohrudi tohoto fosilního hmyzu nejsou skutečná, pravá křídla – nemají totiž nikdy žádné pohyblivé klouby, kterými by se napojovaly na hrud. Mohlo samozřejmě dojít k tomu, že by se klouby, umožňující aktivní let, vyvinuly jen u křídel na středo- a zadohrudi, zatímco u předohrudi by se tak nestalo. To však zůstává jen předmětem spekulací.

V současnosti nejuznávanější teorii formulovala slavná kanadská paleontoložka českého původu Jarmila Kukalová-Peck. Předpokládá, že křídla hmyzu vznikla z druhé větve kráčivé končetiny. Hypotetický útvar, ze kterého mělo křídlo vzniknout, se nazývá **exit**. Je možné, že taková křídla (v době, kdy se s nimi ještě nedalo létat) mohla sloužit hmyzu při pohybu po vodní hladině. Hmyz jimi mohl vířit (či s nimi pouze zachytit vítr) a doslova „klouzat“ po hladině, držen povrchovým napětím. Podobně to dnes dělají některé pošvatky (*Plecoptera*). Teorie vzniku křídel z končetin byla později podpořena i geneticky. Geny zodpovědné za vznik křídel jsou homologické s geny pro některé struktury u báze končetin jiných korýšů. U

současného primárně bezkřídlého hmyzu však nenacházíme žádné distinktní morfologické struktury, které bychom mohli označit za homologické křídly. Uvažuje se ale, že by podobný původ mohly mít některé výrůstky na jiných tělních článcích u křídlatého hmyzu – například paranota (laloky na předohrudi) či tracheální žábry *jepic* na zadečku.

Velikost hmyzího těla a její limitace

Když jste byli malí, možná jste se rodičů ptali, proč jsou všichni ti broučkové a berušky ve srovnání s pejsky, kravičkami a prasátky tak nesrovnatelně menší. Je otázkou, zda vám na to tehdy rodiče (případně dědečkové, babičky apod.) dali relevantní odpověď – pokusíme se tedy nyní nastínit jisté představy o tom, proč tato netriviální skutečnost platí.

Nahlédneme-li na vodní členovce, zjistíme, že jsou často **mnohem větší** než ti suchozemští. Už jen takový rak říční (*Astacus astacus*) svou velikostí mnohdy přesahuje i největší známé zástupce hmyzu, o velekrabech japonských (*Macrocheira kaempferi*) – největších známých současných členovcích – nemluvě. Zdá se tedy, že suchozemské členovce cosi limituje – jinak by přeci taková úspěšná skupina dávno obsadila i ekologické niky megafauny (těch „velkých zvířat“). Co by to ale mohlo být? Když chceme poznat odpověď, hodí se nahlédnout na dvě zdánlivě nesouvisející věci: paleontologické nálezy hmyzu a jeho fyziologii.

Ve fosilním záznamu členovců nacházíme diametrálně větší formy, než jaké lze potkat dnes. Bylo tomu tak zejména v období **karbonu** (vzpomeňme „praváčky“ např. rodu *Meganeura*). Proč to tehdy šlo a dnes ne? Přichází místo pro koutek fyziologie členovců, u kterých se (mnohokrát nezávisle na sobě, tedy jedná se o tzv. homoplazii) vyvinul svérázný dýchací orgán – **tracheje (vzdušnice)**. Jsou to úzké ektodermální trubičky vystlané kutikulou (tedy chitinizované – při ekdyzi se **musí svlékat**), končící zvláštními buňkami, které tvoří kapalinou vyplněné **tracheoly**. Genialita trachejí spočívá v tom, že fungují zcela automaticky, tedy bez jakékoli energetické účasti živočicha. Zatímco my musíme pro nádech složitě zapojovat svalstvo, tracheje potřebují jen otevřít vstup dovnitř (tzv. spirakulum) a už to běží. Neznamená to sice, že by si hmyz pohyby těla při dýchání nepomáhal (někdy jsou tyto dýchací pohyby i dosti významné), principiálně však tracheje působí i zcela bez pohybu. Pokud struktura, do které dosahují příslušné tracheoly, pracuje (tedy je zde spotřeba kyslíku), vzniklý osmotický gradient vyčerpá z tracheol tekutinu, načerpá do nich vzduch ze vzdušnic, kyslík se může rozpouštět a rozpuštěný volně pronikat dovnitř buněk. Pokud jsou tracheolizované buňky v klidu, osmotický gradient zaniká a do tracheol se vrací tekutina. Organizmy s trachejemi tedy obvykle nepotřebují mít ve své hemolymfě žádné buňky, které by přenášely kyslík (jako to dělají naše červené krvinky), protože tracheje zvládají dovést kyslík ke všem tkáním a přímo ho naservírovat konkrétním buňkám. Problém nastává ve chvíli, pokud je organizmus příliš velký. Tracheje se tak musejí s rostoucí velikostí těla **stále rozšiřovat**, přičemž pro správné zásobení tělních tkání kyslíkem musí jejich objem růst daleko rychleji než objem ostatních částí těla.

Hmyz tedy nemůže být větší, protože by tracheje dosáhly takového objemu, že by už v těle nebylo místo na ostatní orgány. Pokud by objem trachejí nerostl tou měrou, hmyz by zase neměl dostatek kyslíku – doslova by to „neudýchal“. Předpokládá se, že velcí zástupci brouků (třeba tesařík *Titanus giganteus*, největší brouk světa velký až 20 cm) se již pohybují na hranici toho, co je u velikosti hmyzího těla možné. Existuje sice hmyz delší (některé strašilky mají až 50 cm), takové formy jsou však obvykle výrazně úzké a protáhlé, čímž problém s šíří trachejí zaniká. Kde se ale vzaly ty obří formy v karbonu? Odpověď se nejspíše skrývá v **koncentraci kyslíku** v ovzduší. V karbonu dosahovala tato koncentrace podstatně vyšších hodnot, než je tomu dnes (tehdy to bylo i přes 30 %, zatímco dnes je to něco přes 20 %), což umožňovalo efektivnější fungování trachejí. Nebylo tedy třeba, aby pro velký hmyz byly tracheje tak široké, jak široké musejí být dnes. Hmyz tedy „udýchal“ daleko více – a mohl tedy dosahovat těch ohromujících rozměrů.

Pravděpodobně bude hmyz omezovat i **kutikula** – tedy to, že její tloušťka musí růst s velikostí zvířete více než lineárně, aby se jedinec nerozpadl. Pokud by byl velký, rovněž by se do něj nevešly vnitřní orgány. V moři to tolik nevádí, protože voda **nadnáší** (to se mimo jiné projevuje i na velikosti mořských obratlovců, kteří mohou být větší, než ti suchozemští). Karbonský gigantismus hmyzu to ale nevysvětluje.

Ontogeneze hmyzu

Jistě znáte dva základní typy proměny u hmyzu – **hemimetabolii**, tedy proměnu nedokonalou, a **holometabolii**, proměnu dokonalou. Krom toho se u bazálního hmyzu (chvostnatek a rybenek) a ostatních bezkřídlých šestinožců vyskytuje i tzv. **ametabolie**. Jedinec se při ní neustále svléká, až doroste do pohlavní dospělosti. I po jejím dosažení však stále pokračuje růst a svlékání, což se u křídlatého hmyzu neděje. Na tomto místě je vhodné uvést jeden důležitý pojem z ontogeneze hmyzu, totiž **instar**. Jako instar se označuje jedno larvální stadium, tedy stav, ve kterém je larva v době mezi dvěma svleky.

Jak probíhají proměny dokonalá a nedokonalá není asi třeba obšírně vysvětlovat. Zatímco v případě hemimetabolie je larva (v tomto případě obvykle nazývaná **nymfa**) často podobná dospělci, disponuje základy křídel a často žije stejně jako dospělce (případně je vodní), u holometabolie se setkáváme se zcela obskurní larvou,

9.A Paměť housenčina. Pokud se v kukle rozloží a zase složí nervová soustava larvy, zůstanou dospělci vzpomínky na larvální stadium? Byl proveden experiment, kdy byly housenky motýlů vystavovány elektrickým šokům v souvislosti s určitou vůní, až se této vůni naučily vyhýbat. Pokud byly takto vycvičeny housenky třetího instaru, do konce larválního stadia si zkušenost pamatovaly, ale u dospělých motýlů nepřetrvala. Při vycvičení larvy v posledním instaru však vzpomínka přetrvala do dospělosti. To naznačuje skutečnost, že poznatky a zkušenosti z prvních larválních instarů, které se mohou hodit pro život larvy, dospělci ztrácejí při přestavbě nervové soustavy, avšak zkušenosti získané ke konci larválního stadia mohou přestavbu přežít a zachovat se do dospělosti.

mnohdy nepodobnou dospělci, kterou od něj dělí klidové stadium **kukly**. Některé třásněnky (Thysanoptera) a mšicosavi (Sternorrhyncha) sice také disponují klidovými stadii (tzv. puparií), avšak tato nejsou homologická s kuklou a jedná se zjednodušeně řečeno jen o přeměněné nymfy.

Hmyz s proměnou dokonalou (odborně nazývaný **Holometabola**, nebo někdy též Endopterygota) tvoří monofyletickou skupinu, která se vyvinula jako jedna z větví hmyzu s proměnou nedokonalou (ten je tím pádem parafyletický). Holometabola jsou druhově nejbohatší skupina jak v rámci hmyzu (asi 85 % celkové diverzity hmyzu), tak v rámci všech organismů vůbec. Jak ale holometabolie, ona důležitá apomorfie celé skupiny, vlastně vznikla? Chceme-li na tuto otázku zodpovědět, podívejme se nejprve, čím jsou tak speciální larvy holometabolního hmyzu, a v čem je zvláštní stadium kukly. Larva mnohdy vůbec není podobná dospělci, přestože u řady skupin (např. dlouhošíjek) se od nich zdaleka neliší tolik jako třeba u dvoukřídlých. Pokud je larva dospělci alespoň trochu podobná, je velké množství útvarů na larvě homologické dospělci (včetně např. nohou či očí). Řada zástupců má ale naopak larvu zcela odlišnou, mnohdy beznohou, někteří dvoukřídlí (Diptera) dokonce disponují larvami s výraznou redukcí hlavy. Na takových larvách nacházíme také řadu základních struktur, které zcela odpovídají strukturám na těle dospělce (např. hlava či střevo stále homologické jsou), avšak mnoho útvarů z těla larvy se v útvary dospělce vyvíjí až při **bouřlivé přestavbě** celého těla uvnitř kukly. U většiny dvoukřídlých se dokonce vnitřek těla larvy po zakuklení doslova rozpustí a zůstanou malé útvary, známé jako **imaginální terčíky**. To jsou ty struktury v těle larvy, ze kterých pak vznikají orgány na těle dospělce. Částečně se také rozpouští a přestavuje **nervová soustava** larvy, a to nejen u dvoukřídlých, ale i u ostatních skupin. Jak tato zvláštní ontogenetická strategie vznikla a k čemu je vlastně dobrá?

Existují dvě hlavní uznávané teorie vzniku holometabolie. První předpokládá, že larva holometabolního hmyzu je **homologická s nymfou hmyzu hemimetabolního**. Kukla je podle této teorie pouze klidovým stadiem larvy, kde vzhledem k odlišnosti morfologie larev a dospělců dochází k oné radikální přestavbě. Druhá, poslední dobou více přijímaná, teorie předpokládá něco zcela jiného. Kukla je podle ní homologická se všemi larválními instary hmyzu s proměnou nedokonalou. Zde přichází na scénu zvláštní, jaksí „předlarvální“ instar ve vývoji některých bazálních skupin hmyzu – tzv. **pronymfa**. Ta se například u jepic líhne z vajíčka a teprve po určité době se změní v klasické první stadium nymfy. Podle této teorie vzniku holometabolie je larva hmyzu s proměnou dokonalou **homologická právě s pronymfou** – jedná se doslova o „volně žijící embryo“ hmyzu. Tuto teorii podporují také některé poznatky získané studiem hormonů.

V čem je ale holometabolie tak výhodná, že je hmyz s proměnou dokonalou výrazně úspěšnější než ten s proměnou nedokonalou? Vzhledem k současnému poznání se jako nejpravděpodobnější vysvětlení jeví skutečnost, že holometabolní larva může vzhledem ke své morfologické odlišnosti využívat **jiné niky než dospělce**. Může se živit zcela jinou potravou nebo žít v jiném biotopu. To u většiny

hemimetabolních skupin hmyzu (s výjimkou těch s vodními larvami) není možné, protože nymfa je dospělci příliš podobná. Výhodou holometabolní larvy by tak bylo snížení vnitrodruhové kompetice o zdroje mezi larvami a dospělci. Výhodné pro Holometabola může být i to, že dospělci nepodobná larva je hůře detekovatelná pro parazity a predátory, kteří jsou zvyklí na vzhled dospělého. Odlišný vzhled larev tedy může být výsledkem snahy uniknout z dosahu parazitů a predátorů, kteří ohrožují dospělého. Kukla je také vhodné stadium pro přečkání nepříznivých podmínek, například sucha nebo zimy. Řada zástupců dnešního hmyzu přezimuje ve stadiu kukly

Pokud ale uvažujeme nad důvody velké rozmanitosti skupiny Holometabola, musíme si uvědomit, že ne všechny její skupiny jsou druhově početné. **Většina diverzity hmyzu s proměnou dokonalou je soustředěna do konkrétních skupin v rámci čtyř řádů:** dvoukřídlí (Diptera), motýli (Lepidoptera), blanokřídlí (Hymenoptera) a hlavně brouci (Coleoptera). Je pravděpodobné, že za jejich úspěchem stojí mimo jiné holometabolie (největší hemimetabolní skupiny zdaleka tak úspěšné nejsou). Pokud ale pátráme po skutečných zdrojích jejich diverzity, je třeba se na tyto skupiny zaměřit konkrétně. Holometabolie sama je sice velkou výhodou a jedním z důvodů k úspěchu hmyzu, ovšem sama o sobě by pro tak velký úspěch nestačila.

9.3 Úspěšné řady hmyzu: které to jsou a co za jejich úspěchem stojí

V předchozím textu jsme si demonstrovali, proč hmyz uspěl a stal se tak diverzifikovanou skupinou organizmů a proč je většina diverzity hmyzu soustředěna do skupiny hmyzu s proměnou dokonalou. Podívejme se nyní na konkrétní velké skupiny hmyzu a zeptejme se, čím to je, že právě ony dosáhly takového rozmachu.

Zeptáme-li se, který hmyzí řád je největší, pravděpodobně vás jako první napadnou brouci. **Brouci** (Coleoptera) podle odhadů čítají na 400 000 popsáných druhů (v ČR je jich známo okolo 7 000). Kolik jich existuje celkově, to je již poněkud složitější otázka, odhady se různí od asi 850 000 až ke čtyřem milionům druhů. Jejich ohromující diverzita, která od jejich vzniku ve starším permu až na pár výjimek a oscilací prakticky jen rostla, se navíc ještě raketově zvýšila překotnou evolucí **býložravých (fytofágních) skupin** (zejména nosatců a mandelínek) od období křídly. Otázkou je, co stojí za takovým úspěchem skupiny. Oblíbenou ironickou odpověď, která ovšem ilustruje naši úroveň chápání procesů vedoucích k rozrůznění velkých skupin organizmů, vám nabídne většina entomologů: „Brouci jsou tak úspěšní, protože mají krovky – a největší skupinou jsou drabčáci, protože mají krovky zkrácené“. **Krovky**, tedy silně sklerotizovaný první pár křídel, jsou skutečně jednou z nejvýznamnějších apomorfií brouků. Slouží k ochraně zadečku i blanitého páru křídel – jejich vlastnictví je tedy značně výhodné. Navíc se u krovek projevuje zajímavý evoluční fenomén, se kterým se analogicky setkáváme i u dalších úspěšných skupin hmyzu se ztvrdlým prvním párem křídel (jako jsou třeba ploštice). Tím, že krovky více méně přestaly sloužit k letu, na ně zároveň přestala působit selekce tímto směrem. Mohly tak začít podléhat zcela jiným, inovativním směrům evoluce a nabývat nové funkce a tvary. Krovky se tak staly typickým příkladem **exaptace**. Přesto mají i podstatné nevýhody – při letu brouků kladou velký odpor a navíc jsou

značně těžké – proto jsou mnozí brouci poněkud těžkopádnými letci. Krovky také mohou být velmi nepohodlné a překážejí, pokud se chcete pohybovat ve stísněném prostředí se spoustou skulin, děr a štěrbin, protože jsou obvykle špatně ohebné. Blanitá křídla k tomu také nejsou úplně nevhodnější. Jak tedy problém vyřešit a nepřijít při tom o křídla? Zmínění drabčáci (Staphylinidae), vázaní právě na takovéto biotopy, problém elegantně vyřešili tak, že si krovky zkrátali a uvolnili si tak zadeček. Pohyblivý zadeček jim dovoluje daleko obratnější pohyb v hrabance, detritu či šterku, kde velmi často žijí. Zároveň jsou ale pod své krátké krovky stále schopni poskládat plně vyvinutá blanitá křídla. Tím se škrta další nevýhoda normálně vyvinutých krovek – odpor, který kladou při letu. Drabčáci tak patří k nejlepším letcům mezi brouky. Je možné, že tato příhodná kombinace znaků je jedním z hlavních faktorů, které drabčákům umožnily vytvořit tak rozsáhlou diverzitu. Na druhém místě v počtu druhů jsou mezi brouky skupiny fytofágní, tedy hlavně čeledi z příbuzenstva nosatců (Curculionidae) a mandelínek (Chrysomelidae) s tesaříky (Cerambycidae). Za jejich diverzitou nejspíše stojí **úzké vazby na rostliny** – řada druhů jsou monofágové (žerou jen jeden druh rostliny) či oligofágové (žerou jen několik příbuzných rostlinných druhů). Zde se také naplno projevuje výhoda krovek – měkké mšice jsou na rostlinách mnohem snadnější kořisti než obrnění brouci.

Dalším velkým hmyzím řádem jsou **blanokřídlí** (Hymenoptera). Ti jsou podle některých entomologů druhově ještě bohatší než brouci, přestože jich je dnes popsáno daleko méně druhů. Tvrzení se opírá o fakt, že v rámci blanokřídlých existuje rozsáhlá, avšak doposud relativně skrytá a málo známá diverzita mezi **parazitoidy** (ti se liší od parazitů tím, že svého hostitele zabíjejí). Parazitoidní skupiny (např. lumci, lumčáci nebo chalcidky) jsou už dle současných poznatků velmi bohaté a jednotlivé druhy jsou často úzce specializované na jeden druh nebo několik příbuzných druhů hostitelů. Každý druh hmyzu sice svého specifického parazitoida nejspíše nehostí, přesto je třeba brát tuto neprobádanou skupinu vážně coby zdroj budoucích objevů mnoha nových druhů. Co se týče úspěšné skupiny **žahadlových blanokřídlých**, zde je určitě jedním z faktorů, který vedl k jejímu úspěchu, právě existence účinného orgánu obrany proti predátorům, tedy kladélka přeměněného v **žihadlo**. Roli hraje samozřejmě i existence **eusociality** u mnoha skupin žahadlových. O té se více dočtete v následujícím textu.

Velkou skupinou jsou také **dvoukřídlí** (Diptera). Zde je nejspíše třeba hledat evoluční úspěch mimo jiné i v tom opravdu významném oddělení životního prostoru a potravy larev a dospělců (viz **kap. 9.2**). Diptera jsou také velmi obratní letci (v tom jim pomáhají **kyvadélka**, tedy druhý pár křídel přeměněný ve smyslový orgán). Nejvyšší diverzity pak mezi dvoukřídlými dosahují skupiny, které ve stadiu kukly disponují tzv. **pupáriem**, tedy na pohled hladkým a kompaktním pouzdem kolem kukly bez viditelných tělních přívěsků na povrchu. U této skupiny se často objevují extrémně **redukované larvy**, u nichž se prakticky ztrácí viditelnost vnějších morfologických struktur (na první pohled lze jen velmi obtížně poznat například hlavu). Do největší skupiny dvoukřídlých (Diptera s pupáriem) patří mnoho

velkých a nápadných druhů, mezi nimi například mouchy (Muscidae), kuklice (Tachinidae) nebo octomilky (Drosophilidae), známé modelovým druhem *Drosophila melanogaster*. Radiace různých skupin dvoukřídlých evidentně proběhla z odlišných důvodů. Řada druhů dvoukřídlých se specializovala na konzumaci **pylu** (např. pestřenky) nebo **nektaru z květů** (např. velmi úspěšní komáři). Pestřenky (Syrphidae) pak navíc spolu s několika dalšími čeleděmi dvoukřídlých profitují z **posematického mimikry**, kterými napodobují nebezpečné žahadlové blanokřídlé – včely, čmeláky či vosy. Rovněž mezi zástupci dvoukřídlého hmyzu se najde mnoho **cizopasníků** (tentokrát se obvykle jedná spíše o parazity než parazitoidy, přestože ti se v menší míře objevují také). Značného úspěchu dosáhly **krevsající** skupiny (muchničky, ovádi, někteří komáři atd.). Také mezi dvoukřídlými máme nemálo skupin **fytofágních**. Patří mezi ně třeba velmi bohatá čeleď bejlomerek (Cecidomyiidae).

Z těch opravdu velkých řádů hmyzu s proměnou dokonalou zůstávají už jen **motýli** (Lepidoptera). Jejich evoluční úspěch je úzce navázán na úspěch a rozmach **krytosemenných rostlin** v křídovém období. Ústní ústrojí motýlů je původně (pleziomorfně) kousací. Dodnes nejbazálnější motýli kusadla mají – zástupci čeledi Micropterigidae, drobní lesklí motýlci chrostíkovníci, které i u nás najdeme v květech pryskyřníků. Později se, právě ve vazbě na nektar produkující kvetoucí rostliny, vyvinul u motýlů **sosák**, který z nich udělal úspěšné potravní specialisty. Jejich další diverzifikaci pak spolu s radiací krytosemenných nestálo nic v cestě. Stejně jako další Holometabola navíc i motýli značně profitují z rozdílných strategií larev a dospělců. Zatímco larvy jsou obvykle fytofágní a **žerou rostliny** (chovají se tedy jako fytoparazitě), dospělci jsou naopak **mutualisty rostlin** a při sběru nektaru se účastní opylování. Zraní rostlin může u larev probíhat různými způsoby, některé rostliny přímo okusují, zatímco jiné žijí uvnitř rostlinných pletiv (např. **minují** v listech, tedy vykusují listový parenchym). Minování je typické hlavně pro bazální motýly. Většina skupin motýlů patří do parafyletické skupiny tzv. nočních motýlů – zde se úspěchu dočkaly například můry (Noctuidae) a píďalky (Geometridae). Vysoké diverzity samozřejmě dosáhli i motýli denní, například úspěšné babočky (Nymphalidae).

Mezi hemimetabolními řády dosahují největší diverzity zástupci skupiny **polokřídlých** (Hemiptera), tedy ploštice (Heteroptera), křísi (Auchenorrhyncha) a mšicosaví (Sternorrhyncha). Stejně jako brouci i ploštice vyvinuli mnoho evolučních strategií (některé jsou predátoři, některé fytofágní a najdeme zde dokonce i zástupce parazitické). Křísi a mšicosaví jsou obvykle fytofágní. Přesto však jejich diverzita není tak velká, jako je tomu v případě holometabolních skupin – teorie, proč tomu tak je, už jste poznali v předchozím textu.

9.4 Péče o potomstvo

Při produkci potomstva řeší organizmy dilema, zda je výhodnější vytvořit velké množství špatně vybavených potomků (takovou strategii označujeme jako **r-strategii**), nebo malé množství dobře vybavených potomků (takové strategii říkáme **K-strategie**). Jedním z neefektivnějších způsobů zvyšujících přežití potomků je

péče o potomstvo. Samozřejmě že tato péče je na úkor množství produkovaných potomků.

Péče o potomstvo vznikla nezávisle na sobě v mnoha živočišných liniích. Nejvíce se rozvinula v rámci členovců a obratlovců, což bude (patrně s aktivním způsobem života a rozvinutou nervovou a smyslovou soustavou) jedním z důvodů, proč máme subjektivně tendenci tyto skupiny vnímat jako pokročilé.

Pro vznik péče o potomstvo je podstatná **dlouhověkost dospělců** – rodiče musí po rozmnožení alespoň nějaký čas přežívat, aby se s potomky mohli vůbec sekat. Z podobného důvodu je důležitá i **nízká disperze** (rozptyl) **juvenilních** (nedospělých) **jedinců**. Z toho důvodu se nemůže vyskytovat péče o potomstvo například u živočichů s planktonními larvami, jelikož vajíčka či mladé larvy jsou vodou ihned uneseny od svých rodičů. Péči o potomstvo naopak podporuje výživa larev vzácnými zdroji potravy (např. exkrementy či mrtvými živočichy – v rámci brouků je hodně komplexní péče o potomstvo u hrobaříků a některých koprofágních vrubovovitých), protože je výhodné tyto zdroje hlídat před konkurenty, případně pro své potomky vhodně upravit.

Péče o potomstvo ovlivňuje další evoluci živočichů, kteří ji provozují. Protože se často potkávají rodiče a jejich potomci, projevuje se kupříkladu selekce na vzájemné **rozpoznávání** a **komunikaci**. Péče o potomstvo má v evoluci tendenci se stále zdokonalovat. Jakmile jednou vznikne, již dosti obtížně zaniká či redukuje svůj rozsah.

Pro potomky je péče výhodná, zároveň ale i velmi **nákladná**. Rodič pečující o potomky navíc kvůli péči snižuje svou možnost na další rozmnožení. Jestliže se věnuje svým potomkům, nemůže ve stejné chvíli plodit další.

Pečovat o potomstvo mohou jak oba rodičové, tak pouze matka, pouze otec, případně další příbuzní či nepříbuzní jedinci, a to společně s rodiči (a občas dokonce bez nich). Různé typy péče mohou mezi sebou přecházet, nebo i nově vznikat u skupin bez péče o potomstvo. V evoluci došlo mnohokrát k přesmyku mezi mateřskou, otcovskou a obourodíčovskou péčí.

Jestli pečuje matka, otec, nebo oba rodiče, výrazně souvisí s **pářicím systémem** daného druhu. Pohlaví, které investuje více do získání partnera, často méně investuje do následné péče. Biologická zdatnost samců roste obvykle s množstvím kopulací rychleji než biologická zdatnost samic. Důvodem je to, že výroba spermií je levnější než výroba vajíček, u živočichů s vnitřním oplozením navíc samice vyživuje embryo často i po oplození. Samec si ještě ke všemu nemůže být jist, že potomstvo, o které pečuje, je opravdu jeho, protože ho samice mohla podvádět. V důsledku toho je obecně rozšířenější samičí péče než samčí a zároveň platí, že u skupin s obourodíčovskou péčí je tím línějším rodičem obvykle samec.

Mateřská péče je pravděpodobně nejčastějším typem péče. Dominuje u většiny skupin hmyzu s péčí o potomstvo, tedy například u řady ploštic, křísů, švábů, brouků a žahadlových blanokřídlých. Samozřejmě i u těchto skupin platí, že velká část, často i většina druhů žádnou péči o potomstvo neprovozuje, ale ti s péčí mají téměř vždy péči mateřskou.

Otcovská péče je v rámci hmyzu velmi vzácná, vyskytuje se pouze u velkých vodních ploštíc mohutnatek (Belostomatidae), kde samec vozí vajíčka na svých polokrovkách. Dalším příkladem v rámci členovců jsou nohatky (Pycnogonida), u nichž samci nosí vajíčka na zvětšených nohách.

Obourodíčovská péče hmyzu se vyskytuje jen u velmi malého množství linií. Příkladem jsou švábi rodu *Cryptocercus*, kteří jsou sesterští termitům, hrobařiči (*Nicrophorus*), někteří kůrovci (Scolytinae) a všichni vrzounovití (Passalidae) (viz **obr. 9.3A**). V rámci blanokřídlého hmyzu se vyskytuje u některých kutilek, především pak amerických zástupců rodu *Trypoxylon* (**obr. 9.3B**).

Zásadním tlakem ke vzniku obourodíčovské péče u řady skupin mohla být výhoda z **hlídání partnerky**. K tomu dochází například v situaci, kdy je samců podstatně více než samic – samec stejně pravděpodobně nezíská více než jednu samici, je tedy lepší mít jednu než žádnou. Dalším důvodem může být řídké rozmístění jedinců – pokud by samec odešel od současné partnerky, bude dlouho bloudit, než najde další. Pokud se samci vyplatí hlídat si jednu partnerku a nikoliv se snažit náhodně spářit s více partnerkami, už pro něj péče o potomstvo není tak velká investice. Například samci u některých kůrovců blokují vchod do chodby, díky čemuž se do chodby (a tedy i k samici) nedostanou nejen další samci, ale ani predátoři či paraziti larev.

9.5 Eusocialita

Eusocialita v klasickém pojetí je definována jako společenství, kde více jedinců **společně pečují o potomstvo**, vyskytují se zde dospělci více generací (je tedy přítomen tzv. **překryv generací**) a hlavně zde dochází k tzv. **reprodukční dělbě práce**. Reprodukční dělba práce je jev, při kterém se někteří jedinci ve společenství výrazně množí, zatímco jiní se množí podstatně méně, případně vůbec. Ve společenství je přítomen jeden nebo několik málo reprodukčně dominantních jedinců, reprodukčně podřízených jedinců je naopak obvykle více a mohou jich být až miliony.



Obr. 9.3: Hmyz s obourodíčovskou péčí. **A** – Brouci z čeledi vrzounovití (Passalidae). Zástupci této čeledi jsou hojní všude v tropech v trouchnivém dřevě a u všech pečují samec i samice o potomstvo až do dospělosti. **B** – U některých druhů kutilek rodu *Trypoxylon* samec hlídá hnízdo před nepřáteli a pomáhá s jeho stavbou.

9.B Mass a progressive provisioners blanokřídlí. U žahadlových blanokřídlých se vyskytují dvě základní strategie péče o potomstvo. Častější strategií je strategie **mass provisioners** (což lze přeložit jako hromadní zásobovači). Samice v tomto případě vytvoří komůrku, nanosí do ní potravu, naklade vajíčko, uzavře komůrku a dále se o potomka nestará. Naopak **progressive provisioners** (což lze přeložit jako postupní zásobovači) vytvoří komůrku, nakladou do ní vajíčko a po vylíhnutí larvičky ji pravidelně zásobují potravou.

Mass provisioners (**obr. 9.4A**) sází na jistotu – když matka uhynie, nemusí to ovlivnit přežití potomků, neboť leží vedle zásob potravy nutných k jejich vykrmení. Naopak larvy *progressive provisioners* v případě smrti matky zemřou hladu. *Mass provisioners* ale na druhou stranu více plýtvají – donesli stejně potravy potomkovi, který zemřel ve stadiu vajíčka, jako tomu, který přežil až do dospělosti. Naopak *progressive provisioners* (**obr. 9.4B**) mohou kdykoli ukončit investici do mrtvého či neperspektivního potomka. Důležitým aspektem péče o potomstvo není však jen krmení, ale i obrana před nepřáteli. *A progressive provisioners* mohou efektivněji bránit predátorům či parazitům napadnout potomky, protože se s potomstvem pravidelně setkávají a obvykle je hlídají.

Zajímavou strategii mají včely kyjorožky (*Ceratina*). Ty sice provádějí *mass provisioning*, ale komůrky v hnízdě oddělují pouze jemnými přepážkami (**obr. 9.4C**). Matka je schopná skrz přepážky prolézat a odstraňovat z komůrek parazity, nečistoty a trus larev. Hlídá potomstvo až do dospělosti a poté, co potomstvo dospěje, ho přikrmuje nektarem. Kyjorožky tedy kombinují výhody obou strategií: potomci jsou brzy potravně nezávislí, a mají tedy určitou šanci přežít i po smrti matky, matka ale má i později šanci zvýšit jejich míru přežití díky efektivní obraně před nepřáteli a přikrmování dospělých potomků.



Obr. 9.4: Různé zásobovací a sociální strategie včel. **A** – Zednice *Hoplitis tridentata* je samotářská včela, patří mezi *mass provisioners*. **B** – Drvulka rodu *Braunsapis* patří mezi *progressive provisioners*. Jde o fakultativně eusociální druh, který může vytvářet hnízda s několika samicemi. **C** – Kyjorožky (*Ceratina*) jsou *mass provisioners* se schopností kontrolovat své potomky i po zásobování. Některé druhy jsou fakultativně eusociální (**D**).

Tradičně se mezi eusociální organizmy řadí všichni **mravenci**, všichni **termíti (všekazi)**, některé **včely** a některé **vosy**. V rámci těchto linií se vyvinula největší společenství a někteří jejich zástupci představují dominantní organizmy v ekosystémech. Podrobnějším zkoumáním se však ukázalo, že definici eusociality splňuje i řada dalších organizmů. V rámci členovců jde například o australské hálkotvorné trásněnky (rody *Oncothrips* a *Kladothrips*), kutilky rodu *Microstigmus*, podkorní brouky rodů *Xyleborinus* a *Austroplatypus*, krevety rodu *Synalpheus* obývající houbovce a pavouky rodu *Anelosinus*. Zároveň řadu vědců napadlo, že definici eusociality splňuje i strategie řady obratlovců označovaná jako **cooperative breeding**. Jde například o rypoše, řadu ledňáčků, ale například i vlky či některé primáty, včetně člověka.

V rámci evoluce eusociality je vhodné rozlišit dvě fáze. První fází je samotný vznik eusociality. Další fází je vznik obrovských a ekologicky dominantních společenství u některých linií eusociálního hmyzu.

Ke vzniku eusociality došlo z hlediska evoluce života relativně nedávno. Nejstarší eusociální skupinou jsou nejspíše termíti, u nichž eusocialita vznikla asi před 150 miliony let. O něco později vznikla eusocialita u mravenců. U vos a různých linií včel lze vznik eusociality předpokládat v období křídy, zhruba před 80 miliony let. U malých eusociálních skupin hmyzu lze vznik této strategie datovat do třetihor. Pozdější je i vznik velkých společenství eusociálního hmyzu. Došlo k němu asi koncem křídy či začátkem třetihor.

Eusociální hmyz díky vytváření velkých společenství a efektivní spolupráci mezi jejich členy zaujímá zásadní roli v rámci ekosystémů. Jeho význam je obrovský především v tropických oblastech, kde tvoří asi třetinu celkové biomasy živočichů. Velká společenství často vytvářejí obrovská hnízda, která jsou po stavbách vytvořených člověkem možná nejmonumentálnějšími a nejkompexnějšími živočišnými stavbami vůbec. Termíti jsou jedni z nejdůležitějších rozkladačů a v některých oblastech jsou i důležitými herbivory. Eusociální vosy patří k nejvýznamnějším predátorům v ekosystémech. Včely, včetně eusociálních, jsou klíčovými opylovači v mnoha ekosystémech.

Mravenci v tropech velmi rychle spotřebují v podstatě jakýkoliv dostupný zdroj živin (mrtvého či polomrtvého živočicha, odhozenou svačinu). Mravenci jsou rovněž i významnými zemědělci – jako pasáči hlídají svůj dobytek, což jsou obvykle mšice, červci či křísi, a za to olizují sladké exkrementy z jejich zadečků. V jihoamerických pralesích sklídí nejvíce listů (asi až 5 % veškerého vyrostlého listů) mravenci rodu *Atta*, kteří jej zpracovávají díky svému mutualizmu s houbami.

Rozmnožující se jednotkou u eusociálních druhů není tak úplně jedinec, ale spíše společenství. Počet společenství na jednotku plochy je pak u velkých společenství malý, tudíž se z populačně biologického hlediska jejich chování podobá spíše projevům podstatně větších živočichů, tedy obratlovců.

Je nutné si ale uvědomit, že velká eusociální společenství nevznikla v evoluci najednou a naráz, ale z malých eusociálních společenství postupným zvyšováním

jejich komplexity. A selekční tlaky, které působily při vzniku eusociality, mohly být často dosti odlišné od těch, které ovlivnily její další evoluci.

Díky výrazné roli eusociálů v ekosystémech lze předpokládat, že by bez nich svět vypadal dosti jinak. Během posledních 80 milionů let, kdy výrazně působí eusociální organizmy, tedy pravděpodobně došlo k výrazným změnám fungování ekosystémů. Předpokládá se například, že na rozdíl od předchozích geologických období dnes již nemůže vznikat uhlí, případně vzniká velmi omezeně. Důvodem je fakt, že termíti stihnou většinu dřevní biomasy zkonzumovat. Podobně lze vysvětlit skutečnost, že pro řadu živočichů, například dřevních brouků, jsou v tropických oblastech druhově nejbohatší polohy nikoliv v nížinách, ale naopak ty okolo 1000 m nad mořem. U eusociálních skupin totiž diverzita i abundance – rozmanitost a početnost – druhů s nadmořskou výškou téměř lineárně klesá. Ve vyšších polohách je tedy o něco nižší kompetiční a predační tlak eusociálů.

Vznik eusociality je jednou z nejdiskutovanějších otázek v rámci evoluční biologie. Důvodem je paradox, že se v evoluci udržují a velmi dobře prospívají systémy, ve kterých se **velká část jedinců nemnoží**. Ve většině případů bude hlavním vysvětlením **příbuzenský výběr** (viz **kap. 2.2**). U blanokřídlého hmyzu bývá často jako zásadní faktor podporující vznik eusociality považováno haplodiploidní určení pohlaví (samice jsou diploidní, samci vznikají z neoplozených vajíček, jsou tedy haploidní). Dnešní výzkumy ale ukazují, že vliv haplodiploidie pravděpodobně nebude příliš podstatný.

Vznik a udržení eusociality však mohou podporovat i další faktory než jenom příbuznost. Pro reprodukčně podřízené jedince může být například výhodné odložit reprodukci v případě, že šance na vlastní rozmnožení je malá. Nezbytným předpokladem pro vznik eusociality je **péče o potomstvo**. Vznik eusociality pravděpodobně podporují podobné selekční tlaky jako vznik péče o potomstvo, zvláště pokud jsou dostatečně silné. Zásadním předpokladem pro vznik eusociality je výrazná **dlohověkost dospělců**, kteří se musí dožít dospělosti vlastního potomstva, a rovněž tendence dospělých potomků setrvat v rodičovském společenství.

Eusocialita vznikla u řady skupin nezávisle na sobě (v rámci hmyzu minimálně desetkrát, možná i vícekrát). Bylo formulováno několik možných teorií, jakým způsobem mohla eusocialita vzniknout. Vzhledem k tomu, že vznikla vícekrát, je možné a dosti pravděpodobné, že u různých skupin vznikla za různých okolností. Přestože se níže zmíněné cesty vylučují, pokud jde o jednu linii, tak u různých linií mohou být pravdivé různé cesty. Za hlavní tři možné způsoby vzniku eusociality jsou považovány subsociální cesta, semisociální cesta a parazitická cesta.

V rámci **subsociální cesty** dospělí potomci neměli tendenci opouštět rodičovské hnízdo. Začali odkládat vlastní reprodukci, dokud pro ni nebudou vhodné podmínky. A začali pomáhat rodiči nebo rodičům s výchovou dalšího potomstva, tedy svých sourozenců. Je dosti pravděpodobné, že subsociální cestou vznikla eusocialita u termítů, australských trásněnek a podkorních brouků.

Při **semisociální cestě** začalo společně hnízdit několik dospělců. Nejdříve rozlišovali, které potomstvo je jejich vlastní, a starali se jen o ně, postupně ale s tímto rozlišováním přestali a starali se všichni o všechno potomstvo. Později začala jedna samice dominovat reprodukci, zatímco ostatní pouze pečovali. Nakonec vzniklo vícegnerační společenství, kde dominující samice byla matkou těch podřízených.

Parazitická cesta je dosti podobná cestě subsociální. Také při ní potomci neopouštěli původní společenství a začali se tam množit. Později ale jedna samice, která byla matkou ostatních samic, začala zabíjet cizí potomstvo a nahrazovat ho svým vlastním. Ostatní samice k tomu byly tolerantní, protože jim jsou jejich potomci i sourozenci stejně příbuzní. Parazitická cesta je dosti pravděpodobným způsobem vzniku eusociality u blanokřídých skupin.

Řada živočichů, kteří jsou schopni vytvářet eusociální společenství, je eusociální pouze **fakultativně (obr. 9.4)**. V rámci jednoho druhu v tomto případě nedospějí všechna společenství do eusociálního stadia – některá zůstanou soliterní. Často platí, že se eusocialita vyplatí například za vysoké kompetice o teritoria či hnízdní prostředí, zatímco za jiných podmínek nikoliv. Také se mohou lišit populace jednoho druhu v různých částech areálu – u řady druhů včel čeledi Halictidae vznikají v teplejších oblastech eusociálních společenství, zatímco v chladnějších žijí včely pouze soliterně. Lze předpokládat, že ve všech případech, kdy eusocialita vznikla, začala jako eusocialita fakultativní. U některých linií vznikla eusocialita **obligátní**, projevující se neschopností produkovat jedince zakládající nová společenství mimo eusociální společenství. Jiné skupiny naopak eusocialitu ztratily. K **zániku eusociality** pravděpodobně došlo mnohokrát v rámci včel ploskočelek (Halictidae), konkrétně podčeledi Halictinae. Podobná situace nastala u včel z podčeledi Xylocopinae, konkrétně u drvodělek (*Xylocopa*) a kyjorožek (*Ceratina*).

Přestože je vznik eusociality z evolučního pohledu velmi zajímavým jevem, jelikož dochází ke vzniku výrazně altruistického (nesobeckého) chování, z hlediska dopadu na ekosystémy je mnohem významnější vznik **velkých eusociálních společenství**. Teprve ti eusociální živočichové, kteří vytvářejí velká a komplexní společenství, patří mezi ekologicky dominantní organizmy. Vznik velkých společenství je podmíněn vznikem **obligátní eusociality**. Často je spojen s dalšími dvěma znaky: skupinovým zakládáním společenství a vznikem morfologických rozdílů mezi královskou a dělnickou kastou. Oba tyto znaky se často vyskytují u druhů vytvářejících velká společenství, ale nejsou nezbytně nutné.

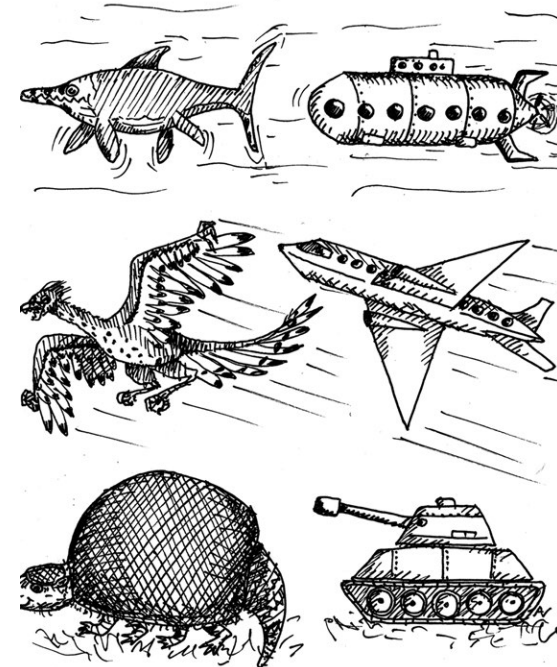
Morfologická diferenciace mezi **královskou a dělnickou kastou** je ve velkých společenstvích velmi výhodná, neboť umožňuje lepší specializaci obou kast na jejich úkoly. U eusociálních blanokřídých mají královny oproti dělnicím obvykle celkově větší tělo. Dělnice se obvykle nemůže pářit, ale zato může u naprosté většiny druhů klást neoplozená vajíčka, z nichž se vylíhnou samci. Úplně sterilní dělnice blanokřídých jsou velmi vzácné a vyskytují se například u mravenců stříhačů (rod *Atta*), nebo některých tropických bezžihadlových včel skupiny Meliponini. Morfologická

diferenciace kast se vyskytuje u většiny druhů eusociálních blanokřídých, vytvářejících společenství o více než sto jedincích.

U řady mravenců se vyskytuje nejen diferencovaná královská a dělnická kasta, ale rovněž výrazná morfologická rozmanitost dělnické kasty. Větší jedinci, kteří mají často neproporčně velkou hlavu a kusadla, se někdy označují jako vojáci. Morfologicky rozdílné dělnice se lépe specializují na různé úkoly.

U **termitů** se vyskytují kromě královské dvě nerozmnožující se kasty: **dělníci a vojáci**. Na rozdíl od mravenců, kde je mezi dělníky a vojáky spíše kvantitativní rozdíl, jde u termitů o dvě výrazně distinktní (odlišné) skupiny. Dělníci se specializují na sběr potravy, jsou málo sklerotizovaní (mají tenkou kutikulu, a tedy měkké tělo) a disponují pouze redukovanými kusadly. Naopak vojáci mají výrazně sklerotizovanou hlavu a obvykle i velká a ostrá kusadla.

Vytvoření eusociálního společenství je nezbytnou podmínkou úspěšného rozmnožení obligátně eusociálního hmyzu. Společenství může zakládat jeden jedinec či jeden pár jedinců, ovšem i podstatně větší množství jedinců. Příkladem je rojení včely medonosné (*Apis mellifera*) či založení hnízda větším množstvím samic u vosíků (*Polistes*). Hlavní výhodou **skupinového zakládání** společenství je jeho vyšší šance na přežití v prvotní fázi – více jedinců ho ubrání mnohem lépe než jeden jedinec, navíc již od začátku mohou být různí jedinci specializovaní na různé úkoly.



10. EVOLUCE OBRATLOVCŮ

V této kapitole spolu projdeme vývojem obratlovců, od prvních devonských zástupců až po savce, a podíváme se na nejdůležitější novinky, které se u nich objevily. Nebudeme zabíhat do anatomických detailů, spíše se zaměříme na to, jak vůbec mohly jednotlivé obratlovčí „vynálezy“ vzniknout. Stručně se podíváme na to, co to vlastně znamená být obratlovcem, popíšeme si mechanismus vzniku čelistí a zubů a změny, které se odehrály při přechodu na souš. Potom si něco povíme o rozmnožování – o amniotickém vejci a živorodosti. Nakonec se budeme věnovat dvěma vrcholovým skupinám, to jest savcům a ptákům.

10.1 Co je obratlovec

Pokud by se vás někdo zeptal, jaký je nejtypičtější znak obratlovců (Vertebrata), první by vás jistě napadla přítomnost obratlů – koneckonců jim dala i jméno. Ale zrovna obratle nejsou zdaleka znakem, který by spojoval všechny obratlovce, ani ty dnešní ne. Vyvíjely se postupně, u primitivnějších skupin se jedná spíše o jednotlivé kostěné destičky okolo struny hřbetní (*chorda dorsalis*), teprve postupně splývající do větších útvarů. Daleko spíše by se za takový znak dala považovat samotná přítomnost **kostní tkáně**. Ta vzniká buď z chrupavky (kosti těla a vnitřní části lebky), nebo z vaziva (krycí kosti lebky a část lopatkového pletence), vzácněji se objevují i kosti ze svaloviny či šlach zvané sezamské kůstky (např. česka – *patella*).

Předkové obratlovců byli aktivně plavající strunatci. Proto pro ně bylo výhodné, aby se smysly, nervové řízení těla (mozek) a orgány k příjmu potravy koncentrovaly v přední části těla. Takto vzniká základ **hlavy**. Nicméně u obratlovců předků zasahovala chorda až do předního konce těla, zatímco u obratlovců sahá jen po křížení zrakových nervů (*chiasma opticum*) a vše, co je před ním, je nově vzniklá struktura.

Hlava obratlovců nese **párové smyslové orgány**. Ty se zakládají jako tři páry za sebou ležících pouzder – čichové, zrakové a sluchové – z tzv. epidermálních plakod, což jsou za sebou uspořádané zesílené části ektodermu v hlavové části.

Nejdůležitějším „vynálezem“ obratlovců je však **neurální lišta**. Ta vzniká v embryonálním vývoji na okraji vyvíjející se nervové trubice (tedy v hřbetní části těla, viz **obr. 10.1**). Její buňky se postupně oddělují, vytvářejí samostatnou vrstvu těsně pod ektodermem a odtud migrují po přesně určených trasách do celého těla. Buňky neurální lišty dávají vznik velkému množství struktur v těle – jen namátkou si uveďme některé kosti a nervy hlavy, ganglia některých míšních nervů, odontoblasty (buňky tvořící zubovinu – dentin), melanocyty (pigmentové buňky), Schwannovy buňky v mozku, jsou součástí srdce, brzlíku nebo dřene nadledvin (viz **obr. 10.2**).

10.2 Vznik čelistí a zubů

Primitivní obratlovci ještě neměli vyvinuté čelisti, a proto se mohli živit pouze drobnými částicemi, které nebylo nutné nijak v ústech zpracovávat. Aby mohli přejít na jiné typy potravy, musela vzniknout dvě vzájemně související vylepšení – čelisti a zuby.

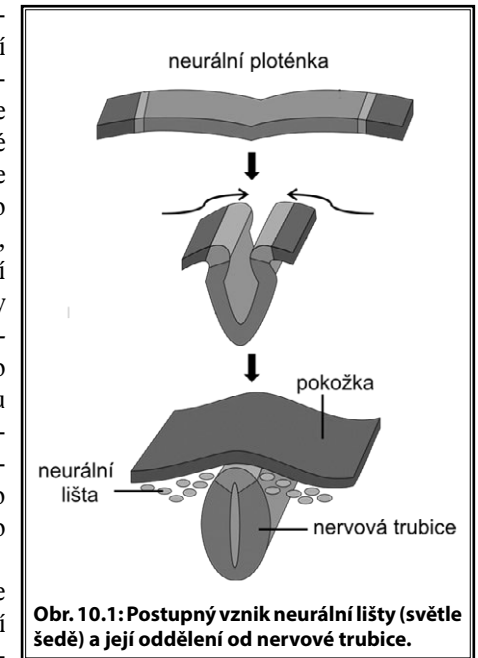
Čelisti se vyvinuly z žaberních oblouků – kostí vyztužujících žaberní štěrbinu. Původním stavem u nejstarších obratlovců byla existence devíti párů žaberních oblouků. Které části daly přesně vznik čemu, je stále předmětem debaty a pro náš účel to není nijak důležité. Obvykle se uvádí, že první oblouk zanikl úplně, horní části druhého a třetího oblouku daly vznik horní čelisti (kosti zvané *pala-toquadratum*) a spodní část třetího oblouku se přeměnila na Meckelovu chrupavku, tvořící základ spodní čelisti. Ostatních šest párů nadále sloužilo k dýchání a o jejich osudu si něco povíme v **kap. 10.3**, pojednávající o přechodu na souš.

Zuby se nepojí jen k čelistem, ale u mnoha živočichů pokrývají i další kosti ústní dutiny. Podíváme-li se například do tlamy štiky obecné (*Esox lucius*), vidíme, že zuby je pokrytá prakticky každá volná plocha. Teprve postupně se omezily jen na horní a spodní čelist tak, jak to známe i u nás lidí.

Zajímavá je otázka, jak a z čeho zuby evolučně vznikly, a jako mnoho dalších otázek v této kapitole, ani tato nemá jasnou odpověď. Podíváme se teď stručně na tři teorie:

Nejstarší z nich jste pravděpodobně již slyšeli – jedná se o teorii zvanou anglicky *outside-in*, tedy zvenku-dovnitř. Vychází z toho, že plakoidní šupiny žraloků a zuby jsou si velmi podobné svou strukturou – jsou tvořeny kostí pokrytou dentinem, na povrchu je vrstva skloviny a uvnitř dutina s cévami a nervy. Zdálo by se, že z toho vyplývá jednoduchý závěr, že se zuby přesunuly z kůže dovnitř ústní dutiny zároveň se vznikem čelistí, nebo po něm, a namísto ochrany povrchu těla pomáhaly se zpracováním potravy. Dlouho byly plakoidní šupiny a zuby považovány přímo za učebnicový příklad homologie, a taky se s ním v učebnicích velmi často potkáme. Ovšem, jak vás asi již napadlo, situace není zdaleka tak jednoduchá.

Zuby se totiž vyskytují také v hlтанu mnoha druhů ryb, a to i těch fosilních zástupců, kteří ještě neměli čelisti. Navíc se tyto hlтанové zoubky zakládají vývojově z entodermu a nikoli z ektodermu jako plakoidní šupiny. Proto byla vytvořena nová teorie zvaná *inside-out* (zevnitř-ven), která praví, že právě tyto zoubky byly předchůdci „pravých“ zubů. Podporou pro tuto teorii byl dlouhou dobu názor, že zuby se zakládají také z entodermu. Ovšem poslední dobou se ukazuje (a zčásti i díky



Obr. 10.1: Postupný vznik neurální lišty (světle šedě) a její oddělení od nervové trubice.

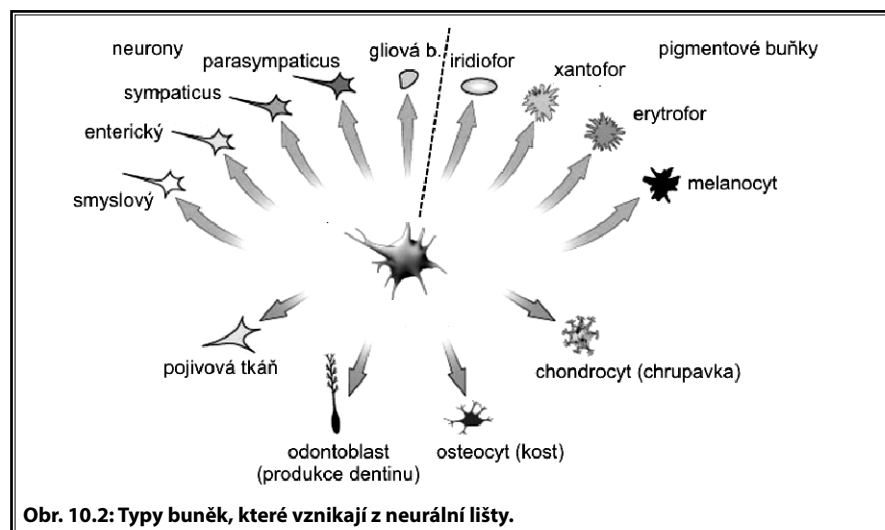
českým vědcům), že původ zubů je smíšený. Samozřejmě je možné, že obě teorie mají pravdu a přední zuby se vytvořily z plakoidních šupin, zatímco zadní z hltanových zoubků.

Je zde ještě další možnost zvaná *modified outside-in* (pозměněná zvenku-dovnitř). Odontody (základy plakoidních šupin) mohly totiž migrovat dovnitř nejen ústní dutinou, ale i žaberními otvory. K tvorbě zubů by pak docházelo v místě, kde se setkává ektoderm a entoderm v těsné blízkosti. Hltanové zoubky se tedy mohly tvořit také z odontod, stejně tak jako zuby. Podporou této teorie je fakt, že hltanové zoubky se vyskytují jen u druhů, které mají žaberní štěrby. S jejich zánikem u primitivních obojživelníků dochází okamžitě i k vymizení těchto zoubků. Dalším zajímavým nepřímým důkazem je také zjištění, že fosilní lalokoploutvá ryba *Eusthenopteron*, která se považuje za předka suchozemských obratlovců, měla zoubky i uvnitř spiracula. Spiraculum je pozůstatkem žaberní štěrby mezi třetím a čtvrtým žaberním obloukem (třetí oblouk mizí, neboť dává vznik čelistem). Pravděpodobně zde zoubky neměly žádnou funkci, pouze vznikaly na jedné z možných tras migrace odontod.

Ať již vznikly zuby jakkoli, v dutině ústní se různým způsobem vázaly na kosti čelistí (i jiné) a umožnily jak vznik aktivních predátorů lovících velkou kořist, tak různé potravní specializace, do té doby nemožné.

10.3 Přechod na souš

Dalším úskalím, které museli obratlovci na své vývojové cestě překonat, bylo opuštění vodního prostředí. Proč přesně k tomu došlo, nevíme, snad začala voda sezónně vysychat a ryby se potřebovaly přesouvat mezi jednotlivými nádržemi, podobně jako například jihoasijský sumec keříčkovec žabí (*Clarias batrachus*). Nebo se vydaly na souš za zdrojem potravy, neboť v té době již žilo velké množství



Obr. 10.2: Typy buněk, které vznikají z neurální lišty.

suchozemského hmyzu. Podobně jako lezci mohly zůstávat v přílivové zóně (některé skutečně žily v brakických vodách) a lovit potravu v nádržkách, které zde zůstaly při odlivu. Mohly také prchat do bezpečí před velkými predátory, kteří se v mělkých vodách neuměli pohybovat, nebo se mohly slunit.

Přechod z vodního do suchozemského prostředí si vyžádal kompletní přestavbu těla a změnu fyziologie. Pochopitelně že se celá tato proměna neodehrála najednou. Právě naopak, primitivní formy na rozhraní mezi obojživelníkem a rybou jsou jakousi mozaikou znaků obou skupin.

Předky všech suchozemských čtyřnožců (Tetrapoda) byly ryby ze skupiny Rhipidistia. Za pravděpodobného předka obojživelníků je považován *Panderichthys rhombolepis* z pozdního devonu (před 380 miliony let). Tato metrová ryba byla nalezena v Pobaltí, a přestože měla párové ploutve, její celkový vzhled již silně připomínal první obojživelníky. Nepárové ploutve kromě ocasní u ní již vymizely, pažní kost byla stejná jako u obojživelníků, tvar hlavy (poloha očí, nos) se jim také blížil. Na druhou stranu sluchový aparát nebo lebka byly ještě typicky rybí.

Některé znaky obojživelníků nevznikly primárně jako adaptace na suchozemský způsob života, pouze byly vhodně využity již existující struktury (tzv. exaptace). Typickým příkladem je **plynový měchýř**, který původně sloužil k nadnášení rybího těla. Byl však dobře prokrvený, a proto začal být využíván také pro přidatné dýchání polykáním vzduchu. A odtud je již jen krůček ke vzniku plic.

Podobným příkladem, také souvisejícím s dýcháním, jsou vnitřní nozdry (**choany**). Původním stavem u ryb je totiž existence dvou párů nozder, které slouží jako chemoreceptory. Jak ryba plave, voda vtéká dovnitř prvním párem, omývá čichový epitel a vytéká druhými nozdrami ven. Toto uspořádání je však použitelné pouze v případě, že se ryba stále pohybuje. Zastaví-li se, voda přestane proudit. Proto se u lalokoploutvých ze skupiny Rhipidistia a dvojdyšných (Dipnoi), což jsou predátoři, kteří na svou kořist nehybně číhají, vyvinuly vnitřní nozdry. Druhý pár se přesunul do úst a průtok vody je zajištěn snížením dutiny ústní při zavřených žábřích a tlamě. To umožňuje mít stálý přísun informací bez nutnosti neustálého pohybu. U suchozemských živočichů pak choany slouží k dýchání.

Produktem exaptací jsou pravděpodobně i končetiny. Původní názor předpokládal, že k přeměně ploutví v končetinu došlo až v důsledku „snahy vylézt na souš“, tedy u živočichů, kteří již byli obojživelníci. Nicméně podrobný průzkum všech tří primitivních obojživelníků, u nichž se zachovaly končetiny s prsty (*Ichthyostega*, *Acanthostega* a *Tulerpeton*), naznačuje jiné závěry.

Acanthostega byla totiž zvířetem trvale vodním. Toho si byli paleontologové vědomi již dávno, a proto ji považovali za obojživelníka, který druhotně začal žít opět ve vodě. Nicméně nálezy z roku 2002 ukazují, že měla ještě zachované žábry. Z toho plyne, že ani její předkové vodu nikdy neopustili a končetiny s prsty se tedy vyvinuly dříve než pohyb po souši.

Ani *Ichthyostega* nebyla klasickým „mlokem“, jak si ji představoval na svých ilustracích Zdeněk Burian. I ona zřejmě žila trvale ve vodě, i když byla schopná i

pohybu po souši (**obr. 10.3**). Její končetiny mají sedm prstů, z nichž čtyři byly orientovány dozadu a spojeny měkkou tkání, zatímco tři zbývající byly drobné, srostlé a otočené dopředu. Takové končetiny jistě nebyly určeny k chůzi, spíše to byla jakási „pádla”. Páteř pak ukazuje, že laterální pohyb (ze strany na stranu) byl velmi omezený a že se zřejmě pohybovala dorzoventrálně (shora dolů). Zdá se tedy, že pohyb *ichthyostegy* byl spíše podobný lachtanovi než mloku.

K čemu tedy byly končetiny s prsty, pokud ne k chůzi? Možností je mnoho a vybrat mezi nimi jednu univerzálně správnou asi nelze, tím spíš, že každý druh mohl využívat končetiny po svém. Mohly sloužit jako opora při čekání na kořist nebo při výpadu za ní, a také při zvedání hlavy nad hladinu při nádechu. Již jsme se zmínili, že primitivní obojživelníci také mohli občas navštěvovat souš při shánění potravy. Je také možné, že se živočich občas přesouval do mělkých vod z jiných důvodů než za potravou – mohl se slunit nebo klást vejce do relativního bezpečí. Nejkurióznější teorie praví, že se primitivní obojživelníci přesouvali mezi vysychajícími nádržemi, a že tedy přechod na souš je přímým důsledkem snahy udržet se ve vodě. Zdá se skutečně, že tito obojživelníci žili v prostředí, které periodicky vysychalo.

Tomu, že se funkce lišila, napovídá i různý počet prstů u rozdílných druhů (mezi šesti a osmi). Teprve později, když již končetina sloužila k opravdové chůzi, se jejich počet ustálil na pěti. Nevíme, proč právě pět, snad se jednalo o kompromis mezi nutností mít kompaktní a pevně uspořádané zápěstí a kotník a zároveň rozložit váhu na co největší plochu. Je však také možné, že zasáhla pouhá náhoda.

Ať již končetina původně sloužila jakémukoli účelu, s přechodem na souš se stala nezbytnou k pohybu a opoře těla. S tím samozřejmě souvisí také další změny ve stavbě kostry.

Pletenec lopatkový byl původně připojen k lebce (podívejte se někdy na Vánoce na kosti kapra a zjistíte, že se prsní ploutev kloubí zevnitř na zadní kosti lebky). Postupně se však od ní oddělil a spojil se s páteří. Oddělením hlavy a končetiny vzniká struktura, kterou u ryb nenajdeme, a to je **krk**. Díky němu můžeme otočit hlavu a rozhlédnout se po okolí, což ryby nedovedou.

Pletenec pánevní u ryb naopak není ukotven k páteři, ale leží volně ve svalech. Takové upevnění by pro pohyb na souši bylo zcela nedostatečné, a tak vzniká **pánev**



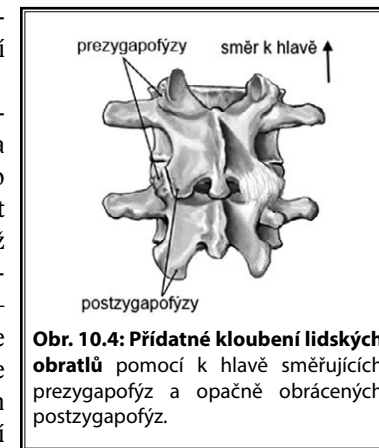
Obr. 10.3: Rekonstrukce *ichthyostegy* podle současných představ. Povšimněte si, že zadní nohy slouží jako pádla, nikoli k chůzi.

(*pelvis*) – spojení kyčelní, stýdké a sedací kosti, které srůstá s páteří a kloubí se se zadní končetinou.

Jak přední, tak zadní končetiny byly původně orientovány dozadu, což je pro chůzi zcela nevhodné. Proto došlo k **otočení kloubů** do strany, a živočich se tedy může pohybovat bočním (laterálním) vlněním těla, přičemž střídavě posunuje dopředu levé a pravé končetiny. S tím souvisí také přestavba páteře – rybí obratle se k sobě kloubí velice jednoduše svými centry, což jim však poskytuje pouze omezenou pohyblivost. U suchozemských čtyřnožců vzniká přídavné kloubení pomocí tzv. pre- a postzygapofýz (**obr. 10.4**), které umožňuje výrazně lepší ohebnost. Také žebra se stávají mohutnějšími a navzájem se propojují, aby poskytla dostatečnou ochranu plicím a srdci jak při pohybu, tak před smáčknutím tlakem vzduchu.

Další změny se týkají dýchání. Když bylo žaberní nahrazeno plicním, stal se celý žaberní aparát nadbytečným a došlo k jeho redukci. Přesto však nezmizel úplně – i u nás se setkáme s jeho pozůstatky. Z horní části prvního žaberního oblouku za čelistmi se totiž vytvořila sluchová kůstka **trámínek** (*columella*, *stapes* u savců), zatímco jeho spodní část a celý další oblouk vytvořily **jazyčku** (*os hyoideum*). Jazyčka, jak již její název napovídá, je kůstka podpírající **jazyk**. Pohyblivý osvalený jazyk je také vynálezem suchozemských obratlovců. Ve vodě se transport potravy v ústech děje pomocí nasávání vody, ale na souši bylo nutné vytvořit speciální orgán, který by potravu posouval do trávicí trubice. Také žaberní štěrbina mezi třetím a čtvrtým obloukem se zachovává. Již jsme se o ní zmínili, nazývá se **spiraculum** a u většiny paryb (*Chondrichthyes*) a některých dalších ryb (jeseter, bichir) je viditelné jako malý otvor za okem, který ústí do ústní dutiny. Pomáhá při dýchání, neboť si jím zvíře může nabírat do žaber okysličenou vodu shora, i když leží částečně zahrabáno ve dně. Spiraculum najdeme i u nás – nazývá se **Eustachova trubice** a spojuje ústní dutinu se středním uchem. Každý z vás, komu někdy zalehlo v uších při jízdě z kopce, musel polknutím či zatlačením vzduchu vyrovnat tlak ve spiraculu.

S dýcháním souvisí i změny v **krevním oběhu**. Ryby mají jednoduché srdce, které má jen jednu síň a jednu komoru. To jim bohatě stačí, neboť srdce pumpuje pouze odkysličenou krev do žaber, kde se okyslíčí a přímo putuje do celého těla. S plicním dýcháním však došlo k oddělení plicního a tělního oběhu – odkysličená krev jde za srdce do plic, odtud zpět do srdce a pak teprve do těla. Žádoucí samozřejmě je, aby se krev s kyslíkem a bez kyslíku v srdci co nejméně míchala. Prvním krokem k tomu je rozdělení síní na pravou (pracuje výhradně s odkysličenou krví) a levou (pracuje s krví okysličenou), jak je tomu u obojživelníků. Krev se samozřejmě stále míchá



Obr. 10.4: Přídavné kloubení lidských obratlů pomocí k hlavě směřujících prezygapofýz a opačně obrácených postzygapofýz.

při průchodu komorou, ale vzhledem k tomu, že obojživelníci využívají z velké části kožní dýchání, je pro ně i toto částečné oddělení dostačující. Dalším vylepšením je pak rozdělení komor, ať už neúplné (plazi), nebo úplné (ptáci, savci).

Také hospodaření s **acidobazickou rovnováhou** těla doznalo značné změny. U ryb odchází z těla přebytečný CO_2 pomocí žaber. Moderní obojživelníci se ho zbavují přes kůži a rovnováhu pomáhají udržovat ledviny, které rozkládají vodu a sekretují H^+ ionty. To je mimochodem jeden z hlavních důvodů, proč obojživelníci potřebují stálý zdroj sladké vody. Jak vylučovali CO_2 primitivní obojživelníci, nevíme, ale alespoň v břišní části těla měli stále zachované šupiny, přes které průchod plynů není možný.

10.4 Amniotické vejce a úplné oddělení od vody

I obojživelníci, kteří úspěšně kolonizovali souš, však zůstávali (a zůstávají dodnes) stále vázáni na vodu při jednom z klíčových procesů – při rozmnožování. Jejich **anamniotické** vejce (tedy bez amnionu – viz dále) musí být neustále ve vlhkém prostředí, jinak velmi rychle vysychá a zárodek hyne. Proto naprostá většina z nich klade vajíčka přímo do vody a i ti, kteří jsou zdánlivou výjimkou, musí nějakým způsobem udržovat svá vajíčka ve vlhku. Například sameček ropušky starostlivé (*Alytes obstetricans*) si namotává řetízek vajíček kolem zadních nohou a nosí je všude s sebou. Aby nevysychala, musí s nimi pravidelně chodit k vodě a namáčet je. Pralesnička strašná (*Phyllobates terribilis*) – podobně fungují i ostatní pralesničky – nejprve naklade vajíčka pod mokré listy. Když se vylihnu pulci, odnese je na zádech do malých vodních nádržek, které se udržují mezi listy bromélií (*Bromelia*). Nutnost nalézt vždy při rozmnožování vhodnou vodní plochu může být pro obojživelníka dosti limitující. Řešením tohoto problému je vznik **amniotického** vejce, které charakterizuje všechny ostatní současné suchozemské skupiny obratlovců (Amniota) – plazy, ptáky i savce (vzpomeňme si na ježuru či ptakopyska).

Amniotická vejce (viz **obr. 10.5**) obsahují tři zárodečné obaly **amnion** (chrání samotný zárodek), **serózu** neboli **chorion** (obaluje celý zárodek včetně žloutkového váčku) a **allantois** (zprostředkovává výměnu plynů a vylučování). Vaječné obaly (skořápka, papírové blány, bílek) udržují okolo zárodku vodní prostředí, a tak mohou amniotičtí obratlovci klást vejce na libovolná místa, třeba i uprostřed pouště. Jediné místo, kam amnioti klást nemohou, je paradoxně voda. Amniotické vejce je uzpůsobeno na výměnu plynů ze vzduchu a po ponoření do vody by se zárodek utopil.

Na povrchu amniotických vajíček se vždy setkáme se skořápkami, které je chrání a pomáhají v nich udržovat stále prostředí. Kožnaté skořápky vajíček většiny plazů a také ptakořitných savců jsou z tohoto pohledu méně výhodné, neboť mnohem snadněji propouští vlhkost. Pokud by tedy byla tato vajíčka ponechána v suchém prostředí, velice brzy by vyschla. Ovšem kožnatá skořápka je zase odolnější proti rozbití či popraskání. Někteří plazi (např. gekoni, Gekkota) a všichni ptáci snášejí vajíčka s vápenatou skořápkou, která daleko lépe izoluje. Ptačí vejce navíc obsahuje vrstvu bílku, jenž poskytuje dodatečnou výživu zárodku a také má dezinfekční

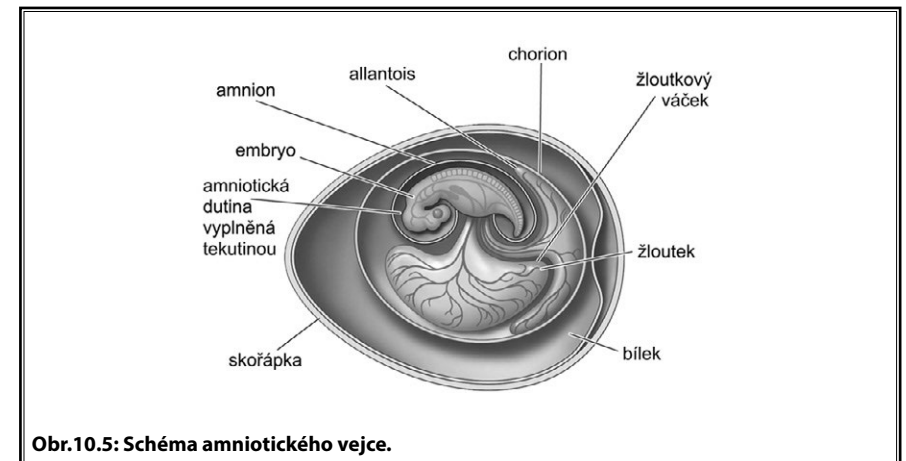
účinky – obsahuje enzym lysozym, který štěpí peptidoglykan v buněčné stěně bakterií, a tak je likviduje.

10.5 Jak se vrátit zpět do vody?

Některé skupiny suchozemských amniotických obratlovců se v průběhu svého vývoje vrátily částečně nebo úplně k životu pod vodou. Na první pohled by se mohlo zdát, že by k takovému přechodu mohlo stačit několik jednoduchých změn, které by vrátily organizmus na „nižší“ vývojový stupeň, jakýsi „*downgrade*“. Ale v evoluci není cesty zpět a jednou vzniklá struktura či vlastnost nelze jen tak jednoduše odstranit. Proto se navrátilci do vody musí potýkat s celou řadou problémů.

Vodní prostředí působí u všech volně plovoucích organizmů velmi silně na obrys těla. Ať se jedná o rybu, velrybu, želvu nebo tučňáka, všichni musí mít **hydrodynamický tvar**, jinak by okolo nich vznikaly drobné víry, které by znesnadňovaly pohyb. Tvar těla vodních obratlovců je přímo učebnicovým příkladem **konvergence**, tedy sdílení podobného znaku evolučně vzdálenými skupinami.

Pochopitelně že také končetiny se musí zpětně přizpůsobit vodnímu prostředí. To můžeme pozorovat již u živočichů, kteří nejsou ve vodě trvale doma, ale pouze v ní tráví určitý čas. Stačí, podíváme-li se například na plovací blány vrubozobých (Anseriformes) nebo na nohu hrocha (*Hippopotamus amphibius*, **obr. 10.6**), která slouží při pohybu pod vodou jako pádlo. Hroch se ještě pohybuje střídavým pohybem končetin, podobně jako při chůzi. Mořské vydry (kalani, *Enhydra lutris*) již plavou synchronně oběma zadními nohama, spolu s vertikálním (shora dolů) vlněním páteře. U ploutvonožců dochází v různé míře ke srůstání zadních končetin, přičemž lachtani (Otariidae) je ještě mohou stočit pod tělo a pomáhat si jimi při pohybu po souši, zatímco u tuleňů (Phocidae) jsou již trvale obráceny směrem dozadu. Ještě dále došel tento trend u velryb (Cetacea), u kterých zadní končetiny úplně splývají a vytváří ocasní ploutev. Stále se však pohybují vertikálně, na rozdíl od ryb či plazů, kteří se vlní ze strany na stranu (horizontálně). Přední končetiny se



Obr.10.5: Schéma amniotického vejce.

u skupin pevně vázaných na vodu mění rovněž v ploutve, třebaže mají stále zachovanou vnitřní strukturu kráčivé končetiny – nejsou to tedy stejně stavěné ploutve jako u ryb. Někteří kytovci, například delfíni (Delphinidae), došli ve svém přizpůsobení vodnímu prostředí tak daleko, že mají i hřbetní ploutev – ta ovšem není tvořena rybími ploutevními paprsky, ale tukovou tkání.

Suchozemští obratlovci, kteří se chtěli navrátit do vody, museli také vyřešit problém s dýcháním. O žábry nenávratně v evoluci přišli, a jsou tedy nuceni dýchat vzdušný kyslík. Proto musí vždy být alespoň částečně vázáni k hladině, i když se pochopitelně snaží dobu pobytu pod vodou co nejvíce prodloužit. Například vodní želvy umí částečně přijímat kyslík rozpuštěný ve vodě sliznicí kloaky. Velryby využívají až 90 % kyslíku z nadechnutého vzduchu a skladují ho vázaný na velké množství myoglobinu ve svalech. Při ponoru také sníží srdeční frekvenci a uzavrou některé cévy, aby krev proudila pouze k důležitým orgánům. Díky tomu se mohou potopit i na 90 minut.

Vodní obratlovci musí mít uzavíratelné dýchací cesty, jinak by jim do nich okamžitě natekla voda a utopili by se. Další adaptací je, že se jejich nozdry přesunují na svrchní část hlavy, aby ji nemuseli při nádechu vůbec vynořovat ven.

Dalším problémem je již v textu zmíněné amniotické vejce – to, co na souši poskytuje obrovskou výhodu, stává se ve vodě spíše přítěží. Chce-li totiž takový živočich, například vodní želva, naklást vejce, musí se vydat na souš a zahrabat je tam. To znamená vystavit nebezpečí predace jak sebe, tak později vylíhlé potomstvo, nehledě na samotnou fyzickou náročnost pohybu po souši.

10.6 Živorodost

Pro velké množství živočichů je velmi výhodné poskytnout svým potomkům co nejlepší péči. Ta začíná již u zárodku, který se rodič snaží nějakým způsobem vyživovat a chránit. Jednou z možností je klást vejce s velkým obsahem žloutku, sedět na nich



Obr. 10.6: Jak již jejich název napovídá, jsou hroši obojživelní (*Hippopotamus amphibius*) ve vodě jako doma. Přestože na souši působí neohrabaně, jsou velmi dobrými a obratnými plavci.

a pečlivě je hlídat, jak to dělají například ptáci. Avšak tuto péči lze dotáhnout ještě dál, a to ukrytím zárodka přímo do těla matky – živorodostí.

S rozením živých mláďat se setkáme u mnoha skupin obratlovců i některých bezobratlých, nejedná se tedy o nějakou specialitu savců. Unikátní pro savce je pouze způsob výživy zárodka pomocí pravé placenty, o které si něco povíme na konci této kapitoly. Nejprve se podíváme na jiné možnosti, jak může živorodost fungovat.

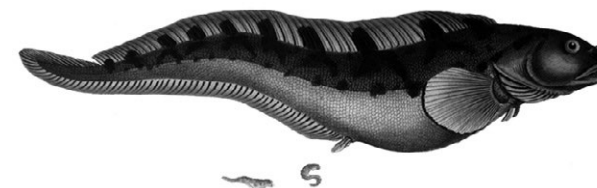
Žraloci (Selachii) využívají několik způsobů výživy zárodka. Nejjednodušší je prostá spotřeba žloutku bez dodávání dalších živin. V momentě, kdy je všečen žloutek spotřebován, se mládě musí narodit. Zajímavější je situace u žraloků lidožravých (*Carcharodon carcharias*), kdy se mláďata v děloze živí vajíčky, která produkuje jejich matka. Do extrému pak dotáhli tuto strategii žraloci píseční (*Carcharias taurus*), u nichž největší mládě sežere všechna ostatní (tzv. **nitroděložní kanibalismus**), až v každém děložním rohu zůstane pouze jedno. Dále jsou pak žralučci vyživováni opět vajíčky. Jiní žraloci produkují nitroděložní „mléko“ (např. hladkoun antarktický, *Mustelus antarcticus*) a další druhy vytváří tzv. **žloutkovou placentu** (např. hladkoun psí, *Mustelus canis*). Žloutkový váček se po spotřebování svého obsahu roztáhne do šířky a srůstá se stěnou dělohy. Tim vzniká velká plocha, pomocí níž dochází k předávání živin z krve matky do těla embrya.

Se živorodostí se setkáme také u ryb. Unikátní způsob výživy zárodků má slimule živorodá (*Zoarcetes viviparus*, obr. 10.7), jejíž mláďata sají živiny z mléčných váčků uvnitř dělohy. Jedná se tak o jediného známého obratlovce kromě savců, který svá mláďata „kojí“

Nejznámějšími živorodými rybkami jsou bezpochyby živorodkovití (Poeciliidae), mezi něž patří častí obyvatelé našich akvárií, jako je mečovka (*Xiphophorus*) nebo „paví očko“, živorodka duhová (*Poecilia reticulata*). Jejich způsoby výživy zárodků se liší od prosté spotřeby žloutku až po vysoce komplikovanou pseudo-placentu tvořenou stěnou dělohy a povrchem těla embrya, která připomíná placentu savců.

Také mezi plazy najdeme živorodé druhy. Jedním z nich je u nás žijící zmije obecná (*Vipera berus*), která rodí mláďata krátce po vylíhnutí, a dokonce je může vyživovat primitivní placentou. Podobně fungují také hroznýši (*Boa*).

Většina vačnatců (Marsupialia) netvoří žádný, ani jednoduchý typ placenty. Mláďě se živí ze žloutkového váčku, po jeho spotřebování je porozeno a jeho další vývoj



Obr. 10.7: Slimule živorodá (*Zoarcetes viviparus*) rodící mláďata na ilustraci z 18. století.

probíhá ve vaku. Tam se přichytí k mléčné bradavce, která mu v ústech zduří, takže z ní nemůže spadnout, a dokončí zde svůj vývoj. Tento způsob rozmnožování má zajímavý důsledek. Aby se mládě úspěšně dostalo do vaku, musí si pomáhat předními končetinami, které jsou proto velmi dobře vyvinuté již v rané embryogenezi. Proto se u vačnatců nikdy nemohly vyvinout formy, u nichž by přední končetiny byly výrazně přeměněny, například v křídlo či ploutev.

Placentální savci (Eutheria) mají svůj název odvozen právě od přítomnosti pravé placenty. Ta se z části tvoří z buněk zárodka, který je při svém uhnízdění ve stadiu blastocysty. Její část zvaná **trofoblast** prorůstá do endometria (děložní sliznice) matky a propojí se s ní za vzniku placenty. Její funkcí je výživa zárodka, jeho zásobování kyslíkem a odvádění zplodin embryonálního metabolismu. Kromě toho produkuje hormony (např. choriogonadotropin) sloužící k udržení těhotenství. Mohou skrze ni procházet některé typy protilátek, kterými matka zásobuje embryo. Například ale placenta chrání zárodek před přímým kontaktem s imunitním systémem matky, který by ho mohl rozeznávat jako cizorodou tkáň a napadat ho.

Existují různé typy placenty, které jsou přizpůsobeny odlišným životním strategiím různých druhů savců. Liší se jednak mírou srůstu klků (vzniklých z trofoblastu) a děložní sliznice matky, a také rozložením klků. Například u kopytníků musí samice po porodu co nejrychleji vstát a odejít a také nesmí k sobě nalákat predátory, kteří by sežrali novorozené mládě. Proto jsou klky placenty rozmístěny po celém povrchu zárodečného obalu a krevní oběh matky je od embryonálního oddělen. Po porodu tedy vzniká v děloze velké množství malých ranek, které velmi rychle

10.A Jak virus pomohl lidem (a nejen jim). Při vzniku lidské placenty se z embryonálního trofoblastu vytváří mnohojaderný útvar zvaný syncytiotrofoblast, který tvoří hranici mezi tkáněmi matky a zárodka. Je zásadní pro mnoho funkcí placenty, jako je přenos kyslíku a živin, produkce hormonů nebo ochrana před imunitním systémem matky. Vznik syncytiotrofoblastu je podmíněn expresí genu pro syncytin, protein, který způsobuje splynutí buněk.

Zajímavé však je, že tento gen není původem lidský, ale pochází od retroviru. Ten byl někdy v minulosti začleněn do lidského genomu, konkrétně na sedmém chromozomu. Většina jeho genů již není funkční, ovšem gen pro syncytin byl nejen zachován, ale i dokonale využit. Bez něho by se lidská placenta nevytvořila správně a zárodek by zahynul.

Jistě se ptáte, k čemu byl tento gen původnímu retroviru dobrý. K jeho expresi docházelo v napadené buňce a syncytin zde způsobil, že tato buňka fúzovala s dalšími buňkami hostitele, a virus se tak mohl snadno šířit z jedné do druhé.

Zajímavé také je, že syncytin nebyl nalezen pouze u člověka. Mají jej například ostatní primáti, šelmy, myši či králíci. Jeho původ je ovšem pokaždé jiný a zdá se, že k nezávislému získání a využití genu pro syncytin došlo minimálně šestkrát. Naopak u některých savců, jako jsou prasata a koně, se syncytiotrofoblast nevyskytuje. Dlouho bylo záhadou, proč tomu tak je a bylo na to vymyšleno velké množství teorií. Je ovšem možné, že zkrátka postrádají gen pro syncytin, protože se ve své evoluční historii nenakazili tím správným virem.

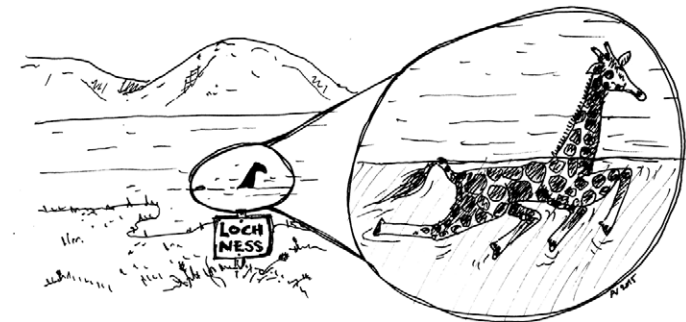
přestanou krváčet. U šelem (Carnivora) tvoří placenta pás, který obepíná celý zárodek a pevně jej fixuje k děložní stěně. Jinak by se mohlo stát, že samice při lovu skočí na kořist, zárodek se v děloze utrhne a samice potratí. U primátů (Primates) má placenta tvar disku a krevní oběh matky je velmi dobře propojen se zárodkem. Proto při porodu dochází k masivnímu a dlouhotrvajícímu krvácení a po každém porodu zůstane ve stěně dělohy jizva.

Na biochemické úrovni je pěkným evolučním „vynálezem“ savců přítomnost fetálního (plodového) hemoglobinu u plodu. **Fetální hemoglobin** má totiž výrazně vyšší afinitu ke kyslíku než „obyčejný“ hemoglobin, a tak umožňuje získávání kyslíku z krve matky i přesto, že krev v děložní sliznici je již částečně odkysličená, a tlak kyslíku v ní je nižší než v plicích.

10.7 O savcích (Mammalia)

Péče o mláďata samozřejmě u savců nekončí porodem, ale mládě zůstává se samicí, která ho kojí **materským mlékem**. To je jedním z typických savčích znaků, koncepcí jim dalo i jméno.

Aby mohlo mládě sát mléko, musí k tomu mít přizpůsobená ústa. V nich je totiž nezbytné vytvořit podtlak, který pumpuje mléko z bradavek či struků matky. A to by nebylo možné bez silného kruhového svalu, který uzavírá dutinu ústní a drží ji pevně „utěsněnou“ okolo bradavky – tento sval tvoří podklad pro **rtý**. Aby při sání mléko neteklo do dýchacích cest, jsou od úst odděleny tzv. **druhotným patrem**, které je v přední části kostěné (tvrdé patro), vzadu pak tvořené svaly a sliznicí (měkké patro). Samozřejmě že i tak se dýchací a trávicí cesty kříží – v tomto místě jsou však od sebe odděleny **zákloupkou** (*epiglottis*), která zabraňuje průniku potravy do hrtanu – neumožňuje totiž v jeden okamžik polykat a zároveň dýchat. Pokud tedy nemluvíte s plnými ústy, potrava se do dýchacích cest nemá kudy dostat.





Obr. 10.8: Mládě čepcola hřebenatého (*Cystophora cristata*).

Mateřské mléko se tvoří v **mléčných žlázách**, které vznikly přeměnou potních. Obsahuje všechny potřebné živiny, ale také protilátky, které pomáhají mláděti vzdorovat především slizničním infekcím. Složení mateřského mléka je typické pro každý druh a může se velmi lišit. Proto je příkrmování mláďat jednoho druhu mlékem druhu jiného vždy problematické a obvykle se musí mléko vhodně obohacovat o potřebné látky. Také doby kojení se řádově liší, například u ploutvonožce čepcola hřebenatého

(*Cystophora cristata*, **obr. 10.8**) kojí samice pouhé čtyři dny. Její mléko obsahuje 60 % tuku a mláďata přibírají několik kilogramů denně. Naopak slonice krmí své mládě až tři roky, podobná délka ostatně platí i pro člověka.

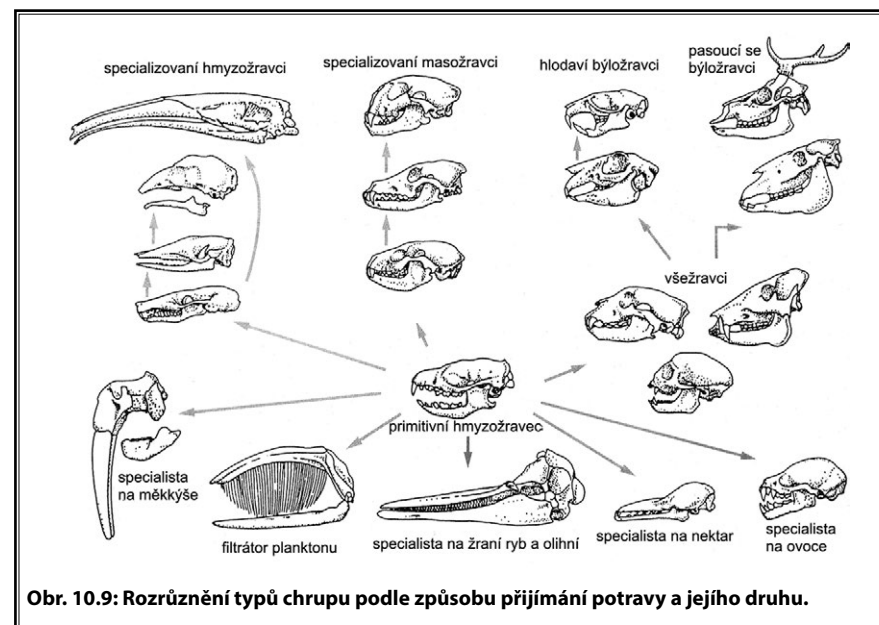
Díky tomu, že je mládě krmeno výživným a snadno stravitelným mlékem, není nutné, aby hned od narození mělo dobře vyvinuté zuby. Savci jsou tzv. **difyodontní**, tj. mají za život dvě generace zubů. Ta první, zvaná mléčný chrup, sestává z nepříliš dokonalých zubů, kterých je navíc obvykle méně než v chrupu dospělém. Druhou generaci pak tvoří zuby velmi pevné, složitě stavěné a odolné, které by měly vydržet savci po celý zbytek života. To je velmi výhodné – první zuby jsou „levné“ na výrobu, a pokud se poškodí, nic závažného se neděje. Zatímco se mládě krmí mlékem a využívá mléčný chrup, má jeho tělo čas vytvořit druhý, velmi kvalitní chrup. Ten se navíc prožívá až v okamžiku, kdy čelist mláděte vyroste natolik, že se již nebude příliš zvětšovat (pokud by vyrostl dřív, byly by zoubky sice dokonalé, ale malé a při růstu by mezi nimi vznikaly mezery). Takovéto uspořádání umožnilo savcům rozrůznit zuby funkčně na čtyři základní typy – **řezáky** (*incisivi*), **špičáky** (*canini*), **třenové zuby** (*premolares*) a **stoličky** (*molares*) a vytvářet spoustu složitých modifikací. Chrup savců je tak schopen přizpůsobit se požívání celkem jakékoli potravy od trávy přes ovoce, hmyz, ryby, maso až po drcení kostí (viz **obr. 10.9**). To jim dalo možnost obsadit téměř všechna prostředí.

Vznik dvou generací zubů má samozřejmě i své stinné stránky. Pokud je totiž trvalý chrup jakkoli poškozen, nelze již nahradit jiným a zvíře má problémy se nasytit. Obzvláště komplikovaná je situace u živočichů, kteří se živí tuhou stravou, která zuby silně obrušuje. Existují v podstatě tři strategie, jak se ztrátě zubů a smrti hladem vyhnout. Stoličky koní či krav jsou velmi vysoké a po nějakou dobu i dorůstají. Tím, jak se obrušují, se sice stále snižují, ale jen ve skutečně extrémních případech se zbrousí až k dásni. Hlodavci naopak mají zuby, které dorůstají po celý život. Sloni a sirény využívají zcela jinou strategii, kdy ke žvýkání slouží vždy jen jeden zub – začínají s prvním párem předstoliček (které jsou u nich téměř k nerozeznání podobně stoličkám), jakmile se ten obrousí, vypadne a na jeho místo se posune druhý pár, a

tak dále až po poslední, třetí pár stoliček. Pokud se však zbrousí i ty, není je již čím nahradit a zvíře hyne hladem (a velmi starým slonům se to skutečně stává).

10.8 Let

Na závěr této kapitoly se ještě zmíníme o schopnosti, která se vyvinula nezávisle u několika skupin – o letu. **Plachtění nebo padákový let** (to jest pohyb vzduchem bez mávání křídly, **pasivní let**) se vyskytuje alespoň u některých zástupců všech skupin obratlovců. „Létající ryby“, například letoun (*Cheilopogon*), roztahují prsní ploutve a využívají je ke krátkému pohybu nad hladinou – tímto způsobem unikají svým predátorům. Podobně umí využít své ploutevní lemy i rejnoci, včetně jejich největšího rodu *Manta*. Jen o něco menší rod *Mobula* je pak svými leteckými představenými proslulý (**obr. 10.10**). I mezi obojživelníky najdeme létající zástupce – je jimi několik rodů žab, v češtině spojených pod jméno létavka (např. *Rhacophorus*). Tyto žáby mají blány mezi prsty, které tvoří plochu dostatečnou ke klouzavému letu. Podobně fungují létající plazi – gekoni (*Ptychozoon*). Ti mají navíc placatý ocas a roztažitelnou kůži na těle. Ještě dál dotáhl tuto strategii dráček létavý (*Draco volans*, **obr. 10.11**), který umí volnou kůži okolo těla aktivně roztáhnout pomocí pohyblivých žeber. Plachtit lze dokonce i bez končetin – hadi rodu bojga (*Chrysopelea*) se při pohybu vzduchem co nejvíc rozplácnou a vlní se. Umí také měnit směr letu natočením hlavy. Savci využívají volnou kůži mezi předními a zadními nohama, přeborníkem v plachtění jsou mezi nimi letuchy (Dermoptera), u nichž volná kůže lemuje celé tělo od krku po špičku ocasu, mají i blány mezi prsty. Jsou schopné



Obr. 10.9: Rozrůznění typů chrupu podle způsobu přijímání potravy a jejího druhu.



Obr. 10.10: Rejnok rodu *Mobula* v letu.

přeplyachtit vzdálenost i 130 m se ztrátou výšky pouhých 10 m a během letu doveďou dobře manévrovat.

Stromovým živočichům se schopnost pasivního letu velmi hodí. Pokud se potřebují přesunout na jiný strom, odpadá jim složité slézání dolů, pohyb po zemi a lezení opět nahoru. Navíc je plachtění i efektivním způsobem úniku před predátory.

Pravý, **aktivní let** u obratlovců se v historii vyvinul pouze třikrát – v pozdním triasu u **ptakoještěřů** (Pterosauria), později u **ptáků** (Aves) v pozdní juře a nakonec v období spodního eocénu u **letounů** (Chiroptera).

Některé základní rysy mají všechny tyto tři skupiny stejné. Přední končetina je ve všech případech přeměněna v křídlo, i když pokaždé s jinou vnitřní stavbou (obr. 10.12). U letounů a ptakoještěřů se na ni upíná kožní blána, u ptáků je pokryta peřím. Křídlo slouží jako pohonná jednotka za letu, vytváří jak tah dopředu (podobně jako vrtule), tak i zdvih (jako křídlo letadla) a zároveň slouží i ke kormidlování (viz obr. 10.13).

Pohyb křídla dolů pod osu těla zajišťuje ve všech třech případech **velký prsní sval** (*musculus pectoralis*), který je tak mohutný, že potřebuje také zvětšený úpon. Proto se rozšiřuje hrudní kost (*sternum*) a vzniká na ní výrůstek zvaný **hřeben** (*crista sterni*).

Ptáci a ptakoještěři sdílí ještě další znaky, které u netopýrů chybí. Obě skupiny mají odlehčenou kostru s mnoha **srůstky**, které pomáhají stabilizovat zvíře při letu. Srostlé skupiny obratlů však současně znamenají ztrátu pohyblivosti celého těla. Proto mají ptáci vysoce ohebný krk, díky kterému dosáhnou hlavou skoro všude, a tím tuto ztrátu kompenzují. Zadní končetiny a ocas jsou volné, nejsou součástí křídla, jak je tomu u netopýrů. Díky tomu jsou ptáci schopni běžat po zemi a překvapivě

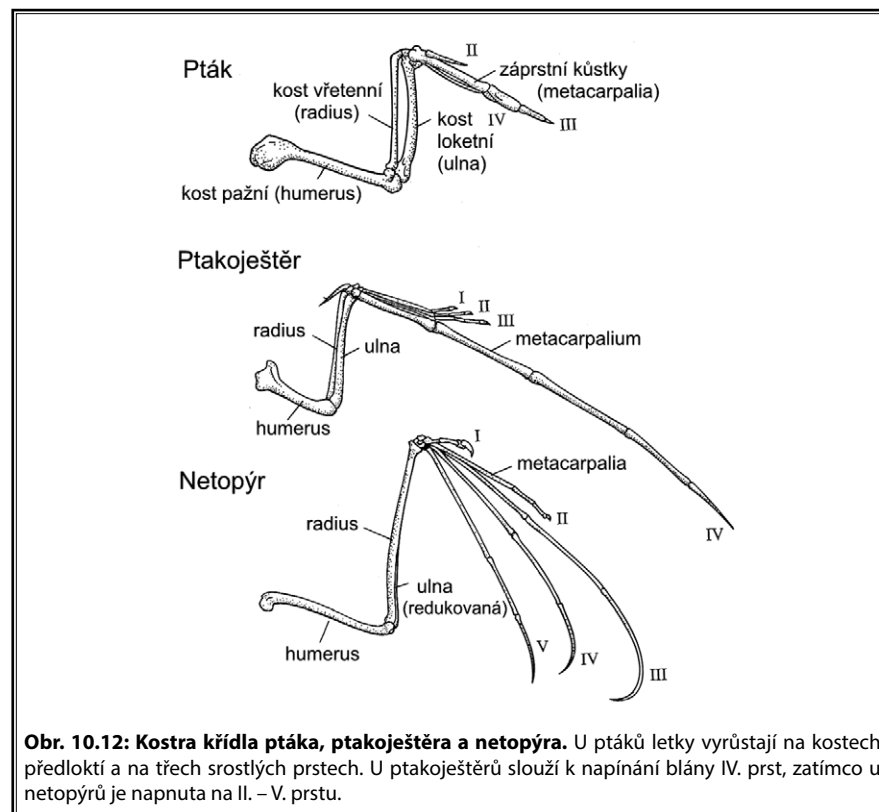


Obr. 10.11: Dráček létavý (*Draco volans*) roztahuje kůži na bocích pomocí žeber.

toho byli schopni i ptakoještěři. Možná jste se setkali s obrázky, které vykrešlují tato zvířata jako jakousi obdobu rorýsů – drží se vysoké skály, neschopné se po zemi pohybovat a ani z ní vzlétnout. Ve skutečnosti ovšem uměli chodit po všech čtyřech, přičemž přední končetiny došlapovaly na záprstní kůstku IV. prstu (toho, který podíral křídlo) a samotné křídlo bylo otočené dozadu (viz obr. 10.14).

Obě skupiny také využívaly unikátní mechanismus zvedání křídla. U všech obratlovců (včetně netopýrů) zvedají přední končetinu zádové svaly. Ptáci a ptakoještěři k tomu však využili sval jménem **musculus supracoracoideus** (sval podklíčkový), který se nachází pod prsním svalem, tedy na spodní straně těla. Aby toto uspořádání mohlo fungovat, musí úpon svalu procházet jakousi kladkou, která mění směr, kterým na končetinu působí – viz obr. 10.15. Výhodou umístění obou svalů pod tělem je získání kompaktního těžiště, což je ideální pro let. Pokud byste si chtěli tento *m. supracoracoideus* najít, je to ten menší libový, který najdete na kuřecích prsíčkách pod velkým prsním, hned na hrudní kosti.

Na pečeném kuřeti objevíte snadno i další adaptaci ptáků k letu, a to tzv. **vidličku** (*furcula*), lidově zvanou též „sáňky“. Jsou to obě klíční kosti (*claviculae*) srostlé do

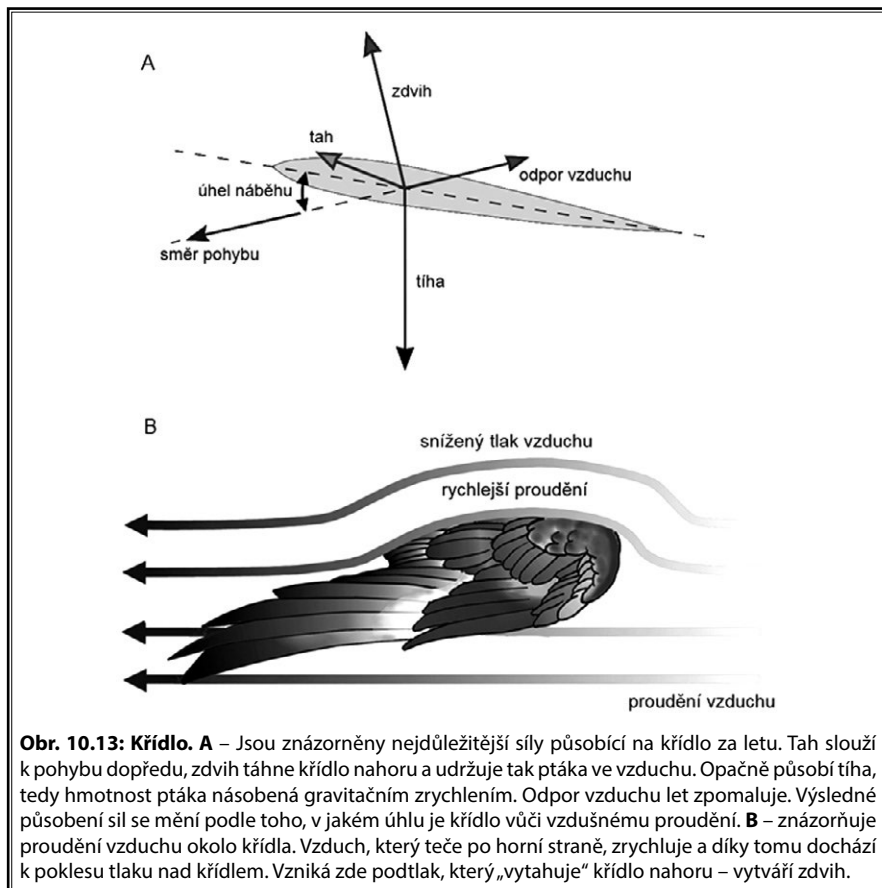


Obr. 10.12: Kostra křídla ptáka, ptakoještěřa a netopýra. U ptáků letky vyrůstají na kostech předloktí a na třech srostlých prstech. U ptakoještěřů slouží k napínání blány IV. prst, zatímco u netopýrů je napnuta na II. – V. prstu.

tvaru podkovy. Furcula při letu funguje jako pružina – při stlačení křídel dolů se smáčkne a při pohybu nahoru se vymrští. Zároveň také chrání orgány procházející mezi klíčovými kostmi – dýchací a trávicí trubici, cévy apod. – před stlačením.

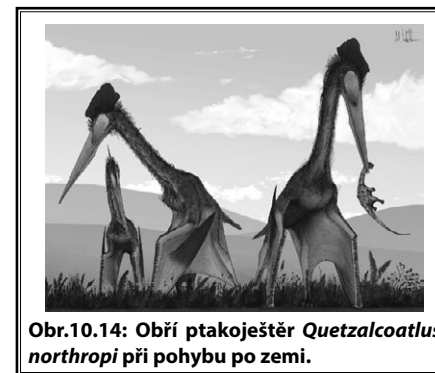
Velmi stručně jsme si probrali základní přízpusobení k letu. Nyní se ještě chvíli zastavíme u několika teorií, které vysvětlují jeho vznik. Většina z nich se týká ptáků, i když by je šlo aplikovat i na ptakoještěry, o vzniku letu u netopýrů se žádná literatura příliš nezmiňuje.

Vycházíme z poznatku, který je již snad dnes dostatečně známý, že se ptáci vyvinuli z opeřených teropodních dinosaurů (draví dinosauri chodící po zadních končetinách, např. *Velociraptor*). Peří mohlo původně vzniknout z mnoha důvodů, nejpravděpodobněji buď jako tepelná izolace těla (věříme-li, že dinosauri byli endotermní), nebo jako výsledek pohlavního výběru (tedy proto, aby se dino-samci líbili dino-samičkám). Ať již k tomu došlo jakkoli, stalo se tak nejspíš dávno předtím, než se první dinosauri vznesli do vzduchu, jedná se tedy o typickou exaptaci. Jakým



mechanismem se však z opeřeného dinosaura stal pták?

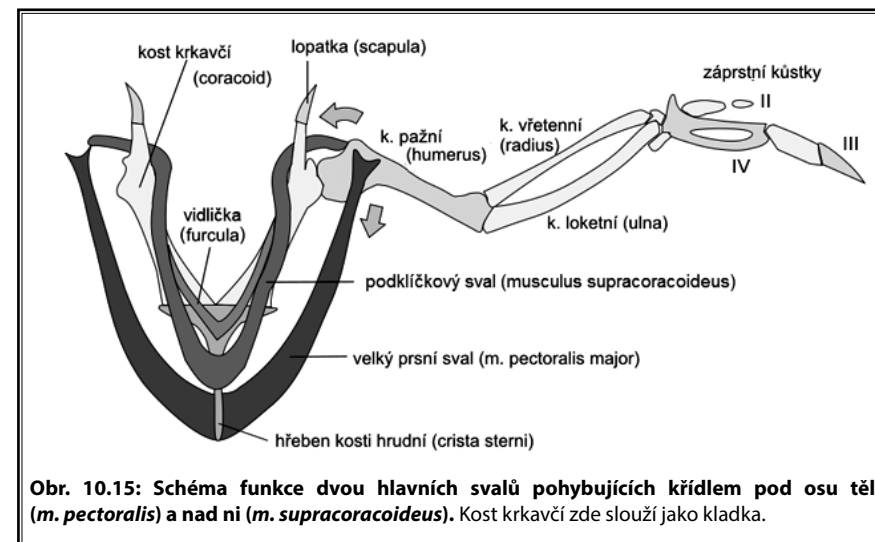
Asi nejznámější teorie praví, že předkové ptáků žili na stromech, podobně jako mnoho dnešních pasivně létajících obratlovců. Jak jsme si již vysvětlili, byla by pro ně schopnost padákového letu či plachtění velmi výhodná jako úniková strategie, i pro přesuny na jiný strom. Obměnou této teorie je názor, že první praptáci přepadali svou kořist z výšky. Lovili ji pomocí drápů na zadních končetinách a peří na předních používali ke stabilizaci při skoku a ke zpomalení pádu.



Předkové ptáků však nemuseli být nutně stromová zvířata. Peří na křídlech mohlo sloužit také k lovu kořisti – jako síť k chytání hmyzu. Představa je taková, že hmyzožravý predátor běhal po zemi a svou kořist srážel při výskoku na zem.

Mávání opeřenými předními končetinami také mohlo pomáhat při běhu do kopce. Podíváme-li se na dnešní ptáčata, která ještě neumí létat, zjistíme, že si často takto pomáhají. Díky mávání křídly lépe udržují rovnováhu a nepřepadnou dozadu ani na prudkém svahu.

Rozhodnout, která z teorií je pravdivá, je v současnosti asi nemožné. Vědecký svět se kloní střídavě k jedné nebo jiné, je tedy na vás, pro kterou se rozhodnete. Je ovšem také možné, že opeření dinosauri využívali peří každý po svém, a pravdivých jich může být víc.



11. EVOLUCE ČLOVĚKA

Člověk je jedním z mnoha živočišných druhů, které žijí v současné době na planetě Zemi. Vědecké označení *Homo sapiens* zavádí pro náš druh v roce 1758 Carl Linné. Ve svém systému zařazuje Linné člověka mezi savce a do řádu primátů, což neztratilo na aktuálnosti ani v moderních fylogenetických systémech. Našimi nejbližšími žijícími příbuznými jsou šimpanzi. A pozor: **nejbližšími recentními příbuznými šimpanzů jsou lidé, nikoli gorily** (jak bohužel stále uvádějí některé běžně používané učebnice). Linie vedoucí k člověku a k šimpanzům se patrně rozdělily před 5 miliony lety (podle mutační rychlosti máme podezření, že možná ještě o něco dříve). Společný předek lidí a goril žil pravděpodobně před 8 miliony lety a lidí a orangutanů zhruba před 15 miliony lety.

Za kolébku lidstva považujeme Afriku (viz obr. 11.1). Tomuto předpokladu nahrávají nejen výsledky analýz genetické variability současných lidských populací – genetická různorodost klesá lineárně se vzdáleností od Afriky, ale také fosilní nálezy. Nejstarší druhy hominidů (rody *Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*) nalézáme výlučně na africkém kontinentě. Prvními mimoafrickými migranty byli až příslušníci rodu *Homo*. Migračních vln vycestovala z Afriky celá řada; snahy o jejich rekonstrukci jsou v současné době předmětem intenzivního výzkumu a mnoha dohadů. Domníváme se, že jako první, před cca 1,5 milionem let, kolonizuje mimoafrické regiony druh *Homo erectus*. Jeho fosilie nalézáme na mnoha lokalitách po celé Asii, druhotně i v Evropě a Africe. První moderní lidé opouštějí Afriku před necelými 100 tisíci lety. V několika vlnách postupně kolonizují Evropu, Asii, Austrálii i Ameriku.

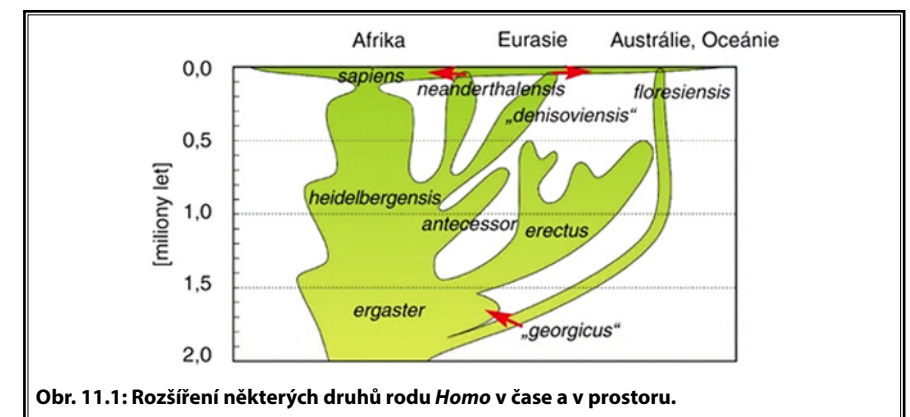
Z fosilního záznamu známe v současné době celkem pestrou sbírku vymřelých hominidů. Jasně vymezení konkrétních druhů a jejich možných příbuzenských vztahů je ovšem většinou velmi obtížné a jednotliví paleoantropologové se na něm často neshodnou. V drtivé většině případů nemáme k dispozici DNA, ale pouze různé (ne)podobné kosterní fosilie. Jsme tedy odkázáni na pouhé porovnávání anatomických podobností, které toho s genetickou příbuzností nemusí mít zas tolik společného. Hlavně ale nevíme prakticky nic o morfologické variabilitě v rámci populací, a pokud už se o ní něco dozvíme, nestačíme se zpravidla divit. Tradičními představami například poněkud otrásl nález několika pozoruhodných lebek v gruzijské lokalitě Dmanisi který naznačuje, že druhy jako *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo floresiensis* nebo *Homo georgicus* možná představují jen místní populace v rámci velmi variabilního druhu *Homo erectus*, a jejich rozlišování nemá proto vůbec smysl.

Sestavování aktuálních fylogenetických stromů lidských předků a předchůdců se v současné době a ve světle nejnovějších nálezů zdá být prací vskutku sisyfovskou. Abychom se v množství vymřelých hominidů alespoň nějak zorientovali, může být užitečné vymezit si rámcově několik skupin, do kterých lze známé a popsané typy a druhy třídit; v literatuře se můžeme setkat například s následujícími skupinami:

- raní hominidé (rody *Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*)
- robustní australopitékové neboli parantropové (*Australopithecus/Paranthropus aethiopicus*, *A./P. robustus*, *A./P. boisei* atd.)
- gracilní australopitékové (*Australopithecus afarensis*, *A. africanus*, *A. sediba* atd.)
- druhy rodu *Homo* (*H. sapiens*, *H. neanderthalensis*, *H. denisoviensis*, *H. heidelbergensis*, *H. floresiensis*, *H. erectus*, *H. ergaster* atd.)

Důležité je nepustit ze zřetel, že jednotlivé skupiny nemají zcela ostré a jasné hranice a také že črtání jednoznačné evoluční posloupnosti druhů stojících v přímé linii k člověku může být velmi zavádějící – z „opice“ se v průběhu věků nestával plynule člověk, ale evoluční vývoj postupoval mozaikovitě a různé znaky se měnily různou rychlostí. Některé evoluční trendy, jako transformaci čtyřnohého tvora na dvounohého a také několikanásobné zvětšení objemu mozku, nelze pochopitelně přehlédnout, ať už se evoluční vývoj vedoucí k modernímu člověku ubíral jakkoli klikatou cestou. Musíme si ale připustit, že nedokážeme uspokojivě zodpovědět otázku, PROČ k některým evolučním změnám došlo (např. proč jsme se vzpříbili), přestože máme určité představy o tom, JAK k pozorovaným změnám mohlo dojít.

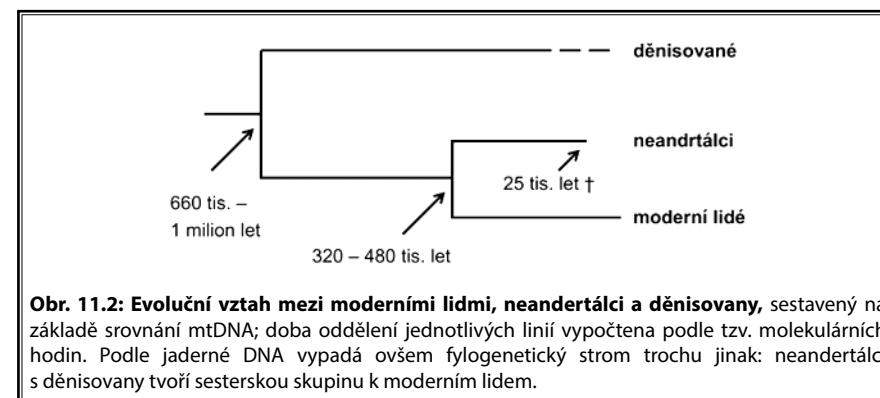
Vznik bipedie je na cestě ke vzniku moderního člověka bezesporu nejstarším evolučním trendem a souvisí s komplexnější přestavbou kostry – od posunu týlního otvoru na lebce dolů, zploštění hrudníku v předozadním směru, změna pánve až k diverzifikaci dolních a horních končetin. Původně rovná páteř se dvakrát esovitě prohýbá. Dříve dlouhá a úzká pánev získává miskovitý tvar, který poskytuje bezpečnou oporu vzpřímenému trupu, kyčelní klouby jsou tím pádem posazeny dále od sebe, takže rozsah pohybu stehen není ničím omezován. Stehenní kosti se z rovnoběžných mění na mírně sbíhavé, čímž se kolena a chodidla dostávají těsně k sobě. Původní kolébavá chůze, kdy se tělo muselo naklonit při každém kroku do strany, aby se těžiště přesunulo nad chodidlo, se tak u moderních lidí mění



v energeticky mnohem úspornější způsob pohybu. Přestavba těla ze čtvernožce na dvounohého hominida ovšem narážela na ne jeden konstrukční problém. Jedním z nich byla třeba velikost pánevního otvoru v kombinaci s postupným zvětšováním objemu mozkovny u novorozenců. U australopitéků byl nárůst velikosti mozkovny ještě poměrně pomalý. K určitému zlomu dochází přibližně před dvěma miliony let,

11.A Nejnovější objevy v paleoantropologii (2000–2015). Posledních patnáct let přineslo hned několik nečekaných objevů. V roce 2000 je z keňského pohoří Tugen ohlášen nález tzv. člověka tisíciletí – objev třinácti fragmentů kostí z několika jedinců s odhadovaným stářím kolem **6 milionů let**. Nově popsáný druh, pojmenovaný ***Orrorin tugenensis***, si okamžitě přivlastňuje titul nejstaršího dosud známého hominida. Velmi záhy, v červenci 2001, je ovšem v čadské poušti Džurab nalezena unikátní lebka, jejíž stáří se dle odhadů blíží až k hranici **7 milionů let**. Nález je popsán jako druh ***Sahelanthropus tchadensis***. Téměř okamžitě se rojí spekulace, zda *Sahelanthropus* bere prvenství nejstaršího hominida *Orrorinovi*, nebo zda se spíše jedná o druh z linie vedoucí k šimpanzům nebo gorilám. Ne náhodou se nejkritičtější hlasy proti zařazení *Sahelanthropa* mezi lidské předchůdce ozývají právě z tábora objevitelů *Orrorina*. Dalším překvapivým objevem jsou nálezy „hobitů“ z indonéského ostrova Flores. Indonésko-australský tým vědců zde v roce 2003, při pátrání po dokladech pravěké migrace druhu *Homo sapiens* z Asie do Austrálie, nalézá kompletní kostru přibližně metr vysokého hominida. V průběhu roku přibývají k prvnímu nálezu části dalších sedmi koster; stáří fosilií je odhadováno na **95–12 tisíc let**. Unikátní objev je publikován v roce 2004 jako nový druh rodu *Homo* – ***Homo floresiensis***. S takovou interpretací nálezu ovšem zásadně nesouhlasí někteří paleoantropologové, kteří nálezy floreských „hobitů“ považují za mentálně retardované mikrocefalické jedince druhu *Homo sapiens*. Spor není uspokojivě rozřešen do dnešních dnů. Nejčastěji se ale o člověku floreském hovoří v současné době jako o svěbytné ostrovní variantě druhu *Homo erectus*, tedy o člověku vzprímeném v širokém slova smyslu. Další šokující překvapení přináší vědcům paleogenetická analýza zlomku dívčího malíčku a stoličky, nalezených v roce 2008 v Děnisově jeskyni na Sibiři. Obě fosilie, s odhadovaným stářím kolem 40 tisíc let, byly původně považovány za neandertálské artefakty. I přes poměrně vysoké stáří nálezů se ruští paleoantropologové spolehli na chladné sibiřské klima a teoretickou možnost, že by v kostech mohla být zachována choulostivá DNA, a poslali vzorky na paleogenetickou analýzu. Porovnání vyizolované mitochondriální DNA (mtDNA) s dosud známými vzorky neandertálské a lidské mtDNA odhalilo existenci úplně nového lidského „druhu“. Záhadní **děnisované**, o jejichž fyzickém vzhledu nemáme zatím kloudnou představu, se podle mtDNA jeví jako sesterská skupina lidí a neandertálců dohromady (viz **obr. 11.2**), podle jaderné DNA jako hluboce odštěpená skupina neandertálců, s nimiž tvoří sesterskou skupinu k moderním lidem. Tento zdánlivý rozpor by šel elegantně vysvětlit za předpokladu, že mtDNA děnisovanů pochází od nějaké starší lidské populace (např. druhu *Homo erectus*).

Některá další překvapení se týkají i notoricky známých druhů. Na sklonku ledna 2013 je v africkém Afaru nalezena nenápadná spodní čelist a podle morfologických znaků přiřazena druhu *Homo habilis*. Radiometrické datování odhaluje nečekané stáří nálezu – 2,8 milionu (!) let. Unikátní objev naznačuje, že rod *Homo* je o nějakých 400 tisíc let starší, než jsme se doposud domnívali.



Obr. 11.2: Evoluční vztah mezi moderními lidmi, neandertálci a děnisovanými, sestavený na základě srovnání mtDNA; doba oddělení jednotlivých linií vypočtena podle tzv. molekulárních hodin. Podle jaderné DNA vypadá ovšem fylogenetický strom trochu jinak: neandertálci s děnisovanými tvoří sesterskou skupinu k moderním lidem.

s příchodem úplně nové linie hominidů – rodu *Homo*. **Největšího objemu mozkovny** ovšem **dosahují** paradoxně nikoli moderní lidé, ale **dnes již vyhynulí neandertálci** – druh, který se na Zemi objevuje přibližně před 350 tisíci lety. **Neandertálci (zatím) drží před moderními lidmi prvenství, i pokud jde o pohřbívání mrtvých.** To od nich známe již z období před cca 100 tisíci lety. Od roku 2010, kdy byl osekvenován neandertálský genom, o neandertálcích dále mj. víme, že byli nositeli varianty genu FOXP2, typické pro moderního člověka, která je spojována se schopností artikulované řeči. Přestože jsou naše představy o dorozumívání se neandertálců stále předmětem mnoha dohadů, představa zaostalých opičáků, kteří se dorozumívají primitivním řevem, je téměř jistě lichá. S naším druhem se neandertálci sice pravděpodobně úplně běžně nekřížili, ale přítomnost a distribuce neandertálských genů v genomu moderních lidí na nějakou hybridizační událost (nebo události), bezesporu poukazuje. Neandertálci zcela jistě vyráběli poměrně komplikované nástroje, ozdoby a další artefakty, uměli rozdělávat oheň atp. **Úplně nejstarší kamenné nástroje, nalezené v Keni a datované do období před 3,3 miliony let**, ovšem určitě vyrobili příslušníci jiného rodu než *Homo*. Tyto nálezy **jsou připisovány** trochu záhadnému druhu ***Kenyanthropus platyops***. Také o australopitécích uvažujeme dnes jako o producentech primitivních kamenných nástrojů, ačkoli tento vztah není v některých případech zcela jednoznačně prokazatelný.

Jak je z předchozích řádků patrné, evoluci lidského rodu obestírá stále mnoho otázek a nálezů, které tu a tam vrhnou na scénu nové světlo, přicházejí často nečekaně. Možná tedy v době, kdy budete číst tyto řádky, bude něco už zase malinko jinak.

12. SHRNUÍ EDITORA

Právě jste dočetli text pojednávající o průběhu celé biologické evoluce. Získali jste tak teoretický rámec pro pochopení fascinujícího procesu, během něž se primitivní prokaryotní životní formy vyvinuly až v mnohobuněčné „superorganizmy“. Na závěr této publikace bych se rád zastavil nad několika **trendy**, které se jinak velmi složitou evolucí života táhnou jako červená nit.

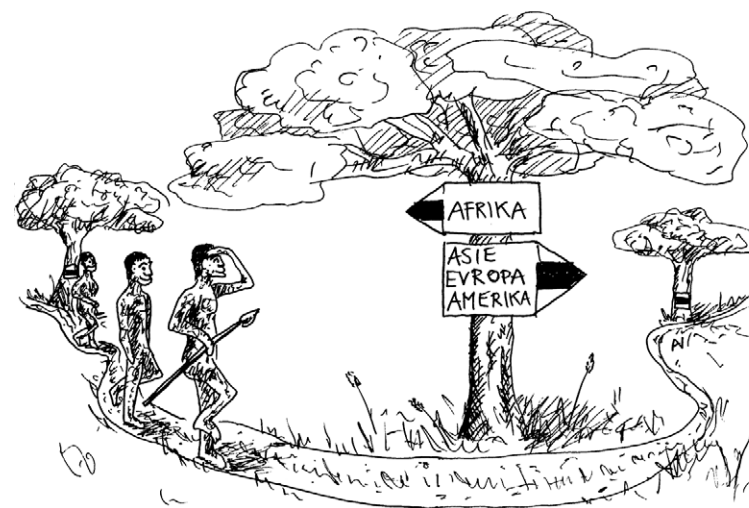
Z průběhu evoluce je patrné, že pro všechny organizmy jsou zásadní limitací jejich **tělní typy**. Možnost vymanit se z omezení diktovaných stavbou těla je evolučně velmi žádaná. Objevení se nového (zásadně inovovaného) tělního typu je velmi vzácná událost, k níž došlo v evoluci pouze několikrát, a vždy byla doprovázena **adaptivní radiací**, podmíněnou novými možnostmi a strategiemi, jež se otevřely organismům nových tělesných typů. Veškerý známý život je limitován především svou buněčnou strukturou, cestou k tvorbě komplexnějších tělních typů je tedy **sdrůžování buněk**. První událostí zvyšující komplexitu byla eukaryogeneze, kdy se spojila bakteriální a archeální buňka do chimérické buňky nového tělního plánu. Jednobuněčná eukaryota dosáhla další úrovně komplexity tvorbou mnohobuněčných těl složených ze spolupracujících, klonálně identických buněk a diferenciací částí těl na tkáně a orgány. K tomuto vývoji došlo zcela nezávisle u dvou zásadních skupin pravých mnohobuněčných makroorganizmů, které dnes (alespoň vizuálně) dominují biosféře – živočichů a rostlin. Tak, jak vznikaly složitější tělní plány, objevovaly se i nové potravní strategie. Objev eukaryotické buňky umožnil žít se predací bakterií, zatímco mnohobuněční živočichové mohli kromě bakterií hravě pojídat i jednobuněčná eukaryota, ba dokonce jiné mnohobuněčné živočichy i rostliny.

Dalším zásadním trendem v evoluci současné biodiverzity byla **kolonizace nových nik**. Život vznikl ve vodním prostředí (cytoplazma všech buněk je proto vodná) a po ohromně dlouhou dobu byl na vodu vázán. Souš poprvé kolonizovali předkové cévnatých rostlin, kteří díky fotoautotrofii a schopnosti minerální výživy nemuseli řešit problém nedostatku potravy v takovém pustém prostředí. Rostliny zajistily primární produkci životní prostředí pro živočišné kolonizátory souše – řadu skupin bezobratlých, především šestinohé členovce. Další skupinou kolonizující souš byly ryby, z nichž se přes mezistupeň obojživelníků vyvinula již dokonale suchozemská amniota. Chronologicky již třetí (!) obrovskou nikou – živlem, jež organizmy zabydlely, byl vzduch. Schopnost dokonalého, tj. aktivního létání se vyvinula u suchozemských živočichů několikrát nezávisle na sobě (hmyz, ptakoještěři, ptáci a letouni), vítr ke svému přemísťování často využijí i rostliny. Roli ve všech kolonizacích vzduchu hrálo jistě několik faktorů, z nichž nejdůležitějším byla snaha najít nové zdroje potravy a vyhnout se predátorům. Přechody z evolučně pokročilejšího do evolučně původnějšího živlu však nejsou nikterak vzácné (vzpomeňte kytovce a ryboještěry nebo zcela vodní skupiny krytosemenných rostlin, například čeled' vodankovitě – *Hydrocharitaceae*) a svědčí o nepředvídatelnosti a oportunitismu

evolučních dějů. V nových prostředích se postupně vyvinuly celé nové komplexní ekosystémy (včetně např. diverzifikovaných společenstev parazitů).

Dalším velice výrazným trendem v evoluci života je vznik nesčetných **aliancí a symbióz** (tj. mutualistických vztahů mezi organizmy) na všech myslitelných úrovních (viz přípravný text *BiO 2007 – Mutualismus*). Během posledních několika desítek let jsme byli svědky explozivního nárůstu objevů nových případů mutualistických interakcí – podle současného stavu poznání jsou mutualizmy spíše pravidlem než výjimkou. Bez nadsázky tak lze říci, že úspěšnost tkví ve spolupráci. Vzpomeňte, že oba nejdůležitější vynálezy tělních typů (eukaryotního a mnohobuněčného) jsou příklady spolupracujících buněk.

Soudě podle paleontologických dokladů, zásadní evoluční novinky nevznikaly v geologickém čase rovnoměrně. Je zřetelný vztah mezi nástupem nových životních forem a **katastrofickými událostmi** (uvolnění kyslíku do atmosféry, zalednění, vulkanická aktivita, dopady kosmických těles). Tyto události jsou spojovány s masivním vymíráním, které je jedním z důvodů, jež přispívají ke změnám ve složení biodiverzity (vzestup ptáků a savců přišel, jak známo, po vyhynutí dinosaurů). Katastrofické události vedou k vychýlení z rovnováhy daných pořádků a zvyšují intenzitu **selekcce nových, adaptivních vlastností**. Nebýt zběsilého střídání dob ledových a meziledových ve čtvrtohorách, mohl současný stav vývoje člověka a jeho populace vypadat úplně jinak a tento text o evoluci života nemusel vůbec vzniknout.



POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA A ZDROJE

Knihy:

- FLEGR, J. (2006): *Zamrzlá evoluce, aneb, Je to jinak, pane Darwin*. Praha: Academia.
- KARDONG, K. V. (2009): *Vertebrates*. 5th ed. Boston: McGraw-Hill Higher Education.
- LANE, N. (2011): *Vývoj života*. Zlín: Kniha Zlín.
- LANE, N. (2012): *Síla, sexualita, sebevražda*. Praha: Academia.
- MARKOS, A. (1997): *Povstávání živého tvaru*. Praha: Vesmír.
- ROBERTS, A. M. (2012): *Evoluce: Příběh člověka*. Praha: Knižní klub.
- ROČEK, Z. (2002): *Historie obratlovců*. Praha: Academia.
- SCHRÖDINGER, E. (1992): *What is life?* New York: Cambridge University Press.
- SVOBODA, J. A. (2014): *Předkové*. Praha: Academia.
- ZRZAVÝ, J. (2006): *Fylogeneze živočišné říše*. Praha: Scientia.

Přípravné texty Biologické olympiády:

- FALTEISEK, L. A KOL. (2006): *Organismy a abiotické faktory prostředí*. Praha: Národní institut dětí a mládeže MŠMT.
- ČEPIČKA, I. A KOL. (2007): *Mutualismus – vzájemně prospěšná symbióza*. Praha: Národní institut dětí a mládeže MŠMT.
- BALÁZ, V. A KOL. (2008): *Smrt jako součást života*. Praha: Národní institut dětí a mládeže MŠMT.
- BALÁZ, V. A KOL. (2012): *Láska, sex a něžnost v říši živočichů a rostlin*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze.
- FILA, J. A KOL. (2013): *Komunikace*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze.

Články v češtině:

- SUDA J. (2009): *Darwinova „odporná záhada“ po 130 letech aneb souvisí polyploidie s rozmanitostí krytosemenných rostlin?* Živa.
- ČEPIČKA I., ELIÁŠ M., HAMPL V. (2010): *Řád z Chaosu: Rozmanitost protistů z pohledu 21. století*. Vesmír 89:7.
- PLACHÝ J. (2011): *Kdo jsme, odkud přicházíme a kam směřujeme 1*. Vesmír 90:7–8.
- PLACHÝ J. (2011): *Kdo jsme, odkud přicházíme a kam směřujeme 2*. Vesmír 90:9.
- DUDA P., ZRZAVÝ J. (2014): *Přepisování evoluční historie lidského rodu*. Vesmír 93:4.

Články v angličtině:

- BERNSTEIN, H. AND BERNSTEIN C. (2010): *Evolutionary origin of recombination during meiosis*. BioScience 60(7): 498–505.
- BERNSTEIN, H. AND BERNSTEIN C. (2013): *Evolutionary origin and adaptive function of meiosis*. InTech.
- BROWN, P., ET AL. (2004): *A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia*. Nature 431(7012): 1055–1061.
- CLACK, J. A. (2006): *The emergence of early tetrapods*. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 232(2–4): 167–189.
- COATES, M. I., ET AL. (2008): *Ever since Owen: changing perspectives on the early evolution of tetrapods*. Annu Rev Ecol Evol Syst 39: 571–592.
- CREPET, W. L., ET AL. (1991): *Fossil evidence for the evolution of biotic pollination [and discussion]*. Phil Trans R Soc B 333(1267): 187–195.
- CRONK, Q. C. (2001): *Plant evolution and development in a post-genomic context*. Nat Rev Genet 2(8): 607–619.
- DONOGHUE, P. C., ET AL. (2008): *The origin and evolution of the neural crest*. Bioessays 30(6): 530–541.
- EITEL, M., ET AL. (2013): *Global diversity of the Placozoa*. PLoS One 8(4): e57131.

- FEILD, T. S., ET AL. (2009): *Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology*. Paleobiol 30(1): 82–107.
- GIBBONS, A. (2011): *Paleoanthropology. Who were the Denisovans?* Science 333(6046): 1084–1087.
- GREEN, R. E., ET AL. (2010): *A draft sequence of the Neandertal genome*. Science 328(5979): 710–722.
- HAWKS, J. (2013): *Significance of neandertal and denisovan genomes in human evolution*. Anthropology 42: 433–449.
- HUYSSSEUNE, A., ET AL. (2009): *Evolutionary and developmental origins of the vertebrate dentition*. J Anat 214(4): 465–476.
- JÉKELY, G., ET AL. (2015): *The phylogenetic position of ctenophores and the origin(s) of nervous systems*. Evodevo 6: 1.
- KELSO, J. AND K. PRÜFER (2014): *Ancient humans and the origin of modern humans*. Curr Opin Genet Dev 29: 133–138.
- KOUMANDOU, V. L., ET AL. (2013): *Molecular paleontology and complexity in the last eukaryotic common ancestor*. Crit Rev Biochem Mol Biol 48(4): 373–396.
- LAURIN, I., ET AL. (2000): *Early tetrapod evolution*. Trends Ecol Evol 15(3): 118–123.
- MAST, F. D., ET AL. (2014): *Evolutionary mechanisms for establishing eukaryotic cellular complexity*. Trends Cell Biol 24(7): 435–442.
- MI, S., ET AL. (2000): *Syncytin is a captive retroviral envelope protein involved in human placental morphogenesis*. Nature 403(6771): 785–789.
- OLLERTON, J., ET AL. (2009): *A global test of the pollination syndrome hypothesis*. Ann Bot 103(9): 1471–1480.
- SENGUPTA, S. AND MAJUMDER A. L. (2014): *Physiological and genomic basis of mechanical-functional trade-off in plant vasculature*. Front Plant Sci 5: 224.
- SENU, B. AND PICKFORD M.: *Millennium Ancestor, a 6-million-year-old bipedal hominid from Kenya: news & views*. S Afr J Sci 97(1–2): 22.
- SMITH, M. M. (2003): *Vertebrate dentitions at the origin of jaws: when and how pattern evolved*. Evol Dev 5(4): 394–413.
- SMOTHERS, J. F., ET AL. (1994): *Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans*. Science 265(5179): 1719–1721.
- STRINGER, C. (2012): *Evolution: What makes a modern human*. Nature 485(7396): 33–35.
- VOIGT-ZIELINSKI, M. L., ET AL. (2012): *Differential effects of polyploidy and diploidy on fitness of apomictic Boechera*. Sex Plant Reprod 25(2): 97–109.
- WHITE, S., ET AL. (2014): *The place of the Neanderthals in hominin phylogeny*. J Anthropol Archaeol 35: 32–50.
- ZANNE, A. E., ET AL. (2014): *Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments*. Nature 506(7486): 89–92.

Informační weby:

- <http://www.geol.umd.edu/~tholtz/G104/lectures/> – přehledné přednášky o evoluci života na Zemi
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Species> – druh
- www.protistologie.cz – přednášky Obecná protistologie (doc. Čepička, doc. Hampl) a Protistologie (doc. Čepička, doc. Hampl, doc. Škaloud)
- <http://tolweb.org/tree/> – projekt „strom života“ – evoluční vztahy organizmů
- <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html> – fylogenetika krytosemenných rostlin
- <http://www.seedbiology.de/> – evoluční biologie semenných rostlin
- <http://bioimages.vanderbilt.edu/pages/pollination.htm> – opylovací syndrom

Webové zprávy:

<http://blogs.egu.eu/network/palaeoblog/2013/10/15/what-do-we-know-about-the-origin-of-flowering-plants/>

<http://blogs.discovermagazine.com/loom/2012/02/14/mammals-made-by-viruses/>

Zdroje obrázků:

Obr. 2.1: http://en.wikipedia.org/wiki/Genetic_drift#/media/File:Random_genetic_drift_chart.png

Obr. 2.2: MIKÁT M.

Obr. 3.1: <https://www.ftickr.com/photos/mitopencourseware/3589582386>

Obr. 3.2: http://www.istpace.org/Web_Final_Report/WP_4_chem_subsystems/descr_chem_subsystems/pna_intro/pna_intro.html
<http://www.crbdiscovery.com/products/pna/>

Obr. 3.3: https://classconnection.s3.amazonaws.com/799/flashcards/16799/jpg/iron-sulfur_clusters1317605147659.jpg

Obr. 3.4: http://www.nature.com/nrmicro/journal/v1/n1/fig_tab/nrmicro736_F4.html

Obr. 4.1: http://www.scienceclarified.com/landforms/images/ueol_02_img0064.jpg

Obr. 4.3: <http://www.nature.com/nrmicro/journal/v4/n1/images/nrmicro1325-f2.jpg>

Obr. 4.4: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/4/46/Archaea_membrane.svg/324px-Archaea_membrane.svg.png

Obr. 4.5: https://buffonescience9.wikispaces.com/file/view/Gram_positive_cell_wall_Gram_negative_cell_wall.jpg

Obr. 5.1: <http://medienportal.univie.ac.at/presse/aktuelle-presse-meldungen/detailansicht/artikel/surprise-from-the-deep-ocean/>

Obr. 5.2: KOUMANDOU, V. L., ET AL. (2013): *Molecular paleontology and complexity in the last eukaryotic common ancestor*. Crit Rev Biochem Mol Biol 48(4): 373–396.

Obr. 6.1: TIMMIS, J. N., ET AL. (2004): *Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes*. Nat Rev Genet 5(2): 123–135.

Obr. 6.2: <http://www.cellimagelibrary.org/images/12407> <http://tolweb.org/media/36410>
<http://www.cellimagelibrary.org/images/11397>
http://web.natur.cuni.cz/parasitology/tachezy_web/mitosome.htm

Obr. 6.3: HOPKINS, J. F., ET AL. (2012): *Proteomics reveals plastid- and periplastid-targeted proteins in the chlorarachniophyte alga Bigeloviella natans*. Genome Biol Evol 4(12): 1391–1406.

Obr. 6.4: KEELING, P. J. (2004): *Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts*. Am. J. Bot. 91(10): 1481–1493.

Obr. 6.5: MIDDLEBROOKS, M. L., ET AL. (2011): *Foraging behavior under starvation conditions is altered via photosynthesis by the marine gastropod, Elysia clarki*. PLoS One 6(7): e22162
TAYLOR, F. J. R., ET AL. (1969): *Ultrastructure of the chloroplasts and associated structures within the marine ciliate Mesodinium rubrum (Lohmann)*. Nature 224(5221): 819–821.

Obr. 6.6: ČEPIČKA I.

Obr. 7.1: SMYČKOVÁ M.

Obr. 7.2: SMYČKOVÁ M. podle <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html> a <http://tolweb.org/tree/>

Obr. 7.3: <http://palaeos.com/plants/tracheophyta/aglaophyton.html>

Obr. 7.4: http://facstaff.cbu.edu/~esalgado/BIO1216/Pictures/Plant%20anatomy/Leaves/clivia_cuticle.jpg

Obr. 7.5: http://www.intechopen.com/source/html/43233/media/image12_w.jpg

Obr. 7.6: <http://www.tutorvista.com/content/biology/biology-iii/plant-histology/xylem.php>

Obr. 7.7: <http://www.memrise.com/mem/1336180/water-simply-moves-through-plasmodesmata-pathways/>

Obr. 7.8: <https://www.boundless.com/biology/textbooks/boundless-biology-textbook/plant-form-and-physiology-30/transport-of-water-and-solutes-in-plants-183/movement-of-water-and-minerals-in-the-xylem-698-11923/>

Obr. 7.9: http://www.123rf.com/photo_15417700_leaf-moss-polytrichum-on-the-forest-macro.html
<http://wildandfreemontana.blogspot.cz/2010/06/historic-horsetail.html>
http://www.discoverlife.org/mp/20p?see=1_RCR2219

Obr. 7.10: http://www.daviddarling.info/encyclopedia/A/alternation_of_generations.html

Obr. 7.11: BALÁŽ, V., ET AL. (2012): *Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin*. Praha: ČZU v Praze.

Obr. 7.12: <http://www.biomach.cz/biologie-rostlin/system-a-evoluce-rostlin-krytosemenne-rostliny>

Obr. 7.13: <http://www.sciencemag.org/content/306/5697/856/F3.large.jpg>

Obr. 7.14: BALÁŽ, V., ET AL. (2012): *Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin*. Praha: ČZU v Praze.

Obr. 7.15: <http://www.abc.net.au/science/articles/2002/05/03/546312.htm>

Obr. 7.16: http://www.plantsystematics.org/imgs/robbin/r/Ophioglossaceae_Ophioglossum_reticulatum_7545.html

Obr. 8.1: BARRON, G. L. (1979): *Observations on predatory fungi*. Can. J. Bot. 57(2): 187–193.

Obr. 8.2: KODEJS K.

Obr. 8.3: JUST, J., ET AL. (2014): *Dendrogramma, new genus, with two new non-bilaterian species from the marine bathyal of southeastern Australia (Animalia, Metazoa incertae sedis) with similarities to some medusoids from the Precambrian Ediacara*. PLoS One 9(9): e102976.

Obr. 8.4: KODEJS K. podle <http://www.zoologie.cz/foto/displayimage.php?pid=122&fullsize=1>

Obr. 8.5: ZHAO, Y., ET AL. (2008): *Description of a new species of Myxobolus (Myxozoa: myxobolidae) based on morphological and molecular data*. J. Parasitol 94(3): 737–742.

Obr. 8.6: KODEJS K. podle <http://www.asnailsodyssey.com/IMAGES/URCHIN/noguch2000Fig.gif>

Obr. 8.7: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Enteropneusta.png>

Obr. 9.1: DAMAŠKA A.

Obr. 9.2: MAYER, G., ET AL. (2013): *Neural markers reveal a one-segmented head in tardigrades (water bears)*. PLoS One 8(3): e59090.

Obr. 9.3: MIKÁT M.

Obr. 9.4: MIKÁT M.

Obr. 10.1: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Neural_crest.svg

Obr. 10.2: DONOGHUE, P. C., ET AL. (2008): *The origin and evolution of the neural crest*. Bioessays 30(6): 530–541.

Obr. 10.3: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ichthyostega_BW.jpg

Obr. 10.4: <http://www.sonsa.org/facet-joint-syndrome.html>

Obr. 10.5: http://science.kennesaw.edu/~jdinber/Bio2108/Lecture/LecBiodiversity/34_25AmnioticEgg-L.jpg

Obr. 10.6: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hippopotamus_in_San_Diego_Zoo.jpg

Obr. 10.7: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zoarces_viviparus.jpg

Obr. 10.8: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hooded_seal_crop.JPG

Obr. 10.9: z přednášek prof. Ivana Horáčka, PfF UK

Obr. 10.10: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mobula_breaching.jpg

Obr. 10.11: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Draco_volans.jpg

Obr. 10.12: KARDONG, KENNETH V. (2009): *Vertebrates*. 5th ed. Boston: McGraw-Hill Higher Education.

Obr. 10.13: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lift-force-pl.svg> <http://www.science20.com/science-motherhood/we-can-put-man-moon-we%E2%80%99re-still-figuring-out-how-birds-fly>

Obr. 10.14: WITTON, M. P. AND D. NAISH (2008). *A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology*. PLoS One 3(5): e2271.

Obr. 10.15: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:WingMuscles.svg>

Obr. 11.1: MACHOLAN M. (2014): *Paleogenetika člověka – způsobí analýza archaické DNA revoluci v pohledu na lidskou evoluci? Živa*

Obr. 11.2: BROWN, T. A. (2010): *Human evolution: stranger from Siberia*. Nature 464(7290): 838–839.



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

ZAJÍMÁ VÁS BIOLOGIE?

Chcete....

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

PAK JE STUDIUM BIOLOGIE NA NAŠÍ FAKULTĚ PRO VÁS TO PRAVĚ

Biologická olympiáda vám může otevřít dveře na naši fakultu

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

Jaké biologické bakalářské obory u nás můžete studovat?

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

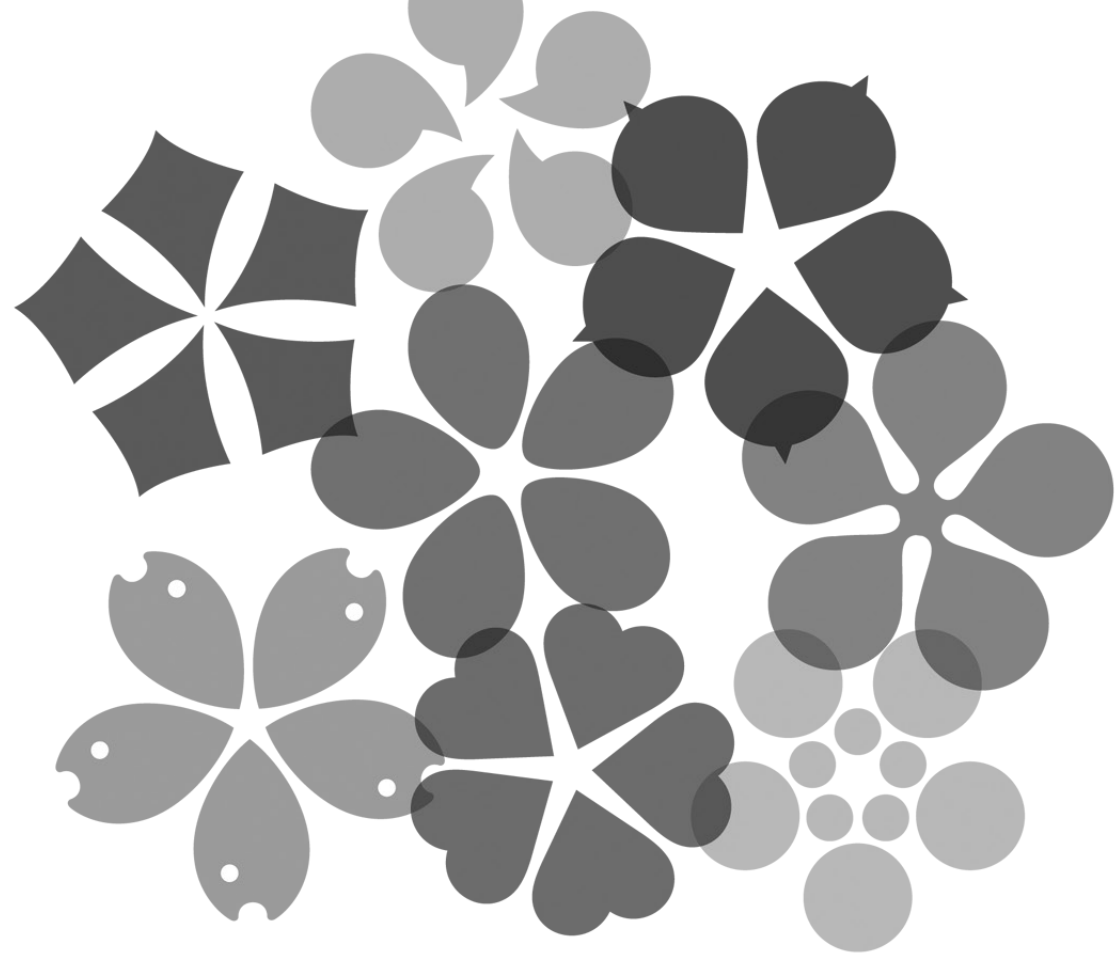
Studijní obor **EKOLOGICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE** je zaměřen na výchovu odborníků v oblasti ekologie a biodiverzity organismů. Jako takový odráží rychlý vývoj a rozšiřující se záběr současné biologie. Důraz klademe na přehled v oblastech biodiverzity a ekologie, znalosti a praxi terénního biologa, na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

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

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

Proč studovat biologii právě u nás?

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



Hledáš opravdu dobré vzdělání?

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

Více informací ke studiu a přihláškám najdeš na webových stránkách.



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

www.jcu.cz

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

- ❖ Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci je výzkumně zaměřená fakulta poskytující bakalářské, magisterské i doktorské vzdělání v různých odvětvích matematiky a informatiky, fyziky, chemie a biochemie, biologie a ekologie, geografie a geologie a jim příbuzných oborech.
- ❖ Biologická pracoviště nabízí studentům kvalitní studijní zázemí, individuální přístup, moderně vybavené laboratoře, možnost aktivně se zapojit do řešení výzkumných projektů již od bakalářského studia, možnost vycestovat do zahraničí na studijní pobyty a vědeckovýzkumné stáže, a také přátelské prostředí umožňující všestranný rozvoj osobnosti.
- ❖ Bakalářské studium biologie je reprezentováno čtyřmi jednooborovými studijními programy – *Biologie a ekologie, Experimentální biologie, Molekulární a buněčná biologie, Ekologie a ochrana životního prostředí*; a dvouoborovým (učitelským) studiem *Biologie a Biologie v ochraně životního prostředí*.
- ❖ Magisterské Navazující studium nabízí pokračující programy – *Botanika, Experimentální biologie, Fyziologie rostlin, Hydrobiologie, Molekulární a buněčná biologie, Zoologie, Ochrana a tvorba krajiny, Ochrana a tvorba životního prostředí, a Biologie (učitelství)*.
- ❖ Absolventi mohou pokračovat ve studiu i v následných Doktorandských (Ph.D.) programech.
- ❖ Podrobné informace o všech 46 bakalářských, 47 navazujících studijních oborech PŘF UP a aktuální podmínky přijímacího řízení jsou dostupné na <http://www.prf.upol.cz>



PŘIJĎTE K NÁM STUDOVAT BIOLOGII!

EKOLOGICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE

příklad z nabízených studijních programů

Co se u nás studuje?

Ústav botaniky a zoologie (ÚBZ) zajišťuje výuku mnoha základních předmětů v bakalářském i magisterském stupni biologických programů, odborných i učitelských kombinací. Dále je možno pokračovat v doktorském studijním programu v oborech Botanika, Ekologie, Hydrobiologie, Parazitologie a Zoologie. Výzkumná činnost na ÚBZ umožňuje studentům zapojení do atraktivních výzkumných projektů (viz <http://botzool.sci.muni.cz>).

Co se u nás naučíte?

Základní vyučované předměty pokrývají problematiku rozmanitosti, třídění a vzájemné příbuznosti organismů, jejich ekologie, zeměpisného rozšíření, metodiky různých biologických a ekologických disciplín a didaktiky biologie. Do výuky jsou zapojeni i externí učitelé z Akademie věd ČR a dalších vysokých škol. Nedílnou součástí výuky jsou determinační praktika a terénní cvičení v České republice i v zahraničí.

Jak se k nám připojit?

Přímo přijati jsou účastníci krajských a celostátních kol BO nebo SOČ s průměrem ze čtyř vybraných předmětů do 1,5. Podrobněji na: <http://www.sci.muni.cz>.



MOŽNOSTI STUDIA NA PŘÍRODOVĚDECKÉ FAKULTĚ

bakalářské studium (12 studijních programů)
a navazující **magisterské studium** (9 studijních programů)
21 učitelských kombinací v obou programech

Ekologická a evoluční biologie
Experimentální biologie
Antropologie
Matematika
Fyzika
Aplikovaná fyzika
(pouze bc program)
Chemie

Biochemie
Aplikovaná biochemie
(pouze bc program)
Geologie
Geografie a kartografie
Aplikovaná geografie
(pouze bc program)

doktorské studium
(7 studijních programů)

Biologie
Matematika
Fyzika
Chemie
Biochemie
Geografie
Geografie a kartografie

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

Pojď studovat některý z oborů nabízených Fakultou životního prostředí.

- Studium na fakultě životního prostředí není jen výukou v teple přednáškových sálů, ale je doplněno četnými exkurzemi, praxemi a terénními cvičeními.
- Studuje se v třístupňovém systému (Bc. → Ing. → Ph.D.) V kterémkoliv stupni se můžeš rozhodnout, zda odejdeš do praxe nebo budeš pokračovat ve studiu na mateřské fakultě nebo na kterékoliv jiné univerzitě v ČR nebo v zahraničí.
- Můžeš využít možnosti studia v zahraničí po dobu 3-12 měsíců na některé ze spolupracujících univerzit v Evropě i mimo ni.
- Když vydržíš a staneš se úspěšným absolventem, budeš mít možnost získat zajímavé zaměstnání.
- V současnosti je možné volit z 5 bakalářských, 9 magisterských a 4 doktorských studijních oborů.

Bakalářské studijní obory – titul Bakalář (Bc.)

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

Krajinářství (P) – ochrana a plánování krajiny s důrazem na technické disciplíny

Územní technická a správní služba (P, K) – problematika životního prostředí ve státní správě a samosprávách

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

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

Ve studiu je možné pokračovat na FŽP v magisterských studijních oborech a získat titul Inženýr (Ing.): **Aplikovaná ekologie (P)**, **Ochrana přírody (P, K)**, **Krajinné inženýrství (P)**, **Krajinné a pozemkové úpravy (P)**, **Environmentální modelování (P)**, **Regionální environmentální správa (P, K)**, **Voda v krajině (P)**, dále také v oborech vyučovaných v anglickém jazyce: **Land and Water Management**, **Nature Conservation**, **Landscaping Planning** a **Environmental Geosciences**.

Prezenční forma studia (P) je organizována formou pravidelné docházky na přednášky a cvičení v semestru. Kombinovaná forma studia (K - dříve také dálkové studium) probíhá formou 3-4 konzultačních období za semestr a klade větší důraz na samostudium. V kombinované formě je možné studovat nejen v Praze, ale i v našich vzdálených střediscích v Litvínově, v Karlových Varech a v Břežnici na Příbramsku.

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

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

www.fzp.czu.cz

Kontakt na studijní oddělení:

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

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

POJĎTE STUDOVAT NA FAKULTU LESNICKOU A DŘEVAŘSKOU

Studium na **Fakultě lesnické a dřevařské České zemědělské univerzity v Praze** přináší komplexní vzdělání v oblasti aplikované biologie a techniky. Vyučované obory poskytují studentům praktické poznatky ve všech oblastech týkajících se lesa. Absolvent studia je schopen hospodařit s jeho přírodním bohatstvím, rozvíjet ho a zajistit jeho trvale udržitelné hospodaření.

Hlavní výhody studia na FLD:



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



Výuka probíhá pod vedením **špičkových odborníků.**



Praxe v terénu. Na této části výuky se významně podílí fakultní arboretum a Školní lesní podnik v Kostelci nad Černými lesy. Studenti si tak mohou ověřit teoretické znalosti v praxi.



Stipendijní program. Možnost využít nebo získat zajímavý stipendijní program (stipendium prospěchové, pro mladé vědecké pracovníky, pro úspěšné řešitele středoškolských olympiád, pro vynikající maturanty, ubytovací, sociální a sportovní).



Studium v zahraničí. Nabídka absolvování stáže v rámci programu Erasmus+, nebo Double-Degree dohod na mnoha zahraničních univerzitách, a také možnost zúčastnit se studijních pobytů, praxí a letních škol.



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



Studentský život. Univerzitní kampus zahrnuje všechny objekty, které student během studia potřebuje - všechny fakulty, moderní knihovnu, studovny, aulu či ubytování, stravování, kluby a restaurace či sportoviště.



PŘIROZENÉ POKRAČOVÁNÍ BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

MENDELU není jen hostitelem Biologické olympiády 2015. Je to především

96 let tradice v teorii i praxi

Přetvoř svůj zájem o přírodu v praktické dovednosti...

Možnost studijních pobytů
v zahraničí (Erasmus)

Vlastní farma, statek, lesy,
arboretum, moderní kampus

Bakalářské studijní obory: (termíny přihlášek většinou do konce března)

| | |
|---|---|
| <p>Agronomická fakulta</p> <ul style="list-style-type: none"> Molekulární biologie a biotechnologie Fytotechnika Rostlinolékařství Zootechnika Všeobecné zemědělství Agrobyznys Technologie potravin Agroekologie Provoz techniky Odpadové hospodářství Pozemkové úpravy a ochrana půdy | <p>Lesnická a dřevařská fakulta</p> <ul style="list-style-type: none"> Dřevařství Krajinářství Lesnictví Hospodaření s přír. zdroji (sub)tropů Arboristika Design nábytku Tvorba a výroba nábytku Stavby na bázi dřeva |
| <p>Provozně ekonomická fakulta</p> <ul style="list-style-type: none"> Management cestovního ruchu Management obchodní činnosti Manažersko-ekonomický Sociálně ekonomický Ekonomika zemědělství a potravinářství Finance Veřejná správa Ekonomická informatika Automatizace řízení, informatika | <p>Zahradnická fakulta</p> <ul style="list-style-type: none"> Zahradnictví Vinohradnictví a vinařství Jakost rostlinných potravinových zdrojů Zahradní a krajinářská architektura Zahradní a krajinářské realizace <p>Fakulta regionálního rozvoje a mezinárodních studií</p> <ul style="list-style-type: none"> Socioekonomický a environmentální rozvoj regionů Mezinárodní rozvojová studia |

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



Bakalářské studijní programy (titul Bc.)

| Studijní program | Obor |
|----------------------|--|
| Dřevařství | Dřevařství |
| Krajinářství | Krajinářství |
| Lesnictví | Lesnictví |
| | Hospodaření s přírodními zdroji tropických a subtropických oblastí |
| Arboristika | Arboristika |
| Nábytek | Tvorba a výroba nábytku |
| Design nábytku | Design nábytku |
| Stavby na bázi dřeva | Stavby na bázi dřeva |

.....proč právě LDF?

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

Den otevřených dveří 4. 12. 2015 a 29. 1. 2016

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

Termín podání přihlášek: do 31. 3. 2016

Přijímací zkoušky: 1. – 9. 6. 2016

Elektronická přihláška: ANO

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



Adresa:
Zemědělská 3, 613 00 Brno
Telefon: 545 134 006
e-mail: certekov@mendelu.cz

AGENTURA OCHRANY PŘÍRODY A KRAJINY ČR

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

SPRAVUJEME

- 24 chráněných krajinných oblastí
- zhruba 800 maloplošných chráněných území

SLEDUJEME

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

PŘIPRAVUJEME

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

POMÁHÁME

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

UKAZUJEME

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

POSKYTUJEME

- odbornou podporu veřejné správě
- informace a konzultace

PROVOZUJEME

- digitální registr Ústředního seznamu ochrany přírody
- Nálezovou databázi ochrany přírody s více než 15,5 miliony údajů
- veřejnou knihovnu

SPOLUPRACUJEME

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



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

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

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

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

Těšíme se!

OLYMPUS

Your Vision, Our Future



ŠKOLNÍ mikroskopy a stereomikroskopy

Nový standard pro školy a univerzity

Kompaktní a odolná konstrukce

Jednoduchý transport

Ergonomie

Olympus CX23

laboratorní mikroskop pro výuku a vzdělávání

Olympus SZ51/61

univerzální stereomikroskopy s možností spodního i horního osvětlení

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

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

www.olympus.cz

Život je jen náhoda aneb Evoluce života na Zemi

Biologická olympiáda 2015–2016, 50. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Mgr. Alena Balážová

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

Albert Damaška (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Mgr. Radka Marta Dvořáková (*Přírodovědecká fakulta
Univerzity Karlovy v Praze*)

Bc. Magdalena Holcová (*Přírodovědecká fakulta
Univerzity Karlovy v Praze*)

Bc. Karel Kodejš (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

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

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

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

Mgr. Jan Smyčka (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Mgr. Marie Smyčková

Editor Jaroslav Nunvář

Ilustrace Karel Kodejš, Anna Vosolsobě

Jazyková úprava Hana Nůsková

Grafická úprava Kateřina Medková

*Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze,
Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchbátka*

*Vytiskla Tiskárna FLORA, s. r. o.,
Štěrboholská 44, 102 00 Praha 10*

*Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,
Špálova 23, 162 00 Praha 6*

Vydání první, náklad 5 500 kusů

Vydáno roku 2015

Neprodejně

ISBN 978-80-213-2565-4