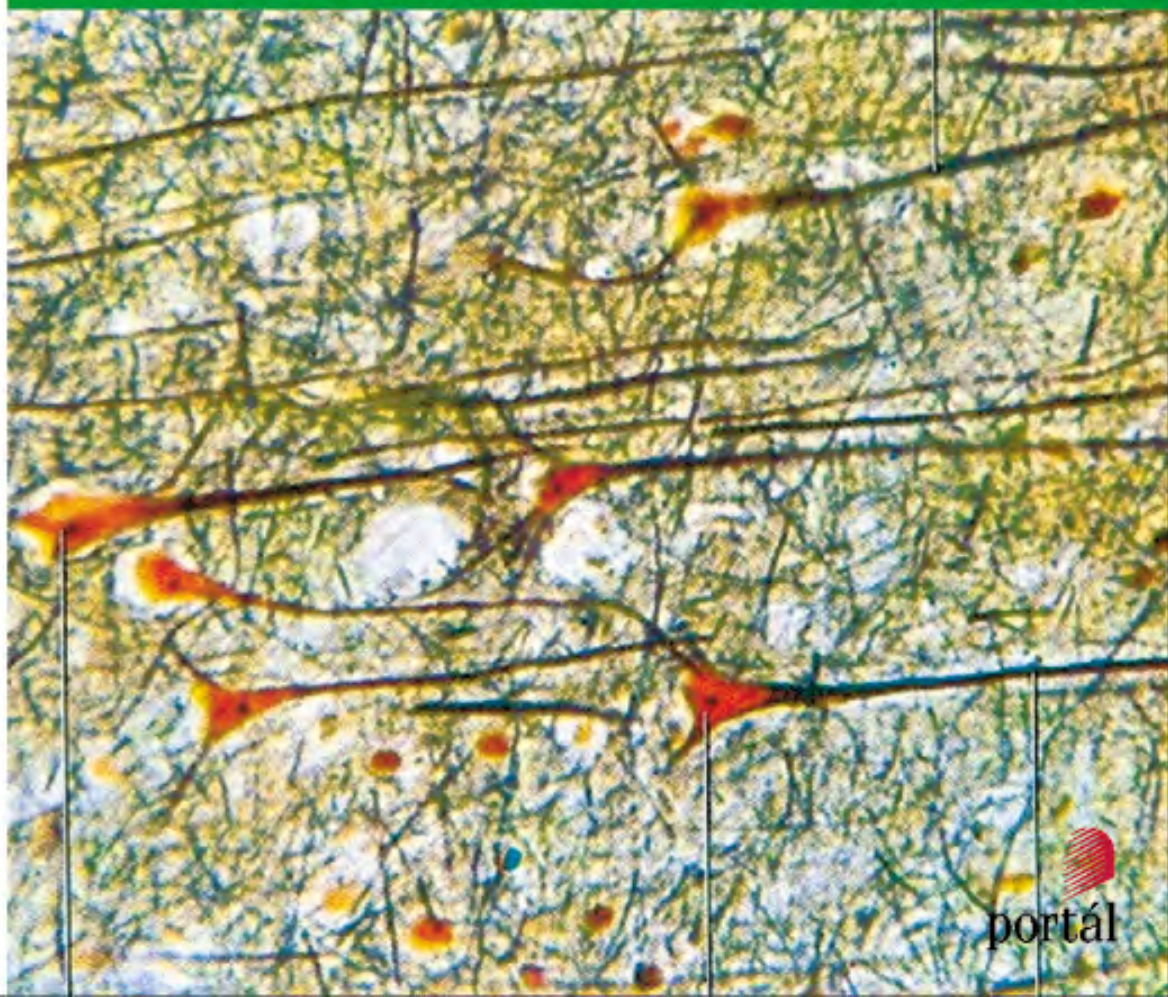


# Biologie pro psychology a pedagogy

Jan Šmarda a kolektiv

3., aktualizované vydání





---

# **Biologie pro psychology a pedagogy**

---

Jan Šmarda, Radvan Bahbouh, Miroslav Orel,  
Mojmír Svoboda, Zbyněk Šmahel, Eva Závodná

---

**3., aktualizované vydání**

---

KATALOGIZACE V KNIZE – NÁRODNÍ KNIHOVNA ČR

Biologie pro psychology a pedagogy / Jan Šmarda ... [et al.]. – 3., aktualiz. vyd. –  
Praha : Portál, 2013. – 392 s.  
ISBN 978-80-262-0192-2

57 \* 611/612

- obecná biologie
- biologie člověka
- kolektivní monografie

57 – Obecná biologie [2]

## UPOZORNĚNÍ PRO ČTENÁŘE A UŽIVATELE TÉTO KNIHY

Všechna práva vyhrazena. Žádná část této elektronické knihy nesmí být reprodukována a šířena v papírové, elektronické či jiné podobě bez předchozího písemného souhlasu nakladatele.

**Neoprávněné užití této knihy bude trestně stíháno.**

Na obálce je mikroskopický obraz vertikálního řezu mozkovou kůrou v motorické oblasti (zvětšení 250×). Obří, zde hnědě zbarvené pyramidové buňky dosahují rozměrů až 120 . 80 µm; vysílají silný axon směrem k míše a dlouhé vzestupné dendrity směrem k povrchu mozku.

Lektorovali prof. MUDr. Ctirad John, DrSc., a doc. MUDr. Alena Merkunová, CSc.

© Jan Šmarda za kolektiv, 2004, 2007, 2013

Illustrations © Zdeňka Michalíková, 2004, 2007, 2013

Portál, s. r. o., Praha 2004, 2007, 2013

ISBN 978-80-262-0192-2 (tištěná kniha)

978-80-262-0332-2 (ePUB)

978-80-262-0333-9 (mobi)

978-80-262-0192-2 (PDF)

# Obsah

|                                                                               |    |
|-------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Předmluva</b> . . . . .                                                    | 11 |
| <b>1 Biologie a psychologie v systému věd</b> (Mojmír Svoboda) . . . . .      | 13 |
| 1.1 Pojetí psychologie – historie a současnost . . . . .                      | 13 |
| 1.2 Vztah psychologie a biologie v současném systému věd . . . . .            | 18 |
| <b>2 Obecné základy molekulární a buněčné biologie</b> (Jan Šmarda) . . . . . | 23 |
| 2.1 Biologie dnes . . . . .                                                   | 23 |
| 2.1.1 <i>Živá soustava</i> . . . . .                                          | 24 |
| 2.2 Buňka – jednotka struktury i funkcí života . . . . .                      | 25 |
| 2.2.1 <i>Buňka prokaryontní</i> . . . . .                                     | 26 |
| 2.2.2 <i>Buňka eukaryontní</i> . . . . .                                      | 32 |
| 2.2.3 <i>Biomembrána</i> . . . . .                                            | 45 |
| 2.2.4 <i>Cytoskelet</i> . . . . .                                             | 69 |
| 2.2.5 <i>Reprodukce buňky</i> . . . . .                                       | 73 |
| <b>3 Viry a jiné podbuněčné útvary na prahu života</b> (Jan Šmarda) . . . . . | 77 |
| 3.1 Virus proti buňce a organismu . . . . .                                   | 78 |
| 3.1.1 <i>Citlivost buněk vůči virům</i> . . . . .                             | 78 |
| 3.2 Molekulární interakce viru s hostitelskou buňkou . . . . .                | 78 |
| 3.3 Morfologie virů, virion . . . . .                                         | 83 |
| 3.3.1 <i>Parakrystalická symetrie virionu</i> . . . . .                       | 85 |
| 3.4 Viroidy . . . . .                                                         | 87 |
| 3.5 Priony . . . . .                                                          | 88 |
| <b>4 Základy genetiky</b> (Jan Šmarda) . . . . .                              | 91 |
| 4.1 Historie vzniku jednotlivých složek současné genetiky . . . . .           | 91 |
| 4.2 Molekulární genetiky . . . . .                                            | 93 |
| 4.2.1 <i>Genetická informace</i> . . . . .                                    | 94 |

|          |                                                              |     |
|----------|--------------------------------------------------------------|-----|
| 4.2.2    | <i>Genetický kód</i>                                         | 94  |
| 4.2.3    | <i>Gen</i>                                                   | 96  |
| 4.2.4    | <i>Expresa genové informace</i>                              | 97  |
| 4.2.5    | <i>Genom</i>                                                 | 104 |
| 4.2.6    | <i>Genové mutace</i>                                         | 106 |
| 4.2.7    | <i>Mikrobiom</i>                                             | 108 |
| 4.3      | <i>Genetika buněk</i>                                        | 109 |
| 4.3.1    | <i>Genofory prokaryontní</i>                                 | 109 |
| 4.3.2    | <i>Genofory eukaryontní</i>                                  | 113 |
| 4.4      | <i>Genetika eukaryontních organismů</i>                      | 129 |
| 4.4.1    | <i>Gen a genotyp, znak a fenotyp</i>                         | 129 |
| 4.4.2    | <i>Alely dominantní a recesivní</i>                          | 131 |
| 4.4.3    | <i>Expresivita a penetrance alel</i>                         | 132 |
| 4.4.4    | <i>Mendelovy zákony</i>                                      | 132 |
| 4.4.5    | <i>Intermediarita a kodominance alel</i>                     | 134 |
| 4.4.6    | <i>Hybridizace</i>                                           | 136 |
| 4.5      | <i>Genetika populací</i>                                     | 147 |
| 4.5.1    | <i>Genotypové četnosti v panmiktické populaci</i>            | 148 |
| 4.5.2    | <i>Genotypové četnosti v autogamní populaci</i>              | 151 |
| 4.5.3    | <i>Příbuzenské křížení</i>                                   | 152 |
| 4.5.4    | <i>Genotypové četnosti v malé populaci</i>                   | 153 |
| 4.5.5    | <i>Vývoj genofundu populace</i>                              | 154 |
| 4.6      | <i>Klonování organismů</i>                                   | 156 |
| 4.6.1    | <i>Klonování organismů prokaryontních</i>                    | 156 |
| 4.6.2    | <i>Klonování organismů eukaryontních</i>                     | 156 |
| 4.6.3    | <i>Transgenní organismy</i>                                  | 157 |
| 4.7      | <i>Genetika člověka</i>                                      | 158 |
| 4.7.1    | <i>Metody genetiky člověka</i>                               | 159 |
| 4.7.2    | <i>Hlavní typy dědičnosti lidských znaků v rodokmenech</i>   | 167 |
| 4.7.3    | <i>Dědičnost psychických znaků člověka</i>                   | 171 |
| <b>5</b> | <b>Reprodukce organismů (Jan Šmarda)</b>                     | 181 |
| 5.1      | <i>Rozmnožování nepohlavní (asexuální)</i>                   | 181 |
| 5.2      | <i>Rozmnožování pohlavní (sexuální)</i>                      | 182 |
| 5.2.1    | <i>Pohlavní (parasexuální) proces jednoduchých organismů</i> | 183 |
| 5.2.2    | <i>Nejjednodušší způsoby pohlavního rozmnožování</i>         | 186 |
| 5.2.3    | <i>Pohlavní rozmnožování živočichů</i>                       | 188 |
| <b>6</b> | <b>Ontogeneze člověka (Miroslav Orel)</b>                    | 195 |
| 6.1      | <i>Embryonální období</i>                                    | 195 |
| 6.2      | <i>Fetální období</i>                                        | 198 |
| 6.3      | <i>Porod</i>                                                 | 202 |
| 6.4      | <i>Postnatální období</i>                                    | 204 |

|                                                                                                 |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>7 Základy systémové anatomie a fyziologie člověka</b> (Jan Šmarda,<br>Eva Závadná) . . . . . | 207 |
| 7.1 Soustava kosterní . . . . .                                                                 | 208 |
| 7.1.1 <i>Tvar kostí</i> . . . . .                                                               | 208 |
| 7.1.2 <i>Kostní tkáň</i> . . . . .                                                              | 208 |
| 7.1.3 <i>Uspořádání kosti</i> . . . . .                                                         | 209 |
| 7.1.4 <i>Metabolismus kosti</i> . . . . .                                                       | 210 |
| 7.1.5 <i>Vzájemné spojení kostí</i> . . . . .                                                   | 211 |
| 7.1.6 <i>Skladba kostry</i> . . . . .                                                           | 213 |
| 7.2 Soustava svalová . . . . .                                                                  | 224 |
| 7.2.1 <i>Stavba kosterního svalu</i> . . . . .                                                  | 225 |
| 7.2.2 <i>Funkční typy a názvy svalů</i> . . . . .                                               | 225 |
| 7.2.3 <i>Svalový stah</i> . . . . .                                                             | 225 |
| 7.2.4 <i>Nejznámější svaly lidského těla</i> . . . . .                                          | 226 |
| 7.3 Kůže . . . . .                                                                              | 234 |
| 7.3.1 <i>Stavba kůže</i> . . . . .                                                              | 234 |
| 7.3.2 <i>Přídavné kožní struktury (adnexa cutis)</i> . . . . .                                  | 236 |
| 7.3.3 <i>Funkce kůže</i> . . . . .                                                              | 237 |
| 7.4 Krev a míza . . . . .                                                                       | 239 |
| 7.4.1 <i>Krev</i> . . . . .                                                                     | 240 |
| 7.4.2 <i>Míza</i> . . . . .                                                                     | 250 |
| 7.4.3 <i>Tkáňový mok</i> . . . . .                                                              | 250 |
| 7.5 Soustava oběhová . . . . .                                                                  | 250 |
| 7.5.1 <i>Oběh krevní</i> . . . . .                                                              | 250 |
| 7.5.2 <i>Oběh mízní</i> . . . . .                                                               | 261 |
| 7.6 Soustava dýchací . . . . .                                                                  | 262 |
| 7.6.1 <i>Dýchací cesty</i> . . . . .                                                            | 264 |
| 7.6.2 <i>Plíce</i> . . . . .                                                                    | 268 |
| 7.7 Soustava trávicí . . . . .                                                                  | 271 |
| 7.7.1 <i>Trávicí trubice</i> . . . . .                                                          | 271 |
| 7.7.2 <i>Velké žlázy trávicí soustavy</i> . . . . .                                             | 280 |
| 7.8 Soustava vylučovací . . . . .                                                               | 282 |
| 7.8.1 <i>Ledviny</i> . . . . .                                                                  | 283 |
| 7.8.2 <i>Vývodné cesty močové</i> . . . . .                                                     | 288 |
| 7.9 Soustava rozmnožovací . . . . .                                                             | 290 |
| 7.9.1 <i>Pohlavní orgány mužské</i> . . . . .                                                   | 291 |
| 7.9.2 <i>Pohlavní orgány ženské</i> . . . . .                                                   | 294 |
| 7.10 Soustava žláz s vnitřní sekrecí . . . . .                                                  | 300 |
| 7.10.1 <i>Podvěsek mozkový</i> . . . . .                                                        | 301 |
| 7.10.2 <i>Štítná žláza</i> . . . . .                                                            | 304 |
| 7.10.3 <i>Příštítná tělíska</i> . . . . .                                                       | 304 |
| 7.10.4 <i>Langerhansovy ostrůvky slinivky břišní</i> . . . . .                                  | 304 |
| 7.10.5 <i>Nadledviny</i> . . . . .                                                              | 305 |

|          |                                                           |     |
|----------|-----------------------------------------------------------|-----|
| 7.10.6   | <i>Pohlavní žlázy</i>                                     | 306 |
| 7.10.7   | <i>Plodový koláč</i>                                      | 306 |
| 7.11     | Soustavy smyslové                                         | 306 |
| 7.11.1   | <i>Exteroreceptory</i>                                    | 307 |
| 7.11.2   | <i>Interoreceptory</i>                                    | 317 |
| 7.12     | Soustava nervová                                          | 317 |
| 7.12.1   | <i>Obecná struktura nervové soustavy</i>                  | 318 |
| 7.12.2   | <i>Mechanismy činnosti nervové soustavy</i>               | 318 |
| 7.12.3   | <i>Nervstvo ústřední</i>                                  | 322 |
| 7.12.4   | <i>Nervstvo periferní</i>                                 | 331 |
| <b>8</b> | <b>Obecné základy evoluce</b> (Radvan Bahboub)            | 341 |
| 8.1      | Přírodní výběr                                            | 341 |
| 8.2      | Evoluce a genetika                                        | 344 |
| 8.3      | Evoluce a psychologie                                     | 344 |
| 8.4      | Zobecnění evolučního principu                             | 346 |
| 8.5      | Evoluce integrujících orgánových soustav                  | 347 |
| 8.5.1    | <i>Evoluce imunitní soustavy</i>                          | 347 |
| 8.5.2    | <i>Evoluce endokrinní soustavy</i>                        | 348 |
| 8.5.3    | <i>Evoluce nervové soustavy</i>                           | 349 |
| <b>9</b> | <b>Základy evoluce člověka</b> (Zbyněk Šmahel)            | 355 |
| 9.1      | Předpoklady vzniku člověka – chůze po dvou končetinách    | 355 |
| 9.1.1    | <i>Klimatické změny a vznik bipedie</i>                   | 356 |
| 9.1.2    | <i>Bipední lidoopi – australopitěci a jejich příbuzní</i> | 356 |
| 9.2      | První lidé (rod Homo) – lidská potravní strategie         | 359 |
| 9.2.1    | <i>Tělesné vlastnosti</i>                                 | 359 |
| 9.2.2    | <i>Strategie přežití</i>                                  | 360 |
| 9.2.3    | <i>Organizace a život habilinů</i>                        | 361 |
| 9.3      | Lidská proporcionalita – člověk lovec                     | 362 |
| 9.4      | Člověk vzpřímený – osídlení světa                         | 363 |
| 9.4.1    | <i>Morfologická variabilita – rasy nebo poddruhy</i>      | 363 |
| 9.4.2    | <i>Migrace a proměny v čase</i>                           | 365 |
| 9.4.3    | <i>Životní styl</i>                                       | 365 |
| 9.5      | Člověk heidelbergský – směs znaků a verbální komunikace   | 366 |
| 9.5.1    | <i>Evoluce a vlastnosti</i>                               | 366 |
| 9.5.2    | <i>Životní styl</i>                                       | 367 |
| 9.6      | Neandertálci – slepá vývojová linie                       | 368 |
| 9.6.1    | <i>Tělesné vlastnosti</i>                                 | 368 |
| 9.6.2    | <i>Kultura a životní styl</i>                             | 368 |
| 9.6.3    | <i>Evoluční osud</i>                                      | 370 |
| 9.7      | Anatomicky moderní lidé – abstraktní myšlení              | 370 |
| 9.7.1    | <i>Původ moderního člověka</i>                            | 371 |

---

|               |                                                             |            |
|---------------|-------------------------------------------------------------|------------|
| 9.7.2         | <i>Tělesné vlastnosti, vývoj a osídlení světa . . . . .</i> | 371        |
| 9.7.3         | <i>Sociální organizace a životní styl . . . . .</i>         | 372        |
| 9.7.4         | <i>Umění, symboly, abstraktní myšlení . . . . .</i>         | 373        |
| <b>Heslář</b> | <b>. . . . .</b>                                            | <b>377</b> |



# Předmluva

---

Lidskou psychiku utvářejí jednak faktory biologické, jednak vlivy sociální. Ty biologické vyplývají z podstaty organismu člověka, ze života jeho orgánů včetně těch, které tvoří jeho řídicí a koordinující nervovou soustavu. A tato soustava, jež je nesmírně plastická a dynamická, je cizelována do své výsledné podoby i své funkce vlivy společnosti, v níž člověk žije. Věda zkoumající lidskou psychiku – psychologie – je proto současně vědou přírodní i humanitní. A tak se ono pomyslné kyvadlo historie vědy vždycky rytmicky vychylovalo a vychyluje od jednoho mezního bodu svého výkyvu ke druhému, opačnému: od názoru, že základem psychologie je její racionální, biologická tvář – po názor, že je pro ni rozhodující její aspekt sociálně-vědní, v dosavadní historii převážně iracionální.

Autoři této knihy stojí pevně na pozicích racionální vědy. A napsali ji proto, že jim jejich zkušenosti ukazují, že každý výkyv zmíněného „kyvadla“, ukazujícího na základní směr psychologického myšlení, má dlouhou setrvačnost, doznívá v myslích psychologů (zejména mladých, vyrůstajících) po celý jejich život – a určuje jejich přístup k objektu jejich vědeckého zájmu: k lidské psychice a jejímu zkoumání. Autoři cítí potřebu udělat maximum pro to, aby dali biologickým vědomostem psychologů co nejpřesnější, nejmodernější, co nejúplnější a nejspolehlivější vědecké základy i obrysy ve všech rozhodujících aspektech jejich hodnocení lidského duševního života a vybalili je současnými moderními termíny z této oblasti.

Jakkoli jsme obsah knihy koncipovali tak, aby pokrýval veškerou povinnou látku přírodovědného základu, která se dnes přednáší a při zkouškách vyžaduje ve výuce psychologů na všech fakultách v České republice, nechtěli jsme napsat přímo učebnici. Chtěli jsme napsat kompendium biologických vědomostí, pro psychologa nepostradatelných; chtěli jsme napsat svazek, který si moderní psycholog zařadí do své knihovny pro celý svůj život v psychologii, aby po něm mohl – jako po příručce – kdykoli sáhnout; chtěli jsme napsat jakési „biologické vademecum“ či „nepostradatelné minimum“, ať už byl vzdělán v Brně, v Olomouci či v Praze. Usilovali jsme napsat knihu, v níž sice každý čtenář shledá řadu informací postradatelnými, ale jejíž obsah tvoří souvislý a uzavřený komplex moderních vědeckých fakt, z něhož každý údaj může být – v kontextu jiné potřeby – užitečný.

Autoři jsou si vědomi, že se pouštějí na dosud nevyšlapanou a ani neprokleštěnou cestu; v české (ani slovenské) literatuře není titul, na nějž by bylo možno navázat. Tím naléhavěji si přejí, aby kniha, kterou otvíráte, byla psychologii prospěšná.

Brno 7. 1. 2004

Prof. MUDr. Jan Šmarda, DrSc.

## Předmluva ke 3. vydání

V 1. vydání vyšla tato kniha roku 2004. Když jsme ji během roku 2003 psali, měli jsme jako její čtenáře na mysli studenty psychologie na českých filozofických fakultách; a tomu jsme přizpůsobili navržený titul. Jestliže ji pak nakladatelství Portál vydalo s titulem *Biologie pro psychology a pedagogy*, naznačilo tím, že ji mohou stejně dobře využít i studenti pedagogiky. A eo ipso také ukázalo, že ji pokládá za učebnici, třebaže autoři se původně dohodli, že ji nehodlají napsat jako učebnici, nýbrž jako kompendium obecných biologických – a tedy přírodovědných – vědomostí pro psychologa – a tedy vědce humanitního – nepostradatelných.

Čas běžel a roku 2007 bylo zapotřebí vydat druhé vydání. To bylo oproti 1. vydání nezměněno; byla to jenom příležitost odstranit zbylé chyby (většinou tiskové), které do 1. vydání prošly.

Roku 2010 už bylo zřejmé, že ve druhé polovině roku 2012 bude nakladatelství Portál muset vydat vydání třetí. To jsme připravili během roku 2011, tedy osm let po napsání výchozího textu prvního vydání. A protože osm let je dlouhá doba v životě biologických věd, které se dynamicky vyvíjejí a rozvíjejí, otevřela se cesta k jeho aktualizacím a doplňkům, prostě k aktualizaci obsahu knihy.

Čas je však také nelítostný a roku 2008 nenávratně odvál z našeho autorského kolektivu prof. Zbyňka Šmahela. Jeho kapitolu *Evoluce člověka* naštěstí nebylo pro náš záměr třeba měnit.

Byla to ovšem příležitost rozšířit obsah učebnice alespoň o krátkou kapitolu o virech a ostatních biologických fenoménech na prahu života; dále zcela přepracovat kapitolu somatologickou tak, aby – při nerozšířeném celkovém rozsahu – byl její obsah významně obohacen o poznatky fyziologické, jež do ní přinesla naše nová spoluautorka, při mírném zkrácení poznatků deskriptivně anatomických; a kapitolu *Základy genetiky* tak, aby výrazněji odrážela poznatkovou explozi této biologické disciplíny ve druhé polovině dvacátého století, zejména ve své molekulární složce – a tím i rostoucí význam genetiky ve vědách přírodních i společenských. Samozřejmě byly aktualizovány i nabídky *Literatury* k podrobnějšímu studiu v závěrech jednotlivých kapitol.

Sečteno a podtrženo: chceme, aby třetí vydání naší knihy hlásalo již svým titulem, že přináší takový obraz dnešní biologie, jaký odpovídá potřebám všech dnešních věd humanitních.

Brno, 31. 1. 2012

Prof. MUDr. Jan Šmarda, DrSc.

# Biologie a psychologie v systému věd

---

Psychologie má dlouhou minulost, ale krátkou historii, poznamenal Hermann von Ebbinghaus v knize *Über das Gedächtnis* již v roce 1885. Od dob antiky si klade psychologie stále stejné otázky: je významnější racionální přístup, nebo empirie, jsou psychické jevy vrozené (zděděné od rodičů a dalších předků), nebo získané (naučené na základě interakcí s fyzickým a sociálním světem), má větší vliv dědičnost, nebo prostředí, ovlivnila psychologii více filozofie, nebo fyziologie a příbuzné vědy, je to disciplína duchovědná, nebo experimentální? Odpovědi na tyto otázky vždy odrážejí úroveň poznání dané doby.

## 1.1 Pojetí psychologie – historie a současnost

Psychologické uvažování ovlivnili dva řeční filozofové: Platon, žijící v letech 427–347 př. n. l. (cestou k poznání je logická analýza – tedy racionalismus), a jeho žák Aristoteles žijící v období 384–322 př. n. l. (podle něhož jediná cesta k pravdě spočívá v pozorování vnějšího světa – tedy empirismus).

Analogii těchto přístupů můžeme najít např. v 17. století: racionalismus je reprezentován René Descartesem (1596–1650), který vyhrotil dualismus a za základní prvek lidského fungování označil reflex, kdežto empirismus představuje John Locke (1632–1704), tvrdící, že *Nihil est in intellectu, quod non prius fuerit in sensu*<sup>1</sup>. Rovněž Francis Bacon (1561–1626) akcentoval smyslové poznání. Lze říci, že protiklady racionalismus versus empirismus či introspekce (filozofie) versus experimenty (fyziologie,

---

<sup>1</sup> V rozumu není nic, co nebylo dříve ve smyslech.

biologie) procházejí jako červená nit již více než dva a půl tisíce let úvahami o lidské psychologii.

Diskuse o racionalismu a empirii dosáhla vrcholu v 18. století. Immanuel Kant (1724–1804) zahájil proces dialektické syntézy. Do věčné diskuse o tom, zda jsou znalosti člověka vrozené, či pasivně získané zkušeností, přispěl názorem, že důležitou roli hraje jak racionalismus, tak i empirismus. Při hledání pravdy musí oba směry spolupracovat. Kant definoval řadu aspektů této problematiky a jeho dílo podstatně ovlivnilo vznik psychologie jako vědy na konci 19. století.

Termín *psychologie* použil poprvé v roce 1517 Marcus Marulus (chápal ji jako vědu o duši). Do filozofie termín uvedl roku 1521 Filip Melanchton a v roce 1590 uveřejnil německý filozof a profesor logiky na univerzitě v Marburgu jménem Goclenius latinskou práci s názvem *Psychologie*. O zevšeobecnění pojmu psychologie se zasloužil Christian Wolff (1679–1754) svými díly *Psychologia empirica* (1732) a *Psychologia rationalis* (1734); jako jeden z prvních hovořil o měření v psychologii. Přitom pojmu psychologie v souvislosti s měřením použil již před ním Leibnitz ve svém fragmentu z období po roce 1696.

Z historického hlediska lze konstatovat, že psychologie má filozofický základ a byla chápána jako součást filozofie. K oddělení psychologie od filozofie přispěl von Ebbinghaus (1850–1909), který dokázal, že duševní funkce mohou být zkoumány experimentálně. Slavné jsou jeho pokusy zjišťovat kapacitu paměti bezesmyslnými slabikami.

Psychologii jako samostatné vědecké disciplíně je něco přes 120 let, vezmeme-li za východisko zřízení první psychologické laboratoře Wilhelmem Wundtem v Lipsku v roce 1879. V této souvislosti neuškodí připomenout, že psychologie byla třetí vědou (po fyzice a chemii), která začala používat experimentální metodu. Představiteli vznikající vědecké psychologie byli William James – zakladatel funkcionalismu, John B. Watson – otec behaviorismu, a Sigmund Freud – tvůrce psychoanalýzy.

V psychologii, více než v jiných disciplínách, se pohybovalo kyvadlo, které akcentovalo vliv kultury či přírody na psychické stavy a procesy. Scientismus, jako důsledek absolutizace vědy, vyvolal ve dvacátém století již několikrát opoziční tendence k iracionalitě ve filozofii, medicíně i psychologii. Okouzlení z úspěchů fyziky a jiných přírodních věd na počátku minulého století se promítá např. i do psychoanalýzy. Freud používá pojmový aparát fyziky a některé fyzikální principy, vytváří pozitivisticko-scientistický systém. Avšak v dalším vývoji se dostává k interpretační metodě, mající blízko k postupům filozofů, a vzdaluje se od původního přírodovědného břehu do hlubin mytologických výkladů a podobenství.

Freud však stojí ještě pevně na zemi ve srovnání s Jungem, který je pokládán současnými hermeneutiky za jednoho z největších myslitelů 20. století. S přibývajícím Jungovým věkem reálný svět v jeho pracích bledne, orientace na náboženství, mystiku, spiritismus, astrologii a esoterismus všeho druhu jej činí málo čitelným pro autentickou psychoterapii a nabízí volné pole osobám stojícím na okraji racionálního uvažování.

Německý gestaltista Kurt Lewin obrací pozornost opět k přírodním vědám. Termíny „teorie pole“, „vektory“ a další pojmy jeho motivační teorie a teorie konfliktů

jsou toho dokladem. Americký pragmatismus a technicistní postoje našly svůj výraz na poli psychologie v behaviorismu. Kyvadlo bylo opět na straně racionalismu.

V šedesátých letech dvacátého století se vrací iracionalita v podobě tzv. humanistické psychologie, tj. ve třetím proudu moderní psychologie (vedle psychoanalýzy a behaviorální psychologie), reprezentované především Abrahamem Maslowem a Fritzem Perlem. K významným představitelům iracionality patří vídeňský teoretický fyzik Fritjof Capra, zakladatel hnutí „New Age“ a hlavní interpret tzv. celostního vědeckého myšlení, u něž lze sledovat obrat fyziky k esoterickému filozofování.

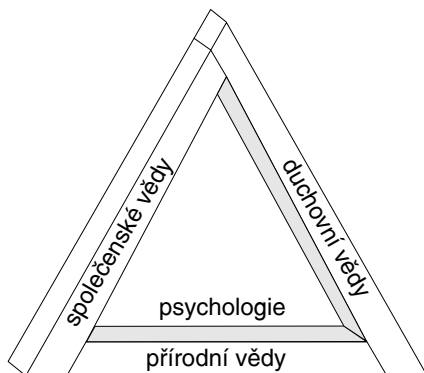
V dalším vývoji psychologie můžeme pozorovat opětné vychýlení kyvadla „kultura–příroda“ na stranu přírodovědného uvažování, neboť kognitivně behaviorální stanoviska jsou v současném vědeckém zkoumání v ofenzivě. Průkopníky proudu, který se zformoval na konci sedmdesátých let dvacátého století, byl A. Bandura s pracemi o sociálním učení, J. R. Cautela, D. Meichenbaum a další. Tento směr navazuje na představy původních behavioristů: Watsona, Skinnera, Hulla, Wolpeho, Eysencka. K těmto proudům lze přiřadit propojení kognitivně behaviorální terapie s poznatky neurověd o fungování mozku na neuronální úrovni. Vznikla behaviorální medicína, využívající psychologických metod ke zvýšení účinnosti léčby somatických chorob, jako je diabetes mellitus, ischemická choroba srdeční a další.

Historickou oscilaci psychologie mezi přírodovědeckým a humanistickým přístupem konstatuje rovněž Heretik ve slovenském reprezentativním díle o klinické psychologii (2007).

Uvedené údaje ilustrují, že proces etablování psychologie neprobíhal vždy přímočaře a diferenciace psychologického poznání neustává, což rozmnožuje pluralitu v psychologii.

Neumdlévající diskuse o *determinaci psychiky* vedla k představám o třech zdrojích či aspektech psychologie, za něž byly považovány přírodní vědy, společenské vědy a duchovní vědy (viz obr 1.1).

**Obr. 1.1** Základní zdroje psychologie jako vědy. (Převzato z Benesch, H., 2001: Psychologie. Encyklopedický atlas.)



*Přírodovědné východisko* znamená, že „psychika těsně souvisí s činností organismu, je vázána na neurohumorální systém, na činnost mozku a žláz s vnitřní sekrecí, která je do jisté míry určována genetickými vlivy, resp. preformovanými způsoby reagování, vrozenými reflexy, instinktivními tendencemi. Obecně vzato je to organismus, jehož koordinovaná činnost zajišťuje reprodukci jeho života a života druhu a který je jako biologický fenomén také nositelem a zdrojem psychiky. Psychika zajišťuje fungování organismu a je závislá na jeho biologické výbavě“ (Nakonečný, 1998).

Za druhé východisko psychologie bývají považovány *společenské vědy*. Jde o vztah k sociologii, etnografii, lingvistice, ekonomii aj. Patří sem psychologická problematika výchovného působení, vytváření návyků, kulturních vlivů atd.

Třetí strana trojúhelníka je představována *duchovními vědami*. Kromě zkoumání přírodních jevů a zdrojů psychiky bylo v potaz bráno i psychologické myšlení, které se odchylovalo od přírodovědných principů poznání. Wundtův současník W. Dilthey rozlišoval chápající (duchovědnou) psychologii a psychologii popisnou (přírodovědnou). Duševní jevy odvozoval z historického života, čistě z tvorby kulturních hodnot. Tato psychologie je založena na intuici, vcítění, porozumění, rekonstrukci jevu z hlediska zkoumaného subjektu, na pochopení celistvosti, smysluplnosti duševního života jedince, jeho potencialit, životních možností, překonávajících „pouhé“ vysvětlení vztahů příčin a následků. Duchovědná orientace v psychologii předpokládá a vyžaduje schopnosti filozofického myšlení a zájem o tuto sféru. Dilthey nárokoval metodologickou autonomii věd „duchovědných“, jejichž cílem je porozumění – na rozdíl od věd přírodních, usilujících o vysvětlení. Fenomenologická psychologie, reprezentovaná Klagesem, se zaměřuje na individuální zkušenost zprostředkovanou introspekci, odmítá interpretace podle předem vypracovaných šablon a vzorců chování.

Vztah těchto tří oblastí bývá v posledních desetiletích redukován na *dvě základní tendence v determinaci psychiky a jejích zdrojích*. Hovoří se o interakci vlivů biologických a sociokulturních. V této souvislosti je třeba podotknout, že byl opuštěn tradiční biomedicínský model choroby. Lidská nemoc má složku biologickou, psychologickou a sociální: všechny tři určují její průběh i postupy léčby (bio-psycho-sociální model nemoci).

Výše uvedené dvě základní tendence v determinaci psychiky lze sledovat v době před vznikem psychologie jako vědy i po něm. Chování je funkcí celého žijícího organismu, je výslednicí funkcí biologických a psychologických. Jeho pochopení vyžaduje syntézu a studium obou. Biologie a psychologie jsou propojeny a výrazně se navzájem ovlivňují. Zdaleka však nelze všechny psychické jevy vysvětlovat jen pomocí biologických teorií.

Hunt (2000) v této souvislosti říká, že „stálá otázka příroda versus výchova, na kterou se na začátku století obyčejně odpovídalo dědičností a později behavioristickými teoriemi, byla nedávno zodpovězena v interakcionistických pojmech. Vrozené tendence se vyvíjejí a utvářejí prostřednictvím zkušenosti a zážitky jsou vnímány a interpretovány pomocí vnitřních předpokladů. Stejná je odpověď na starou otázku, odkud pocházejí naše myšlenky: jsou výsledkem zkušenosti a učení a jsou přefiltrovány a zformovány vestavěnými neuronovými předpoklady.“ Biologický substrát je „terén“, na němž a v němž se vše odehrává. Tento terén není jen pasivním nositelem, ale je také

spoluurčovatelem a modifikátorem děje. Interindividuální rozdíly mají nepochybně i biologické základy, ale definují se sociálně, na základě přijatých norem. Agrese má, alespoň podle některých teorií, biologický základ, avšak jedinci produkují různé druhy agresivního chování, často larvovaného, „socializovaného“, které má větší míru deziderability. V situacích, které znemožňují přímé projevy agrese vůči okolí, může dojít k jejímu přenesení na vlastní osobu (např. sebepoškozování vězňů).

Komplikovanost a komplexnost východisek ovlivňujících lidskou psychiku se odrážejí ve velké vnitřní diferenciaci psychologických poznatků. Existují tendence mluvit spíše o psychologických vědách, a ne o jedné psychologii.

Americká psychologická asociace APA dělí psychologii na 27 hlavních oblastí a nespočet vedlejších. Třinácté vydání Dorschova *Psychologického slovníku* (1998) rozděluje je psychologické vědy do tří hlavních oblastí:

- empirická psychologie,
- teoretická psychologie,
- filozofická psychologie.

První skupinu tvoří 21 speciálních disciplín, jako např. obecná psychologie, vývojová psychologie, diferenciální psychologie, zvířecí psychologie, sociální psychologie, psychopatologie, klinická psychologie, medicínská psychologie, psychologie intervence (psychoterapie), sportovní psychologie, armádní psychologie, kulturní psychologie, politická psychologie, forenzní psychologie, pracovní a průmyslová psychologie, psychologie náboženství a další.

Uvnitř těchto disciplín mizí polarizace vzhledem k biologickým a sociálně kulturním determinantám psychologie. Propojení obou hledisek je prospěšné a nutné.

Pojetí psychologie jako vědy o duši pochopitelně patří do období před více staletími.

Dnes je psychologie většinou chápána jako věda o chování, prožívání a (reflektovaných) zkušenostech z obojího (Benesch, 2001).

*Definice* téměř každé vědecké disciplíny je obtížná, občas nejednoznačná a většinou existuje mnoho vymezení. Co se týče psychologie, je situace obzvláště komplikovaná. Záleží na tom, ze které doby vycházíme, kterého autora citujeme, jaké je teoretické či názorové východisko definice. Autoři psychologických učebnic se často předhánějí v prezentaci desítek definic. Před mnoha staletími byla psychologie popisována jako „věda o duši“. Aristoteles ve svém spise *De anima* nazývá tu část duše, v níž se odehrává myšlení, většinou *psyché*.

Uveďme pro ilustraci několik současných názorů:

- Psychologie je věda, která zkoumá vědomé procesy a stavy, jakož i jejich příčiny a důsledky (Rohracher in: Dorsch, 1998).
- Psychologie je věda o subjektivních životních procesech, které jsou zákonitě spojeny s objektivními životními procesy (Pauli in: Dorsch, 1998).
- Psychologie je bio-sociální věda, zkoumající biologický organismus, jehož nejvlastnější charakteristikou je schopnost uvědomovat si sebe sama. Tato schopnost se může aktualizovat jen sociálními aktivitami (Bačová, 2000).

- Psychologie je empirická věda o prožívání a chování, o jejich výkonech a jejich determinaci (Nakonečný, 1998).
- Psychologie je vědecké zkoumání chování a duševních procesů (Atkinson, 2003).

V této souvislosti je možno uvést základní koncepty předmětu psychologie, jak je prezentuje Nakonečný (1998): Psychologie byla pojímána mj. jako věda o duši, o vědomí, o subjektivní zkušenosti, o chování, o prožívání či jako věda o prožívání a chování (jednání). Kompromisem mezi psychologií prožívání a psychologií chování je psychologie jako věda o činnosti a jejím subjektu.

V současné době zažívá největší rozmach *kognitivní psychologie*, zabývající se otázkou, jak lidé vnímají informace, jak se jim učí, jak si je pamatují a jak o nich přemýšlejí (Sternberg, 2002).

Hartl (2000) chápe pojem *psychobiologie* jednak jako důraz na mechanickou integraci biologických, psychologických a sociologických zkušeností (viz A. Meyer, 1866–1950), jednak se v současné podobě jedná o studium psychických procesů z biologického pohledu. Není totožná s biopsychologií. *Biopsychologie* je nauka, která staví na biogenních základech psychické činnosti, studuje instinkty, reflexy a neurofyzilogické mechanismy chování. K jejím stoupencům patřili H. Driesch (1903), A. Wagner (1910). Biopsychologický trend je patrný i v etologii (K. Lorenz). *Psychofyziologie* je obor zkoumající fyziologické základy psychiky, biologické základy poznávání, prožívání a chování.

Je patrné, že nejvíce akcelerují psychologické disciplíny související s biologií, využívající experimenty a měření dat. Duchovědná orientace má rovněž své místo na slunci, její progres je však aktuálně menší. Najdeme ji spíše v psychoterapii při práci s jednotlivým pacientem nebo ve skupinové psychoterapii.

Z duchovědných disciplín je nejsilněji slyšitelná *kulturní psychologie*, chápána jako interdisciplinární věda na pomezí psychologie, antropologie a lingvistiky – zkoumá vzájemné ovlivňování psychického života a konkrétní kultury. Srovnává specifický vliv různých kultur na chování a prožívání člověka. Reflektuje globalizační hnutí posledních desetiletí a jeho důsledky.

## 1.2 Vztah psychologie a biologie v současném systému věd

Protože kniha pojednává o biologii pro psychology, nabízí se úvaha o *místě biologie a psychologie v systému věd*. Je pozoruhodné, jakými proměnami prošel tento systém za poslední století.

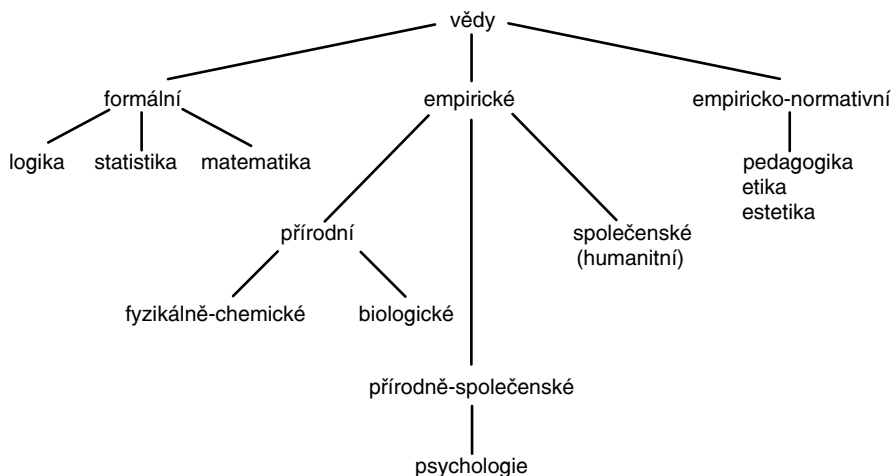
*Ottův slovník naučný* (1907) dělí vědy podle více kritérií a proklamuje, že nejbližší povaze věci stojí rozdělení podle předmětu vědního na zevnovědy (které jednají o jevech vnějších) a nitrovědy (jejichž látkou je zkušenost vnitřní). Mezi zevnovědy patří fyzika, chemie, biologie, k nitrovědám logika, psychologie, estetika, sociologie aj.

*Masarykův slovník* (1933) rozlišuje přírodovědy a duchovědy. K prvním se přiřazují matematika, fyzika, chemie, biologie, psychologie. K druhým právníctví, jazykovědy, pedagogika, teologie, filozofie, dějepis. Nejasné místo mají sociologie a geografie.

Osmidílná encyklopedie nakladatelství Diderot (1999) uvádí triádu: vědy matematické, přírodní (empirické) a humanitní (společenské, rozumějící).

Nakonečný (1998) uvádí detailnější systemizaci věd (viz obr. 1.2).

**Obr. 1.2** Místo psychologie v systému věd. (Převzato z Nakonečný, M., 1998: Základy psychologie.)



Objevují se tendence etablovat vědy odrážející zcela nové poznatky a problémy, jako např. *kognitivní vědy* nebo *neurovědy* (Kulišťák, 2003). Podle Michela a Mooreové (1999) se kognitivní vědy „zabývají studiem lidské inteligence ve všech jejích formách, od vnímání a jednání až po řeč a soudy. Kognitivní věda je interdisciplinární studium mysli a inteligence, zahrnující filozofii, psychologii, umělou inteligenci, neurovědu, lingvistiku a antropologii.“ Z definice vyplývá, že nepokrývá celé pole psychologie, neboť se nezabývá např. emocemi, motivací atd. *Neurobiologie* je považována za obor biologie, který se zabývá anatomii, fyziologií a patologií nervového systému. S ní úzce souvisí i *neurofyziologie*, zabývající se fyziologií nervového systému. Neurofyziologie může být považována i za obor psychologie, týkající se fyziologického základu psychologických procesů.

Biologie a psychologie nejsou v hierarchickém vztahu. Vzájemnost a spolupráce jsou pro ně charakteristické. Biologické pojmy, zákony a teorie jsou pokládány za důležitý základ pro psychologii, která může klást před fyziology nové otázky a problémy k řešení.

Od začátku výuky samostatné psychologie na československých univerzitách, tj. od školské reformy v roce 1953, byly biologické vědy vždy zastoupeny v povinném

vyučovacím plánu psychologů. Psychologie se vyučuje na humanitních fakultách, i když se psychologové sami považují často za přírodovědce.

Na Karlově univerzitě v Praze se ve školním roce 1953/54 – prvním školním roce po zavedení jednooborové psychologie – přednášela Obecná biologie v rozsahu tři týdenní hodiny v jednom semestru, anatomie a fyziologie byla dotována dokonce šesti hodinami a fyziologie vyšší nervové činnosti třemi hodinami. V současné době se přednáší anatomie, fyziologie, genetika a neurofyziologie.

Na brněnské Filosofické fakultě tvoří přírodovědný základ psychologické propeutiky „Biologické vědy“, kam patří biologie, anatomie, fyziologie a genetika (4 hod), „Základy neurověd“ (3 hod) a „Fyziologická psychologie“ 2 hodiny. V Olomouci učí „Anatomii nervového systému člověka“, „Fyziologii“ a „Neurofyziologii“. Obdobně najdeme předměty s podobným zaměřením, jen někdy pod modifikovanými názvy, i na univerzitách v cizině.

## Souhrn

- Psychologie vychází ze tří příbuzných oblastí, kterými jsou přírodní vědy, společenské vědy a duchovní vědy. Lidská psychika je determinována biologicky a sociálně-kulturně.
- Předmětem psychologie je vědecké zkoumání chování a duševních procesů.
- V dějinách psychologie lze vysledovat oscilace mezi racionálními a iracionálními postoji.
- Za počátek vědecké psychologie se pokládá zřízení experimentální laboratoře Wundtem v roce 1879 v Lipsku.
- Než o jedné homogenní psychologii je lépe hovořit o psychologických vědách.
- Biologická psychologie se rozvíjí rychleji než duchovědná psychologie.
- Biologie a psychologie se navzájem obohacují a doplňují. Psychologii nelze chápat jinak než jako vědu mající interdisciplinární povahu (přírodovědnou i sociálně-vědnou).

## Literatura k podrobnějšímu studiu

- Atkinson, R. L. (2003): *Psychologie*. 2. vyd. (751 s.). Portál, Praha.
- Bačová, V. (2000): *Súčasná smery v psychológii* (251 s.). Acta Facultatis philosophicae Universitatis Prešoviensis, Prešov.
- Benesch, H. (2001): *Psychologie. Encyklopedický atlas* (512 s.). NLN, Praha.
- Dorsch *Psychologisches Wörterbuch*. 13. vyd. (1166 s.). Hans Huber, Bern, Göttingen, Toronto, Seattle.
- Hall, C. S., Lindsay, G. (1997): *Psychológia osobnosti* (510 s.). Slovenské pedagogické nakladateľstvo, Bratislava.
- Hartl, P., Hartlová, H. (2000): *Psychologický slovník* (774 s.). Portál, Praha.
- Heretik, A., Heretik, A. jr. a kol. (2007): *Klinická psychológia* (815 s.). Psychoprof, Nové Zámky.

- Hunt, M. (2000): *Dějiny psychologie* (708 s.). Portál, Praha.
- Kulišťák, P. (2003): *Neuropsychologie* (327 s.). Portál, Praha.
- Michel, G. F., Mooreová, C. L. (1999): *Psychobiologie* (478 s.). Portál, Praha.
- Nakonečný, M. (1998): *Základy psychologie* (590 s.). Academia, Praha.
- Plháková, A. (2006): *Dějiny psychologie* (328 s.). Grada, Praha.
- Preiss, M. a kol. (1998): *Klinická neuropsychologie* (406 s.). Grada, Praha.
- Stachowski, R. (2000): *Historia współczesnej myśli psychologicznej. Od Wundta do czasów najnowszych.* (318 s.). Scholar, Warszawa.
- Sternberg, R. J. (2002): *Kognitivní psychologie* (636 s.). Portál, Praha.
- Strelau, J., Doliński, D. (ed.) (2008): *Psychologia. Podręcznik akademicki. Tom 1* (965 s.). GWP, Gdańsk.



# Obecné základy molekulární a buněčné biologie

---

Biologie je, jak známo, *věda o životě*. Jako skutečná věda vznikla roku 1859, kdy byla vydána stěžejní kniha Charlese Darwina „O vzniku druhů přírodním výběrem aneb zachováním vhodných odrůd v boji o život“. Oproti jiným přírodním vědám je tedy biologie *velmi mladá*. To znamená, že se dychtivě rozvíjí, že se před našima očima obohacuje a proměňuje. Její rozvoj ovšem neprobíhá se stejnou dynamikou ve všech jejích oblastech, vrstvách a systémech; alespoň v některých z nich však můžeme její *rozvoj na přelomu 20. a 21. století označit za explozivní*. Za všechny jmenujme jako příklad molekulární genetiku. Vědecká prognostika dokonce předpokládá, že asi obdobně, jako bylo 20. století obdobím exaktních anorganických věd (fyziky, chemie) a jimi fundované techniky, bude 21. století érou biologie a především genetiky.

## 2.1 Biologie dnes

Dravý rozvoj biologie se jako příval vylévá z břehů vžitých znalostí a představ a strhává do svého proudu i řadu oblastí sousedních; a tak je pro současnou biologii charakteristický také vznik celé škály **věd hraničních**: biochemie, biofyziky, molekulárních disciplín, agrobiologie atd. A samozřejmě i v jejím hlavním vývojovém proudu vznikají – specializací jejích dosavadních subsystémů – vědy nové a nové... Systém biologických věd je tedy v prudkém růstu a vývoji a jsme daleko od chvíle, kdy budeme moci alespoň odhadnout, kam až nás – možná už zítra – zavede.

Je naší povinností – a ne snadnou! – udržovat si v tomto prudkém vývoji za všech okolností objektivní přehled; ať nám jeho proud jakkoli podráždí nohy, můžeme a musíme si v něm udržet spolehlivou orientaci. Můžeme a musíme dokázat, že se nám nestane nepřehledným, nevymkne se nám z rukou a že nám nezmizí z očí.

Pokusme se tedy nejdříve formulovat, jak můžeme obecně charakterizovat fenomén zvaný život. Co je vlastně objektem a co posláním biologie?

## 2.1.1 Živá soustava

Jaké a které soustavě přísluší právem označení „soustava živá“? Jakkoli se našemu myšlení jeví rozdíl mezi živým a neživým jako očividný a banálně samozřejmý, dostaneme se okamžitě do obtíží, jakmile se jej pokusíme – samozřejmě vědecky přesně, úplně a obecně – vyjádřit.

Usnadníme si tento úkol, přistoupíme-li k němu ze systémového hlediska, tj. připustíme-li, že život je vždy a bez výjimky vázán na nějakou hmotnou soustavu. Naš problém pak nabude formy otázky: čím je charakterizována živá soustava?

Jestliže abstrahujeme od různých verzí filozofických, náboženských, etnických, historických, čistě beletristických a ostatních nevědeckých názorů a jestliže se pokusíme zformulovat odpověď podle poznatků dnešní vědy, nemůže nám ujít, že živou soustavu – alespoň živou soustavu, jakou známe na povrchu své planety Země – bez výjimky charakterizují tyto parametry:

- **biochemické složení**, jehož podstatou je nukleová kyselina (alespoň jednoho typu, DNA nebo RNA – nejčastěji obě, přítomné v komplexech s proteiny),
- z tohoto látkového složení vyplývající schopnost **autoreprodukce**
- a při autoreprodukcí se projevující **dědičnost**.

Kromě těchto tří základních atributů jeví živá soustava zpravidla ještě několik dalších, jež ji odlišují od neživé. Bývají to tyto znaky, resp. schopnosti:

- živá soustava je vždy *prostorově ohraničená, trojrozměrná*, a má vždy specificky *limitované trvání v čase*;
- její vnitřní struktura a z ní vyplývající funkce jsou vždy složité až *velmi složité, hierarchicky uspořádané*;
- složení z makromolekulárních látek jí umožňuje – při jednotném stavebním plánu – *neomezené možnosti variability* za využití *omezeného počtu základních stavebních jednotek*;
- pokud je živá, probíhají v ní nepřetržitě řízené a koordinované reakce přeměny látek a energií (*látkový a energetický metabolismus*). Přeměny navazují na stejné *nepřetržitý příjem látek a energií* z vnějšího prostředí a *výdej látek i energií* do něj;
- živá soustava má schopnost vnímat impulzy z prostředí, registrovat je a adekvátně na ně reagovat – *je dráždivá*; žije v *dynamické rovnováze* se svým prostředím;
- na účet „surovin“ přijatých z prostředí a metabolicky zpracovaných má *schopnost růst*;
- podle své výbavy má *schopnost aktivního pohybu*;

- všechny své biologické procesy *sama řídí a koordinuje*;
- z hlediska termodynamiky je to otevřený dynamický systém; probíhá ustavičnými přeměnami na molekulární úrovni, jimiž *neustále zvyšuje svou uspořádanost* – na úkor prostředí. Vzhledem k obecné tendenci hmoty k ustavičnému zvyšování entropie své hmoty ji tak *udržuje v dynamické rovnováze*.

Funkční parametry živé soustavy lze shrnout jako projekce *trvajícího toku látek, energií a informací* mezi ní a jejím prostředím i mezi subsystémy a prvky její hierarchické struktury navzájem.

### 2.1.1.1 Hierarchie živých soustav

Nejmenší a nejjednodušší soustavou, jevící všechny molekulární funkční i morfologické znaky života, je obecně **buňka**. Živou soustavou je však už také subsystém buňky – **buněčná organela** – a někdy i její subsystém – **funkční komplex makromolekul**. Všechny tyto komplexy jsou samozřejmě vytvářeny biologickými makromolekulami; ty – samy o sobě – již za živé obecně pokládány nejsou. Někde mezi organelou a biomakromolekulou tedy probíhá ona málo zřetelná, ale rozhodující hranice života. Sepstapujeme-li tedy tímto směrem od vyšší hierarchické úrovně k nižší, setkáváme se se soustavami, kterým postupně ubývá vyjmenovaných atributů života.

Do této oblasti patří **viry**, jež lze pokládat za živé už jen s nemalou licencí (a jež také dlouho po svém objevení na prahu 20. století za živé pokládány nebyly). I virus – jakkoli je malý – je trojrozměrný, je vždy komplexem nukleové kyseliny a proteinů (větší z virů obsahují i další organické látky), má vždy schopnost autoreprodukce (jen v hostitelské buňce, kterou infikoval) a při ní se projevující dědičnosti; a – samozřejmě – i každý virus žije jen po omezenou dobu. Je ovšem jen omezeně variabilní, nemá vlastní metabolismus (jakkoli je obligátním parazitem buněk), není dráždivý neroste, ani není aktivně pohyblivý. *Mimo hostitelskou buňku se tedy virus jeví spíše jako neživý.* Každá jeho izolovaná částice je tzv. **virion**. Nicméně i jako volná částice si každý virion udržuje své charakteristické makromolekulární složení a architekturu.

Živá soustava nadřazená buňce je (v mnohobuněčném organismu) **tkáň** (v organismu živočišném), resp. **pletivo** (v organismu rostlinném); této úrovni je nadřazena soustava zvaná **orgán**, orgán je subsystémem **orgánové soustavy** a ta už je subsystémem **organismu**. Organismus (živý jedinec) je subsystémem **populace organismů**, ta je subsystémem **biocenózy** (společenství populací) a každá biocenóza i s geologickými prvky je prvkem **biosféry** (tj. soustavy všeho živého na Zemi).

Z toho všeho plyne, že jednoznačné vymezení života soustavy je obtížné i variabilní a že je *věcí dohody – konvence*.

## 2.2 Buňka – jednotka struktury i funkcí života

Buňka může existovat buď samostatně – jako **jednobuněčný organismus** (rostlinný nebo živočišný, nejčastěji jako **mikrob**), nebo jako prvek tkáně (pletiva)

**mnohobuněčného organismu** (opět rostlinného nebo živočišného). V každém případě je buňka schopna zajistit vyjmenované funkce živé soustavy. K tomu je vybavena speciálními orgány, tzv. **buněčnými organelami**. Stavební prvky buňky včetně organel jsou konstruovány podle určitých společných principů.

Těmito principy jsou:

- základní molekulární prvky struktury;
- princip uložení a využívání genetických informací;
- princip enzymové aktivity;
- membránový princip;
- příjem a využití informací z prostředí;
- cytoskelet;
- princip aktivního pohybu;
- buněčný cyklus.

Z nich bude principům genetických informací věnována samostatná kapitola 4. Ostatní základní principy výstavby všech buněk si v dalším postupně probereme. Poukážeme přitom na stavbu a funkce buněčných organel, jež těchto principů využívají.

Evoluce života na Zemi vytvořila nejdříve **buňky prokaryontní** a teprve později, s jejich využitím, dokonalé **buňky eukaryontní** (obr. 2.1).

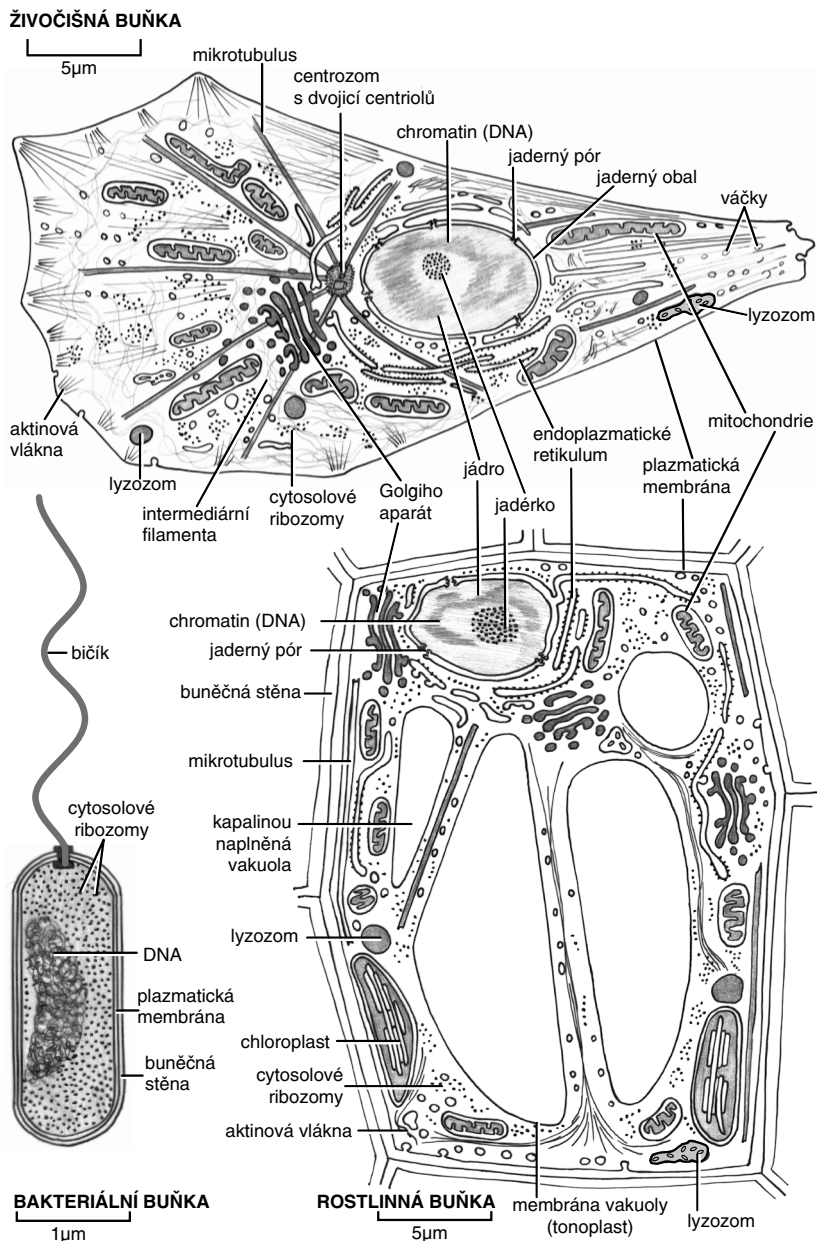
## 2.2.1 Buňka prokaryontní

Nejstarší a nejjednodušší buňky se označují jako prokaryontní, protože si udržují původní, velmi jednoduchou stavbu svého buněčného jádra. Vedle **bakterií** tvoří prokaryontní buňky rovněž mikroskopické **sinice**. Zatímco bakterie vznikly na Zemi – jako nejstarší anaerobní, heterotrofní buňky – již před více než 3,5 miliardami let, fototrofní sinice vznikly asi o 0,5 miliardy let později.

V cytosolu prokaryontních buněk jsou řádově sta enzymů, tj. proteinových molekul, z nichž každý druh je biologickým katalyzátorem jedné specifické biochemické reakce. Jejich aktivita je přesně koordinována v prostoru i čase tak, že produkt každé enzymové reakce je využit jako výchozí substrát reakce řízené enzymem dalším, takže vznikají *souvislé řetězce enzymové aktivity* – souvislé řetězce metabolické.

V základním cytosolu je uloženo **prokaryontní buněčné jádro**, což není nic více než jeden **chromozom**, nesoucí v lineárním uspořádání lokusy jednotlivých **genů**; ty zajišťují všechny nezbytné funkční i strukturní znaky buňky, a to formou funkčně vymezených úseků jediné dvouřetězcové makromolekuly **DNA**. Ta je v prokaryontní buňce vždy cirkulárního tvaru, tj. je cirkulárně kovalentně uzavřena. Její konturová délka je cca 1 mm (musí být tedy v až cca 1 000× menší buňce prostorově velmi úsporně svinuta) a nese v průměru tisíce genů. Na prokaryontní úrovni je molekula DNA synonymem pro chromozom a chromozom synonymem pro buněčné jádro. (Jak uslyšíme v kapitole 4, na úrovni eukaryontní znamenají tyto pojmy tři různé, hierarchicky nadřazené útvary, odpovídající za dědičnost.) Struktura DNA bude probrána v části 2.2.2.1.

**Obr. 2.1** Přehled typických složek buňky živočišné, rostlinné a bakteriální. Jako model živočišné buňky je schematicky znázorněn fibroblast, rostlinná buňka je schématem buňky mladého zeleného listu, bakteriální buňka je schématem tyčinky rodu *Bacillus*. Všimněte si různého zvětšení.



Kromě jádra nese prokaryontní buňka v cytosolu bohatou suspenzi **ribozomů**, jež jsou hlavní částí proteosyntetického instrumentaria buňky. I prokaryontní ribozomy jsou sice tvořeny větší a menší podjednotkou, ale jsou obecně menší než eukaryontní: jejich molekulová hmotnost je  $2,8 \cdot 10^6$  a sedimentační konstanta 70S. Obdobné, zejména kvantitativní rozdíly jeví i obě podjednotky a samotná rRNA.

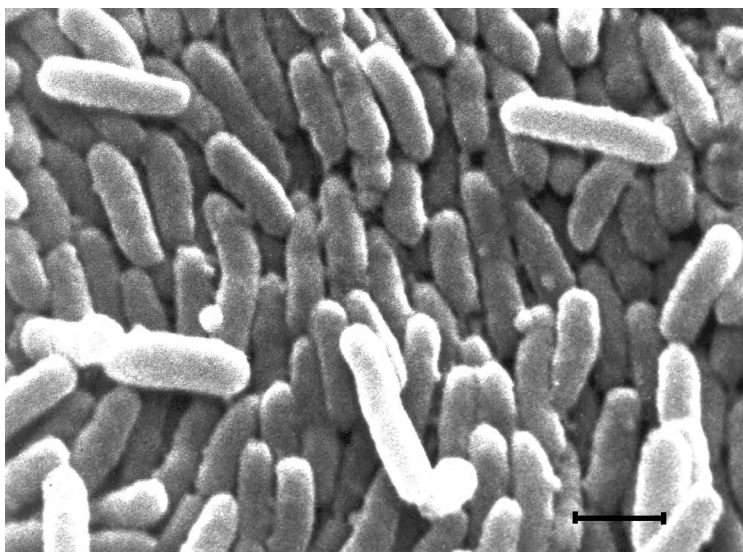
Dále prokaryontní buňka nese sférické membránové měchýřky rozmanité velikosti i významu, podílející se buď na anabolické či katabolické větvi metabolismu.

Přechod látek z prostředí přes **plazmatickou membránu** do buňky je zpravidla spojen s přeměnami forem energie; v prokaryontní buňce je plazmatická membrána i sídlem oxidoredukčních enzymů a přenašečů elektronů.

### 2.2.1.1 Bakterie

Všechny bakterie jsou organismy jednobuněčné, o šířce buněk od cca 0,3  $\mu\text{m}$  do cca 7  $\mu\text{m}$ . (Průměr sférických koků se pohybuje od 0,5 do 2,5  $\mu\text{m}$ , průměr tyčinek od 0,3 do 2  $\mu\text{m}$  a jejich délka od 1 do 7  $\mu\text{m}$ . Spirochety dosahují při šířce 0,2–0,75  $\mu\text{m}$  délky 5–500  $\mu\text{m}$ .) Všechny bakteriální buňky (viz obr. 2.2) jsou i nejmenší a nejprimitivnější kategorií buněk. (Buňky bakterií se často sdružují do dvou- či třírozměrných útvarů charakteristické morfologie, např. řetízky.) Jsou buňkami evolučně nejstaršími, vznikly jako výsledek abiogenního vývoje chemických prekurzorů živých soustav.

**Obr. 2.2** Kultura tyčinkovitých střevních bakterií *Escherichia coli* (řádovací elektronový mikroskop). Úsečka je měřítkem 1  $\mu\text{m}$ .



Už primitivní bakterie si asi osvojily **metabolismus prototrofní**, tj. dovedly k biosyntéze organických látek z atmosférického kyslíčnicku uhlíčitěho ( $\text{CO}_2$ ) využít energii, kterou uvolnily oxidací jednoduchých anorganických látek, přítomných na úsvitu života v zemských praoceánech, např. sulfanů (jako  $\text{H}_2\text{S}$ ) na síru, železnatých solí ( $\text{Fe}^{2+}$ ) na železité ( $\text{Fe}^{3+}$ ) atd. Takový typ autotrofního procesu se nazývá **chemolitotrofie**. Když pak sinice přinesly uvolňování energie z vody její fotolýzou (biokatalytickým efektem chlorofylu), vznikla **fototrofie**. Kyslík, uvolněný fotosyntézou sinic do atmosféry, umožnil dýchání nejen jim samým, nýbrž i bakteriím, a tak vznikly vedle původních bakterií anaerobních i bakterie aerobní. (Husté polyfázické prostředí s bohatstvím organických látek – jako např. bahno – bývá téměř vždy anaerobní, redukční, proto v něm převládají anaerobní bakterie, které zpracovávají organické látky různými způsoby kvašení.) Životní cyklus bakterií probíhá velmi rychle. Za optimálních růstových podmínek dosahuje jejich generační doba cca 20 minut.

Pro bakterie jsou typické **mesozomy**, což jsou specificky utvářené vchlípeniny plazmatické membrány do cytosolu. Protože vždy zasahují do prokaryontního jádra, soudí se, že koordinují buněčné dělení s dělením jádra.

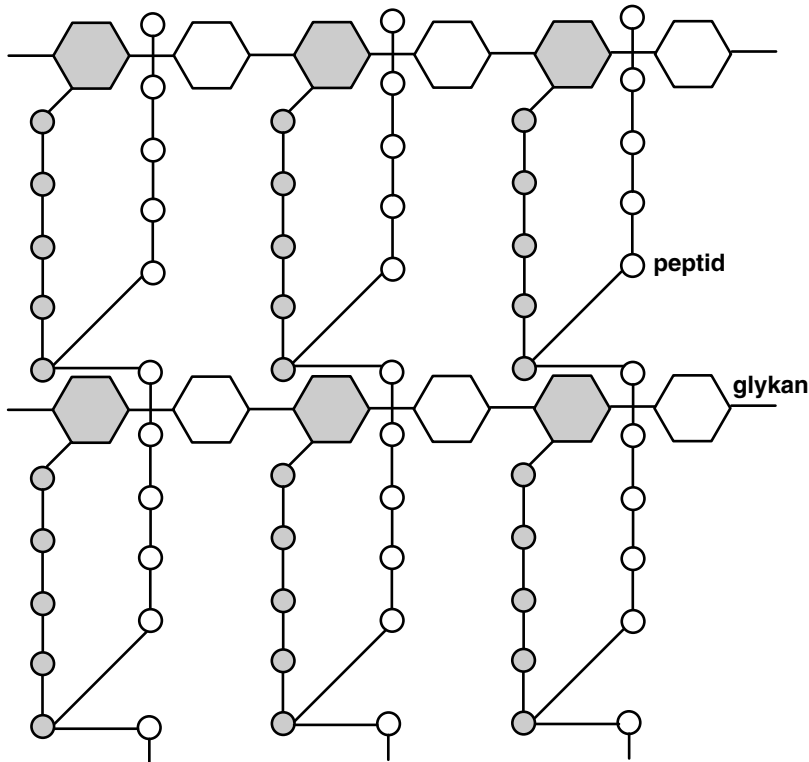
Povrch cytoplazmy (cytosolu) se všemi jejími složkami obaluje plazmatická membrána a kolem ní, oddělena štěrbinovitým periplazmatickým prostorem, **buněčná stěna**. U některých bakterií je stěna obklopena ještě amorfní vrstvou – koloidním polysacharidovým pouzdrem.

Stěna prokaryontních bakterií je zcela jiného, složitějšího látkového složení a molekulární architektury než stěna eukaryontních buněk rostlinných. Rozlišují se dokonce dva různé typy této stěny, jež lze od sebe rozlišit základním bakteriologickým barvicím postupem – *barvením podle H. Ch. Grama*; při něm se prokaryontní stěna nabarví buď temně modrofialově – pak jde o buňku *grampozitivní*, nebo jasně červeně – buňka *gramnegativní*. Grampozitivní stěnu tvoří tlustá vrstva **mukopeptidu** (peptidoglykanu, tzv. mureinu), komplexní síťoviny vzájemně paralelních řetězců specifického glykanu glukosaminu a krátkých oligopeptidů, které je navzájem spojují křížem (obr. 2.3). Stěnu gramnegativní pak tvoří tenká vrstva téhož složení, na povrchu pokrytá ještě vrstvou fosfolipidů a lipoproteinů, tzv. **vnější membránou**. (Stěna sinic je vždy gramnegativní.)

Vnější povrch každé stěny nese řadu receptorů pro nejrůznější ligandy, od vitaminů po bakteriální viry (tzv. **bakteriofágy** či **cyanofágy**). U některých bakterií z ní vyrůstají proteinové **bičíky** sloužící k pohybu. Vedle nich u řady bakterií pronikají povrchem stěny rigidní vláknité výběžky plazmatické membrány – tzv. **sex-pili**, umožňující jejich konjugaci s jinými bakteriemi téhož nebo příbuzného rodu (viz část 5.2.1.2), a **fimbrie**, jimiž se přichycují k povrchu buněk eukaryontních. *V jednotlivostech je molekulární struktura stěny u různých druhů i kmenů bakterií a sinic velmi rozmanitá*, což je příčinou specifických antigenních vlastností jejich povrchů; a tato rozmanitost slouží jako jedno z kritérií jejich diagnostického rozlišování.

Říše prokaryontních organismů je velmi bohatá; tvoří ji cca 4800 druhů.

Téměř všechny dnes známé bakterie byly podle svých biochemických, morfologických, ekofyziologických i genetických znaků systémově rozděleny do dvou říší. Ty se zřejmě od společných probiotických předků musely dvěma různými směry odlišit

**Obr. 2.3**    **Struktura peptidoglykanu (mureinu).**

velmi dávno, již na úsvitu života: na **Bacteria** (dosud je vžitější termín **Eubacteria**) a na **Archaea** (známější jako **Archeobacteria**).

Archaea se liší od ostatních bakterií především tím, že jsou vázána na extrémní podmínky vnějšího prostředí. (Typickým životním prostředím archeí jsou podmořské vývěry horké vody, kde žijí při teplotě převyšující 100 °C.) Mají velmi redukovanou buněčnou stěnu (pokud vůbec nějakou tvoří), jejich plazmatická membrána se zásadně liší od biomembrány (tím, že ji tvoří jediná vrstva isoprenoidů, nevyskytujících se v ní u jiných buněk, nesmírně odolná vůči vysokým teplotám) a geneticky se od prokaryont liší tím, že jejich geny obsahují (byť různou měrou) introny – podobně jako geny eukaryontní.

Také jejich membránový enzym ATPáza i jejich rRNA jsou odlišného typu než v prokaryontech.

### 2.2.1.2 Sinice

V buňkách sinic probíhá metabolismus charakteru autotrofního; probíhá v nich již **fotosyntéza**. Sinice mají k dispozici pouze *chlorofyl a*, zato však mají i variabilní řadu dalších fotosyntetických pigmentů, především namodralý *fykocyan* (odtud odstín jejich buněk), který rozšiřuje absorpční spektrum viditelného světla. Morfologické i funkční jednotky s fotosyntetizujícími pigmenty, tzv. **fykobilizomy**, jsou v buňkách sinic vázány na specifické membrány zvané **tylakoidy**, uspořádané do paralelních lamel.

Sinice přinesly životu také schopnost vyspělým i šlechtěným rostlinám nedostupnou: *schopnost asimilovat plynný molekulární dusík v atmosféře* (redukovat jej na amoniak, který rostliny již zpracovat dovedou). Tuto schopnost s autotrofními sinicemi sdílejí jen některé heterotrofní bakterie. Sinice jsou organismy s nejmenšími nároky na výživu vůbec, a proto jsou schopny kolonizovat nejrozmanitější, i velmi nehostinné biotopy.

Cytoplazma obsahuje také rozmanité buněčné inkluze: krystaly, koloidní zrna nebo kapky koncentrovaných molekul nejrozmanitějších nerozpuštěných anorganických i organických látek, jak je přináší buněčný metabolismus. Typické jsou velké amorfní hrudky metabolitu **cyanofycinu**.

V buňkách sinic bývají nadto tzv. **karboxyzomy**, tj. charakteristická polyedrická zrna obsahující enzym karboxylázu *rubisco*.

Buňky sinic mají téměř vždy charakteristické **pouzdro**; je tvořeno specifickým a i specificky uspořádaným **slizem**.

Sinice jsou buď jednobuněčné či vícebuněčné. Ve druhém případě vytvářejí charakteristická vlákna. Připomínají tím vláknité řasy a odtud vzniklo jejich původní označení, které se dodnes v řadě jazyků udržuje: „modrozelené řasy“ (byť řasy jsou již rostliny eukaryontní). Buňky vláknitých sinic se řadí za sebe ve **stélky** (trichomy), v nichž je spojuje společná povrchová **pochva**, opět rozmanité stavby a tloušťky.

I u prokaryontních sinic se tedy setkáváme s tendencí buněk sdružovat se ve vícebuněčné organismy, v nichž se diferencují v různé funkční (i morfologické) typy. Kromě běžných **vegetativních buněk** se v trichomech vyskytují tzv. **heterocyty**, buňky specializované na asimilaci atmosférického dusíku, a tzv. **akinety**, buňky morfologického charakteru spor a s obdobnou funkcí: udržet životnost sinice i v nepříznivých podmínkách prostředí a stát se východiskem nového jedince, jakmile nastanou pro jeho růst příznivé podmínky.

Průměr buněk sinic se pohybuje od 1 do 100  $\mu\text{m}$ ; jsou tedy větší než bakterie!

Pro snazší konstrukci systému byly sinice latinsky nazvány **Cyanobacteria** – a tím vlastně taxonomicky přiřazeny k bakteriím.

### 2.2.1.3 Mykoplazmata

Nejmenší a extrémně zjednodušené prokaryontní buňky jsou tzv. **mykoplazmata**; jsou to sférická pleomorfní tělíska o průměru pouze 0,3–0,8  $\mu\text{m}$ . Nemají buněčnou stěnu ani jinou povrchovou vrstvu kromě plazmatické membrány. V cytoplasmě ovšem obsahují chromozom – pouze s asi polovičním počtem genů, než je obvyklý u prokaryont – a prokaryontní ribozomy. Některá z mykoplazmat žijí saprofytický,

většina však paraziticky (působí u zvířat i člověka řadu chorob, nejčastěji dýchacího a vyměšovacího ústrojí, ale i dalších orgánů).

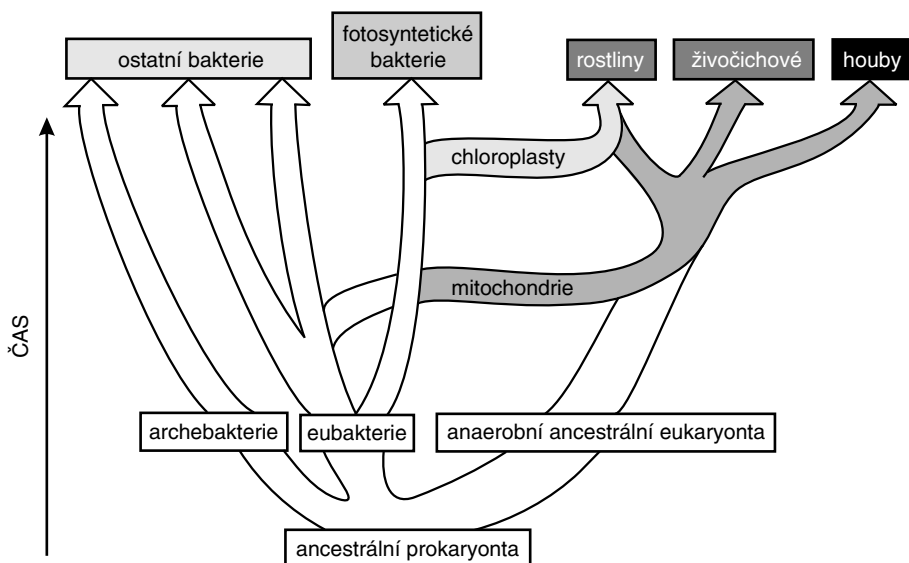
## 2.2.2 Buňka eukaryontní

Všechny základní stavební i konstrukční principy živých soustav jsou tytéž (nebo jen nepatrně modifikované) v buňkách pro- i eukaryontních. Jestliže tedy probereme nejzákladnější z těchto principů teprve nyní – v souvislosti se složitějšími buňkami eukaryontními, musíme hned v úvodu zdůraznit, že jsou podle těchto principů konstruovány i buňky prokaryontní, jež jsme již představili. Jestliže jsme buňky bakterií, sinic a mykoplazmat krátce představili již před touto statí, pak jen proto, abychom začali tím, čím jsou charakterizovány právě buňky nejjednodušší; tak můžeme postupovat od jednoduššího ke složitějšímu.

Hned v úvodu této statí proto uvádíme obrázek 2.1, který graficky shrnuje nejpodstatnější znaky všech tří základních typů buněk, jež existují: buňky prokaryontní a z eukaryontních rostlinné a živočišné.

Je rovněž nutno uvést hned na začátku, že současný systém živých organismů, založený na přirozených fylogenetických souvislostech (jak nám je prezentuje srovnávací genomika organismů), rozděluje všechny známé (minulé i současné) buněčné organismy do tří říší: dvou prokaryontních – Archaea a Bacteria – a jedné eukaryontní – Eukarya. Evoluční strom dnešních prakticky rozlišovaných skupin buněčných organismů pak ukazuje obr. 2.4.

**Obr. 2.4 Schéma evoluce současných archeí, bakterií, rostlin, živočichů a hub**



Buňka eukaryontní je mnohokrát větší a hlavně složitější než prokaryontní. Diferenciací cytosolu si vytvořila specifické organely, takže své funkce provádí mnohem různoroději, dokonaleji a výkonněji. Její dokonalé jádro jí také dalo jméno. Dosahuje nejčastěji rozměrů v desítkách mikrometrů.

Živou hmotu všech buněk tvoří z hlediska molekulární stavby koloidní roztoky tzv. biomakromolekul. Molekulová hmotnost makromolekulárních látek se pohybuje v řádech  $10^4$ – $10^6$ . Jejich koloidní roztoky mají v živé hmotě formu *solu* (odtud spřežka *cytosol*). Makromolekuly jsou vždy *polymery*, event. *kondenzáty molekul monomerních*. (Kondenzace se liší od polymerace tím, že se při kovalentním spojení dvou monomerů vždy uvolňuje molekula vody; takto vznikající vazby se označují jako *esterické*, *peptidové* nebo *glykozidické*.) Makromolekulární látky typické pro živé systémy (**biomakromolekuly**) jsou *nukleové kyseliny*, *proteiny* a *polysacharidy*.

Makromolekuly látek, mezi nimiž probíhá přenos genetických informací, se označují jako *informační*; ze jmenovaných jsou to nukleové kyseliny a proteiny. *Monomery nukleové kyseliny jsou vždy čtyři různé nukleotidy, monomery proteinu tvoří vždy až dvacet různých aminokyselin*. Právě zřetěžením monomerů do dlouhých – a přitom nerozvětvených – makromolekul může být realizována každá genetická informace, protože takto je z nich možno vybudovat prakticky neomezený počet různých polymerů (kondenzátů). Pro makromolekuly lineární stavby (řetězcovité) je charakteristická schopnost jejich roztoků reverzibilně přecházet – podle daných podmínek – z tekutého stavu (*sol*) do stavu polotuhého (*gel*). Sol běžně přechází v gel ochlazením.

### 2.2.2.1 Nukleové kyseliny a jejich biologický význam

Ve všech buňkách – pro- i eukaryontních – jsou to nukleové kyseliny, jež kódují genetické informace; jsou *látkovou podstatou genů* – a odpovídají i za jejich expresi. Určují tedy (přímo i nepřímo) veškeré biologické funkce buňky (tím, že kódují strukturu a aktivitu enzymů) i její morfologii; zabezpečují přitom i dokonalý přenos všech genetických informací z rodičovských buněk na dceřiné. Těto biologické funkce nukleových kyselin je věnována kapitola 4 – Základy genetiky.

#### DNA, RNA a jejich primární struktura

Nukleová kyselina je *polymerní řetězec monomerů* – nukleotidů. Izolované nukleotidy přenášejí chemickou energii v buňce a jsou nositeli informace při transdukcích signálů. Každý nukleotid je celkem ze tří složek: 1) *dušikaté baze*, buď typu **purinu** (adenin, zkracovaný A, a guanin, zkracovaný G) nebo **pyrimidinu** (cytosin C a tymin T v DNA, cytosin a uracil U v RNA); 2) *cukru* – *pentózy* (ribózy v RNA nebo deoxyribózy v DNA); 3) *fosfátové skupiny* ( $\text{PO}_4$ ).

Pokud má nukleotid samostatnou biologickou funkci, nese až tři estericky připojené fosfátové skupiny, zřetěžené za sebou; nejčastěji jde o *kyselinu adenosintrifosforečnou*, *ATP*.

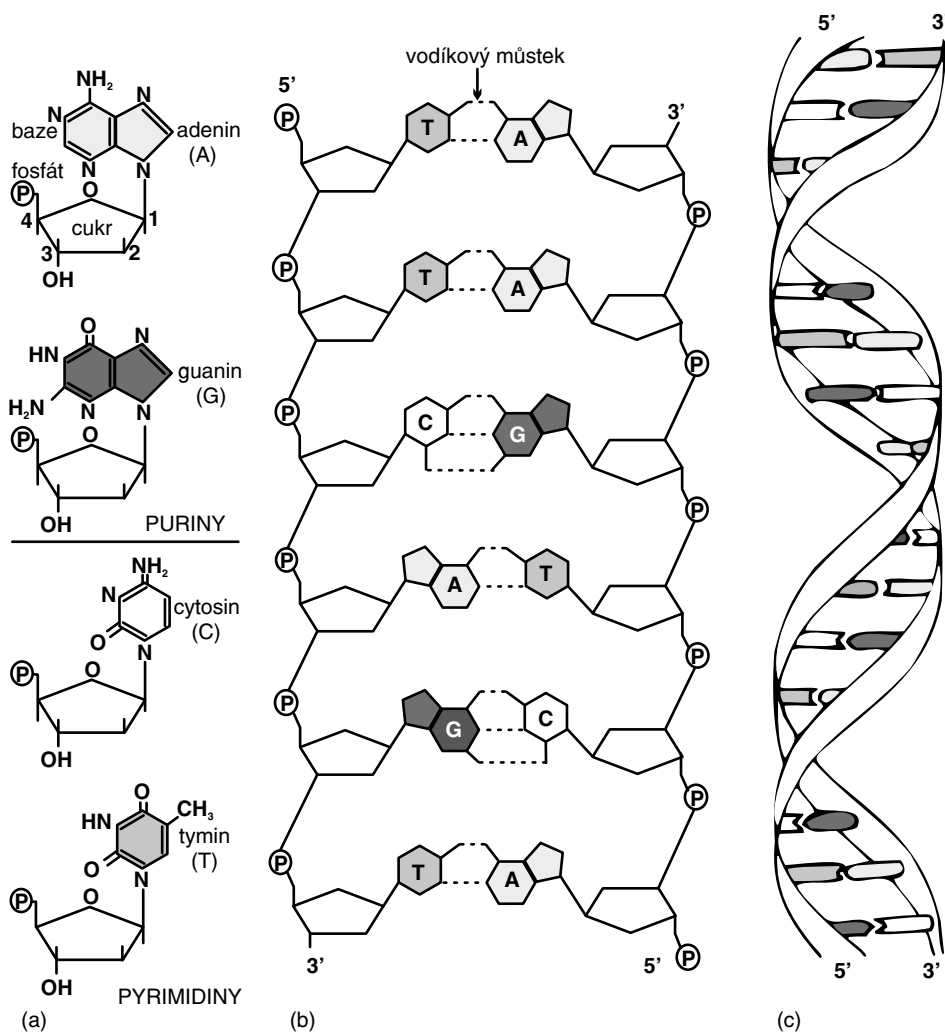
Protože nukleové kyseliny jsou řetězce až o milionech nukleotidů, svázaných za sebou, a baze v nich se po celé délce zcela nepravidelně střídají, mohou být jejich úseky

(i geny) nekonečně rozmanité – a právě proto mohou kódovat nekonečně mnoho genetických informací. Pořadí nukleotidů tvoří *primární strukturu* DNA.

Molekuly DNA jsou v buňkách vždy *dvouřetězcové*, protože *dusíkaté báze protilehlých nukleotidů obou řetězců se zákonitě párují*, tj. spojují vodíkovými můstky: A se vždy dvěma vodíkovými můstky páruje s T, G se třemi vodíkovými můstky páruje s C (obr. 2.5).

Obr. 2.5

**Struktura DNA. a) Schéma nukleotidů. b) Schéma párování komplementárních bazí ve dvouřetězcové molekule. c) Schéma šroubovicové sekundární struktury.**



*Pořadí (sekvence) nukleotidů v jednom řetězci je tedy přesně komplementární sekvenci nukleotidů v řetězci párovém.* I jednořetězcové, kratší molekuly RNA mají tendenci vytvářet dvouřetězcové úseky o komplementárním pořadí nukleotidů všude, kde jim to jejich jednotlivé části dovolí.

Páteř řetězce vytváří stereotypní střídání pentózy a fosfátu; na fosfát je navázána opět pentóza nukleotidu následujícího (jde o *fosfodiesterické vazby*).

Kyslíkový atom fosfátu se váže vždy na uhlík C<sub>5</sub> pentózy; na řetězci nukleové kyseliny se pak kromě tohoto uhlíku pentózy podílejí ještě její uhlíky C<sub>4</sub> a C<sub>3</sub> a na uhlík C<sub>3</sub> je navázán kyslík fosfátu nukleotidu následujícího. (Na uhlík C<sub>2</sub> pentózy je v její molekule vázán buď vodík H v molekule deoxyribózy nebo hydroxyl OH v molekule ribózy.) Na C<sub>4</sub> pentózy je aldehydic-ky vázán její atom kyslíku, jenž je cykлизován na její uhlík C<sub>1</sub>. Na uhlík C<sub>1</sub> je též kovalentně vázána dusíkatá база svým dusíkem N<sub>1</sub>. (Pyrimidin má dva či tři atomy dusíku, purin pět.)

Páteř řetězce nukleotidů tak tvoří vždy – kromě atomu P – dva atomy kyslíku + tři atomy uhlíku od jednoho P k dalšímu. Všechna šest zúčastněných kovalentních vazeb má k dispozici určitou volnost rotace. To poskytuje nukleovým kyselinám poměrně značnou konformační flexibilitu směrem do stran od jejich páteře, přičemž párové báze na sobě stále lpí vzhledem ke svým vodíkovým můstkům.

Každý řetězec DNA či RNA je vždy na jednom konci zakončen fosfátem s dále neobsazeným uhlíkem C<sub>5</sub> pentózy (konec 5') a na druhém konci pentózou s dále neobsazeným uhlíkem C<sub>3</sub> (konec 3'). (V určitých typech RNA, např. mRNA, je koncový nukleotid na C<sub>5</sub> modifikován navázáním speciální „čepičkové“ struktury.) Při své syntéze narůstá polymer postupnou polymerací nukleotidů ve směru 5'→3'.

### Sekundární struktura nukleových kyselin

Molekulu DNA tvoří nejčastěji dva polynukleotidové řetězce o komplementární primární struktuře a o vzájemně *antiparalelní polaritě*. To znamená, že na tom konci, kde jeden z řetězců nese konec 3', nese komplementární řetězec konec 5'. Oba jsou v každém páru bazí navzájem poutány zmíněnými vodíkovými můstky. Nativní molekula DNA je přitom hydrofobními interakcemi stabilizována do prostorového tvaru *dvojitě pravotočivé šroubovice typu α-helixu*. Tato dvoušroubovicová struktura, jakkoli je flexibilní, je charakterizována řadou poměrně přesných fyzikálních parametrů. Právě tyto fyzikální znaky od sebe odlišují nejčastější *formu B* od *formy A*. Obě představují stav s nejmenší volnou energií, vytvářející se samovolně.

Tento prostorový tvar DNA se označuje jako její *sekundární struktura*. V konformaci B je poloměr její dvoušroubovice 1 nm, výška závitu je cca 3,4 nm. Na jeden závit dvoušroubovice připadá 10 párů nukleotidů. I při své sekundární struktuře dosahuje délka molekuly buněčné DNA cca 10–100 μm a její hmotnost desítek milionů až stovek milionů daltonů. Celková délka dvoušroubovice DNA o váze 1 pikogramu, tj. 10<sup>-12</sup> g, je 31 cm. V genoforech jsou tedy makromolekuly DNA vždy velmi těsně svinuty do prostorově co nejúspornějšího útvaru.

Oddělení obou řetězců molekuly od sebe je tzv. **denaturace DNA**; lze ji dosáhnout zvýšením teploty, změnou iontové síly prostředí, účinkem povrchově aktivních látek (močoviny) atd. Denaturace se běžně využívá v metodických postupech sekvenace, molekulární hybridizace (a tím i průkazu určité primární struktury), polymerázové

řetězové reakce (PCR – polymerase chain reaction) atd. Za vhodných podmínek může být denaturace DNA *reverzibilní*.

Sekundární struktura RNA je většinou jednodušší – už proto, že RNA bývá jednořetězcová. Nicméně v určitých případech jedno- nebo dvouřetězcová RNA (např. jednořetězcová RNA ve virionech RNA virů) udržuje tvar  $\alpha$ -helixu. Složitější sekundární strukturu má tRNA se svými charakteristickými rameny a jejich smyčkami (viz stať 4.2.4.2. *Posttranskripční úprava tRNA*).

### 2.2.2.2 Proteiny

Proteiny vznikají kondenzací aminokyselin; jak už zmíněno, v živé hmotě je takto využíváno 20 různých aminokyselin.

Primární struktura proteinů

Každá z aminokyselin má nejméně jednu skupinu karboxylovou ( $-\text{COOH}$ ) a nejméně jednu skupinu aminovou ( $-\text{NH}_2$ ), navázanou vždy na  $\alpha$ -uhlík.

Kterákoli z nich se tedy může peptidovou vazbou kovalentně svazovat se kteroukoli; právě peptidová vazba vzniká kondenzací mezi atomem C karboxylu jedné a atomu N aminu druhé aminokyseliny, při níž se hydroxyl z karboxylu ( $-\text{OH}$ ) sloučí s vodíkem ( $-\text{H}$ ) aminu na vodu.

Ať je peptidový řetězec jakkoli dlouhý, jeho délka rozhoduje o tom, jde-li o řetězec proteinu; jde o něj tehdy, překročí-li jeho molekulová hmotnost 7 000. Na jednom konci nese vždy dále nevázanou skupinu  $-\text{NH}_2$  – to je tzv. N-konec řetězce – a na druhém volnou skupinu  $-\text{COOH}$  – to je tzv. C-konec. Páteř proteinové molekuly tedy tvoří vždy řetězec  $-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-$  atd. (obr. 2.6).

Postranní řetězce aminokyselin jsou ovšem různé.

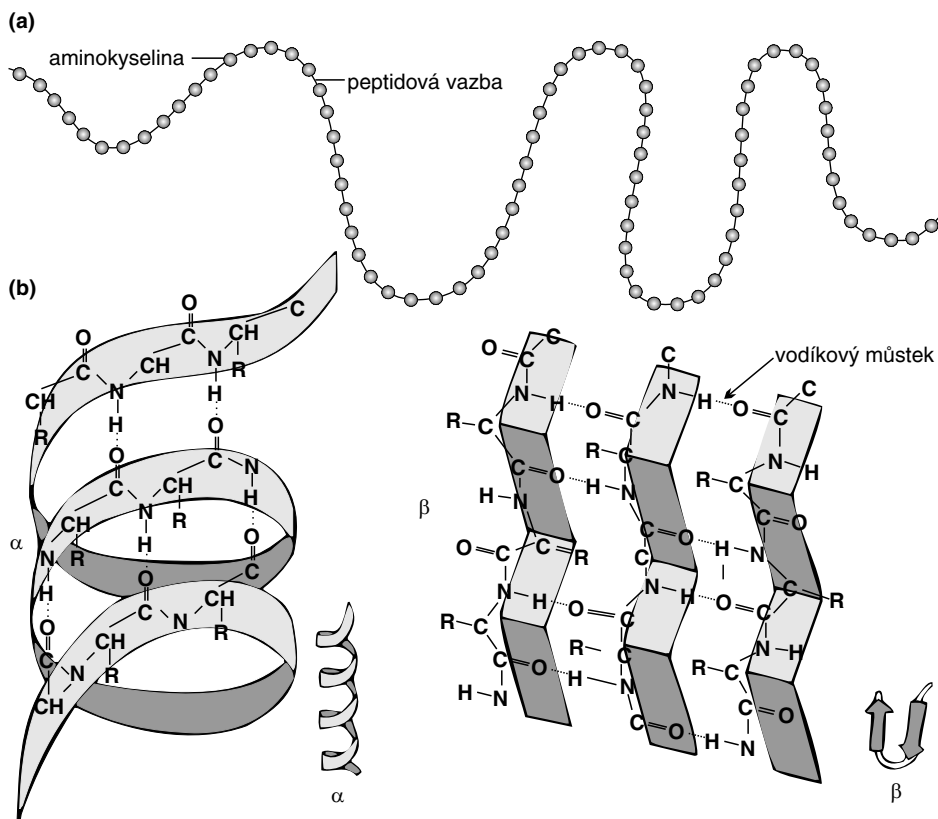
V různých proteinech je samozřejmě různé i poměrné zastoupení jednotlivých z nich a jejich pořadí – při jejich reálném počtu až několika set (viz níže); a proto je možnost utváření rozmanitých proteinů nevyčerpatelná. Např. peptidový řetězec o 300 aminokyselinách (přesněji: **aminokyselinových zbytcích**) by mohl mít 300(!) různých sekvencí, což se rovná nepředstavitelnému číslu: začíná 3 a následuje 614 nul.

Molekuly proteinů o dlouhých peptidových řetězcích jsou rozlišeny na několik tzv. **funkčních domén** o různé sekundární struktuře. Rozsah domén bývá cca 100–200 aminokyselinových zbytků. Srovnávací studie domén určitého proteinu u různých druhů patří k nástrojům studia jejich evolučních souvislostí.

Krátké polypeptidové řetězce jen o několika, resp. několika desítkách aminokyselin jsou **oligopeptidy**. I oligopeptidům přísluší některé význačné *biologické funkce*; např. *strukturní* (tetrapeptidy v glukosaminu, v rigidní vrstvě buněčné stěny bakterií), nebo *regulační* (některé hormony).

Polypeptidový řetězec proteinu je tvořen větším počtem – zpravidla několika sty – aminokyselin (po kondenzačním vyloučení vody při vzniku peptidových vazeb hovoříme obvykle o aminokyselinových zbytcích). Molekulová hmotnost proteinů se tak pohybuje nejčastěji od 10 000 do 50 000 kDa. (Průměrná mol. hmotnost jednoho

**Obr. 2.6** Struktura proteinu. a) Schéma primární struktury. b) Schéma sekundární struktury:  $\alpha$  (helix) a  $\beta$  (skládaný list).



aminokyselinového zbytku je cca 110 Da.) Vzdálenost mezi dvěma polypeptidovými vazbami v řetězci je 0,35 nm, takže proteinový řetězec dosahuje délky až cca 3  $\mu\text{m}$ .

Zjišťování sekvence aminokyselin, tedy primitivní struktury proteinů, bylo zprvu značně obtížné; jako prvním se roku 1953 podařilo F. Sangerovi určit sekvenci proteinového hormonu *inzulinu*. Dnes je postup sekvenování nepřímý: sled aminokyselin se odvozuje od sekvence kódujícího strukturního genu, protože sekvenování DNA je metodicky jednodušší. Je už známa sekvence několika tisíc proteinů a byla tak zahájena éra **proteomiky**.

#### Sekundární, terciární a kvartérní struktura proteinů

Z primární struktury každé makromolekuly vyplývají i všechny její struktury vyššího řádu.

Je-li na ribozomu nasyntetizován polypeptidový řetězec, spontánně se svine – bez účasti enzymové funkce – do tvaru pravidelné sekundární struktury, kterou udržují hlavně vodíkové můstky (ale i můstky disulfidické). Protože se vodíkové můstky mezi určitými volnými skupinami molekuly zpravidla po její délce cyklicky opakují, vzniká poměrně stabilní a pravidelná sekundární struktura určitého typu. Typické jsou hlavně dva druhy sekundární struktury:  $\alpha$ -*helix*, v němž vodíkové můstky propojují sousední závitý šroubovice peptidového řetězce, nebo  $\beta$ -*struktura* označovaná zpravidla jako *skládání list*, kde vodíkové můstky vážou dva vedle sebe (samozřejmě nikoli ve zcela stejné rovině) uložené přímé úseky polypeptidu (obr. 2.6).

Řetězec o dané sekundární struktuře zaujme – podle svého funkčního určení – stejné autonomně prostorové uspořádání charakteristické pro svou strukturu terciární, event. – u podjednotkových proteinů – i kvartérní. Vzniká tak nejstabilnější, protože nejpravděpodobnější tvar daného polypeptidu. K jeho dosažení často přispívají i speciální buněčné proteiny **chaperony**, jež dovedou využívat energie ATP (viz níže).

Primární struktuře tedy přísluší vždy role zásadní, určující struktury vyšších řádů – a tím i biologickou funkci. Proto také každá živá hmota pečlivě udržuje a předává informace právě pro ni – *informace genetické*. Terciární i kvartérní struktura biomakromolekul ovšem může být v určitých mezích dotvářena do výsledné podoby *informacemi epigenetickými*, event. i interakcemi s prostředím. Na těchto interakcích se ovšem mohou podílet pouze ty aktivní skupiny a ionty, které existují na jejich povrchu; jen ty jsou s prostředím v kontaktu. O tom, které to jsou, rozhoduje právě terciární, resp. kvartérní struktura proteinové molekuly, tj. její *prostorové uspořádání*. Specifickou biologickou funkci proteinu tedy určuje její terciární, resp. kvartérní struktura (obr. 2.7).

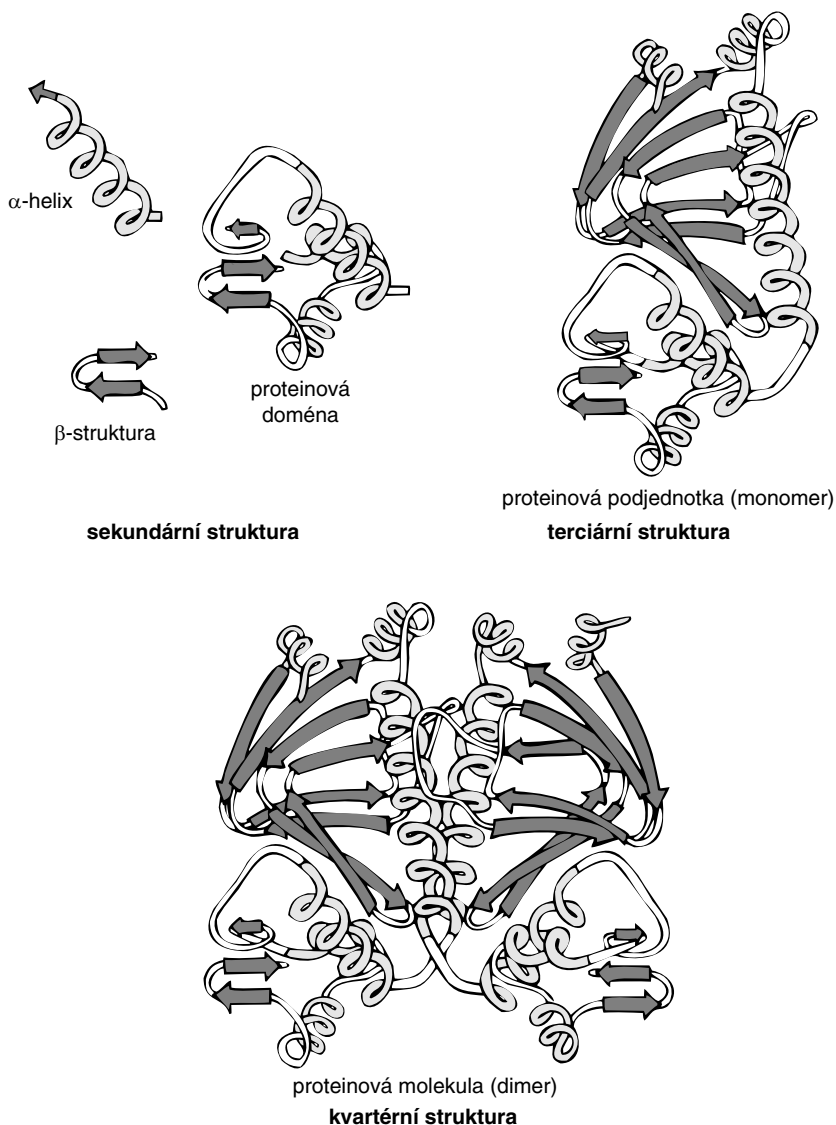
Terciární strukturou proteinů rozumíme v každém případě uspořádání jeho struktury sekundární v určité, stálou, avšak zcela nepravidelnou prostorovou konformaci. Strukturu terciární tvoří a udržují nejčastěji *můstky disulfidické*, ale i vodíkové můstky a elektrostatické atrakce mezi ionizovanými postranními skupinami aminokyselin.

Proteinová makromolekula může být – co do výsledného tvaru – lineární nebo zhruba globulární. Plošnou projekci terciárních, resp. kvartérních struktur různých proteinů (zvětšených ve stejném měřítku) ukazuje obr. 2.8.

Příklady molekulové hmotnosti proteinů uvádí tabulka 2.1.

**Tab. 2.1 Molekulová hmotnost některých proteinů**

| Protein         | Mol. hmotnost (Da) |
|-----------------|--------------------|
| vaječný albumin | 46 000             |
| hemoglobin      | 66 700             |
| serový globulin | 156 000            |
| enzym kataláza  | 250 000            |
| botulotoxin     | 900 000            |

**Obr. 2.7 Sekundární, terciární a kvartérní struktura dimerního proteinu**

Nepolární skupiny směřují většinou dovnitř molekuly a svými hydrofobními interakcemi rovněž přispívají k udržení jejího výsledného tvaru. Nicméně řada vazeb v dlouhém polypeptidovém řetězci umožňuje rotaci atomů a tím i určitý stupeň jeho flexibility.